

логической физиологии АМН СССР, Института органической химии АН СССР. Особое место на страницах журнала должны занять материалы совместных исследований ученых высшей школы СССР и зарубежных университетов, проводимых по программе межвузовского сотрудничества. Большой теоретический интерес и практическое значение имеет многоцелевая программа стран СЭВ и СФРЮ по биологической физике, которая предусматривает создание искусственных биологических жидкостей для нужд медицины, конструирование принципиально новых приборов для регистрации сверхбыстрых процессов. Международное сотрудничество ученых вузов приносит ощутимые плоды в области биотехнологии, молекулярной биологии и биохимии, в других областях биологии и почвоведения.

Высшая школа вступает в качественно новый этап своего развития, когда особенно тесно связываются задачи развития науки и совершенствования подготовки кадров. Успешное решение поставленных задач означает ускорение разработки фундаментальных проблем и резкое повышение практической значимости научных исследований, их внедрение в народное хозяйство. Решить поставленные задачи невозможно без мобилизации научного потенциала высшей школы и стимулирования творческих усилий коллективов научных сотрудников и преподавателей вузов.

УДК 581.824.2:634.985

НАВСТРЕЧУ XXVII СЪЕЗДУ КПСС

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ АНАТОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ КОРЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СССР

Л. И. Лотова

Обзор результатов анатомических исследований коры древесных растений. Выявлены трудности изучения коры и определены основные направления анатомических исследований. Обсуждены итоги изучения коры хвойных, показано практическое и теоретическое значение этих работ, перечислены аспекты изучения коры лиственных пород и намечены перспективы дальнейшего развития анатомических исследований коры.

The review of the tree bark anatomical investigations is given. The difficulties of the bark examination are noted and the main trends of the bark anatomical investigations are determined. Results of the conifer bark examination are discussed, practical and theoretical importance of these works are shown, the aspects of the leaf-bearing trees examination are enumerated and the prospects of the further development of the bark anatomical investigations are outlined.

А. А. Яценко-Хмелевский [69], характеризуя современное состояние и задачи изучения древесины, писал: «Анатомия древесины — очень своеобразная область ботанических знаний. Являясь разделом анатомии растений, она связана с технологией древесины, с вопросами идентификации современных и ископаемых древесин, со многими проблемами лесоведения и лесоводства, выделяется в особую науку — ксилотомию, имеющую свою международную организацию (Международную ассоциацию анатомов древесины), свой особый журнал — Бюллетень МААД, свою терминологию и даже свои традиции» (с. 45).

Все сказанное о значении анатомии древесины полностью применимо и к анатомии коры древесных растений. Это естественно, так как

дерево — не простое пространственное объединение разных тканей, а целостная структурно-физиологическая система. Вряд ли в растении можно найти более тесно связанные между собой ткани, чем древесина и луб, составляющий большую часть коры. Связь между ними обусловлена исторически, так как развитие обеих тканей было непосредственным следствием приспособления растений к наземному образу жизни, и в структурной эволюции этих тканей имеются определенные черты параллелизма, они связаны между собой онтогенетически, так как в их образовании участвуют одни и те же меристемы; осуществление обеими тканями транспорта воды и растворов органических веществ обуславливает их функциональную связь; через систему лубо-древесинных лучей они связаны между собой структурно.

Развитие любой науки в истории человечества прежде всего определялось ее практическим значением. Неслучайно поэтому изучение микроструктуры древесины, широко применяемой в народном хозяйстве, значительно опередило изучение анатомии коры.

Первая в мире книга о строении коры появилась в России в 1857 г. Ее автором был петербургский профессор К. Мерклин. В монографии «Анатомия коры и древесины стебля разных лесных деревьев и кустарников России» он не только предвосхитил будущие направления анатомических исследований коры, но и четко определил основную цель ботаники. Он видел ее не в том, «чтобы уметь различать растения по каким-либо признакам, распределять их по отдельным классам и т. д., но изучить существо каждого растительного организма, взаимные их отношения и построить, сколь возможно, систему естественную, в которой предметы распределялись бы в органичной связи, т. е. соответственно своим внутренним и наружным свойствам, отношениям одно к другому, а также к земле, на которой появлялись и исчезали в разные эпохи» ([47], с. 1)

Уделяя большое внимание микроскопическим исследованиям для решения вопросов систематики и отмечая важное диагностическое значение структурных особенностей древесины, К. Мерклин считал, однако, что «одна древесина не достаточна во всех случаях для различия сходных между собой родов и еще меньше видов деревьев», поэтому «для приобретения полного понятия о внутреннем устройстве и качестве стеблей лесных пород не только нужно подвергнуть испытанию кору оных, но требуется исследовать самые элементарные органы, т. е. ячейки (клетки — Л. Л.) и сосуды с помощью хорошего микроскопа» (там же, с. 27) «Устройство коры изменяется в различном возрасте дерева, — писал он далее, — поэтому кору надо изучать в развитии. На нее оказывают влияние и наружные отношения (почва, климат, время года) < >, но все-таки возрастание дерева и свойства его элементарных органов в известной степени остаются самостоятельными; в этом-то именно и заключается характер породы» (там же, с. 51)

Таким образом, признавая главным сравнительно-анатомический метод исследования коры, позволяющий выявить диагностические признаки, К. Мерклин обращал внимание и на необходимость развития онтогенетических и, говоря современным языком, эколого-физиологических исследований.

Несмотря на то что уже в середине XIX в. были сформулированы конкретные задачи изучения коры древесных растений, лишь через 100 лет после выхода в свет сочинения К. Мерклина этот сложный тканевый комплекс привлек к себе внимание исследователей, да и то немногочисленных. Почему же кора долгие годы оставалась вне круга интересов ботаников-микроскопистов, занимавшихся изучением проводящего аппарата растений? Можно указать несколько причин.

1. Кора — значительно более трудный объект для исследования, чем древесина. Даже опытному анатому не всегда удается изготовить хорошие срезы, особенно, если в коре много склерифицированных эле-

ментов. Из-за сильной деформации тонкостенных клеток и их смещения по отношению к первоначальному положению, происходящих с возрастом, в строении коры иногда нелегко разобраться.

2. Для демонстрации структурного разнообразия растений большое значение имеет коллекционный материал. В отличие от древесины, которую можно хранить десятки лет, кора при высыхании крошится и становится не пригодной для исследований. Поэтому даже в крупных научных центрах отсутствуют коллекции коры.

3. Имея спил дерева, можно изучить постепенное изменение строения годовых приростов древесины, что принято называть онтогенезом этой ткани [66]. Для изучения развития коры такой метод непригоден. Периферическим положением коры в стволе дерева объясняются не только деформация его наружных слоев, но и их отмирание вследствие формирования внутренних перидерм и образования корки, наружные слои которой постепенно сбрасываются. В связи с этим на спиле ствола можно изучить только более или менее молодую часть коры. Сравнительно-анатомические исследования однолетних приростов луба, взятых из разных по высоте мест ствола, дают представление не столько о его развитии, сколько о ярусных изменениях.

4. Отмеченные особенности строения луба затрудняют и выяснение его эволюционных преобразований.

Для установления путей эволюции проводящего аппарата и родственных связей между семействами и некоторыми родами хвойных большое внимание уделяют изучению смены структурных признаков, наблюдающейся в онтогенезе древесины. Принято считать, что самые внутренние годовые приросты характеризуются наличием более примитивных признаков, чем приросты, образовавшиеся позднее. Появление в онтогенезе растений более древних, палеоморфных признаков, которые впоследствии заменяются признаками неоморфными, продвинутыми в эволюционном отношении, называют рекапитуляцией [31, 59, 62].

Однако не все анатомические признаки, исчезающие по мере развития растений или отдельных тканей, можно считать рекапитулирующими. Некоторые из них имеют адаптивное значение, другие связаны с особенностями дифференциации гистологических элементов. Так, наличие в ситовидных трубках первичной и образовавшейся вслед за нею вторичной флоэмы простых ситовидных пластинок, отмеченное у некоторых древесных пород [74], в стволовой коре которых имеются сложные ситовидные пластинки, совсем не означает, что эволюция ситовидных пластинок происходила от простых к сложным. Формирование простых ситовидных пластинок часто оказывается следствием сокращения размеров коленных стенок члеников ситовидных трубок, а появление их в наиболее ранних по времени образования ситовидных трубках объясняется очень малыми размерами всех члеников этих трубок [74].

Поэтому не всякая смена признаков в онтогенезе растения может быть использована для построения эволюционных гипотез, а лишь та, которая находит палеоботаническое подтверждение. К сожалению, ископаемыми образцами коры, пригодными для анатомических исследований, за крайне редким исключением, мы не располагаем.

5. Все сказанное, безусловно, затрудняет всестороннее исследование коры. Однако, пожалуй, основная причина отставания изучения коры по сравнению с древесиной заключается в том, что исторически сложившийся взгляд на кору как объект, не имеющий большого практического значения, не способствовал развитию интереса к этому гетерогенному комплексу тканей древесного растения.

Более или менее планомерные исследования коры в СССР начались в 30-х годах XX столетия наряду с разработкой научных основ древесиноведения, которое потребовало изучения многих морфолого-анатомических признаков древесных растений, в том числе и коры [7, 8]. Развитие лесной, химической, целлюлозно-бумажной, фармацевтической

промышленностей заставило исследователей искать сырьевые ресурсы, одним из которых, пригодным для получения дубильных веществ, скипидара и продуктов его переработки, по праву считается кора хвойных.

Изучение смолопродуктивности разных пород хвойных повлекло за собой появление анатомических исследований строения и развития нормальных и патологических смоляных ходов и смолостеблищ иного типа у пихты, лиственницы, ели, сибирской сосны. Вместе с этим были получены сведения и о других структурных особенностях коры, в том числе ее возрастных изменениях. Большое практическое значение имели работы Л. А. Иванова [28—30], А. А. Никитина [48], Э. И. Адамовича [1—4]. К этой серии работ можно отнести и исследования Г. В. Пигулевского [50] по превращению эфирных масел и смол у хвойных. Электронно-микроскопическое изучение формирования смоляных ходов в первичной коре хвойных, проведенное А. Е. Васильевым [9—11], показало, что эпителий синтезирует смолу в период развития смоляного хода, затем он образует преимущественно эфирные масла и смолообразные продукты, но при повреждении может снова перейти к синтезу смолы.

В 60-е годы начались и впоследствии активизировались сравнительно-анатомические исследования коры, цель которых состояла не только в установлении многообразия ее структуры у разных в систематическом отношении пород деревьев, но и в выявлении общих закономерностей ее развития. Эти работы были начаты почти одновременно в Московском университете [38] и в Воронежском лесотехническом институте [52]. Четверть века назад и в настоящее время сравнительно-анатомические исследования коры проводились и проводятся узким кругом ботаников, но полученные за это время результаты представляют несомненный научный интерес.

Основное внимание было уделено изучению коры хвойных. Это не случайно. Хвойные — достаточно большая группа растений, включающая 55 родов (свыше 500 видов). Все хвойные — древесные растения, а такая однородность жизненных форм позволяет получить вполне сопоставимый материал. Кора хвойных, среди которых много экономически ценных пород, изучена лучше коры лиственных деревьев, поэтому многочисленные, хотя и фрагментарные, сведения об ее анатомических особенностях, имеющиеся в мировой литературе, могли быть привлечены к решению ряда теоретических вопросов. Сейчас мы располагаем данными о структуре коры примерно у 130—140 видов, большая часть которых — около 90 — принадлежит к семейству сосновых. Практически исследованы все представители этого семейства отечественной флоры и многие интродуцированные в нашей стране.

В результате исследований выяснены особенности строения первичной коры молодых побегов, в том числе их смолоносной системы, установлена ее связь со смолоносной системой боковых органов и выявлены диагностические признаки [21, 42, 55]. Изучен гистологический состав луба, топографические особенности структурных элементов, характер их возрастных преобразований и строение корки; определены вариации размеров ситовидных клеток, волокон, тяжелой паренхимных клеток, лучей; проведены цитологические исследования развития ситовидных клеток [13, 14, 39] и тяжелой паренхимы [40], изучены цитоплазматические контакты между проводящими и ассоциированными с ними паренхимными клетками [15, 16].

Выявлены признаки, имеющие диагностическое значение, и составлены ключи для определения принадлежности древесных пород по микроструктуре луба к тому или иному семейству и роду сосновых [41, 46]. Эти работы имеют важное значение для идентификации коры современных растений по ее остаткам, в которой заинтересованы специалисты в области биологических экспертиз, а также биостратиграфии. Практический и теоретический интерес представляют составленные В. М. Ереми-

ным ключи для видовой диагностики представителей семейства сосновых [20, 23—25, 27]. Однако следует иметь в виду, что для хвойных обычна гибридизация [5], приводящая к разным комбинациям признаков, отличающихся большой изменчивостью у разных экземпляров одного вида и даже в разных участках ствола. Поэтому предложенные Ереминым ключи следует применять с большой осторожностью.

Благодаря исследованию коры определены взаимоотношения между родами сосновых по анатомическим особенностям луба [4, 26], которые несколько стлчаются у взаимоотношений, устанавливаемых по ксилотомическим [6] и морфологическим признакам [63]. Это доказывает, что эволюционная специализация древесины и луба не во всех родах сосновых шла параллельно.

Сделана попытка составления кодекса примитивности признаков строения коры у представителей семейства сосновых [22, 26]. Однако, несмотря на теоретическую значимость этой работы, увлечение подобными кодексами не оправдано. Вряд ли, например, следует считать диффузную паренхиму хвойных признаком более примитивным, чем ее расположение тангентальными слоями, на том основании, что она встречается только в лубе очень молодых побегов. Тип расположения паренхимы в большой степени зависит от общего числа образованных камбием элементов, соотношения между проводящими и паренхимными клетками, а также от деятельности камбия, которая с возрастом принимает упорядоченный характер. Палеоботанических данных, подтверждающих это направление эволюции способа расположения паренхимы в пределах годового прироста луба, нет. Напротив, имеются сведения о том, что у древнейших представителей *Progymnospermopsida*, которые обсуждаются в качестве возможных предков голосеменных, выявлена тенденция к расположению структурных элементов луба тангентальными слоями [70, 75]. Вряд ли целесообразно составление кодексов примитивности признаков луба не только для одного семейства, но и для всего подкласса хвойных. Луб эволюционировал как целостная структурно-функциональная система, и было бы неверно рассматривать его эволюцию как совокупность преобразований отдельных признаков.

Результаты проведенных исследований позволили установить два направления эволюционного развития луба хвойных. Одно из них характеризовалось паличием в лубе лишь двух основных структурных компонентов — рано отмирающих ситовидных и паренхимных клеток, значение и общий объем которых с возрастом увеличивались. Это направление привело к образованию структурного типа луба, свойственного представителям семейства сосновых. Второе направление эволюционного развития луба было связано с его обогащением волокнами и тенденцией к тангентальной слоистости, приведшей в итоге к расположению гистологических элементов четырехрядными слоями: волокна, ситовидные клетки, паренхимные клетки, ситовидные клетки, волокна и т. д. Этот тип строения луба, названный типом тиссовых, встречается во всех семействах хвойных, кроме сосновых и араукариевых. Происхождение структурного типа араукариевых также связано с этим направлением, так как у араукариевых, как и у остальных хвойных, за исключением сосновых, оболочки всех элементов, слагающих луб, инкрустированы мелким кристаллическим песком, но тангентальная слоистость в их расположении не выражена. На основании ботанико-географического материала и, к сожалению, весьма скудных палеоботанических данных сделан вывод о том, что структурная специализация каждого из названных типов была неразрывно связана с климатическими условиями произрастания видов и что становление структурного типа тиссовых было следствием двух эволюционных процессов: параллелизма, приведшего к появлению общих признаков в двух группах родственных семейств — тиссовых, головчатотиссовых и подокарповых, с одной стороны, кипарисовых и таксодиевых, с другой, а также конвергенции, следствием кото-

рой оказалась общность строения луба у двух этих неродственных групп семейств [43, 44].

На основании анатомического изучения коры сделано заключение об обособленности сосновых от остальных семейств хвойных и продемонстрирована возможность использования признаков строения луба в систематике растений, в том числе для разработки системы семейства сосновых и уточнения объема порядков хвойных [26, 44].

Таким образом, исследование коры хвойных показало, что этот раздел анатомии растений не только имеет непосредственный выход в практику. Он тесно связан также с другими ботаническими дисциплинами — ботанической географией, систематикой и имеет важное значение для уточнения некоторых вопросов филогении.

Если за 25 лет в изучении коры хвойных ученые продвинулись довольно далеко, то изучение коры лиственных пород пока остается на стадии накопления фактического материала. К настоящему времени изучены особенности развития перидерм у ряда растений [67], а также анатомические признаки коры основных лесобразующих пород СССР — березы, дуба, ольхи, осины, клена, ясеня и некоторых других, выявлены особенности строения коры сеянцев, отмечены различия в строении коры ветвей и корней, определены ярусные изменения в ее строении, изучено развитие в коре механических элементов и т. п. Иначе говоря, охвачен широкий круг интересных вопросов, но каждое из этих исследований проведено на ограниченном материале [32—36, 53, 54, 56—58, 60, 61], не позволяющем сделать существенные обобщения.

Таковы итоги анатомических исследований коры древесных растений в нашей стране. Каковы же перспективы их дальнейшего развития?

Ведущим направлением исследований должно оставаться сравнительно-анатомическое. При этом необходимо усилить внимание к изучению коры лиственных древесных пород.

Заключительным этапом анатомических исследований всегда является составление описаний. Для того чтобы описания строения коры были понятны всем, очень важно разработать унифицированную терминологию и планы описаний. Кое-что в этом направлении сделано: составлен словарь терминов, используемых для описания коры хвойных, предложен план описания [45]. В уточнении терминологии заинтересованы не только специалисты в области изучения коры; оно имеет важное значение и для совершенствования преподавания анатомии растений в высших учебных заведениях. Поэтому широкое участие научной общественности в обсуждении этих вопросов не только желательно, но и необходимо.

Микроскопические исследования должны сопровождаться подробным изучением макроскопических признаков коры, в том числе степени их варьирования в пределах одной породы. На сильную изменчивость макроскопических признаков коры елей обыкновенной и сибирской обратил внимание Л. Ф. Правдин [51], большие различия в строении коры березы пушистой отметил В. В. Коровин [32]. Значительный интерес представляет установление связи между строением луба, особенностями образования корки и характером ее поверхности, что имеет важное диагностическое значение.

Дальнейшее развитие должно получить и онтогенетическое направление исследований, в том числе изучение особенностей формирования годовых приростов луба. Наряду со светооптическими к решению вопросов, связанных с развитием коры, необходимо привлекать электронно-микроскопические исследования, дающие представление о тонкой структуре и метаболизме гистологических элементов в разные периоды их жизни. Однако увлечение электронной микроскопией в ущерб световой не может быть оправдано.

В наше время, когда вопросы экологии и охраны окружающей среды волнуют все человечество, экологическая анатомия должна занять

одно из ведущих мест в комплексном исследовании коры, тем более, что кора оказалась чутким индикатором загрязненности воздуха [71, 73]. Изучение анатомических особенностей коры древесных растений, растущих в промышленных районах с высокой загрязненностью воздуха, имеет важное значение прежде всего при подборе растений для озеленения населенных мест, а также для лесоразведения.

Анатомия коры служит показателем общего состояния растения, поэтому интересно выяснить, как она меняется у деревьев, растущих в разных типах леса, в разных климатических зонах, при разной густоте древостоя и т. д. Результаты этих исследований могут иметь большое практическое значение, если полученный материал статистически достоверен. Современные методы математической обработки цифровых данных с помощью ЭВМ должны стать неотъемлемой частью количественно-анатомических исследований.

Анатомические исследования должны составить теоретическую базу для рационального использования коры, относящейся к лесосырьевым ресурсам как отход деревообработки. Вовлечение коры в промышленное производство стало одной из актуальных проблем всего мирового хозяйства [64]. Только в нашей стране, по скромным подсчетам, ежегодно накапливаются миллионы тонн коры.

В настоящее время разработаны способы приготовления из коры компостированных удобрений, в измельченном виде ее употребляют для мульчирования почвы, так как кора содержит все элементы питания, кроме азота [12, 17, 18]. На получаемых из коры путем ее окисления растворах оксидантов, содержащих органические кислоты и продукты гидролиза полисахаридов, рекомендуют выращивать кормовые дрожжи, из которых готовят белково-витаминный концентрат, успешно применяемый в животноводстве [19, 49, 68]. Предпосевное опудривание семенного материала порошком из коры хвойных, обладающим бактерицидными свойствами, положительно сказывается на всхожести семян, росте и развитии растений, их устойчивости к заболеваниям. В итоге это позволяет увеличить урожайность сельскохозяйственных культур, в том числе хлебных злаков [37]. В нашей стране и за рубежом доказана принципиальная возможность использования коры в химической промышленности, для изготовления стройматериалов, применяемых в жилищном и дорожном строительстве, производства газообразного и брикетированного топлива [12, 17, 65].

Анатомические и микрохимические исследования коры каждой конкретной породы в конкретных условиях ее обитания могут оказать действенную помощь при разработке оптимальных способов ее утилизации. Так, например, обилие в коре дуба и ольхи дубильных веществ, ингибирующих клеточные деления, свидетельствует о нецелесообразности ее использования в производстве удобрений. Из-за отсутствия в лубе одревесневших элементов, повышающих физико-механические свойства коры [72], основную кору не имеет смысла применять для изготовления стройматериалов. Более пригодны для этой цели кора бука, граба и других пород, луб которых содержит толстостенные одревесневшие клетки. Мощное развитие в лубе липы, каштана, ивы волокон позволяет рассматривать кору этих пород как потенциальное сырье для целлюлозно-бумажной промышленности.

Таким образом, рациональное использование коры древесных растений может иметь существенное значение и для реализации Продовольственной программы, и для укрепления сырьевой базы ряда отраслей промышленности.

Литература

1. Адамович Э. И. Строение смолоносной системы у пихты сибирской. — В сб.: Пути расширения сырьевой базы подсоски лесов Урала и Сибири. Свердловск, 1960, с. 88.

2. Адамович Э. И. К вопросу о накоплении и истечении камеди у лиственницы сибирской. — В сб.: Пути расширения сырьевой базы подсоски лесов Урала и Сибири. Свердловск, 1960, с. 114.
3. Адамович Э. И. Смолоносная система ели сибирской (*Picea obovata* Ldb.) — Лесн. журн., 1960, № 5, с. 24.
4. Адамович Э. И. Смоляные вместилища туи западной. — Ботан. журн., 1964, т. 49, вып. 3, с. 403.
5. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР Л., 1978.
6. Будкевич Е. В. Древесина сосновых. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961.
7. Ванн С. И. Макроскопическое строение коры главных древесных пород. — Тр. Лесотехн. академии им. С. М. Кирова, 1938, № 51, с. 3.
8. Ванн С. И. Определитель древесных пород по коре. — В кн.: Определитель древесных пород / Под ред. В. Н. Сукачева. Л., 1940, с. 461.
9. Васильев А. Е. Некоторые особенности субмикроскопической структуры секторной системы растений в связи с ее функциональным значением. — Растительные ресурсы, 1966, т. 2, № 3, с. 331.
10. Васильев А. Е. О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке (данные электронной микроскопии). — Растительные ресурсы, 1970, т. 5, № 1, с. 29.
11. Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977.
12. Воробейчик Б. Ю. Промышленное использование коры. М., 1976.
13. Гамалей Ю. В. Ф-белок в ситовидных клетках хвойных (по данным электронной микроскопии). — Ботан. журн., 1973, т. 58, вып. 7, с. 981.
14. Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы. — Ботан. журн., 1981, т. 66, вып. 8, с. 1081.
15. Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы. — Ботан. журн., 1981, т. 66, вып. 9, с. 1233.
16. Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Структура паренхимных клеток флоэмы, секретирующих сахара. — Тезисы докладов I Всесоюзной конференции по анатомии растений. Л., 1984, с. 42.
17. Гелес И. С., Коржицкая Э. А., Агеева М. И. Некоторые направления использования коры и отходов окорки. М., 1981.
18. Гришкова Л. А. Биологические основы подготовки отходов окорки целлюлозно-бумажных производств для переработки удобрений под сельскохозяйственные и лесные культуры. Автореф. канд. дис. Л., 1972.
19. Давыдова Л. Н. Исследование окисления коры лиственницы в среде азотной кислоты с получением биостимулятора и кормовых дрожжей. Автореф. канд. дис. Красноярск, 1976.
20. Еремин В. М. Ключи для определения некоторых дальневосточных хвойных по анатомической структуре коры. — Сб. тр. ДальНИИЛХ, 1974, вып. 12, с. 158.
21. Еремин В. М. Анатомия смолоносной системы некоторых пихт, елей, лиственниц и сосен. — Биол. науки, 1975, № 3, с. 52.
22. Еремин В. М. К вопросу о филогенетической специализации элементов вторичной флоэмы в сем. Pinaceae Lindl. — Лесн. журн., 1976, № 2, с. 5.
23. Еремин В. М. Анатомия коры видов *Picea* Советского Союза. — Ботан. журн., 1976, т. 61, вып. 5, с. 700.
24. Еремин В. М. Анатомия коры видов *Pinus* (Pinaceae) Советского Союза. — Ботан. журн., 1978, т. 63, вып. 5, с. 649.
25. Еремин В. М. Анатомия коры видов рода *Larix* (Pinaceae) Советского Союза. — Ботан. журн., 1981, т. 66, вып. 11, с. 1595.
26. Еремин В. М. Сравнительная анатомия коры сосновых. — Автореф. докт. дис. Кишинев, 1984.
27. Еремин В. М., Раскатов П. Б. Анатомическое строение коры пихт Советского Союза. — Ботан. журн., 1974, т. 59, вып. 5, с. 680.
28. Иванов Л. А. Проблема смолообразования как теоретическая основа терпентинного промысла в СССР. — Сов. ботаника, 1933, № 1, с. 77.
29. Иванов Л. А. Биологические основы использования хвойных СССР в терпентинном производстве. М.-Л., 1934.
30. Иванов Л. А. Биологические основы добывания терпентина в СССР. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1961.
31. Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937.
32. Коровин В. В. Структурные особенности коры березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) — Биол. науки, 1970, № 11, с. 55.
33. Косиченко Н. Е. Возрастные изменения анатомической структуры флоэмы осины *Populus tremula* L. — Биол. науки, 1969, № 1, с. 61.
34. Косиченко Н. Е. Результаты анатомо-гистохимического изучения млечников клена. — В сб.: Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск, 1975, вып. 3, с. 73.
35. Косиченко Н. Е., Раскатов П. Б. Сравнительное изучение элементов флоэмы в побегах и стволах осины, липы и ясеня. — В сб.: Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск, 1972, вып. 1, с. 62.

36. Косиченко Н. Е., Раскатов П. Б. Однолетняя флоэма ясеня обыкновенного и зависимость ее структуры от положения в стволе дерева. — Науч. зап. Воронеж. отд. Всес. ботан. об-ва, 1974, с. 68.
37. Кривых Ф. П., Дмитриева Л. Использование некоторых растительных ресурсов для протравливания семян. — Тезисы докладов Всесоюзной конференции «Продукты переработки древесины — сельскому хозяйству». Рига, 1973, вып. 1, с. 80.
38. Лотова Л. И. Анатомия побегов двух жизненных форм можжевельника. — Биол. науки, 1962, № 3, с. 113.
39. Лотова Л. И. О многоядерной стадии развития ситовидных элементов и трахеид хвойных растений. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение, 1967, № 5, с. 137.
40. Лотова Л. И. Формирование тяжелой лубяной паренхимы у хвойных растений. — Биол. науки, 1968, № 3, с. 77.
41. Лотова Л. И. О корреляции анатомических признаков древесины и луба в семействе сосновых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение, 1975, № 1, с. 41.
42. Лотова Л. И. Смоловыделительная система коры хвойных растений. — Биол. науки, 1979, № 3, с. 55.
43. Лотова Л. И. Структурные типы луба хвойных растений. I. Общая характеристика структурных типов и обсуждение признаков, используемых для выяснения их эволюции. — Биол. науки, 1981, № 2, с. 71.
44. Лотова Л. И. Структурные типы луба хвойных растений. II. Возможные направления структурной эволюции луба. — Биол. науки, 1981, № 5, с. 66.
45. Лотова Л. И. Об описании коры хвойных растений. — Биол. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 2, с. 81.
46. Лотова Л. И. Определение семейств хвойных по анатомическим признакам луба. — Биол. науки, 1982, № 2, с. 71.
47. Мерклин К. Анатомия коры и древесины стебля разных лесных деревьев и кустарников России. СПб, 1857.
48. Никитин А. А. К вопросу о структуре и возникновении смолеместилец пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР Сер. V, 1961, вып. 9, с. 159.
49. Николаева Г. В., Левин Э. Д., Левдикова В. Л. Получение биомассы на основе жидких продуктов предгидролиза коры лиственницы сибирской. — Тезисы докладов Всесоюзной конференции «Продукты переработки древесины — сельскому хозяйству». Рига, 1973, вып. 1, с. 145.
50. Пигулевский Г. В. Образование и превращение эфирных масел и смол хвойных. Л., 1939.
51. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская. М.: Наука, 1975.
52. Раскатов П. Б. Структура коры белой пихты. — Лесн. журн., 1964, № 3, с. 40.
53. Раскатов П. Б. Зависимость анатомического строения коры осины от возраста ствола и скорости его роста в толщину. — Науч. зап. Воронежск. отд. Всес. ботан. об-ва, 1966, с. 125.
54. Раскатов П. Б. Анатомическое строение коры дуба черешчатого. — В сб.: Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск, 1974, вып. 2, с. 101.
55. Раскатов П. Б., Еремин В. М. Смолоносная система в коре дальневосточных сосен *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. rhinila* (Pall.) Rgl. и *P. linebris* Kom. — Ботан. журн., 1971, т. 56, вып. 7, с. 1001.
56. Раскатов П. Б., Косиченко Н. Е. К характеристике элементов флоэмы в различных участках ствола осины *Populus tremula* L. — Ботан. журн., 1968, т. 53, вып. 11, с. 1616.
57. Савельева Т. Е. Сравнительно-анатомическая структура коры корней и ветвей некоторых древесных пород. Автореф. канд. дис. Воронеж, 1973.
58. Самсонова Т. Н. Диагностические признаки строения коры некоторых видов кленов. — Криминалистика и судебная экспертиза. Республиканский межведомственный сборник научных и научно-методических работ. Киев, 1975, вып. 11, с. 329.
59. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
60. Спесивцева В. И. Развитие анатомической структуры коры у сеянцев древесных растений. Автореф. канд. дис. Воронеж, 1983.
61. Талалуева Л. В. Особенности анатомического строения коры стебля некоторых видов рода *Betula* (Betulaceae) Ботан. журн., 1985, т. 70, вып. 4, с. 490.
62. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954.
63. Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 1.
64. Цывин М. М. Использование древесной коры. М.: Лесн. пром-сть, 1973.
65. Цывин М. М., Попова К. А. Использование древесной коры. М., 1980.
66. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979.
67. Шамбетов С. Ш. Вторичные структурные изменения в коре годичных побегов древесных растений. Автореф. канд. дис. Л., 1958.
68. Шарков В. И., Дмитриева О. А., Неокесарийская И. Г. Получение кормовых дрожжей из древесной коры, обработанной кислородом воздуха. —

- Тезисы докладов Всесоюзной конференции «Продукты переработки древесины — сельскому хозяйству». Рига, 1973, вып. I, с. 122.
69. Яценко Хмелевский А. А. Анатомия древесины — современное состояние и перспективы. — Тезисы докладов Всесоюзной конференции по современным проблемам древесиноведения. Минск, 1971, с. 45.
 70. Beck Ch. B. *Teraxylopteris schmidtii* gen. et sp. nov., a probable pteridosperm precursor from the Devonian of New York. — Amer. Journ. Bot., 1957, v. 44, № 4, p. 350.
 71. Kocúrik S., Šmidt I. Borka — indikátor znečistenia ovdužia — Zb. ref. z. 3-go Zjardu Slov. bot. spoločn. pri SAV. Zvolen-Bratislava, 1980.
 72. Lamb F. M., Marden R. M. Bark specific gravities of selected Minnesota tree species. — Forest. Prod. Journ., 1968, v. 18, № 9, p. 76.
 73. Lötschert W., Köhm H.-J. Characteristics of tree bark as an indicator in high-immission areas. — Oecologia, 1977, v. 27, № 1, p. 47.
 74. MacDaniels L. H. The histology of the phloem in certain woody angiosperms. — Amer. Journ. Bot., 1918, v. 7, № 7, p. 347.
 75. Scheckler S. E., Banks H. P. Anatomy and relationships of some Devonian Prorynosperms from New York. — Amer. Journ. Bot., 1971, v. 58 № 8, p. 737.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 3 июля 1985 г.

УДК 591.5:621.9.04:597

ОБЗОРНЫЕ И ПРОБЛЕМНЫЕ СТАТЬИ

(-925.16)

К ПРОБЛЕМЕ СИМПАТРИЧЕСКОГО ФОРМО- И ВИДООБРАЗОВАНИЯ У РЫБ

К. А. Савваитова

На примере видов, относящихся к разным таксонам, демонстрируются стадии процесса симпатрического формообразования — от группировок, возникающих в онтогенезе одного поколения, и группировок, взаимодополняющих друг друга и размножающихся совместно, до репродуктивно обособленных, достигших видového ранга. Показано, что незавершенные стадии процесса чаще встречаются в нестабильных условиях (особенно в высоких широтах). Такое состояние при соответствующих обстоятельствах может оставаться эволюционно устойчивым неограниченное время. В стабильных условиях тропических водоемов возникают «букеты» симпатрических видов. В основе симпатрической дивергенции лежат трофическая дифференциация, различия в темпе роста, сроках и местах размножения; дивергенция по экологическим признакам происходит одновременно с уменьшением потока генов. Формо- и видообразование в разных широтах — это разные ступени одного процесса. Дифференциация одних и тех же популяций может происходить в широком диапазоне условий. Процессы аллопатрической и симпатрической дивергенции дополняют друг друга. Границы между ними часто условны и разграничить их у рыб, особенно в озерах, иногда невозможно.

On example of fishes, belonging to different taxa, stages of sympatric speciation are illustrated — from grouping, arising in ontogenesis of one generation or those which supplement each other and spawn together, to those which have achieved the level of different species and are reproductively isolated. The uncompleted stages of sympatric speciation are demonstrated to be correlated primarily with unstable environment (especially in high latitudes). This state can in certain conditions be evolutionary stable for an unlimited period of time. In stable environment of tropical reservoirs sympatric «species flocks» arise. The basis of the sympatric divergence is trophic differentiation, differences in growth rate, in spawning grounds and in spawning time; sympatric speciation is characterized by ecological differentiation as well as by decrease in gene flow, both processes take place simultaneously. Divergence of species and intraspecific forms in different latitudes are different stages of one process. Differentiation of the same population can take place in wide range of conditions. The processes of allopatric and sympatric speciation supplement each other. Boundaries between them are often vague and it is sometimes impossible to discriminate these two processes, especially in the studies of lake fishes.