

## ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ ЛИСТВЕННИЦ ПО ПРИЗНАКАМ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ

Н. И. Блохина

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

В. Л. Комарову (1934) принадлежит критический обзор рода Лиственница в 30-томной сводке «Флора СССР». Изучением лиственниц занимались В. Н. Сукачев (1924), Н. А. Пономарев (1934), Б. П. Колесников (1946), Н. В. Дылис (1947, 1961), Е. В. Будкевич (1956, 1961), Т. П. Ильченко (1973), Л. К. Поздняков (1975), Е. Г. Бобров (1972, 1978) и др. Однако до сих пор не разрешены противоречия в понимании разными авторами видового разнообразия лиственниц, систематика которых основана на строении шишек и хвои без учета данных по анатомии древесины.

Тем не менее систематическая (диагностическая) анатомия древесины лиственниц далека от совершенства. Древесина лиственниц, подобно древесине других хвойных, имеет довольно однотипное анатомическое строение. Многие диагностические признаки изменяются с возрастом дерева и в зависимости от экологических условий его произрастания. Так, размеры элементов обычно значительно меньше в молодой древесине; древесина веток отличается от зрелой древесины ствола, но древесина, отложенная камбием в молодом возрасте, еще больше отличается от древесины, откладываемой камбием в зрелом возрасте. Таким образом, ткани, которые дифференцируются из молодого камбия, отличаются от зрелой древесины большим числом примитивных признаков, чем молодая древесина, которая дифференцируется из старого камбия веток зрелого дерева (Чавчавадзе, 1979).

Смена признаков молодой древесины признаками зрелой, как продемонстрировала Е. С. Чавчавадзе (1979), имеет определенную направ-

ленность. Однако онтогенез древесины у разных видов протекает с неодинаковой скоростью. Хотя у большинства крупных деревьев признаки окончательной (дефинитивной) структуры зрелой древесины формируются к 15-20(30) годам (Яценко-Хмелевский, 1954б), у хвойных этот срок более растянут и некоторые ювенильные признаки могут сохраняться в древесине 50-60 лет (Чавчавадзе, 1979). Замечено также, что в засушливых условиях темп онтогенеза ускоряется и, наоборот, замедляется при произрастании дерева в высокогорных и арктических условиях (Чавчавадзе, 1979).

Необходимо учитывать и тот факт, что признаки анатомического строения древесины подвержены колебаниям не только в различных годичных слоях, но и в различных участках одного и того же годичного слоя, т.е. в ранней и поздней древесине; наблюдаются отличия и в строении древесины на различной высоте от почвы.

Таким образом, в систематике следует использовать только признаки зрелой (не моложе 20 лет) древесины ствола на высоте груди около 1,3-1,5 м от почвы. При определении древесины необходимо просматривать несколько годичных слоев, высоту лучей просчитывать не менее как на 20 лучах, причем на разных участках среза, описывать отдельно признаки ранней и поздней древесины (Яценко-Хмелевский, 1954б).

По мнению Е. С. Чавчавадзе (1979), характеристика семейств хвойных по анатомическому строению древесины в целом довольно расплывчата, тогда как в характеристике рода могут присутствовать один или два признака, которые отличают его от близких родов. Однако древесина рода *Larix* по анатомическому строению трудно отличима от древесины рода *Picea*, а иногда и *Pseudotsuga*. Проблема разделения этих родов, особенно *Larix* и *Picea*, давно занимает ксилотомов. Как отмечает Е. В. Будкевич (1961), для распознавания древесины лиственницы предлагалось даже использовать высоту луча и размер трахеид в микрометрах, отношение длины трахеид к их ширине, отношение длины трахеид к длине лучей, но эти признаки все же не являются диагностическими и могут применяться только в качестве дополнительных.

Изучение древесин третичных хвойных и необходимость идентификации ископаемых древесных остатков, среди которых встречаются и древесины лиственниц, побудили автора проанализировать описания анатомического строения древесины современных *Larix*, *Picea* и *Pseudotsuga* и попытаться разобраться в возможности их разделения.

На основании литературных данных (Яценко-Хмелевский, 1954а; Будкевич, 1956, 1961; Вихров, 1959; Грегусш, 1963; Чавчавадзе, 1979; Атлас древесины..., 1992; Greguss, 1950, 1955, 1972) была составлена срав-

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОДОВ *LARIX*, *PICEA*  
И *PSEUDOTSUGA* ПО ОСНОВНЫМ ДИАГНОСТИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ  
АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ**

нительная таблица анатомических признаков строения древесины этих родов и выявлены диагностические признаки, в качестве которых предложено использовать: характер поровости радиальных стенок трахеид ранней древесины (рядность пор, их очертания, расположение по длине трахеиды, диаметр однорядных пор и наличие крассул); расположение вертикальных смоляных ходов в годичном слое; количество клеток эпителия, выстилающих вертикальные и горизонтальные смоляные ходы; очертания горизонтальных смоляных ходов, размер их клеток эпителия относительно окружающих клеток луча и расположение смоляных ходов в лучах (рядность лучей и протяженность однорядных окончаний); характер внутренних стенок лучевых трахеид; наличие спиральных утолщений (табл. 1).

Проведенный сравнительный анализ показал, что лиственница отличается преобладающим развитием на радиальных стенках трахеид ранней древесины двурядных супротивных пор часто с горизонтальной или одновременно с горизонтальной и вертикальной линией контакта. Такие поры равномерно располагаются по длине трахеид или приурочены к их окончаниям. Реже встречаются однорядные поры, равномерно и, как правило, близко расположенные друг к другу по длине трахеиды. Однако в обоих случаях преобладают овальные, слегка вытянутые горизонтально поры. Е. С. Чавчавадзе (1979; Атлас древесины..., 1992) указывает на присутствие у некоторых видов (*Larix occidentalis* Nutt. и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) трех- и даже четырех-, пятирядных (*L. gmelinii*) супротивно расположенных пор, приуроченных, очевидно, к окончаниям трахеид. Крассулы располагаются не только между двурядными, но и между однорядными порами.

В древесине ели преобладают однорядные поры, равномерно и, как правило, свободно расположенные по длине трахеиды; иногда среди них в небольшом количестве встречаются двурядные супротивные поры с вертикальной линией контакта и расположенными между ними крассулами. В обоих случаях поры округлые. Такой же тип поровости характерен и для псевдотсуги, но с более частой встречаемостью двурядных пор.

Лиственница характеризуется наиболее крупными однорядными порами радиальных стенок трахеид ранней древесины: диаметр пор варьирует от 18-20 до 20-25 и даже 27(30) мкм. В древесине ели такие поры имеют диаметр 15-18, иногда до 24 мкм. Наиболее мелкие поры у псевдотсуги – до 20 (чаще 10-16) мкм в диаметре.

У лиственницы вертикальные смоляные ходы располагаются по всему годичному слою, преобладая в поздней древесине; у ели и псевдотсуги они всегда отсутствуют в первых слоях ранней древесины, появляясь только в середине годичного слоя.

Анатомические признаки	<i>Larix</i> Mill.	<i>Picea</i> Dietr.	<i>Pseudotsuga</i> Carr.
Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины:			
однорядная	+	+	+
двурядная	++	+-	+
трехрядная	+-	-	-
четырёх-, пятирядная	+--	-	-
очертания пор:			
округлые	+	+	+
овальные	++	-	-
диаметр однорядных пор, мкм	18-27(30)	15-18(24)	10-16(20)
линия контакта двурядных пор:			
вертикальная	+	+	+
горизонтальная	++	-	-
расположение крассул между порами:			
однорядными	+	-	-
двурядными	+	+	+
Вертикальные смоляные ходы:			
расположение в годичном слое:			
ранняя древесина	+	-	-
середина слоя	+	+	+
поздняя древесина	++	++	++
количество клеток эпителия	8-15(20)	(6)8-12(15)	(4-6)8-12
Горизонтальные смоляные ходы:			
количество клеток эпителия	(5-7)8-12(20)	(5)6-10(15)	(4)5-7(8)
очертания смоляных ходов:			
пяти-, шестиугольные	-	-	+
округлые	+	+	-
овальные	+	+	-
размер клеток эпителия (относительно клеток луча):			
равны	-	+	+
меньше	+	-	-
расположение смоляных ходов в лучах:			
двурядных	+	+	+
трехрядных	+	+	+
четырёхрядных	-	+	-
однорядные окончания лучей:			
равные	+--	+	+
резко неравные	++	+--	+--
Внутренние стенки лучевых трахеид:			
гладкие	+	+	+
мелкозубчатые	+--	++	++
зубчатые	-	+--	+--

Анатомические признаки	<i>Larix</i> Mill.	<i>Picea</i> Dietr.	<i>Pseudotsuga</i> Carr.
Спиральные утолщения:			
встречаемость в годичном слое:			
ранняя древесина	-	+-	+
поздняя древесина	+-	+	+-
на стенках вертикальных трахеид	+-	+	+
на стенках лучевых трахеид	+-	+-	+

Примечание. Здесь и в табл. 2, 4 (+) – признак присутствует, (-) – отсутствует, (++) – преобладает, (+-) – встречается редко, (+--) – крайне редко

Древесина лиственницы отличается наибольшим числом клеток эпителия, выстилающих вертикальные смоляные ходы, – 8-15(20); у ели – (6)8-12(15); у псевдотсуги – (4-6)8-12 клеток эпителия. Подобная закономерность наблюдается и в горизонтальных смоляных ходах. У лиственницы они выстланы (5-7)8-12(20); у ели – (5)6-10(15) и у псевдотсуги только (4)5-7(8) клетками эпителия. Кроме того, у псевдотсуги горизонтальные смоляные ходы на тангентальном срезе обычно имеют пяти-шестиугольное очертание, чем отличаются от округлых и овальных, вытянутых вдоль луча смоляных ходов ели и лиственницы.

У лиственницы клетки эпителия, выстилающие горизонтальные смоляные ходы, меньше по размерам окружающих клеток луча, тогда как у ели и псевдотсуги они равны им.

У лиственницы и псевдотсуги горизонтальные смоляные ходы располагаются только в дву- и трехрядных лучах; у ели часто встречаются четырехрядные лучи со смоляными ходами, причем у одних видов они присутствуют наряду с дву- и трехрядными, у других – только вместе с трехрядными лучами.

В древесине ели лучи, содержащие смоляные ходы, как правило, с равными и не очень длинными однорядными окончаниями; у лиственницы однорядные окончания таких лучей состоят из резко неравного числа клеток и обычно имеют значительную протяженность. По мнению Е. В. Будкевич (1961), резко неравные однорядные окончания лучей – достаточно надежный признак отличия лиственницы от ели.

Отличительным признаком является и зубчатость внутренних стенок лучевых трахеид, характерная для древесины псевдотсуги и ели. Однако он плохо сохраняется в ископаемом состоянии и редко может быть использован для идентификации ископаемых древесин.

То же самое можно сказать и о спиральных утолщениях. Наличие их является важным диагностическим признаком, но в ископаемом состоянии они сохраняются редко. Иногда за них можно принять спиральную штриховатость, которая появляется в результате изменения мицеллярной структуры вторичной оболочки в процессе фоссилизации и, естественно, не может служить диагностическим признаком (Нащокин, 1968).

У псевдотсуги спиральные утолщения отчетливые, близко расположенные, присутствуют в ранней древесине и лишь изредка в небольшом количестве встречаются в поздней, причем как на стенках вертикальных трахеид, так и на стенках лучевых трахеид. У ели спиральные утолщения являются характерным признаком некоторых видов, присутствуют они в поздней древесине и лишь изредка в ранней, обычно на стенках вертикальных трахеид, иногда на стенках лучевых трахеид.

Спиральные утолщения могут появляться спорадически у некоторых видов лиственницы, но только в поздней древесине и главным образом на стенках вертикальных трахеид, изредка на стенках лучевых трахеид. Однако их присутствие более характерно для молодой (моложе 20 лет) древесины (Яценко-Хмелевский, 1954а; Вихров, 1959; Чавчавадзе, 1979; Атлас древесины..., 1992).

В качестве дополнительных диагностических признаков для разграничения родов *Larix*, *Picea* и *Pseudotsuga* по анатомическому строению древесины могут быть использованы (табл. 2): характер перехода от ранней древесины к поздней (как правило, резкий в древесине лиственниц); наличие пор на тангентальных стенках трахеид (у лиственницы *Larix griffithiana* (Lindl. et Gord.) Carr. они полностью отсутствуют) и диаметр этих пор (наибольший у лиственниц); высота однорядных лучей (в слоях клеток) и протяженность в них двурядных участков (более высокие у лиственницы); количество, тип и диаметр пор на полях перекреста (однако у ископаемых древесин бывает трудно определить настоящий тип пор из-за разрушения оболочки в процессе фоссилизации).

Таким образом, зрелая древесина лиственницы по комплексу диагностических признаков вполне отличима от зрелой древесины ели и псевдотсуги. Другое дело, когда речь идет о молодой древесине. Необходимо признать тот факт, что она действительно практически неразличима. Возможно, это является отражением общности происхождения данных родов. Однако анализ показал и то, что в родовых описаниях анатомические признаки, к сожалению, приводятся все вместе без упоминания, о какой собственно древесине идет речь: молодой или зрелой, ранней или поздней и т. д.

**ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ ДЛЯ РАЗДЕЛЕНИЯ  
РОДОВ *LARIX*, *PICEA* И *PSEUDOTSUGA*  
ПО АНАТОМИЧЕСКОМУ СТРОЕНИЮ ДРЕВЕСИНЫ**

Анатомические признаки	<i>Larix</i> Mill.	<i>Picea</i> Dietr.	<i>Pseudotsuga</i> Carr.
Переход от ранней древесины к поздней:			
постепенный	+	+	+
резкий	++	+--	+-
Поровость тангентальных стенок трахеид:			
в ранней древесине	+--	+-	+-
в поздней древесине	+-	+	+
диаметр пор, мкм	(4)6-8(10-14)	(4)6-8(9-12)	(3)4-6(8)
Однорядные лучи:			
высота (в слоях клеток)	1-30(40-46)	1-30(35-40)	1-24(40)
протяженность двурядных участков (в слоях клеток)	1-2(5)	1-2(5)	1-2(3)
Поровость полей перекреста:			
количество пор	1-6(7-10)	1-6(7-8)	1-4(6-7)
диаметр пор, мкм	(2)4-6(7)	(3)4-6(8)	2-6(8)
тип пор:			
пицеоидные	+++	++	+
таксодиоидные	-++	-+	-
купрессоидные	--+	-+	-+

В литературе неоднократно высказывалось мнение о том, что видовые отличия не находят отражения в признаках анатомического строения древесины, хотя и отмечалось, что некоторые виды довольно отчетливо могут быть отличимы друг от друга по комплексу диагностических признаков, а в некоторых случаях – по признакам чисто количественного характера (Яценко-Хмелевский, 1948; Чавчавадзе, 1979). Проведенный сравнительный анализ показал, что некоторые виды лиственницы обладают довольно четкими характеристиками и сравнительно хорошо отличаются от других представителей этого рода, а также от родов *Picea* и *Pseudotsuga*.

Попытка создания определительских ключей для рода *Larix* по признакам анатомического строения древесины предпринималась рядом ксилотомов. Однако критический анализ этих ключей выявил ошибки, допущенные в их составлении. Например, в основу ключа у П. Грегуша (1963; Greguss, 1955) было положено наличие или отсутствие на стенках лучевых трахеид спиральных утолщений. К сожалению, как отмечалось выше, этот признак практически невозможно использовать при опреде-

лении ископаемых древесин. Более того, согласно данному ключу, спиральные утолщения имеются только у *Larix lyallii* Parl., у остальных же 10 видов, приведенных в работах, они отсутствуют. Анализ же литературных данных показал, что спиральные утолщения на стенках лучевых трахеид могут встречаться также у *L. potaninii* Batal. и *L. occidentalis*, которые в ключе у П. Грегуша оказались вместе с лиственницами без спиральных утолщений.

Следующий пункт в рассматриваемом ключе – диаметр смоляных ходов, при этом не указывается, каких именно – вертикальных или горизонтальных. Характеристики видов основаны большей частью на изменении отдельных элементов в микрометрах, изобилуют численными значениями, и в целом ключ не удобен для определения не только ископаемых, но и современных древесин лиственниц. Более того, в работах Р. Greguss (1955, 1972) описания видов иногда расходятся с приведенными микрофотографиями и отсутствуют некоторые диагностические признаки, например рядность лучей, содержащих горизонтальные смоляные ходы, а также количество клеток эпителия, выстилающих смоляные ходы.

В «Атласе древесины и волокон для бумаги» (1992) приведен ключ для определения всего лишь четырех видов лиственницы: *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch, *L. occidentalis*, *L. gmelinii* и *L. leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord., к сожалению, без их описаний. Согласно данному ключу, в основу которого положены поровость полей перекреста и характер внутренних стенок лучевых трахеид, *L. laricina* имеет спиральные утолщения на стенках лучевых трахеид – признак, не отмеченный у данного вида другими ксилотомомы.

Внимательный анализ ключа, предложенного Е. В. Будкевич (1961), также выявил ряд погрешностей в его составлении, а именно: некоторые характеристики, используемые в ключе в качестве диагностических для тех или иных видов, не соответствуют приведенным ниже описаниям древесин этих видов. Например, *Larix occidentalis* по ключу имеет древесинную паренхиму с узелковыми поперечными стенками, однако в описании они указаны только гладкими. В описании древесины у *L. lyallii* приводится 5-12 клеток эпителия, выстилающих горизонтальный смоляной ход, а в ключе этот вид находится вместе с *L. laricina*, имеющей среди лиственниц наибольшее количество клеток эпителия – 12-20 (и более). Описание *L. olgensis* A. Ненгу составлено по древесине 15-летней веточки с диаметром окаймленных пор на радиальных стенках трахеид 12-15 мкм, в ключе же эта лиственница приведена вместе с видами, у которых диаметр пор 18-20 мкм. К тому же, признаки древесины ветки нельзя использовать в определительском ключе, особенно если для других видов при-

ведены признаки анатомического строения зрелой древесины. Имеются и другие замечания. Так, не всегда понятно, о размерах каких пор (однорядных или многорядных) на радиальных стенках трахеид идет речь и в какой древесине (ранней или поздней).

Все вышесказанное и привело автора к мысли рассмотреть описания анатомического строения древесины различных видов рода *Larix* и попытаться составить определительский ключ. Были проанализированы описания 13 из 16 (по Е. Г. Боброву, 1972) видов лиственницы (табл. 3). К сожалению, не удалось найти описаний *Larix mastersiana* Rehd. et Wils, распространенной в западной части провинции Сычуань в Китае; *L. cajanderi* Mayr, которую иногда рассматривают в качестве самостоятельного вида, отличного от *L. gmelinii*, и *L. alaskensis* W. Wight., выделяемую некоторыми авторами в самостоятельный вид, отличный от *L. laricina*. Не удалось также найти описаний гибридных лиственниц, за исключением *L. x polonica* Racib. et Szaf.

Таблица 3

**СПИСОК ВИДОВ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ  
В СРАВНИТЕЛЬНОМ АНАЛИЗЕ  
АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ**

N п/п	Вид	Литературный источник
1	<i>Larix griffithiana</i> (Lindl. et Gord.) Carr.	Будкевич (1961), Чавчавадзе (1979), Greguss (1972)
2	<i>L. potaninii</i> Batal.	Будкевич (1956, 1961), Грегуш (1963), Greguss (1955)
3	<i>L. occidentalis</i> Nutt.	Будкевич (1956, 1961), Грегуш (1963), Атлас древесины...(1992), Greguss (1955)
4	<i>L. lyallii</i> Parl.	Будкевич (1956, 1961), Грегуш (1963), Greguss (1955)
5	<i>L. leptolepis</i> (Siebold et Zucc.) Gord.	Будкевич (1956, 1961), Грегуш (1963), Атлас древесины...(1992), Greguss (1955)
6	<i>L. kamtschatica</i> (Rupr.) Carr.	Будкевич (1956, 1961), Грегуш (1963), Greguss (1955)
7	<i>L. olgensis</i> A. Henry	Будкевич (1961), Greguss (1972)
8	<i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.	Будкевич (1956, 1961), Грегуш (1963), Чавчавадзе (1979), Атлас древесины...(1992), Greguss (1955)
9	<i>L. principis-rupprechtii</i> Mayr	Greguss (1972)
10	<i>L. laricina</i> (Du Roi) K. Koch	Будкевич (1956, 1961), Грегуш (1963), Чавчавадзе (1979), Атлас древесины...(1992), Greguss (1955)

N п/п	Вид	Литературный источник
11	<i>L. sibirica</i> Ledeb.	Будкевич (1956, 1961), Вихров (1959), Грегуш (1963), Чавчавадзе (1979), Greguss (1955)
12	<i>L. x polonica</i> Racib. et Szaf.	Greguss (1972)
13	<i>L. decidua</i> Mill.	Будкевич (1956, 1961), Грегуш (1963), Чавчавадзе (1979), Greguss (1955)

Таблица 4

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТВЕННИЦ  
ПО ПРИЗНАКАМ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ**

N п/п	Анатомический признак	Секция		
		<i>Multiseriales</i>		
		Ряд		
		<i>Griffithianae</i>	<i>Potaniniana</i>	<i>Lyalliana</i>
		Вид		
		<i>Larix griffithiana</i>	<i>Larix potaninii</i>	<i>Larix occidentalis</i>
	Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины:			
1	однорядная	+	+	+
2	двурядная	+	+	+
3	трехрядная	-	-	-
4	четырёх-, пятирядная	-	-	-
5	диаметр однорядных пор, мкм	24-28(30)	18-20	18-20
6	Диаметр тангентальных пор, мкм	-	4-5(6)	5-6
	Спиральные утолщения:			
7	на стенках вертикальных трахеид	-	+-	+-
8	на стенках лучевых трахеид	-	+-	+-
9	Высота лучей (в слоях клеток)	1-32(35)	1-21(30)	1-25
	Количество клеток эпителия смоляных ходов:			
10	вертикальных	9-12	9-12	8-10
11	горизонтальных	8-12	8-10	7-10
	Лучи со смоляными ходами:			
12	двурядные	+	+	+
13	трехрядные	+	+	-
	Поровость полей перекреста:			
14	количество пор	1-4(6)	1-4(6)	1-6(7-10)
15	диаметр пор, мкм	5	4-5	(4)5-6
	тип пор:			
16	пицеоидные	+	+	+
17	таксодиоидные	-	-	-
18	купрессоидные	-	-	-

N п/п	Секция				
	<i>Multiseriales</i>	<i>Larix - Pauciseriales</i>			
	Ряд				
	<i>Lyallianae</i>	<i>Kaempferianae</i>	<i>Olgensiformes</i>	<i>Paucisquamatae</i>	
	Вид				
	<i>Larix lyallii</i>	<i>Larix leptolepis</i>	<i>Larix kamtschatica</i>	<i>Larix olgensis</i>	<i>Larix gmelinii</i>
1	+	+	+	+	+
2	+	+	++	++	++
3	-	-	-	-	+-
4	-	-	-	-	+++
5	24-27	20-24	18-21	20-24	18-25(27)
6	(4)5-6	(5)6-9(10)	6-8(10)	6-9(14)	(5)6-8(10)
7	+-	+-	-	-	-
8	+	-	-	-	-
9	1-30	1-30(37)	1-25(30)	1-30	1-25
10	8-13	8-12	8-15	8-12	8-12
11	5-12	6-12	8-10	8-12	8-12
12	+	+	+	+	+
13	+	-	+	?	+
14	1-6	1-6(7)	1-6(7)	1-6(8)	1-6(7)
15	4-6	4-6	2-5	4-5	6-7(8)
16	+	+	+	+	+
17	-	+-	+-	-	+-
18	-	-	-	-	-

Для каждого из анализируемых видов были составлены таблицы признаков анатомического строения древесины по каждому из цитируемых источников и затем дано сводное описание. Полученные обобщенные данные легли в основу сравнительной таблицы (табл. 4). Виды в таблице расположены в соответствии с системой Е. Г. Боброва (1972). На основании проведенного сравнительного анализа составлен дихотомический ключ для определения 10 видов лиственниц. В ключе не использованы виды *Larix olgensis*, *L. principis-rupprechtii* Мауг и *L. x polonica* из-за отсутствия в описаниях анатомического строения их древесины ряда важных диагностических признаков.

N п/п	Секция				
	<i>Larix - Pauciseriales</i>				
	Ряд				
	<i>Paucisquamatae</i>	<i>Americanae</i>	<i>Euroasiaticae</i>		<i>Europaeae</i>
	Вид				
	<i>Larix principis-rupprechtii</i>	<i>Larix laricina</i>	<i>Larix sibirica</i>	<i>Larix x polonica</i>	<i>Larix decidua</i>
1	?	+	+	+	+
2	?	++	++	+	++
3	?	-	-	-	-
4	?	-	-	-	-
5	?	18-21(24)	20-24	22-24	18-21
6	7-8	(5)6-9(10)	5-6(8)	12-14	5-6(8)
7	?	-	+-	?	+-
8	?	-	-	?	-
9	1-25	1-20(30)	1-25(30-35)	1-40	1-30(46)
10	9	12-20	8-15	10-14	8-12
11	9	12-20	8-12	10-12	7-10
12	+	+	+	?	+
13	?	+	+	?	+
14	1-4(5)	1-6(7)	1-5(6)	1-6	1-4(5-6)
15	5-6	4-6	4-6	5-6	4-6
16	+	+	+	?	+
17	-	-	+	?	+
18	-	-	+	?	+

Примечание. (?) – признак не указан

### КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *LARIX* MILL. ПО АНАТОМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ

1. Поры на тангентальных стенках трахеид отсутствуют.....  
Лучи с горизонтальными смоляными ходами дву- и трехрядные; высота однорядных лучей 1-30 и более слоев клеток; диаметр одноряд-

ных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины более 20 мкм; количество клеток эпителия вертикальных и горизонтальных смоляных ходов не более 12; на полях перекреста до 6 пор; спиральные утолщения полностью отсутствуют.

*Larix griffithiana* (Lindl. et Gord.) Carr.

- Поры на тангентальных стенках трахеид присутствуют ..... 2
- 2. Лучи с горизонтальными смоляными ходами только двурядные ..... 3
- Лучи с горизонтальными смоляными ходами дву- и трехрядные ..... 4
- 3. Высота однорядных лучей менее 30 слоев клеток ..... 4

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины не более 20 мкм; диаметр пор на тангентальных стенках трахеид не более 6 мкм; количество клеток эпителия вертикальных и горизонтальных смоляных ходов менее 12; на полях перекреста до 10 пор; спиральные утолщения на стенках лучевых трахеид присутствуют.

*Larix occidentalis* Nutt.

- Высота однорядных лучей 1-30 и более слоев клеток ..... 4

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины 20 мкм и более; диаметр пор на тангентальных стенках трахеид 6 мкм и более; количество клеток эпителия вертикальных и горизонтальных смоляных ходов не более 12; на полях перекреста до 7 пор; спиральные утолщения на стенках лучевых трахеид отсутствуют.

*Larix leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord.

- 4. Высота однорядных лучей не более 30 слоев клеток ..... 5
- Высота однорядных лучей 1-30 и более слоев клеток ..... 9
- 5. Количество клеток эпителия вертикальных смоляных ходов менее 15 ..... 6
- Количество клеток эпителия вертикальных смоляных ходов 15 и более ..... 8
- 6. Количество клеток эпителия горизонтальных смоляных ходов менее 12 ..... 4

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины не более 20 мкм; диаметр пор на тангентальных стенках трахеид не более 6 мкм; на полях перекреста до 6 пор; спиральные утолщения на стенках лучевых трахеид присутствуют.

*Larix potaninii* Batal.

- Количество клеток эпителия горизонтальных смоляных ходов не более 12 ..... 7
- 7. Диаметр пор на тангентальных стенках трахеид не более 6 мкм ..... 7

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины более 20 мкм; на полях перекреста до 6 пор; спиральные утолщения на стенках лучевых трахеид присутствуют.

*Larix lyallii* Parl.

- Диаметр пор на тангентальных стенках трахеид 6 мкм и более ..... 7

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины 20 мкм и более; на полях перекреста до 7 пор; спиральные утолщения полностью отсутствуют.

*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.

- 8. Количество клеток эпителия вертикальных и горизонтальных смоляных ходов не более 15 ..... 8

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины не более 20 мкм; диаметр пор на тангентальных стенках трахеид 6 мкм; на полях перекреста до 7 пор; спиральные утолщения полностью отсутствуют.

*Larix kamschatica* (Rupr.) Carr.

- Количество клеток эпителия вертикальных и горизонтальных смоляных ходов более 15 ..... 8

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины 20 мкм и более; диаметр пор на тангентальных стенках трахеид 6 мкм и более; на полях перекреста до 7 пор; спиральные утолщения полностью отсутствуют.

*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch

- 9. Количество клеток эпителия вертикальных и горизонтальных смоляных ходов не более 12 ..... 8

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины не более 20 мкм; диаметр пор на тангентальных стенках трахеид 6 мкм и более; на полях перекреста до 6 пор; спиральные утолщения на стенках лучевых трахеид отсутствуют.

– Количество клеток эпителия вертикальных и горизонтальных смоляных ходов не более 15 .....

Диаметр однорядных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины 20 мкм и более; диаметр пор на тангентальных стенках трахеид 6 мкм и более; на полях перекреста до 6 пор; спиральные утолщения на стенках лучевых трахеид отсутствуют.

*Larix sibirica* Ledeb.

Возможность применения составленного определительского ключа для диагностики древесины ископаемых лиственниц была опробована на материале по третичным древесинам из Хабаровского края, Сахалина, Приморья, Венгрии, Канады, Исландии и четвертичным – из Средней Сибири (табл. 5). Анализ описаний анатомического строения ископаемых древесин *Larix* показал, что древесины лиственниц, являющихся возможными предковыми формами тех или иных конкретных современных видов, сравнительно легко определяются по предложенному ключу; труднее обстоит дело с древесиными, сочетающими в себе признаки анатомического строения древесин двух современных видов. Однако анализ показал также, что к настоящему времени накопился довольно большой материал по ископаемым древесинам лиственниц, требующий в дальнейшем соответствующей ревизии. Во всяком случае древесины из миоцена Венгрии необходимо объединить под видовым названием *Laricioxylon nogradense* Greguss; древесные остатки лиственниц из плиоцена Исландии – под видовыми названиями *Larix occidentalis* L. cf. *decidua*, а древесина из верхнетретичных отложений Канады, судя по описанию, имеет большее сходство с древесиной современной *Larix laricina*, чем с *L. occidentalis*.

Как отмечали А. А. Яценко-Хмелевский (1948) и Е. В. Будкевич (1956, 1961), эволюция древесины не обязательно идет параллельно с эволюцией морфологических признаков, по которым определяются роды и виды, и здесь могут быть частые несовпадения. На имеющемся материале по анатомии древесины лиственниц впервые предпринята попытка выявить характерные признаки анатомического строения древесины для секций и видовых рядов рода *Larix* в соответствии с системой Е.Г. Бсброва (1972).

Сравнительный анализ анатомического строения древесины лиственниц показал, что виды секции *Multiseriales* Patschke в целом отличаются от видов секции *Larix-Pauciseriales* Patschke наличием спираль-

ИСКОПАЕМЫЕ ЛИСТВЕННИЦЫ, УСТАНОВЛЕННЫЕ ПО ДРЕВЕСИНЕ, И БЛИЗКИЕ СОВРЕМЕННЫЕ ВИДЫ

№ п/п	Ископаемый вид	Близкий современный вид	Возраст	Местонахождение
1	<i>Laricioxylon sizimanicum</i> Blokh. (Блохина, 1979)	<i>Larix gmelinii</i> <i>L. laricina</i>	Поздний олигоцен	Хабаровский край (бух. Сизиман)
2	<i>L. shilkiniae</i> Blokh. (Блохина, 1984)	<i>L. lyallii</i> <i>L. occidentalis</i>	- " -	- " -
3	<i>L. sichotealinense</i> Blokh. (Блохина, 1985б)	<i>L. gmelinii</i> <i>L. sibirica</i>	- " -	- " -
4	<i>L. jarmolenkoi</i> Blokh. (Блохина, 1985а)	<i>L. kamschatica</i>	- " -	- " -
5	<i>L. gregussii</i> Blokh. (Блохина, 1989)	<i>L. leptolepis</i>	- " -	- " -
6	<i>L. sachalinense</i> sp. nov.	<i>L. kamschatica</i> <i>L. laricina</i>	- " -	Сахалин
7	<i>L. retikhovicum</i> Blokh. (Блохина, 1983)	<i>L. griffithiana</i>	Ранний-средний миоцен	Приморье
8	<i>L. chelebaevae</i> Blokh. (Блохина, 1996а)	<i>L. lyallii</i>	Средний миоцен	Камчатка
9	<i>L. korfiense</i> Blokh. (Блохина, 1996б)	<i>L. occidentalis</i> <i>L. leptolepis</i>	- " -	- " -
10	<i>L. jarmolenkoi</i> Blokh.	<i>L. kamschatica</i>	- " -	- " -
11	<i>L. nogradense</i> Greguss (Greguss, 1967)	-	Поздний миоцен	Венгрия
12	<i>L. sp.</i> (Greguss, 1967)	-	- " -	- " -
13	<i>L. occidentaloides</i> Roy et Hills (Roy, Hills, 1972)	<i>L. occidentalis</i> ( <i>L. laricina</i> ?)	Поздний миоцен-ранний плиоцен	Канада
14	<i>L. occidentalis</i> Nutt. (Блохина, 1976)	<i>L. occidentalis</i>	Плиоцен	Исландия
15	<i>L. cf. decidua</i> Mill. (Blokhina, 1991)	<i>L. decidua</i>	- " -	- " -
16	<i>L. sp.</i> (cf. <i>Larix decidua</i> Mill.) (Blokhina, 1991)	<i>L. decidua</i>	- " -	- " -
17	<i>Piceoxylon benstedii</i> (Stopes) Kräusel (Блохина, 1976)	<i>L. occidentalis</i>	- " -	- " -
18	<i>Larix sp.</i> ( <i>L. sibirica</i> ) (Нащокин, 1968)	<i>L. sibirica</i>	Четвертичный	Средняя Сибирь
19	<i>L. sp.</i> ( <i>L. dahurica</i> ) (Нащокин, 1968)	<i>L. gmelinii</i>	- " -	- " -

ных утолщений на стенках вертикальных и лучевых трахеид. Исключением является ряд *Griffithianae* Sukacz., представленный лиственницей *Larix griffithiana*, у которой, во-первых, отсутствуют спиральные утолщения на стенках как лучевых, так и вертикальных трахеид и, во-вторых, отсутствуют поры на тангентальных стенках вертикальных трахеид, чем эта лиственница резко отличается не только от других представителей секции *Multiseriales*, но и других видов рода *Larix*, занимая довольно обособленное положение. По анатомическим признакам строения древесины *L. griffithiana*, возможно, должна быть выделена в самостоятельную секцию.

Согласно В. Н. Сукачеву (1924), *L. griffithiana* – вид, очень рано отделившийся от основного ствола лиственниц и сохранивший многие примитивные черты, но в то же время развивший и ряд совершенно особых признаков. Во всяком случае по некоторым анатомическим признакам строения хвои этот вид сближается с родом *Pseudolarix* (Сукачев, 1924).

Другие представители секции *Multiseriales*, а именно лиственницы из видовых рядов *Potaniniana* Sukacz. и *Lyalliana* Sukacz. характеризуются наличием спиральных утолщений на стенках вертикальных и лучевых трахеид и составляют единую секцию.

По В. Н. Сукачеву (1924), лиственницы *Larix potaninii*, *L. occidentalis* и *L. lyallii* – представители видовых рядов *Potaniniana* и *Lyalliana* – по морфолого-анатомическим признакам строения шишек и хвои наиболее близки к исходному виду и рано отделились от основного ствола лиственниц, что в какой-то мере согласуется и с палеоботаническими данными. Наличие спиральных утолщений на стенках вертикальных и лучевых трахеид сближает эти лиственницы с родом *Pseudotsuga* и некоторыми видами рода *Picea*, свидетельствуя, возможно, об общности их происхождения. Однако нельзя, пожалуй, полностью исключать и предположение о гибридном с участием *Pseudotsuga* генезисе этой группы лиственниц, тем более, что Е. Г. Бобров (1972) отмечает межродовые гибриды у *Pinaceae*.

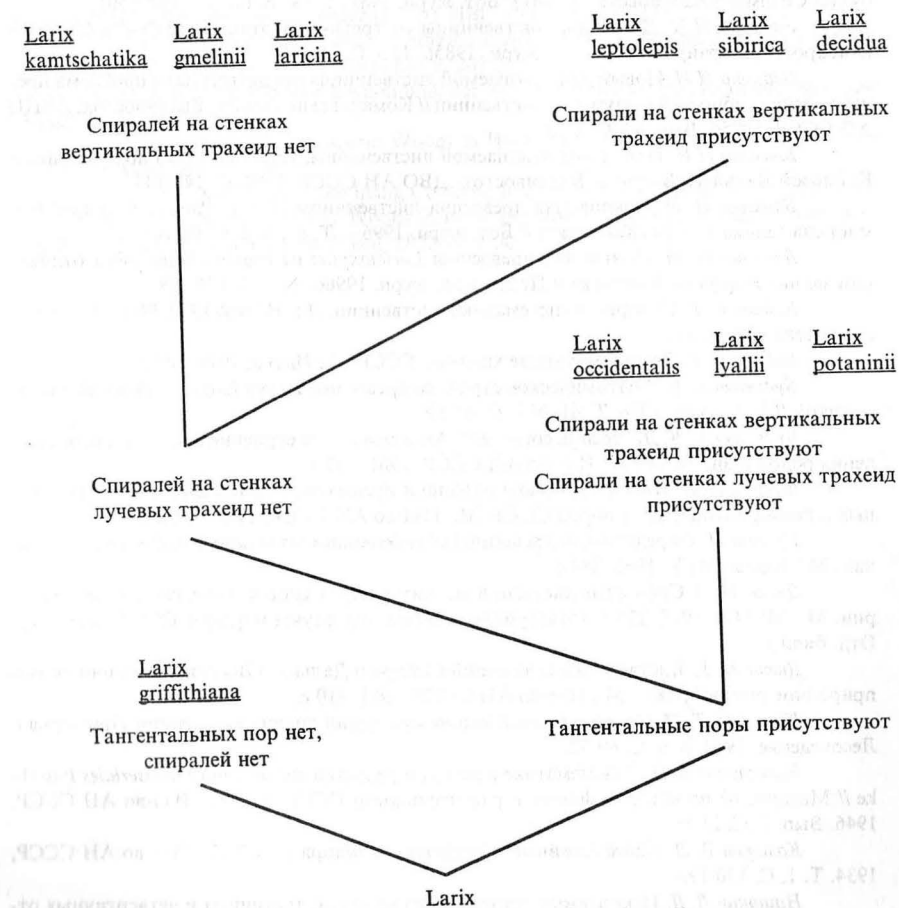
У некоторых лиственниц из секции *Larix-Pauciseriales* спиральные утолщения имеются на стенках вертикальных трахеид при их отсутствии на стенках лучевых трахеид. Вполне возможно, что по анатомическим признакам строения древесины они могут быть объединены в самостоятельную подсекцию. Это лиственницы *Larix decidua* (ряд *Europaeae* Vobr.), *L. sibirica* (ряд *Eurasiaticae* Sukacz.) и *L. leptolepis* из видового ряда *Kaempferiana* Sukacz.

И, наконец, в отдельную подсекцию могут быть объединены лиственницы, у которых полностью отсутствуют спиральные утолщения.

Это представители видовых рядов *Paucisquamatae* Sukacz. и *Americanae* Kolesn., а также *Larix kamtschatica* из ряда *Kaempferiana*. Возможно, к этой подсекции относится и *L. olgensis* (ряд *Olgensiformes* Kolesn.).

Таким образом, проведенный анализ показал, что эволюция древесины не всегда идет параллельно с эволюцией признаков внешней морфологии, используемых в систематике лиственниц. По анатомическим признакам строения древесины в роде *Larix* можно выделить три секции, а в секции *Larix-Pauciseriales* – две подсекции (см. рисунок).

#### СХЕМА ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ВИДОВ РОДА *LARIX* MILL. ПО ПРИЗНАКАМ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ



## ЛИТЕРАТУРА

- Атлас древесины и волокон для бумаги. М.: Ключ, 1992. 329 с.
- Блохина Н. И. Древесины хвойных из плиоценовых отложений Тьернеса (Исландия) // Бот. журн. 1976. Т. 61, N 8. С. 1114-1123.
- Блохина Н. И. Древесины хвойных из миоценовых отложений Северо-Восточного Сихотэ-Алиня // Палеонтол. журн. 1979. N 3. С. 141-144.
- Блохина Н. И. Два вида хвойных из миоцена Реттиховки (Южное Приморье), установленных по углефицированной древесине // Бот. журн. 1983. Т. 68, N 4. С. 463-468.
- Блохина Н. И. Древесина *Laricioxylon shilkinae* (Pinaceae) из верхнего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край) // Бот. журн. 1984. Т. 69, N 11. С. 1498-1501.
- Блохина Н. И. Древесина лиственницы из третичных отложений бухты Сизиман (Хабаровский край) // Палеонтол. журн. 1985а. N 3. С. 105-109.
- Блохина Н. И. Новый вид ископаемой лиственницы (по древесине) и проблема происхождения сибирской и даурской лиственниц // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985б. Вып. 32. С. 3-13.
- Блохина Н. И. Новый вид ископаемой лиственницы, установленный по древесине // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 140-144.
- Блохина Н. И. Ископаемая древесина лиственницы (*Larix*, Pinaceae) из среднего миоцена залива Корфа (Камчатка) // Бот. журн. 1996 а. Т. 81, N 6. С. 91-101.
- Блохина Н. И. Новый вид древесины *Laricioxylon* из среднемиоценовых отложений залива Корфа на Камчатке // Палеонтол. журн. 1996б. N 1. С. 124-128.
- Боброев Е. Г. История и систематика лиственниц. Л.: Наука, 1972. 96 с. (Комаровские чтения; Вып. 25).
- Боброев Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с.
- Будкевич Е. В. Анатомическое строение древесины видов *Larix* в связи с их систематикой // Бот. журн. 1956. Т. 41, N 1. С. 64-80.
- Будкевич Е. В. Древесина сосновых. Анатомическое строение и ключи для определения родов и видов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 152 с.
- Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины главных лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 132 с.
- Грегус П. Определитель древесины голосеменных по микроскопическим признакам. М.: Изд-во МГУ, 1963. 184 с.
- Дылис Н. В. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. М.: МОИП, 1947. 136 с. (Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. биол.).
- Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 210 с.
- Ильченко Т. П. Сравнительный кариологический анализ лиственниц Приморья // Лесоведение. 1973. N 6. С. 69-72.
- Колесников Б. П. К систематике и истории развития лиственниц *Pauciseriales* Patschke // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 21-86.
- Комаров В. Л. Класс Хвойные (*Coniferales*) // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1, С. 130-195.
- Нацокш В. Д. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. М.: Наука, 1968. 175 с.
- Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 312 с.
- Пономарев Н. А. Лиственница СССР. М.: Гослестехиздат, 1934. 247 с.
- Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц // Лесное дело. М.; Л.: Изд-во Народного комиссариата земледелия, 1924. С. 12-44.
- Чавчавадзе Е. С. Древесина сосновых (морфологические особенности, диагностическое значение). Л.: Наука, 1979. 191 с.
- Яценко-Хмелевский А. А. Принципы систематики древесины // Тр. БИН АН Арм. ССР. 1948. Т. 5, С. 5-155.
- Яценко-Хмелевский А. А. Древесины Кавказа. I. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1954 а. 674 с.
- Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954 б. 337 с.
- Blokhina N. I. Fossil woods from the Tertiary deposits of Iceland // Palaeovegetational development in Europe. Vienna: Museum Nat. Hist., 1991. P. 111-115.
- Greguss P. Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der heute lebenden Koniferen-Gattungen // Acta Biol. Hung. 1950. T. 1. Fasc. 1-4. S. 207-327.
- Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest: Akad. Kiado, 1955. 308 S.
- Greguss P. Fossil Gymnosperm Woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. Budapest: Akad. Kiado, 1967. 137 p.
- Greguss P. Xylotomy of the living Conifers. Budapest: Akad. Kiado, 1972. 329 p.
- Roy S. K., Hills L. V. Fossil Woods from the Beaufort Formation (Tertiary), northwestern Banks Island, Canada // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50, N 12. P. 2637-2648.