

ФЛОРА, ФАУНА

УДК 581.824.2:582.47

Л. И. ЛОТОВА

ОБ АНАТОМИИ КОРЫ ТИССОВЫХ, ГОЛОВЧАТОТИССОВЫХ
И НОГОПЛОДНИКОВЫХ

Из анатомических признаков, которые широко используются для филогенетических построений, наибольшее значение имеют структурные особенности древесины (Яценко-Хмелевский, 1954; Greguss, 1955; Будкевич, 1961). Что касается второго компонента, слагающего проводящую систему растений, флоэмы, то в силу специфики этой ткани (раннее отмирание и деформация проводящих элементов, возрастные изменения, выражающиеся в склерификации и дилатации паренхимы, обусловленной периферическим расположением флоэмы в стволе дерева, плохая сохранность этой ткани в ископаемых остатках растений) в настоящее время трудно выявить всю совокупность признаков, имеющих филогенетическое значение, однако возможно использование особенностей флоэмы для таксономии растений и их диагностики.

В настоящее время лучше всего изучена флоэма хвойных из семейства сосновых (Pinaceae). Сведения об ее строении в семействах тиссовых (Taxaceae), головчатотиссовых (Cephalotaxaceae) и ногоплодниковых (Podocarpaceae) фрагментарны и ограничены небольшим числом родов и видов.

В общей системе хвойных растений разные авторы отводят этим семействам разные места: либо все три семейства относят к кл. Taxineae, противопоставляя его кл. Abietineae (Hartig, 1852; Moeller, 1882), либо вместе с другими семействами их включают в порядок Coniferales (Pilger, 1926; Тахтаджян, 1956; Комарницкий и др., 1976).

С точки зрения Флорина (Florin, 1951), которой придерживается также Грегуш (Greguss, 1955), кл. Taxineae должен состоять из двух семейств, тиссовых и головчатотиссовых, объединяющихся в пор. Taxales. Другие авторы (Engler's syllabus, 1954; Schultze-Motel, 1971) оставляют в кл. Taxineae лишь тиссовые. Существует также мнение о целесообразности отнесения к пор. Coniferales (Pinales) только головчатотиссовых, которые в этом случае должны занимать промежуточное положение между таксодиевыми (Taxodiaceae) и араукариевыми (Araucariaceae). Тиссовые и ногоплодниковые относятся к другому направлению эволюции хвойных (Gausson, 1968).

На основании ксилотомических данных Грегуш (Greguss, 1955) приходит к выводу о том, что Taxales и Podocarpaceae следует рассматривать как самостоятельные эволюционные ряды, развивающиеся от общих предков, и считает ногоплодниковые более примитивными, чем тиссовые и головчатотиссовые. По наличию широких листьев, двудомности, строению лучей ногоплодниковые обнаруживают сходство с араукариевыми. Точку зрения Грегуша подтверждают и исследователи, использовавшие результаты математической обработки ксилотомических признаков (Young, Watson, 1969). Они предлагают разделить хвойные на две группы: одну из них составляют сосновые, другую — остальные семейства, образующие две подгруппы. Первая объединяет семейства, встречающиеся в южном полушарии земного шара (ряд родов кипарисовых (Cupressaceae), араукариевые, ногоплодниковые), вторая (прочие кипарисовые, таксодиевые, тиссовые) — в северном. Признавая примитивность строения древесины у представителей интересующих нас семейств и принимая во внимание главным образом особенности строения и степень развития тяжевой и лучевой

древесинной паренхимы, Е. С. Чавчавадзе (1967) считает, что комплексом наиболее примитивных признаков обладают головчатотиссовые, а ногоплодниковые по строению древесины представляют собой более специализированное семейство.

Нам казалось интересным выявить те особенности строения первичной коры и вторичной флоэмы у представителей тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодниковых (таблица), которые могут дать дополнительный материал для уточнения родственных отношений между названными таксонами.

Список исследованных растений

Семейство	Название вида	Место сбора материала
Taxaceae	Тисс ягодный — <i>Taxus baccata</i> L.	Никитский бот. сад
	Тисс остроконечный — <i>T. cuspidata</i> Sieb. et Zucc.	Музей БИН им. В. Л. Комарова
	Торрея калифорнийская — <i>Torreya californica</i> Torr.	Оранжерея ГБС АН СССР
	Торрея тиссолистная — <i>T. taxifolia</i> Arnott.	Оранжерея Бот. сада МГУ, музей БИН им. В. Л. Комарова
Cephalotaxaceae	Тисс головчатый костянковый — <i>Cephalotaxus drupacea</i> Sieb. et Zucc.	Никитский бот. сад, оранжерея Бот. сада МГУ, музей БИН им. В. Л. Комарова
Podocarpaceae	Ногоплодник Наги — <i>Podocarpus nageia</i> R. Br.	Батумский бот. сад
	Ногоплодник олеандролистный — <i>P. neriifolia</i> D. Don.	Музей БИН им. В. Л. Комарова
	Ногоплодник крупнолистный — <i>P. macrophyllus</i> D. Don.	Батумский бот. сад
	Ногоплодник иволистный — <i>P. salicifolia</i> Kletzsch et Karst. ex. Endl.	Музей БИН им. В. Л. Комарова

Сведения об анатомии коры тисса ягодного имеются уже в работах Гартига (Hartig, 1852), отметившего расположение элементов флоэмы тангентальными слоями. Мёллер (Moeller, 1882), анализируя строение коры тисса, обращает внимание на длительное сохранение эпидермиса в связи с поздним заложением феллогена в первичной коре стебля, тонкостенность клеток пробки, наличие чешуйчатой корки, отсутствие смоляных каналов, минерализацию стенок гистологических элементов флоэмы. Об отдельных особенностях строения коры тисса упоминается во многих публикациях (Ванин, 1940; Holdheide, 1951; Srivastava, 1964 и др.). Особый интерес представляет сравнительно-анатомическое исследование коры нескольких видов тиссовых для выяснения принадлежности *Amentotaxus* к семействам тиссовых, головчатотиссовых или выделения его в самостоятельное семейство (Outer, Toes, 1974). Сравнив *Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger с *Taxus baccata* L., *Torreya grandis* Fortune, *Cephalotaxus harringtonia* (Forbes) K. Koch и *Austrotaxus spicata* Compt. авторы отметили очень большое сходство в строении их коры и пришли к выводу о невозможности установить принадлежность интересовавшего их рода к тому или иному семейству по анатомическим признакам вторичной флоэмы. Не выявлено существенных различий и в строении коры двух видов тисса — ягодного и остроконечного (Еремин, 1976).

Однолетние стебли тисса имеют лопастные очертания в поперечном сечении (рис. 1, А) из-за наличия листовых подушек. Эпидермис состоит из клеток с толстыми наружными стенками, покрытыми мощной кутикулой. Замыкающие клетки устьиц погружены в субэпидер-

мальный слой клеток. Эпидермис сохраняется в течение нескольких лет, так как перидерма развивается лишь на 3—4-й год жизни побега. Иногда заложение феллогена наблюдается и у двулетних стеблей. Гиподермы в однолетних стеблях нет, но наружные 2—3 слоя клеток более мелкие, чем клетки, составляющие внутренние части листовых подушек. В выемках между ними расположены 2—3 слоя клеток с

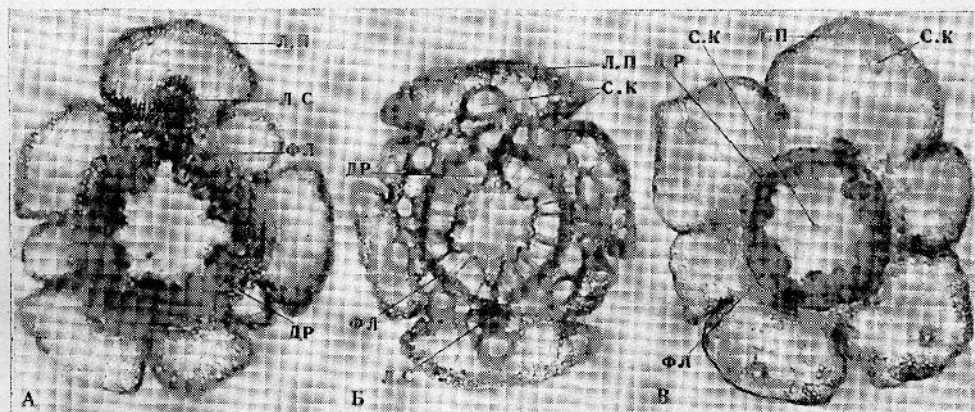


Рис. 1. Строение однолетних стеблей на поперечных срезах: А — тисс ягодный, Б — торрея калифорнийская, В — тисс головчатый костяковый; Л. П — листовая подушка, Л. С — листовый след, С. К — смоляной канал, Ф.Л — флоэма, ДР — древесина

довольно сильно утолщенными стенками. Листовые следы, которые можно видеть на поперечных срезах стебля, однопучковые.

Первичная кора, расположенная внутрь от листовых подушек, состоит из паренхимных клеток, многие из которых заполнены бурым содержимым. Среди тонкостенных клеток на границе с первичной флоэмой нередко встречаются одиночные клетки с тонкими, но одревесневшими оболочками. Смоляных каналов ни в листовых подушках, ни в первичной коре нет. Разрастание паренхимы листовых подушек и первичной коры, происходящее с возрастом, сопровождается появлением крупных межклетников, ткань становится рыхлой. Единичные клетки первичной коры подвергаются склерификации, хотя, по мнению Стерлинга (Sterling, 1947), наличие склереид для тисса нетипично.

Вторичная флоэма в однолетних стеблях узкая, мелкоклеточная. Ее структурные особенности лучше всего выражены в многолетних стеблях. Флоэма состоит из ситовидных клеток, продольных тяжей паренхимных клеток, волокон и клеток лучевой паренхимы. Ситовидные клетки длиной до 1,5 мм (Moeller, 1882). Ситовидные поля расположены на радиальных стенках, как и у других хвойных. После прекращения деятельности ситовидных клеток в их стенках может откладываться очень мелкий кристаллический песок, сквозь который ситовидные поля не просвечивают. Собранные в продольные тяжи паренхимные клетки вытянуты в длину. Радиальные и тангентальные стенки этих клеток несут очень крупные многочисленные поры, из-за которых оболочки в разрезе выглядят узловатыми. Это особенно хорошо заметно на продольных срезах непроводящей зоны флоэмы.

Наличие в паренхимных клетках крупных пор — одна из важнейших особенностей тисса, на которую обращали внимание многие исследователи (Moeller, 1882; Holdheide, 1951, Outer, Toes, 1974). В тяжелой паренхиме откладывается крахмал, в некоторых клетках накапливаются фенольные соединения. Кристаллоносных клеток, отмеченных Оутером и Тоссом (Outer, Toes, 1974), мы не наблюдали.

На присутствие альбуминовых клеток в тяжелой паренхиме тисса указывал еще Страсбургер (Strasburger, 1891). Однако их трудно обнаружить, так как по характеру содержимого они сходны с обычными паренхимными клетками (Srivastava, O'Brien, 1966). Единственным надежным критерием для их выявления может служить наличие в смежных с ситовидными элементами стенках так называемых полуситовидных (Strasburger, 1891) полей, в которых каллоза откладывается обычно только со стороны проводящих клеток. После прекращения деятельности ситовидных элементов связанные с ними альбуминовые клетки, видимо, не отмирают, а продолжают функционировать как запасающие.

Волокна длиной около 1 мм (Moeller, 1882) с толстой, часто слоистой оболочкой, инкрустированной кристаллами оксалата кальция (рис. 2, А) размером 0,6—2,5 мкм (по сведениям Оутера и Тосса (Outer, Toes, 1974) — 1,25—3 мкм). По мнению Страсбургера (Strasburger, 1891), отложение кристаллов начинается в первичной оболочке очень молодых волокон и предшествует образованию вторичной оболочки.

Лучи в исследованных нами образцах стволовой коры тисса ягодного гомогенные, высотой 2—10, чаще всего 4—5 клеток (60—200 мкм). По сведениям В. М. Ермина (1976), лучи могут быть высотой до 20 и более клеток.

С. И. Ванин (1940) относит тисс к числу тонкокорых древесных пород, толщина коры которых обычно не превышает 5 мм.

Об особенностях расположения элементов флоэмы наиболее полное представление дают поперечные срезы (рис. 2, 3). Во внутренней части флоэмы элементы расположены радиальными рядами, в средней и особенно в наружной ее зонах правильность радиальных рядов нарушается в связи с дилатацией тяжелой паренхимы. Лучи у тисса, как правило, не дилатируют. Крайне редко наблюдается образование в дилатационной зоне склеренд. Четкой закономерности в расположении гистологических элементов в каждом радиальном ряду у ягодного тисса нет. Обычно между двумя более или менее округлыми в поперечном сечении паренхимными клетками находятся 1, 2 или большее число ситовидных клеток. Иногда они расположены между двояными паренхимными клетками. Клетки каждого радиального ряда лежат на одном уровне с аналогичными клетками соседних рядов. Это и определяет тангентальную слоистость вторичной флоэмы (рис. 3, А).

Волокон у ягодного тисса немного. Они разбросаны поодиночке или составляют тангентальные тяжи, наиболее длинные во внутренней зоне вторичной флоэмы (рис. 2, А). Как правило, в каждом радиальном ряду клеток волокно находится между двумя ситовидными элементами, но иногда к одной из тангентальных стенок волокна прижимается паренхимная клетка или другое волокно. В поперечном сечении волокна округло-квадратные или овально-прямоугольные. Число волокон — наиболее изменчивый признак коры ягодного тисса, зави-

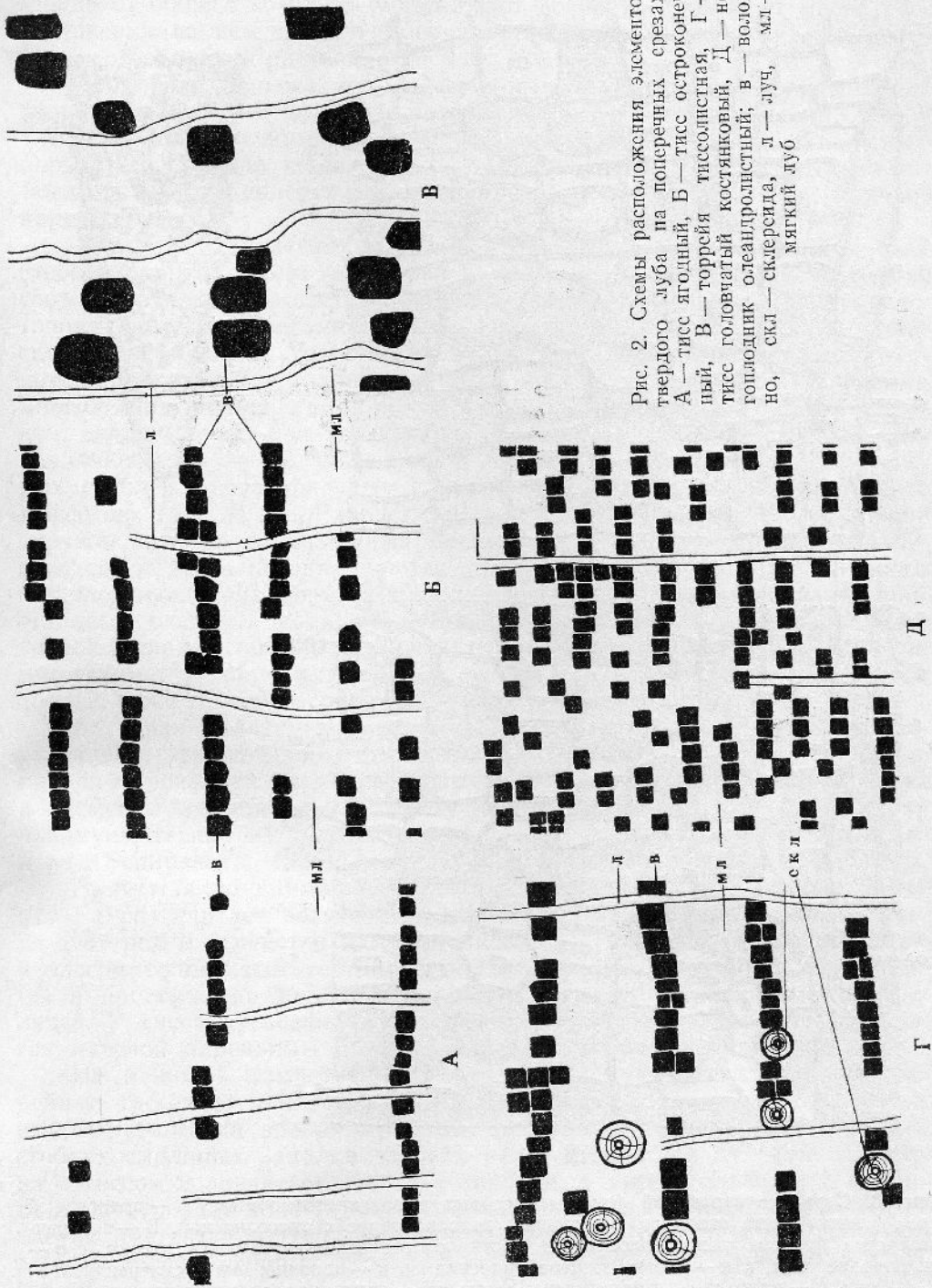


Рис. 2. Схемы расположения элементов твердого дуба на поперечных срезах:
 А — тисс ягодный, Б — тисс остроколючный, В — торрейя тиссолистная, Г — тисс головчатый костяковый, Д — вологодник олеантролистный; л — луч, мл — мягкий луб, скл — склеренда, л — луч, мл —

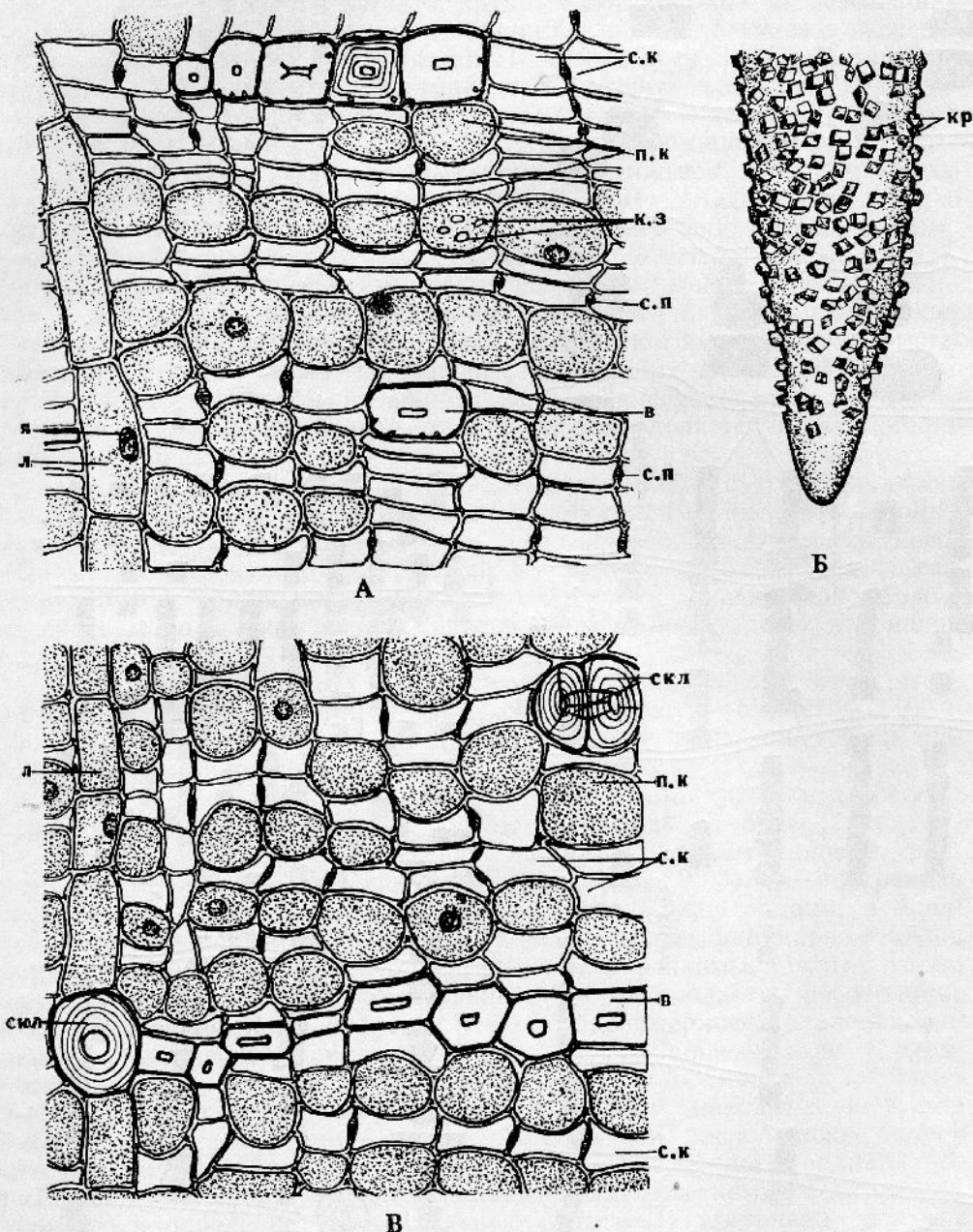


Рис. 3. Строение вторичной флоэмы тиссовых и головчатотиссовых: А — поперечный срез флоэмы тисса ягодного, Б — кончик волокна торреи тиссолистной, В — поперечный срез флоэмы тисса головчатого костянского: с.к — ситовидная клетка, с.п — ситовидное поле, п.к — клетка тяжелой паренхимы, в — волокно, скл — склерсида, л — луч, я — ядро, к.з — крахмальные зерна, кр — кристаллы оксалата кальция

сящий от общего возраста растения, от возраста стебля, от места расположения на нем исследуемого участка коры и, возможно, от условий местообитания растения.

Вторичная флоэма тисса остроконечного характеризуется более мощным развитием волокон, расположенных более длинными, чем у тисса ягодного, тяжами (рис. 2, Б), по этот признак также сильно варьирует. Гораздо чаще, чем у тисса ягодного, у тисса остроконечного образуются склереиды вследствие трансформации клеток тяжевой паренхимы.

Анатомия однолетних побегов и вторичной флоэмы многолетних стеблей торрейи имеет некоторые интересные особенности. Эпидермис состоит из клеток, все стенки которых сильно утолщены, так что клеточная полость имеет ничтожные размеры, особенно у калифорнийской торрейи. Во внутренней части листовых подушек находятся крупные вертикальные смоляные каналы (рис. 1, Б). Вторичная флоэма многолетних ветвей характеризуется наличием очень крупных волокон, овальных или овально-прямоугольных в поперечном сечении. Они появляются на 3—4-й, реже на 2-й год жизни побега. Во флоэме старых стеблей многочисленные волокна расположены более или менее диффузно (рис. 2, В). Разрастаясь при своем развитии, они сминают окружающие их тонкостенные элементы, которые нередко разрушаются, и волокна оказываются расположенными внутри крупного межклетника. Толстые стенки волокон обильно инкрустированы кристаллами оксалата кальция размерами 2,6—7,0 мкм. Лишь самый кончик волокна обычно свободен от кристаллов (рис. 3, Б). Лучи гомогенные, у торрейи тиссолистной они более высокие, чем у тисса (3—19, реже 25—30, в среднем 12—13 клеток)

Активная дилатация паренхимы приводит к неравномерному разрастанию наружной зоны флоэмы, где закладывается феллоген. Клетки дилатированной паренхимы обычно склерифицируются, так же как и элементы феллодермы. Поэтому чешуи корки у торрейи состоят преимущественно из толстостенных клеток. У *Torreya nucifera* Шимакура (Schimakuga, 1936) отмечает и толстостенные клетки феллемы.

Принимая во внимание ксилотомические признаки, Грегуси (Greguss, 1955) считает возможным исключить торрейю из тиссовых, введя этот род в семейство головчатотиссовых. Сходство между торрейей и тиссом головчатым состоит в наличии у них древесинной паренхимы и простых пор на горизонтальных стенках паренхимных клеток лучей. У тисса древесинная паренхима очень скудна, на стенках клеток лучевой паренхимы имеются лишь порообразные углубления.

Не в нашей компетенции решать вопрос о принадлежности торрейи к тиссовым или головчатотиссовым. Однако автору этой статьи импонирует точка зрения Грегуша, так как по наличию в молодых стеблях смоляных каналов торрейя резко отличается от тисса и сходна с тиссом головчатым. Как и у торрейи, у тисса головчатого нередко во внутренней зоне первичной коры, а иногда и в наружных слоях клеток листовых подушек образуются одиночные склереиды. От торрейи и других хвойных тисс головчатый отличается присутствием в сердцевине смоляного канала (рис. 1, В).

Во вторичной флоэме старых стеблей тисса головчатого хорошо выражены тангентальные тяжи волокон, почти квадратных или более или менее многоугольных в поперечном сечении. Нередко в радиальном ряду бок о бок находятся 2—3 волокна. Одиночные волокна

встречаются редко. Кристаллы щавелевокислого кальция, инкрустирующие стенки волокон, очень мелки и под световым микроскопом не всегда различимы. О минерализации стенок волокон можно судить по реакции с разбавленной серной кислотой. Образующиеся при этом игольчатые кристаллы гипса наподобие щетки покрывают поверхность волокна. В радиальном ряду клеток между двумя волокнами располагаются обычно 6—8 или большее число тонкостенных элементов, при этом паренхимные клетки чередуются с одной—тремя ситовидными клетками. Паренхимные клетки часто склерифицируются. Склерейды обычно возникают между волокнами, если последние располагаются прерывистыми тангентальными тяжами. От волокон склерейды отличаются не только длиной, но и более крупными размерами поперечного сечения, а также четко выраженной слоистостью оболочек, пересеченных многочисленными поровыми каналами. Изредка склерифицируются клетки лучевой паренхимы (рис. 2, Г, рис. 3, В). Степень склерификации, протяженность тангентальных тяжей волокон, число находящихся между ними однорядных слоев тонкостенных элементов — наиболее переменные признаки флоэмы тисса головчатого. Выявить какие-либо специфические особенности ее структуры, не встречающиеся у представителей тиссовых, нам не удалось.

Для однолетних побегов ногоплодниковых характерны гиподерма в виде прерывистого или более или менее сплошного слоя одревесневших толстостенных волокон и довольно многочисленные смоляные каналы. Клетки коровой и сердцевинной паренхимы часто склерифицируются. Это отмечено индийскими ботаниками (Rao, Malaviya, 1965 (1966), 1967) у 10 исследованных ими видов *Podocarpus* и нескольких видов *Dacrydium*. По их мнению, строение и распределение склерейд в разных органах ногоплодниковых может иметь диагностическое значение.

Сравнительно-анатомическое изучение вторичной флоэмы у *Dacrydium fonkii* (Phil.) Benth., *D. elatum* Wall., *Podocarpus blumei* Endl., *P. neriifolia* D. Don. и *P. rumphii* Bl. обнаружило очень большие вариации между ними в содержании одревесневших элементов и порядке их расположения в каждом радиальном ряду (Liese, Maite, 1962) У *Dacrydium fonkii* нет волокон и тангентальная слоистость флоэмы не выражена. Однорядные слои паренхимных клеток чередуются с 6 слоями ситовидных элементов. *D. elatum* характеризуется более или менее правильным чередованием ситовидных, паренхимных клеток и волокон. Однако четырехклеточный ритм деятельности камбия (волокно—ситовидная клетка—паренхимная клетка—ситовидная клетка—волокно и т. д.) нередко нарушается, что приводит к увеличению числа волокон или паренхимных клеток, но не ситовидных элементов. У видов *Podocarpus* отмечена корреляция между числом волокон и склерейд: чем меньше во флоэме волокон, тем больше в ней склерейд, возникающих вследствие метаморфоза клеток тяжевой паренхимы. У *P. rumphii* склерейд нет, но встречаются волокнистые клетки, так же как у *P. blumei*. Редкие склерейды и многочисленные волокна характерны для *P. neriifolia*.

По нашим наблюдениям, обилие волокон у ногоплодника олеандролистного сочетается с хорошо выраженной четырехрядной слоистостью флоэмы (рис. 2, Д, рис. 4, Б), которая иногда нарушается из-за выпадения волокон или их удвоения, в пределах одного радиального ряда клеток. Волокна в поперечном сечении квадратные, прямоугольные или многоугольные, стенки их гладкие, часто слоистые, толстые с поровыми каналами, проходящими по поперечному сечению клетки по диагонали. Склерейды на поперечных срезах трудно отличить от волокон. Паренхимные клетки, расположенные между ситовидными элементами, заполнены фенольным содержимым. Четырехрядную

слоистость флоэмы мы отметили также у ногоплодника крупнолистного. У иволистного ногоплодника волокон мало, четкой ритмичности в отложении камбием гистологических элементов флоэмы не наблюдается (рис. 4, А).

* *
*

Флоэму, характеризующуюся тангентальной слоистостью, мы предлагаем отнести к структурному типу *Taxaseae*, который по некоторым признакам сходен со структурным типом *Araucariaceae* (Лотова, 1975, 1976). В обоих типах имеются волокна и склереиды с гладкими

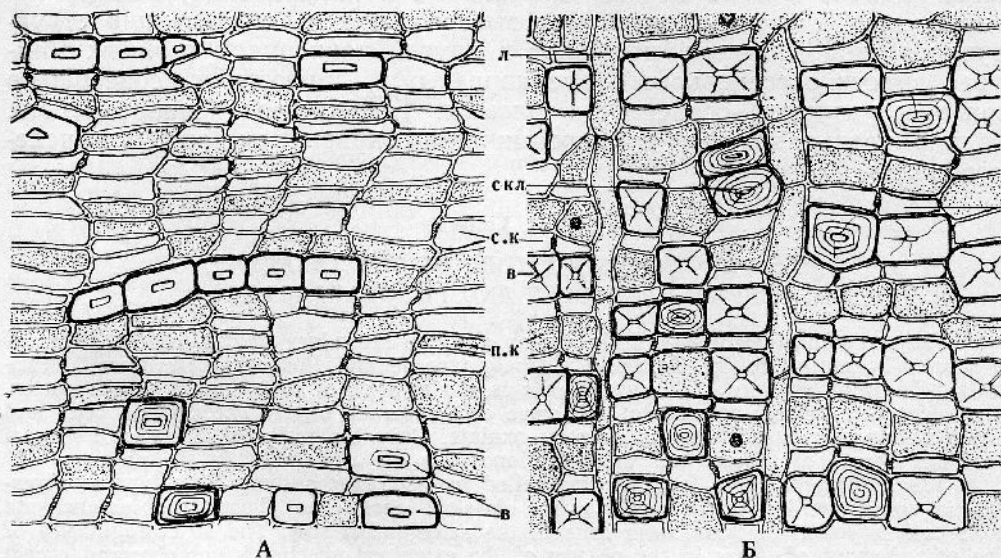


Рис. 4. Строение вторичной флоэмы ногоплодника: А — ногоплодник иволистный, Б — ногоплодник олеандролистный: с.к. — ситовидная клетка, п.к. — клетка тяжелой паренхимы, скл — склереида, в — волокно, л — луч

(волокна *Agathis*, *Podocarpus*) либо обильно инкрустированными кристаллами оксалата кальция стенками (волокна и склереиды *Araucaria*, волокна *Torreya*). Флоэму тиссовых можно рассматривать как низшую ступень организации структурного типа *Taxaseae*, так как в ней отсутствует или слабо выражена тангентальная слоистость в расположении элементов. Почти на одном уровне с тиссовыми находятся головчатотиссовые. Появление ритмичности в деятельности камбия обусловило упорядоченное расположение гистологических элементов флоэмы чередующимися однородными слоями, встречающееся у таксодиевых (Лотова, 1977) и кипарисовых (Huber, 1939). По строению флоэмы ногоплодниковые, у некоторых представителей которых также отмечена четырехрядная слоистость, занимают, по-видимому, промежуточное положение между таксодиевыми и головчатотиссовыми. Мы согласны с мнением Эсау (Esau, 1969) о том, что сходство в строении флоэмы у разных таксонов не всегда позволительно считать след-

ствием единственного направления их развития, ибо его можно рассматривать и как результат их параллельного развития от каких-то общих предков. Особенности анатомического строения флэомы, как, впрочем, и всего проводящего аппарата в целом, не дают оснований для решений филогенетических вопросов, но позволяют все же высказать некоторые замечания о классификации хвойных.

В 4-м томе «Жизни растений» (1978) принята с небольшими изменениями система, предложенная Пулле (Pulle, 1937), в которой ногоплодниковые составляют пор. Podocarpaceae, а тиссовые и головчатотиссовые — пор. Taxaceae. Правомерность объединения этих двух семейств подтверждается и нашими исследованиями. Пожалуй, более заманчивым кажется предложение Кенга (Keng, 1975) о включении ногоплодниковых, тиссовых и головчатотиссовых в подпорядок Taxipneae. Однако в этом случае таксодиевые и кипарисовые, флэому которых можно рассматривать как высшую ступень организации структурного типа Taxaceae, попадают в другой подпорядок хвойных Pinipneae вместе с сосновыми и араукариевыми, имеющими совершенно иные структурные особенности флэомы. Такое объединение семейств, сильно различающихся по анатомическим признакам, вряд ли целесообразно.

L. I. Lotova

ON THE BARK STRUCTURE OF THE TAXACEAE, CEPHALOTAXACEAE AND PODOCARPACEAE

The anatomical structure of the cortex and the secondary phloem of the stems of 9 species belonging to the Taxaceae, Cephalotaxaceae and Podocarpaceae were investigated. The main feature of *Taxus baccata* is the absence of resin canals in the cortex. The secondary phloem consists of the sieve cells, strands of the parenchyma cells and fibers with walls encrusted with calcium oxalate. Only the walls of fibers of *Podocarpus* are smooth or mineralized weakly. Stone cells are also noted in the phloem.

The phloem of these families was called by us Taxaceae-type. This type is observed in some families of the conifers. In classical cases the fibers and parenchyma cells can be found between sieve cells of the same radial row. The strict regularity of the arrangement of fibers in the phloem of the examined species is not observed except some species of *Podocarpus*. According to the phloem structure the Podocarpaceae may be put between Cephalotaxaceae and Taxodiaceae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Будкевич Е. В. 1961. Древесина сосновых. М.—Л.
 Вагин С. И. 1940. Определитель древесных пород по коре.— В кн.: Определитель древесных пород, под ред. В. Н. Сукачева. Л., с. 461—476.
 Еремин В. М. 1976. Анатомическое строение коры тисса ягодного и тисса остроколючного.— «Науч. докл. высш. школы. Биол. науки», № 11, 69—73.
 Жизнь растений. 1978. Отд. Голосеменные, т. IV М., с. 257—420.
 Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. 1975. Систематика растений. М.
 Лотова Л. И. 1975. Направления структурной эволюции вторичной флэомы хвойных. Тез. докл. на XII Международн. Бот. конгр., т. 1. Л., 225.
 Лотова Л. И. 1976. Анатомические особенности коры араукариевых.— «Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., почв.», № 6, 56—61.
 Лотова Л. И. 1977. Анатомия молодых побегов и вторичной флэомы таксодиевых.— «Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол.», № 4, 21—29.
 Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения. М.—Л.
 Чавчавадзе Е. С. 1967. К вопросу об эволюции семейств хвойных (по данным анатомии древесины). Материалы к научно-техн. конф. ЛТА им. С. М. Кирова. Л., с. 16—19.
 Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л.

- Esau K. 1969. The Phloem. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 5, Teil. 2. Stuttgart.
- A. Engler's syllabus der Pflanzenfamilien. 1954. Bd. 1. Berlin.
- Florin R. 1951. Evolution in Cordaites and Conifers.—«Acta Horti Bergani», 15, N 2, 285 (цит. по Greguss P., 1955)
- Gaussen M. H. 1968. La phylogénie des Pinoidines.—«C. R. Acad. Sci. Paris», 267, Ser. D., N 10, 942—945.
- Greguss P. 1955. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest.
- Hartig T. 1852. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. Berlin.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden.—In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, Bd. 5, Teil 1. Frankfurt a. Main, S. 193—367
- Huber B. 1939. Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen.—«Jahrb. f. Wiss. Bot.», 88, H. 2, 172—242.
- Keng H. 1975. A new scheme of classification of the Conifers.—«Taxon», 24, N 2—3, 289—292.
- Liese W., von, Matte V. 1962. Beitrag zur Rindenanatomie der Gattung *Dacrydium*.—«Forst-wiss. Centralblatt», 81, H. 9/10, 268—280.
- Moeller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin.
- Outer R. W., den, Toes E. 1974. The secondary phloem of *Amentotaxus*.—«J. Arnold Arboretum», 55, N 1, 119—122.
- Pilger R. 1926. Coniferae.—In: A. Engler, Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, S. 121—403.
- Pulle A. 1937. Remarks on the system of the Spermatophytes.—«Med. Bot. Mus. Herb. Rijks-Univ Utrecht», 43, 1—17 (цит. по Тахтаджян А. Л., 1956)
- Rao A. R., Malaviya M. 1965 (1966). A comparative study of sclereids in some species of *Podocarpus*.—«Proc. Nat. Inst. Sci. India», Sect. B, 31, N 3—4, 67—80.
- Rao A. R., Malaviya M. 1967. Foliar and cauline sclereids of *Sciadopitys verticillata* and *Dacrydium* sp.—«Curr. Sci.» (India), 36, N 14, 367—369.
- Schimakura M. 1936. On the expansion of the bast cells in Conifers.—«Bot. Mag., Tokyo», 50, N 594, 318—323.
- Srivastava L. M. 1964. Anatomy, chemistry and physiology of Bark.—In: Int. Review of Forestry Res., vol. 1. New-York—London, p. 203—277.
- Srivastava L. M., O'Brien T. P. 1966. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. Secondary phloem of *Pinus strobus* L.—«Protoplasma», 61, 277—293 (цит. по Esau K., 1969)
- Sterling C. 1947. Sclereids formation in the shoot of *Pseudotsuga taxifolia*.—«Amer. J. Bot.», 34, N 1, 45—52.
- Strasburger E. 1891. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge. H. 3. Jena.
- Schulze-Motel J. 1971. Gymnospermen.—In: Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanzen, 1. Leipzig—Jena—Berlin.
- Young D. J., Watson L. 1969. Softwood structure and the classification of conifers.—«New Phytol.», 68, N 2, 427—432.

Кафедра
высших растений

Поступила в редакцию
27.12.77

УДК 582.288:663.2:634.0.841

Л. М. ЧЕЛИДЗЕ, Т. П. СИЗОВА, Л. Я. КАРИМБАЕВА

ДЕЙСТВИЕ НЕКОТОРЫХ АНТИСЕПТИКОВ НА ГРИБЫ

В настоящее время в разных отраслях промышленности и хозяйства большое внимание уделяется проблеме поиска надежных препаратов, предохраняющих материалы (древесину, шерсть, кожу, резину, текстиль, товарную целлюлозу и др.) от повреждений, причиняемых микроскопическими грибами.

Производство вина также испытывает большую потребность в противогрибных антисептиках, поскольку плесневые грибы, развиваясь обильно на дубовых емкостях и гидролизую целлюлозу (Ротмистров