

Академия наук Латвийской ССР  
Ордена Трудового Красного Знамени  
Институт химии древесины

Ю.Ю. КАТКЕВИЧ

ДЕЙСТВИЕ ГАММА-ЛУЧЕЙ НА ОБРАЗОВАНИЕ  
ДРЕВЕСИНЫ ХВОЙНЫХ ПОРОД

Д и с с е р т а ц и я

на соискание ученой степени кандидата химических наук

Научный руководитель:  
Академик АН Латвийской ССР,  
доктор химических наук,  
профессор П.И. ОДИНЦОВ

Рига, 1969

# СОДЕРЖАНИЕ

В в е д е н и е . . . . .	4
<b>1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР</b>	
1. Строение и образование клеточных оболочек хвойных . . . . .	6
2. Химический состав древесины сосны и ели .	24
3. Действие ионизирующего излучения на ра- стения . . . . .	37
4. Действие ионизирующего излучения на дре- весину и её химические компоненты . . . . .	46
5. Краткое обобщение по литературному обзору .	53
<b>II. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ</b>	
а) Методика работы	
1. Методика облучения, сбор и подготовка ма- териала для исследования . . . . .	57
2. Методы исследования . . . . .	63
б) Полученные результаты и их обсуждение	
1. Изменения морфологического и анатомическо- го строения древесины, образованной под воздействием гамма-лучей . . . . .	71
а) Исследования, проведенные с саженцами ели . . . . .	71
б) Исследования, проведенные на стволах сосен . . . . .	83
в) Электроно-микроскопические исследования	96
г) Краткое обобщение по морфолого-анатоми- ческим исследованиям . . . . .	112

2.Изменения химического состава древесины ели и сосны, образованной под воздействием гам- ма-лучей . . . . .	114
а) Изменения углеводного состава древесины побегов ели . . . . .	114
б) Изменения углеводного состава древесины стволов сосен . . . . .	124
в) Изменение степени упорядоченности целлю- лозы стволов сосен . . . . .	133
г) Изменение лигнина и некоторых других ве- ществ . . . . .	140
д) Изменения инфракрасных спектров древесины сосны и выделенной из неё холоцеллюлозы .	149
е) Краткое обобщение . . . . .	158
III. ОБЩИЕ ВЫВОДЫ . . . . .	161
IV. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ . . . . .	164

## ВВЕДЕНИЕ

Исследования в области химии древесины стимулируются широким использованием древесины в качестве материала для различных отраслей промышленности, а также изысканием наиболее эффективных технологических процессов при ее переработке. За последние 10 лет достигнуты определенные успехи в изучении химического строения древесины и её компонентов. Но несмотря на это, существует ряд неясных вопросов, в решении которых заинтересованы как химики-технологи, преследующие цель совершенствования процессов химической переработки древесины, так и биологи, изучающие вопросы организации жизни. К кругу этих вопросов относятся исследования процессов образования клеточной стенки и её химического и субмикроскопического строения.

В Институте химии древесины АН Латв.ССР на протяжении ряда лет под руководством академика АН Латв.ССР, проф. П.Н.Одинцова и члена-корреспондента АН Латв.ССР В.Н.Сергеевой ведутся исследования процессов образования компонентов клеточной стенки растений в зависимости от различных внешних условий, в том числе и ионизирующего излучения.

Исследования действия ионизирующего излучения имеют разно-стороннее значение. Теоретический интерес их определяется возможностью вызывать сдвиги в физиологических и биохимических процессах облученных растений, позволяющие уточнить нормальный характер их протекания и взаимосвязь с образованием высокополи-мерных компонентов клеточных стенок. С другой стороны, данные об изменениях в древесине, образованной под воздействием гамма-лучей, имеют и определенное значение при оценке качества древе-сины, образованной при повышенном фоне ионизирующего излучения

в отдельных местах лесонасаждений и при решении задач диагностического характера, например, для установления факта кратковременного облучения деревьев в прошлом.

Задачей данной работы являлось изучение изменений в процессе формирования клеточных стенок сосны и ели и изменений в их химическом составе под воздействием облучения гамма-лучами. Значительное внимание было уделено анатомической характеристике и субмикроскопическому строению образованных под облучением клеточных стенок.

Действие гамма-лучей изучалось как при облучении всего растения целиком, так и при облучении отдельно вторичного камбия и прилегающих к нему образованных, но не дифференцированных клеток, что дало возможность исключить влияние искаженного облучения фотосинтезирующего аппарата растения на процесс образования клеточных стенок.

## ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

### СТРОЕНИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ КЛЕТОЧНЫХ ОБОЛОЧЕК ХВОЙНЫХ

Основными анатомическими элементами сосны и ели являются трахеиды, веретенообразные паренхимные клетки, которые занимают 91-95% от всего объема древесины ствола. В стволе растущего дерева только во вновь образующемся годовичном кольце имеются живые трахеиды. Их отмирание начинается еще весной, постепенно усиливается к осени и в середине зимы все трахеиды последнего годовичного кольца мертвые /1,2/. Ранние трахеиды в радиальном направлении больше, чем в тангенциальном, концы трахеид слегка закруглены, стенки слабо утолщены, поры большие, окаймление ясно различимо. Максимальное количество пор на трахеиде - 70. Поздние трахеиды в радиальном направлении меньше, чем в тангенциальном, концы трахеид сильно заострены, стенки сильно утолщены, окаймленные поры мелкие (количество их на трахеиде до 17), окаймление слабо различимо /1/. Радиальный размер ранних трахеид сосны составляет в среднем 40 микрон, поздних - 20 микрон, толщина стенок ранних трахеид - около 2 микрон, а поздних - 3,5-7,5 микрона. Длина трахеид по измерениям Гартмана /3/ составляет 2,1-3,7 мм. По мнению Москалевой / 4 /, ранняя древесина образуется за счет запасных веществ прежнего года, а образование поздней древесины происходит за счет веществ, образующихся в текущем году.

Кроме трахеид, в древесине хвойных имеются еще сердцевинные лучи, состоящие из лучевых трахеид и лучевой паренхимы, занимающих 5-8% общего объема древесины. Смоляные ходы у сосны

занимает только 0,5-1,1%, а у ели - 0,2-0,3% общего объема древесины.

Клетки сердцевинных лучей и смоляных ходов остаются живыми продолжительное время и отмирают, когда заболонь превращается в ядровую древесину. Фрей-Висслинг и Басхерд /5/ показали, что в переходном слое от заболони к ядровой древесине у сосны и ряда других древесных растений из клеток сердцевинных лучей исчезают ядра и прекращается функция митохондрий. Происходит снижение метаболической активности, и с постепенной деструкцией плазмы накопленные фенольные соединения выходят из сердцевинных лучей, и древесина приобретает большую устойчивость к различным воздействиям. Древесной паренхимы у сосны совсем нет, а у ели очень мало /1/.

Клеточную стенку растений считают продуктом жизнедеятельности протоплазмы и относят её к неживым частям клетки /6/. Однако имеются работы /7/, в которых указывается, что оболочка пронизана своеобразными цитологическими псевдоподиями, но в более старых клетках, когда заканчивается дифференциация, такие выросты отсутствуют, за исключением плазмодесм, которые существуют до отмирания протоплазмы. Исследуя электронным микроскопом строение клеточной стенки в корне, стебле и листе Миллеталер /8/ наблюдал нити плазмы, переходящие через стенку. Оболочка обладает высокой проницаемостью для водных растворов, что обеспечивается наличием системы капилляров в ней /9-13/. Наличие таких капилляров показано опытами по импрегнации оболочек коллоидными растворами соединений металлов /9-10/, измерением абсорбции газов /11,12/ и т.д. По Фрей-Висслингу и Митрокошу /10/, в оболочку могут проникнуть частицы диаметром 120 Å. По

измерениям Одинцова и Эрина /11,12/ объем капилляров в еловой древесине составляет  $0,3 \text{ см}^3/\text{г}$  и самое большое количество капилляров имеет диаметр 50-60 Å. По Торкову с соавторами /13/ полиэтиленгликоль с молекулярным весом выше 3000 уже не проникает в клеточную стенку. Проникновение веществ в оболочку зависит от степени развития данной клетки и от функции, которую должна в дальнейшем выполнять ткань, образованная растением.

Гаф /14/ показал, что оболочка листа *Eucalyptus globulus* содержит около 40% воды, находящейся в листе. Предполагается, что транспирация в тканях, состоящих из живых клеток, происходит по клеточной стенке (сопротивление протоплазмы движению воды очень велико), и она служит буфером против потери воды из плазмы.

В оболочках сформировавшихся трахеид различают срединную пластинку (M), первичную оболочку (P), вторичную оболочку, состоящую из тонкого внешнего слоя ( $S_1$ ), толстого среднего слоя ( $S_2$ ) и тонкого внутреннего слоя ( $S_3$ ), отличающихся по характеру ориентации микрофибрилл целлюлозы /15-17/. Первичные стенки соседних клеток вместе с срединной пластинкой составляют сложную срединную пластинку. Они не различаются световым микроскопом и при механическом воздействии обычно отделяются вместе. По Мейеру и Билке /18/, отношение масс этих слоев в ранней древесине сосны составляет  $M+P: S_1 : S_2 : S_3 = 2:10:78:10$ . По данным Гертца /19/, объем сложной срединной пластинки в древесине хвойных составляет около 22% от общего объема клеточных стенок.

Калмес /20/ при помощи дезинтегратора разделил оболочки



еловых трахеид на слои и определил, что толщина Р составляет 1 микрон, слоя  $S_1$  - 0,5 микрона и слоя  $S_2$  - от 2 до 3 микрон. Метод измерения толщины слоев Калмеса основан на обнаружении и измерении запаздывания света при скрещенных николях поляризационного микроскопа. Фибриллярный угол в слое  $S_1$  составляет  $47^\circ$ . По определению Эмертона /21,22/ толщина высушенного слоя  $S_1$  делигнифицированных сосновых трахеид составляет около 0,15 микрона. Джейм и Флигель /23,24/, исследуя делигнификацию клеточных стенок ранних трахеид ели и их лигниновые скелеты на ультратонных срезах, обнаружил хорошо различимую слоистость оболочек. По его данным, толщина слоя Р - 0,23-0,34 микрона, слоя  $S_1$  - 0,12-0,35 микрона,  $S_2$  - 1,77-3,68 микрона,  $S_3$  - 0,10-0,15 микрона, а процентное соотношение слоев соответственно 7,0-14,2%, 5,2-10,8%, 73,8-84,0%, 2,7-4,2%.

Межклеточное вещество является аморфным и изотропным и состоит главным образом из лигнина, пентозанов и пектиновых веществ и не содержит в своем составе целлюлозы /18,19,25,26/. Бейли /27/ определил, что срединная пластинка *Pinus alba* состоит из 71,4% лигнина и 14,2% пентозанов. Данге /28/ подтвердил данные Бейли о том, что срединная пластинка хвойных содержит около 70% лигнина. Количество лигнина в направлении полости клетки уменьшается. Около середины вторичной стенки количество лигнина составляет около 18-25%, а в непосредственной близости полости около 11-18%. Шарков /29,30/, исследуя мацерацию поперечных срезов древесины сосны при делигнификации, предполагает, что существует связь между отдельными клетками, состоящая из гемицеллюлоз. Эта связь сохраняется при удалении пектинов

и разрушается при обработке щелочью. В работе Браунса /31/ показано, что соседние первичные оболочки связаны между собой системой тяжёлых, устойчивых к кислотам.

Первичная стенка труднее гидролизуеться, чем вторичная /32,33/. Установлено, что целлюлоза первичной стенки более термостойка, чем целлюлоза вторичного слоя /34/ и более устойчива к действию энзимов дереворазрушающих грибов /35/. В первичной оболочке, площадь которой увеличивается в период фазы растяжения, содержание целлюлозы варьирует между 2,5-1,2%. Общее содержание целлюлозы в Р не превышает 25% /16,36/.

Мейер /18,37,38/, исследуя древесину сосны на различных этапах её роста, показал, что целлюлоза и глюкоманнан составляют почти 90% веса углеводной части слоя  $S_2$ , а глюкуроноарабоксилян - только 6-10%. Слой  $S_1$  отличается от слоя  $S_2$  повышенным процентным содержанием глюкуроноарабоксиляна за счёт снижения глюкоманнана. Внутренний слой  $S_3$  примерно на 40% состоит из глюкуроноарабоксиляна, 40% глюкоманнана и содержит около 10% целлюлозы.

Сходные данные о распределении химических компонентов в слоях оболочек древесины хвойных приводят Коте /39/ и Норкот /40/.

Удельный вес древесины близь камбия составляет только 11% удельного веса сформировавшейся древесины (удельный вес сформировавшейся древесины  $1,56 \text{ г/см}^3$ ). Делается вывод, что стенки прикамбиальных трахеид имеют весьма рыхлое строение /29,30/.

Толщина микрофибрилл слоя Р обычно меньше, чем толщина

микрофибрилл вторичной оболочки. Уордроп /41,42/, в слое P нашел фибриллы с диаметром около 18 Å.

Отдельные слои вторичной стенки между собой отличаются главным образом направлением фибрилл. Много внимания привлекал к себе вопрос, чем определяется угол наклона целлюлозных фибрилл. Престон /43/ установил соотношение между углом наклона спирали и изменением длины клеток. При увеличении длины клеток спирали фибриллярной ориентации становятся круче, что подтверждается рядом других работ /16,17/. В слое  $S_1$  направление фибрилл почти перпендикулярно оси клетки, в  $S_2$  они образуют острый угол с осью клетки. Иногда  $S_1$  называют переходным слоем, так как его структура является промежуточной между структурой слоя P и  $S_2$ .  $S_1$  состоит из двух или более слоев с перекрещивающимися спиралями микрофибрилл под углом к оси клетки около  $60^\circ$  для трахейд жвойных /17-22,44/. Слой  $S_2$  составляет главную массу оболочек и состоит из ламелл-пластинок. Эти ламеллы образуются микрофибриллами. Одинцов /33,45/, исследуя набухание еловых и сосновых трахейд в серной кислоте, нашел, что количество их достигает 25. Толщина этих слоев, набухших в серной кислоте, составляет около 0,9-1,0 микрона, а в сухой клеточной стенке 0,2-0,25 микрона /46/. Такие слои, так называемые кольца роста, были обнаружены впервые у хлопчатника /47/. Каждая ламелла состоит из одного слоя фибрилл /48/ и отличается, по видимому, наклоном фибрилл к оси клетки /44/. Причиной слоистости является также неравномерное распределение лигнина и гемицеллюлоз между фибриллами /44,49,30/.

Ряд авторов /32,34,50-54/ указывает на существование во вторичном слое поперечноспиральной и поперечной структуры,

выявляющейся при воздействии кислотами. Это объясняется наличием рыхлых мест в молекуле целлюлозы, а также рыхлых плоскостей в макро- и микрофибриллах, которые расположены на одной плоскости и обуславливают распад волокон на шайбы.

Вторичная оболочка часто бывает выстлана с внутренней стороны ламеллой - третичной оболочкой (Т), которую можно рассматривать как засохший остаток дегенерировавшего мембранного слоя плазмы /55/. Третичная стенка содержит меньше целлюлозы и больше гемицеллюлоз, чем вторичная стенка и также, как первичная стенка отличается от вторичной стенки по устойчивости к химическим воздействиям /56/ и труднее разлагается грибами бурой гнили /57,58/. Третичная стенка после термического воздействия становится устойчивой к кислотам и легко выделяется в целом виде из набухшего волокна /34,59/. Третичной оболочкой Москалева /2/ считает часть клеточной стенки, в процессе своего развития не достигшую последней стадии одревеснения. Бихер /60/ и Лизе /61/ считают, что между вторичной и третичной стенкой имеется истинная прерывистость, и у оболочек трахеид сосны и ели за слоем  $S_2$  расположен не слой  $S_3$ , а третичная стенка Т. По данным Лизе /61,62/, ширина фибрилл этого слоя достигает 120-180 Å, и они лежат не параллельно друг другу, а соединены жгутообразно. Угол переплетения фибрилл колеблется между 20 и 40°. Сетчатая структура третичной оболочки отличается от структуры первичной оболочки. Третичная стенка не только выстилает оболочки трахеид, но и камеры пор. Со стороны люмена слой покрыт бородавками /63/, причем бородавки сильно поглощают ультрафиолетовый свет /61/. Ширина слоя Т варьирует в зависимости от породы растения и у

хвойных равна 700-800 Å /62/. Размер бородавок в высоту больше 0,01 и меньше 1 микрона, а в диаметре 0,1-0,2 микрона /57,64/. О химическом составе бородавок нет единого мнения. Диле указывает, что бородавки дают реакцию на лигнин, протеины и обладают стабильностью к химическим воздействиям. В противоположность вышеуказанным авторам Тсомис /65/ пришел к выводу, что этот слой не является компонентом клеточной стенки и может быть удален при экстракции.

У тяговой и креновой древесины хвойных и лиственных пород изменяется строение вторичных клеток /66,67/. У креновой древесины отсутствует слой  $S_3$ , а у тяговой - иногда слой  $S_4$  заменен гелеобразным слоем (Г) или гелеобразный слой накладывается на слой  $S_4$  или  $S_3$ . Креновая и тяговая древесина хвойных пород отличается по строению и химическому составу /68,69/. Так как в нашей работе исследованию подвергалась нормальная древесина первого годичного кольца основных побегов ели и годичные кольца стволов сосен, подробнее на строении и химическом составе реакционных древесин останавливаться не будем.

Главным элементом строения клеточной стенки является фибрилла. В хвойной древесине фибриллы в основном состоят из целлюлозы, макромолекулы которой ориентированы параллельно оси фибрилл. Фрей-Висслинг еще в 1937 году /55/ высказал предположение, что в целлюлозной микрофибрилле чередуются кристаллические и аморфные участки. Макромолекула целлюлозы через аморфные районы переходит из одного кристаллита в другой.

В 1948 году Фрей-Висслинг /70/ и Престон с сотр./71/ сообщили о наблюдении микрофибрилл целлюлозы в электронном

микроскопе. Ширина микрофибрилл по их данным 100-200 Å, толщина вдвое меньше, а длина неограничена. Отмечается /55,72-74/, что в первичной оболочке камбиальной клетки лишь 25-45% целлюлозы находится в кристаллическом состоянии, а 55-75% - в аморфном, тогда как во вторичной оболочке наоборот: 30% падает на аморфную, а 70% - на кристаллическую целлюлозу. Может быть этим объясняется то обстоятельство, что молодая целлюлоза (хлопок) не дает рентгенограмму, характерную для спелой целлюлозы /75/. Однако Гесс /50/, сравнивая целлюлозу побегов бука и 385-летней сосны, нашел, что чистые препараты целлюлозы, полученные из обоих материалов, вполне идентичны.

По данным многих авторов /42,54,55,76-78/, в поперечном сечении микрофибрилл<sup>1</sup> выглядят эллиптическими и в зависимости от вида растения и техники диспергирования имеют различные размеры.

Фогель /79/, исследуя волокна конопли, определил, что размер элементарных фибрилл в поперечном сечении составляет 30 x 35 Å, причем выражена тенденция к образованию агрегатов с 2-3 или большим числом элементарных фибрилл, располагающихся рядом друг с другом в плоскости (101) /80/ и имеющих размер 35 x 100 Å /81/, что подтверждает ранее выдвинутую гипотезу Ренби и Рибби. При слабом гидролизе фибрилл образуются палочки длиной в 700 Å /82/.

Охад и Донан /83/, используя методику негативного контрастирования, приходят к заключению, что элементарные фибриллы в поперечном сечении имеют размер 20 x 30 Å, что противоречит вышеупомянутым работам.

Бартушек /54/ считает, что за самостоятельную единицу можно принять нить с поперечным размером  $50 \times 100 \text{ \AA}$ , которая состоит из 100-150 макромолекул целлюлозы. 9-12 таких нитей образуют основную микрофибриллу диаметром  $200 \times 300 \text{ \AA}$ .

По новейшим данным /81/, элементарная фибрилла состоит из 32 макромолекул целлюлозы, причем макромолекулы целлюлозы расположены антипараллельно, а не параллельно одна другой. Во всяком случае в клеточной оболочке с волокнистой текстурой полярные фибриллы должны быть ориентированы антипараллельно. Калвином /84/ установлено, что отрезки микрофибрилл с обоих концов одинаково восстанавливают нитрат серебра, что подтверждает выдвинутое выше предположение. Ренби /76/ впервые было показано, что из препаратов микрофибрилл целлюлозы слабым гидролизом получается порошок, состоящий из коротких палочек, примерно равных в диаметре исходному диаметру микрофибрилл. Эти палочки при полном гидролизе дают только глюкозу, а другие сахара определяются в растворе, которым обрабатывались микрофибриллы. По данным рентгеноструктурного анализа палочки не отличаются от микрофибрилл и состоят из целлюлозы 1. Сходные данные на различных материалах получили и другие авторы /77/, но Хейн /85/ нашел, что поперечные размеры микрофибрилл равны  $80-120 \text{ \AA}$ , а рентгеноструктурным анализом определил размер кристаллитов гораздо меньшим и считает, что микрофибриллы окружены паракристаллической целлюлозой, которая содержит некоторое количество неглюкозных углеводов. В ряде работ /77,86,87/ показано, что на поверхности микрофибрилл целлюлозы хвойных расположены цепи ксилана и маннана. Как доказательство этого факта авторами приводятся данные электронно-микроскопических

исследований увеличенной адсорбции серебра в некоторых районах микрофибрилл, а также данные хроматографического анализа полного гидролиза микрофибрилл. Из своих экспериментальных данных Престон делает заключение о том, что только 25% поверхности микрофибрилл покрыто ксиланом, а на 75% поверхности глюкозные остатки расположены очень часто, и связывание серебра отсутствует. Астбури, Престон, Норман /88/ допускают, что даже в кристаллическом участке элементарных фибрилл находится часть гемицеллюлоз.

В последнее время интенсивно изучается система синтеза целлюлозы, осуществляемого микроорганизмами *Acetobacter* /89-91/. Эти бактерии быстро синтезируют пленку внеклеточной целлюлозы на поверхности среды, причем так же, как и в растениях меченая  $\alpha$ -глюкоза включается в целлюлозу /89/. Для синтеза целлюлозы, осуществляемого бесклеточным экстрактом из *A. xylinum*, в качестве донора глюкозидных остатков используется уридиндифосфатглюкоза /91/.

Существует 2 гипотезы /84/ о том, как происходит образование микрофибрилл из мономеров к глюкозы. Одна из них предполагает, что промежуточным продуктом между активированной глюкозой и нерастворимой мицеллой целлюлозы является растворимый  $1 \rightarrow 4 - \beta$ -полиглюкан. Такие полимеры откладываются друг на друге и удерживаются силами Ван-дер-Ваальса и потом кристаллизуются, образуя нерастворимую целлюлозу в виде фибрилл. Но эта гипотеза имеет ряд существенных недостатков. Этой гипотезой невозможно объяснить ограниченный диаметр микрофибрилл. Экспериментально не доказано существование таких растворимых полиглюканов. Известно, что уже небольшие цепи



полиглюкана (СП-10) не растворимы в воде.

Вторая гипотеза предполагает, что целлюлоза образуется непосредственно из моносахаридов, которые присоединяются к концу микрофибрилл. Считают /81/, что к концу микрофибриллы присоединяются пары антипараллельных молекул глюкозы. Этой гипотезы придерживается большинство авторов /77,81,84,92/. Она хорошо объясняет причины ограничения диаметра микрофибрилл. Возникновению фибрилл с определенным диаметром способствует термодинамическая необходимость /93/, с такими же ограниченными размерами образуются фибриллы протеина и неорганические нити асбеста.

Фрей-Висслинг /94/ и Миллеталер /95/ допускают возможность существования генетического контроля клеткой процесса образования оболочки, которая выполняет пассивную функцию. Полагают, что основной синтезирующий механизм микрофибрилл находится в наружных областях протоплазмы и синтез целлюлозы происходит преимущественно на внутренней поверхности стенки /92,96/. Толщина слоя, в котором происходит образование фибрилл равна около 500 Å, т.е. могут синтезироваться рядом 3 слоя микрофибрилл /78/. Можно допустить, что предшественники молекулы целлюлозы образуются в протоплазме и поступают к месту синтеза микрофибрилл, где расположены полимеризующие энзимы. Но пока полностью не доказано, происходит ли синтез целлюлозы определенными структурами, размещенными в цитоплазме, или на её поверхности, и существуют ли какие-то структуры для синтеза целлюлозных молекул вообще.

Цитологические изменения в клетке при её делении и образовании оболочки являлись предметом многочисленных исследова-

ний. Образование новой оболочки начинается с появлением в экваториальной плоскости фрагмопласта клеточной пластинки, которая, разрастаясь, разделяет материнскую клетку на две дочерние. Еще Страсбургер в 1888 году обнаружил на месте будущей пластинки образование гранул, которые по современным электронномикроскопическим исследованиям представляют собой пузырьки, отделяющиеся от структур Гольджи (диктиосом) и сливающиеся по краям фрагмопласта /97,98/. Судя по окрашиванию метиленовым синим и рутением красным предполагают, что они состоят из кислых соединений, таких как пектиновые вещества и другие полиурониды. Сиверс /99/ указывал, что в аппарате Гольджи происходит синтез как полиуронидов, так и гемицеллюлоз, и отделившиеся пузырьки от структур Гольджи внедряются в клеточную стенку как в стадии роста первичной, так и вторичной оболочки. Еще до полного разделения материнской клетки на клеточную пластинку начинают откладываться микрофибриллы целлюлозы и в поляризационном микроскопе становится заметно двойное преломление с обеих сторон клеточной пластинки /94/. На основе многолетних исследований по образованию оболочек Фрей-Висслинг приходит к заключению, что первичной оболочкой может рассматриваться слой оболочки, который самым первым откладывается клеткой, обладает целиком или частично дисперсной текстурой и чьи микрофибриллы способны смещаться каждая относительно друг друга, образуя многослойную сеть /94/

В последнее время однозначно решено, что после образования первичной оболочки происходит отграничение протопласта от оболочки, и оболочки только в отдельных местах пронизывают так называемые плазмодесмы /74,100/. Фрей-Висслинг /7/ пишет, что во

время формирования первичной оболочки линия соприкосновения её с плазмолеммой извилистая. Плазмолемма является зоной, где происходят мощные динамические процессы. Пузырьки вталкиваются в оболочку, в жидкости пропитывающие оболочку, вытягиваются в клетку путем пиноцитоза. На этой стадии плазма не отделяется от оболочек посредством плазмолиза. Эта фаза интенсивного роста оболочек относительно коротка. Поверхность плазмолеммы выравнивается, после чего может легко наступать плазмолиз.

Гипотезы роста оболочек растений строятся на изучении путей внедрения целлюлозных микрофибрилл в оболочку. Первым условием является образование клеточной пластинки и отложение первых микрофибрилл целлюлозы. В основе широко известных гипотез Фрей-Висслинга /101/ мозаичного роста и Милеталера /102/ биполярного конечного роста лежит представление, согласно которому микрофибриллы целлюлозы откладываются в первичную оболочку путем интусуцции. Авторы наблюдали в оболочках места с очень редким расположением микрофибрилл, или в различных местах оболочек, или только на концах их. Впоследствии оказалось, что в первом случае это могут быть места будущих пор. Вторая гипотеза не подтверждается данными о включении веществ, меченных радиоактивным  $C^{14}$  в растущую оболочку /103/ и наблюдениями за изменением частоты частиц окиси меди, напыленных на вытягивающийся колеоптиль овса /104/. Уордропом /105/ показано, что при растяжении трахеиды не увеличивается количество пор, а только расстояние между порами. Авторами делается вывод, что рост первичной оболочки происходит всей поверхностью. Однако опыты по включению меченых соединений в оболочку не объясняют, внедряется ли матрикс оболочки, или только структурные единицы,

т.е. микрофибриллы целлюлозы, или те и другие совместно. О роли пузырьков диктиасом в формировании оболочки говорилось выше.

Следующая гипотеза образования оболочки путем многослойной сети фибрилл, предложенная Ролофсеном и Хоувинком /92/, базируется на наблюдениях отложения микрофибрилл в оболочку у клеток, лишенных пор (волоски хлопчатника). Новые микрофибриллы целлюлозы непрерывно секретируются протопластом на внутреннюю поверхность оболочки и ориентируются в момент отложения, приблизительно, в поперечном направлении к оси клетки. В дальнейшем, благодаря увеличению всей поверхности клетки, отложенные микрофибриллы пассивно переориентируются в токе нецеллюлозного матрикса и оказываются более или менее параллельными оси клетки. При рассмотрении оболочки в плане она будет казаться имеющей рыхлую сеть. Эта гипотеза была подтверждена рядом авторов при исследовании образования оболочки у корневых волосков, паренхимы, волокон, трахеид и т.д./94, 105, 106, 107/. Однако теория мультинетного роста в своем начальном виде не объясняет первоначальное поперечное отложение микрофибрилл. Гипотеза первичной ориентации микрофибрилл в оболочке не может быть подтверждена увеличением тургора в клетке. Грин и Чен /по 7/ отвергли эти предположения, так как клеткам междоузлия *Nitella*, выращиваемых под сильным давлением в продольном направлении, давление не мешало поперечному отложению микрофибрилл. Фрей-Висслинг в 1959 году, обобщив имеющуюся литературу, указывала, что удлинение клеток не обязательно связано с увеличением тургорного давления в клетке. Гипотеза пассивного роста противоречит наблюдениям, согласно которым ткани

могут расти ~~уже~~ при очень большом водном дефиците и при очень низком тургорном давлении. Так как секрция аморфных углеводов предшествует в онтогенезе оболочки образованию микрофибрилл целлюлозы, и связанность матрикса растительной оболочки незначительна, то микрофибриллы могут легко скользить одна относительно другой и как бы пассивно перемещаться в токе дополнительно внедряемого матрикса /94/.

Вышесказанное относится в основном к образованию первичной оболочки, в которой внедрение микрофибрилл происходит путем аппозиции. Внедрение же микрофибрилл во вторичные оболочки уже с давних времен признается происходящим путем аппозиции.

Дифференциация клетки, т.е. начало образования вторичных слоев начинается с середины и распространяется на концы трахеид /105,108/, причем образование ламелл не идет по всей поверхности оболочки, а ступенчатообразно, т.е. новые ламеллы начинают откладываться на середине трахеиды. Система, в которой образуется ламелла, по данным Уордропа, у трахеид эвкалипта состоит из трех слоев. В электронном микроскопе внешний и наружный слои - электронноплотные, толщиной 70-100 Å, а средний - прозрачный, толщиной около 80 Å. Средние структуры были показаны также в дифференцирующихся клетках колмопидой овса /109/. Уордроп предполагает, что образование микрофибрилл происходит во <sup>all</sup> внутреннем слое. В образовании целлюлозных ламелл принимает участие гидроксипролин. Лэмпорт и Норкот /110/ обнаружили в оформленной клеточной стенке и даже в выделенной α-целлюлозе гидроксипролин, а Стевард и Поллард в 1959 году /по 105/ показали, что образованный в оболочках пролин

в дальнейшем не принимает участия в метаболизме.

Образованная срединная пластинка, а также вторичная оболочка инкрустированы лигнином, который размещен между фибриллами и матриксом. Лигнин в оболочке находится в аморфном состоянии и наблюдаемое двойное лучепреломление в ультрафиолетовом свете выделенных лигниновых скелетов объясняется только структурной анизотропией, так как дихроизм исчезает при погружении скелетов лигнина в жидкость соответствующего показателя преломления как в видимом /111/, так и в УФ-свете /112/.

Лигнификация начинается в первичной оболочке в углах клетки, а потом распространяется на всю первичную оболочку, межклеточный слой и в дальнейшем во вторичную оболочку /108, 113/. Сакс и Санко уже в 1873 году /по 108/ показали, что лигнификация начинается с углов клетки и отстает от образования целлюлозы. Уордроп и Бланд /113/ на поперечных срезах *us radiata* показали, что до 38 слоя клеток лигнифицированы только сложные срединные пластинки, а уже у 44 слоя клеток лигнифицирована вся вторичная оболочка. Фотометрические исследования в УФС клеток 44 и 45 слоев показали, что хотя у клеток 44 слоя во всей толщине вторичной оболочки обнаруживается лигнин, однако при дальнейшем формировании абсорбции УФС нарастает как в слоях *S*, так и в срединной пластинке. Автор предполагает, что лигнификация в последних стадиях происходит одновременно как во вторичных слоях, так и в срединной пластинке. Отложение лигнина происходит исключительно во время вторичного утолщения. В результате лигнификации срединная

пластинка и первичная оболочка сливаются в единую структуру, - сложную срединную пластинку. Лигнин может строиться из глюкозидов, например, кониферина /114,115/. Отложенный лигнин может образовать ковалентные связи с веществом матрикса или микрофибриллами целлюлозы, что укрепляет стойкость оболочек к сжатию. Уордроп /105/ считает, что наряду с приданием оболочке твердости с помощью лигнина, возможно, осуществляется перевод веществ матрикса в неподвижное состояние и, таким образом, его отложение вызывает прекращение роста клетки.

Интересны работы Манской и Бординской /116,117/, в которых показано, что кониферин камбиальной ткани и его производные служат субстратом для окислительных ферментов. Авторы указывают на уравновешенность окислительно-восстановительных процессов в камбиальной ткани, вследствие чего в клетках не происходит накапливание продуктов окисления фенолов. При отмирании живых клеток в процессе одревеснения окислительные процессы начинают резко преобладать над восстановительными, и продукты окисления полифенолов начинают отлагаться в виде лигнина. Образовавшийся лигнин, меченный радиоактивными изотопами, не подвергается никаким превращениям и не используется в процессе дыхания /118/. Бардинская /117/ указывает на важную физиологическую роль фенольных соединений, выступающих в роли ингибиторов и стимуляторов ростовых процессов.

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ И ЕЛИ

Сосна и ель являются типичными представителями древесины хвойных пород. Их химический состав, по сравнению с остальными древесными породами, как лиственными, так и хвойными, довольно хорошо изучен. Этому благоприятствовало широкое использование древесины сосны и ели в химической переработке, а также сравнительно однородное их анатомическое строение, что важно для теоретических исследований древесной клеточной оболочки. Некоторые данные по химическому составу древесины ели и сосны, в основном их стволов, приведены в табл.1.

Главным компонентом древесины справедливо считают целлюлозу, так как в зрелой древесине она составляет почти половину от общей массы и находит к тому же широкое практическое применение. Линейная макромолекула целлюлозы состоит из остатков пиранозил - Д - глюкозы, соединенных  $\beta$  (1 $\rightarrow$ 4)-гликозидными связями. Целлюлоза в клеточной стенке древесины всегда встречается в сопровождении других полисахаридов, иногда очень трудно отделимых /136/. Но пока еще окончательно не выяснено, чем объясняется присутствие в гидролизатах отдельных образцов целлюлозы упомянутых соединений: наличием ассоциативных связей между цепями целлюлозы и цепями соответствующих полисахаридов, или образованием макромолекул смешанного полисахарида.

Тимелл /137/ определил, что степень полимеризации (СП) для целлюлоз, полученных из различных лиственных и хвойных древесин равна 4000-5000. Целлюлоза, выделенная из ядровой древесины, имеет СП ниже, чем целлюлоза из заболони. СП целлюлозы в



Химический состав древесины сосны и ели в % на обессмоленный исходный образец

Порода древесины и ссылка на литературу	лигнин	целлюлоза	гемицеллюлоза	полиуроновые клеточные	пентозаны	водный экстракт	галактан	глюкоза	маннан	арабан	ксилан
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Picea excelsa</i> / 119 /											
в стволе	28,01	58,8			10,51	1,03	2,61		7,55		
в ветвях	34,45	44,8			12,86	1,31	3,01		3,73		
<i>Picea excelsa</i> / 120 /	27,50	49,39		1,95	9,31	4,84					
"    "    / 121 /	29,0	42,2		3,3	9,5	1,4					
"    "    / 122 /	28,07	48,11	16,75	2,96		2,76					
<i>Picea excelsa</i> / 30 / (ранняя древесина)	28,01	50,1	19,0	2,90	10,5	1,76					
<i>Picea abies</i> / 123 /							1,36	45,6	11,5	0,82	5,5
<i>Picea sitchensis</i> / 124 /							2,1	55,7	12,4	0,7	4,3
<i>Picea glauca</i> / 125 /	27,1			3,6			1,2	46,5	11,6	1,6	6,8
<i>Picea mariana</i> / 125 /	28,0	51,5	17,4					47,9	10,5		8,0
<i>Picea excelsa</i> / 132 /	28,07	46,10				2,76	0,92	47,7	9,8	0,69	4,4
<i>Picea excelsa</i> / 126 /											
в побегах (трахеиды)	30,1		24,0	6,13		4,09	3,91	28,97	7,44	1,85	6,89
"    (сердцевина)	30,5		27,2	8,38		4,99	4,10	27,62	6,44	3,88	6,25
<i>Picea excelsa</i> (в стволе) / 127 /	28,5		19,7			2,57	2,06	40,75	12,33	0,92	5,94
<i>Pinus ponderosa</i> / 128 /											
камбиальный слой	20,0	36,1	35,0	8,5			8,7	42,5	4,5	7,0	10,1
молодая древесина	30,4	45,0	23,0	1,3			2,7	37,1	13,0	3,1	13,5
ядровая древесина	29,5	43,4	25,0	1,0			1,56	37,1	10,8	1,7	12,0
<i>Pinus banksiana</i> / 129 /											
неформированная древесина	8,1						6,7	33,2	6,7	5,7	6,9

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
одногодичная древесина	27,7						2,6	42,3	10,0	1,7	6,9
Pinus silvestris / 130 / молодая древесина	14,2	37	28								
годичная древесина	28,2	51	21								
Pinus resinosa / 131 / ранняя древесина											
2 годичное кольцо	29,3						4,8	34,4	9,8	3,6	10,5
Ю —" —" —"	27,3						1,7	42,0	11,0	2,1	8,3
поздняя древесина											
2 годичное кольцо	26,9						3,5	35,2	12,3	3,2	10,6
Ю —" —" —"	26,2						2,4	41,5	13,2	2,0	7,9
Pinus silvestris / 132 /	24,68	44,1				3,19	1,83	46,5	10,9	1,32	4,67
Pinus strobus / 133 /							1,25		10,5	1,75	3,96
Pinus taeda / 134 /							2,06		10,1	1,5	6,0
Сосна								37,8	7,7	2,3	8,8
Pinus silvestris / 135a/ ранняя	29,8	47,5		4,21	12,6						
поздняя	27,0	51,0		3,04	10,2						

первичной оболочке ниже, чем у вторичной оболочки /138/. Рентгеноструктурный анализ показал /139/, что целлюлоза молодой древесной ткани является значительно менее ориентированной, чем целлюлоза в спелой древесине. На реакционную способность целлюлозы влияет её надмолекулярная структура, но многие свойства определяются молекулярным строением. Целлюлоза, подобно другим углеводам, способна участвовать в химических реакциях своими гидроксильными, ацетальными и концевыми альдегидными группами. В природной целлюлозе доказана внутримолекулярная и межмолекулярная водородная связь /140/.

Гидролизаты древесины, кроме глюкозы, содержат следующий сахар: галактозу, маннозу, арабинозу, ксилозу и следы рамнозы. Эти сахара входят в состав гемицеллюлоз, большая часть которых нерастворима в воде, но растворима в растворах щелочи, и в отличие от целлюлозы, является более доступной к действию разбавленных кислот. Как видно из табл.1, древесина хвойных содержит около 20% гемицеллюлоз. По составу гемицеллюлозы можно разделить на три основные класса: ксиланы, маннаны и галактаны /141/. Ксиланы бывают в виде арабиноксилана, глюкорноксилана и арабиноглюкуроноксилана; маннаны - глюкоманнан и галактоглюкоманнан; галактаны в большинстве случаев присутствуют как арабогалактаны. Каждый класс гемицеллюлоз включает целый спектр полисахаридов, отличающихся друг от друга по степени полимеризации, соотношению отдельных сахаров, степени разветвления, растворимости и другим свойствам.

Исследование состава и структуры глюкоманнанов, выделенных из разных пород древесины, показало, что этот полисахарид имеет цепь, состоящую из единиц  $\beta$ -D-маннозы и  $\beta$ -D-глюкозы,

связанных 1→4 связями. Соотношение между маннозой и глюкозой в древесине сосны и ели составляет 3-4:1 /142,143/. Глюкоманнан является основным компонентом гемицеллюлоз древесины ели и составляет 11,0% от древесины /144/. Отношение маннозы к глюкозе в нем равно 3,7:1. В древесине некоторых хвойных пород выделенные фракции глюкоманна содержат остатки молекул галактозы /145-147/. Так как был изолирован дисахарид галактоманноза и трисахарид галактоманнобиоза, то считают /148/, что существует определенный полисахарид, содержащий галактозу и маннозу. Единицы D-галактозы присоединены как нередуцирующие концевые группы к главной цепи 1→6 связью /149/ и способны отщепляться от главной цепи в мягких условиях гидролиза. Тимелл /150/ считает, что в древесине существует два полимера - глюкоманнан, который не растворяется в воде, и галактоглюкоманнан, растворимый в воде. Водорастворимый галактоглюкоманнан имеет сравнительно низкий молекулярный вес и содержит остатки молекул галактозы, глюкозы и маннозы в соотношениях 1:1:3. В гидролизате водорастворимых сахаров древесины ели обыкновенной соотношения между глюкозой, галактозой и маннозой равны 1:1,3:3 /151/. Адамс /152/ при экстракции водой древесины белой ели выделил путем электрофореза полисахарид, состоящий из остатков молекул глюкозы, галактозы и маннозы в соотношениях 1:1:3,7. Этот полисахарид содержал следы глюкуроновой кислоты. Глюкоманнан, который извлекается раствором щелочи, имеет более высокий молекулярный вес и небольшое количество галактозы. Соотношение между остатками молекул глюкозы, галактозы и маннозы в нем составляет 1:0,1:3. В работах /153, 154/ показано, что галактоглюкоманнан из древесины сосны обыкновенной построен из остатков глюкозы, галактозы и маннозы в

соотношениях 1:0,17:3,3. Молекулы такого галактоглюкоманна со средней СП 75 имеют 7-8 ответвлений, присоединенных к остаткам глюкозы и маннозы. Нередуцирующие концевые группы состоят в основном из остатков маннозы и галактозы. Круну и Линбергу /155/ из гемицеллюлоз шведской сосны удалось выделить глюкоманнан без примеси галактозы, а из черной сосны Бишоп и Купер /156/ выделили глюкоманнан, который содержал небольшое количество ксилозы.

Глюкоманнан древесины хвойных содержит 5-8% ацетильных групп /157/, которые присоединены к третьему углероду остатков молекул маннозы и глюкозы.

Помимо галактоглюкоманнана, в состав гемицеллюлоз входит также арабоксилан, содержащий остатки молекул 4-0-метилглюкуроновой кислоты. Считают, что в древесине хвойных пород на один остаток молекулы 4-0-метилглюкуроновой кислоты со связью 1—2 приходится 5-9 молекул ксилозы /141,133/, а на одну 1—3 связанную группу  $\angle$ -арабофуранозы приходится 7-9 остатков молекул ксилозы /142,158,159/. Найдено, что в древесине ели соотношение ксилозы, арабинозы и 4-0-метилглюкуроновой кислоты составляет 10:1:4,2, а в древесине сосны - 11,6:1:3,7 /144/. Но имеются работы, в которых сообщается, что из древесины ели (*Norway spruce*) /160/ и сосны (*Pinus taeda*) /161/ выделен 4-0-метилглюкуроноксилан, не содержащий остатки молекул арабинозы. В работе /153/ показано, что арабоксилоуронид из древесины сосны имеет сильно разветвленную молекулу. В этой молекуле на 108 остатков манноз 6 звеньев состоит из ксиланираноз, связанных в положении  $\beta$ -1,4, 4 остатка ксиланираноз, кроме связи 1—4 имеют ответвления у третьего угле-

родного атома, 10 остатков у второго и 4 остатка у третьего и второго одновременно. Концевые группы молекулы состоят из 4 остатков ксилопиранозы и 3 остатков арабофуранозы. Остальные точки ветвления, как считают авторы, заняты остатками уроновых кислот.

Из древесины норвежской ели (*Picea abies*) выделен полисахарид, который на одну единицу 4-0-метил-L-Д-глюкуроновой кислоты имеет 5,9 единиц ксилозы, а на одну единицу L-арабофуранозы - 7,4 единиц молекул ксилозы, связанных непосредственно у 2 и 3 углеродного атома остатка молекулы ксилозы. Макромолекула состоит из 128 единиц ксилозы и содержит 1,8 ответвлений /159/.

Некоторые гликозидные связи в 4-0-метилглюкуроноарабоксила не являются более устойчивыми против гидролиза кислотами по сравнению с остальными, что объясняется индуктивным эффектом электрофильной карбоксильной группы /162,163/, и поэтому гидролизат этого полимера содержит смесь, состоящую из 4-0-метилглюкуроновой кислоты и соответствующих ди-, триуроновых кислот и уроновых кислот, в молекулах которых на одну единицу 4-0-метилглюкуроновой кислоты имеется несколько остатков молекул ксилозы /164-168/. Таким образом, практически около двух третей гликозидных связей 4-0-метилглюкуроноарабоксила остаются не гидролизованными /169/. Связь между главной цепью 4-0-метилглюкуроноксила и остатками молекул L-арабофуранозы слабая и разрывается даже при кипячении с водой /170,171/. Карбоксильные группы в глюкуроноксила не этерифицированы /144, 172/.

Кроме вышеприведенных полисахаридов глюкоманнана и 4-0-метилглюкуроноарабоксила, в древесине сосны и ели /147,150/

присутствует в небольшом количестве арабогалактан. Этот полисахарид сильно разветвлен и хорошо растворим в воде. Остатки молекулы  $\alpha$ -галактозы связаны 1 $\rightarrow$ 6 и 1 $\rightarrow$ 3 связью и образуют главную цепь, к которой присоединены остатки молекул  $\angle$ -арабинозы. В работе /173/ показано, что кроме 1 $\rightarrow$ 6 и 1 $\rightarrow$ 3 связей возможна также 1 $\rightarrow$ 4 связь между остатками молекул  $\alpha$ -галактопираноз. Две трети остатков молекул арабинозы имеют фуранозную форму и присоединены как концевые боковые цепи, а остальные присутствуют как 3-0- $\beta$ - $\angle$ -арабопиранозил- $\angle$ -арабофуранозид. В большинстве работ, посвященных исследованию арабогалактанов, доказана их полимолекулярность, и полисахарид разделен на фракции А и В, которые отличаются только по молекулярному весу /174,175/.

Имеются работы, показывающие, что во фракции арабогалактана находятся в небольшом количестве и другие сахара. Водорастворимая фракция полисахаридов белой ели содержит полисахарид, состоящий из галактозы, арабинозы и ксилозы в соотношениях 26:11:1 со степенью полимеризации 102 /152/. Во фракции арабогалактана хвойных найдены в небольшом количестве (до 2%) уроновые кислоты /176/. Доказательством тому, что уроновые кислоты не являются примесями, а входят в состав макромолекулы арабогалактана, является изолирование и идентифицирование 6-0-( $\beta$ -D-глюкопиранозилурона)-D-галактозы, присутствующей в гидролизатах арабогалактана из древесины *Larix laricina*.

В гидролизатах древесины присутствует галактурононовая кислота, что указывает на присутствие пектиновых веществ. Зрелая древесина ствола содержит небольшое количество пектина — около 1%, а камбиальный слой гораздо больше /128/. Исходя из этого,

Шульц /177/ предложил пользоваться количеством пектиновых веществ как индексом степени химического образования древесины. Его мысли дальше развивали Хас и Кремер /129/.

Исследование пектинов в древесине началось в 1925-1937 годах /178,179/, когда удалось выделить полигалактуроновую кислоту из зрелой древесины. Присутствие пектинов в древесине подтверждается также микроспектрографическими исследованиями Асумна и Ланге /180/. Пектин, выделенный из древесины, по своим свойствам и химическому составу не отличается от пектинов, выделенных тем же способом из других растительных материалов /179/. В лигнифицированной древесине главная масса пектиновых веществ находится в нерастворимой в воде форме и названа протопектином. После экстракции водой и спиртобензолом из камбия, заболони и ядровой древесины сосны (*Pinus ponderosa*) 0,2 М раствором динатриевой соли этилендиамина тетрауксусной кислоты

Таблица 2.

Характеристика выделенных пектинов в % от определенных сахаров

	Древесина сосны /128/			Древесина ели /126/	
	камбий	заболонь	ядро	трахеиды	сердцевина
галактан	23,0	7,0	6,2	4,3	5,5
глюкан	13,5	13,2	12,9	4,5	6,5
арабан	22,0	10,1	14,1	8,6	13,6
ксилян	1,0	1,9	3,9	5,1	3,5
рамнан	0,5	следы	следы	-	-
уроновый ангидрид	38,0	68,0	62,0	69,5	64,7
маннан	-	-	-	7,9	6,4



выделены пектиновые вещества в количествах соответственно 8,5%, 1,3% и 1,0% /128/. Состав их приведен в таблице 2. В табл.2 приведены также данные о составе пектинов, выделенных из древесины побегов ели и сосны.

Как показано в табл.1, около 1/3 сформированной древесины хвойных пород составляет лигнин. Лигнин является высокомолекулярным соединением, макромолекула которого построена из мономеров фенилпропанового типа, содержащим функциональные метоксильные, гидроксильные и карбоксильные группы. Как указывалось на стр. 9, лигнин аморфен и образует трехмерную структуру. Лигнин является необратимым конечным продуктом метаболизма в растениях /118/. Изучение строения лигнина значительно затрудняет тенденции его подвергаться реакциям вторичной конденсации даже в относительно мягких условиях обработки. Фрейденберг /181/ показал, что элементарный состав елового лигнина почти полностью соответствует элементарному составу полимера, состоящего из гваяцилпропановых единиц. Фенилпропановые единицы в макромолекуле лигнина связаны между собой простыми эфирными и углерод-углеродными связями.

Как видно из табл.1, химический состав древесины в разных частях дерева несколько различен. Древесина в ветвях содержит меньше целлюлозы и маннана, больше пентозанов, полиуроновых кислот и лигнина /119/, чем древесина в стволе того же дерева. Отличается химический состав полностью лигнифицированной древесины ствола от сформировавшейся древесины побегов /127/. Различается и химический состав ранней и поздней древесины /131,182/. В ранней древесине сосны содержание пентозанов и уроновых кислот превышает содержание их в соответствующих

слоях поздней древесины. При одинаковых условиях гидролиза гемицеллюлозы весенней древесины сосны гидролизуются труднее, чем гемицеллюлозы летней древесины /130/. Общее содержание маннозы в продуктах гидролиза показывает, что маннан содержится в значительном количестве в поздней древесине, -составляющий 19,5% от общего количества моносахаридов. В ранней древесине манноза составляет только 4,3% от общего количества сахаров, что подтверждается также работой /131/. Ранняя древесина по сравнению с поздней содержит также больше лигнина и меньше целлюлозы /125/.

Исследования химического состава древесины ствола в направлении от периферии к центру, т.е. в зависимости от возраста, показывает различие между молодой и более старой, полностью лигнифицированной древесиной. С возрастом в древесине *Pinus minkoga* увеличивается количество целлюлозы и маннана и уменьшается количество галактозы и арабинозы /131/. Независимо от условий роста в древесине ели содержание пентозанов падает, а содержание метилпентозанов и маннана увеличивается от центра ствола к его периферии /183/.

Систематические исследования химического состава древесины в процессе её роста проводили Жеребов с сотр. /184,185/, Шарков и Цветкова /186/, Скриган и Беленькая /187/, Можейко и Сергеева /188/, Мейер и Вилке /18/, Торнбер и Норкот /128, 189/, Алсон и Мисра /190/, Одинцов и Каткевич /126,127,191/. Изменения химического состава молодой древесины происходят благодаря постепенной лигнификации, утолщению клеточных стенок, т.е. прибавлению клеточных слоев с отличающимся химическим составом и исчезновению веществ протоплазмы. Мейер и Вилке

/18/ считают, что уже образовавшийся клеточный слой не изменяется в углеводном составе. В то же время имеются данные, показывающие, что полнурониды первичной стенки могут при дальнейшем образовании клетки исчезать /192/. Многими исследователями однозначно показано, что процентное количество веществ, растворимых в воде и в органических растворителях, воды, азота и урсонных кислот в процессе образования древесины уменьшается. Количество целлюлозы в молодой древесине в течение вегетационного периода постепенно возрастает. Большинство авторов считает, что количество лигнина с возрастом древесной клетки возрастает. Это мнение не разделяет Жеребов /184, 185/, который нашел, что содержание лигнина во время образования древесины практически не меняется.

Рядом авторов было показано /188, 193-196/, что лигнин, выделенный кислотным способом из молодых зеленых растений, в том числе из молодой древесины, содержит много азота. Хотя природа азотсодержащих веществ, определяющихся совместно с лигнином, вызывает большой интерес, однако до сих пор еще не выяснено, что представляют собой эти вещества и как они связаны с молекулой лигнина. Предполагается, что это или в значительной степени измененные под действием кислот остатки плазмы /30/, включенные в лигнин в виде примесей белка /195, 197/, или азотсодержащие соединения, присутствующие в виде пиримидиновых оснований и входят в молекулу лигнина /198/, или являются лабильными промежуточными продуктами биосинтеза лигнина из фенилаланина /117/.

Спорным является вопрос о природе целлюлозы в молодой древесине. По данным Жеребова и Войнова /184/ целлюлоза, выделен-

ная из молодой древесины побегов сосны, содержит много примесей, главным образом в виде пектина. В работе /190/ указано, что целлюлоза, выделенная из камбия, имеет сероватый, грязный вид и содержит больше ксилана и маннана, чем целлюлоза, выделенная из молодой древесины. Можейко и Сергеева /188/ показали, что количество пентозанов в целлюлозе с возрастом древесины в побегах тополя снижается. После проведения гидролиза  $\alpha$ -целлюлозы и определения отдельных сахаров установлено, /128,189/, что примеси в целлюлозах, выделенных из камбия молодой и ядровой древесины и флоэмы нескольких пород деревьев, во всех случаях не превышает 10-15%. Исключение составляет  $\alpha$ -целлюлоза молодой и ядровой древесины сосны, что авторы объясняют присутствием труднорастворимого глюкоманнана. Данные указанных авторов подтверждаются работой Одинцова и Каткевич /127/, в которой показано, что количество маннана и ксилана во фракции трудногидролизуемых полисахаридов древесины побегов ели на одну единицу глюкоана с ростом побегов увеличивается.

В работе Скригана и Беленькой /187/ показано, что майская древесина во фракции гемицеллюлоз содержит больше всего глюкозы, значительно меньше арабинозы и небольшое количество галактозы и не содержит ксилозы и маннозы. В период, когда обнаруживается образование волокнистой целлюлозы, появляются и ксилоза и манноза.

По данным работы /18/, в клетках древесины сосны, имеющих только образованные первичные стенки, 30,8% от всех определенных сахаров (не определялась галактуронозная кислота) составляет арабиноза, а ксилоза - 4,6%. Суммарное количество пентозанов в слое М + Р, таким образом, составляет 35,4%, а в слое

$M + P + S_1 + S_2$  - только 8,5%. Кроме того, установлено /128, 197/, что количество галактана и арабана во всех образцах от камбия в направлении ядровой древесины снижается, а ксилана возрастает. Возрастание фракции гемицеллюлоз в побегах ели при вторичном утолщении клеточной стенки происходит главным образом за счет возрастания количества 4-О-метилглюкуронооксиана и маннана /127/.

## ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА РАСТЕНИЯ

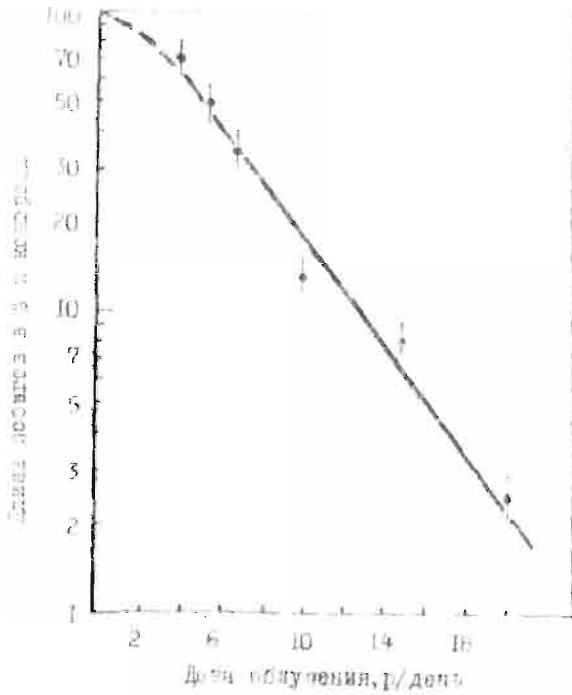
Одним из характерных проявлений действия ионизирующего облучения на растения является временное угнетение митоза в точках роста и, как следствие, угнетение роста и развития растения в целом. В результате многочисленных исследований установлено, что растения, находящиеся на разных стадиях развития, имеют различную чувствительность к действию ионизирующего излучения. Быстро растущие ткани радиочувствительнее к острому облучению, чем медленно растущие. Снижение темпов деления при хроническом облучении растений приводит к тому, что в ядре и в цитоплазме накапливается более высокая доза поглощенной энергии излучения за полный цикл митоза, что вызывает повышение частоты хромосомных aberrаций и соматических мутаций. На корнях бобов показано, что при облучении дозой 140 р увеличивается время митотического цикла от 24 до 48 часов /199/, а при дозах 3-5 кр деление полностью подавлено, но происходит дифференциация образованных клеток /200/. Ли пишет /201/, что задержка деления, а не его полное подавление означает, что на растения подействовали такими дозами ионизирующего излучения, после которых оно может оправиться. Поэтому допускается тот или иной механизм восстановления.

В литературе много работ, в которых показано стимулирующее действие ионизирующей радиации на рост растений /202-207/. В основном это работы по острому облучению семян и растений в разные периоды их развития. У различных семян и в различные периоды развития растений одна и та же доза может быть стимули-

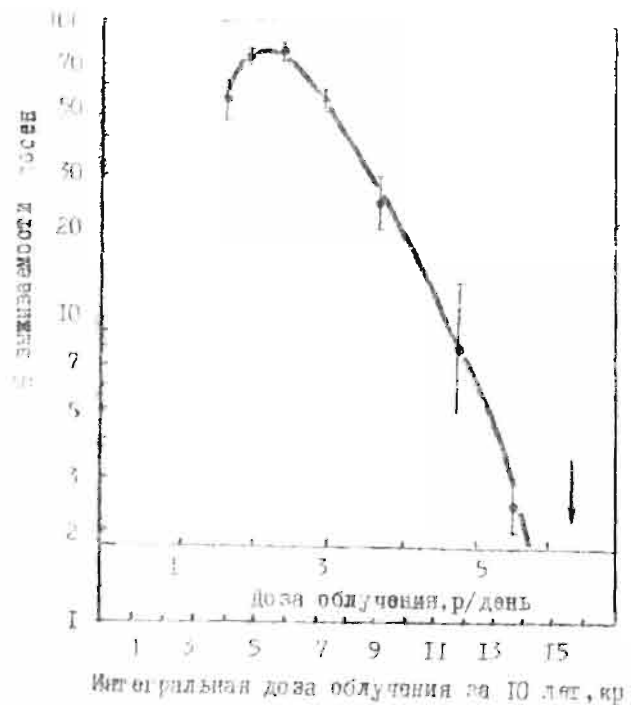
рующей и угнетающей. Для достижения положительного эффекта важным фактором является высокий минеральный фон питания /204/. При хроническом облучении растений пшеницы и ячменя /208/, а также сеянцев сосны и ели /209,210/ даже такие низкие дозы облучения, как 0,1 и 1 р/сутки или соответственно дозы 12 и 70 рад подавляют рост.

По данным Спарроу и соавторов /211-216/, сосна - одно из радиочувствительных растений. При остром облучении взрослых сосен летальный эффект достигается при дозе около 1,0 кр. При хроническом облучении в продолжение 15 месяцев летальная доза облучения составляет около 900 кр, а при облучении в продолжение 10 лет - 15,5 кр. На рис.1 показана кривая снижения длины побегов, а на рис.2 - выживаемость сосен в зависимости от интенсивности и интегральной дозы облучения гамма-лучами. В 10-летний срок облучения все сосны погибают при интенсивности облучения 0,24 р/час. Автор считает, что ионизирующее излучение угнетающе действует на рост сосен. При низких дозах наряду с подавлением роста наблюдаются морфологические изменения, такие, как появление булавовидных верхушек, побегов, лишенных почек, измененный порядок листорасположения, вакуолизация клеток, а при больших дозах меристематическая ткань исчезает. Но в литературе имеются работы /217,218/, в которых говорится о стимулирующем действии ионизирующего излучения на рост сеянцев при облучении семян дозами 100-1000 р и при облучении сеянцев сосны дозами до 4 кр.

На протяжении продолжительного времени в литературе обсуждается вопрос о том, через какие последовательные реакции протекает



**График**  
**Рис.1.** Иллюстрирующий угнетение роста побегов сеянцев *Pinus strobus* после 15 месяцев хронического облучения гамма-лучами. Облучение продолжалось во время вегетации 1959-1961 г.г.



**Рис.2.** График, иллюстрирующий выживаемость сосен *Pinus rigida* после 10-летнего облучения гамма-лучами. Облучение проводилось во время вегетации 1953-1962 г.г.



и развивается действие ионизирующего излучения, начиная с первичного акта взаимодействия излучения с веществом клетки до проявления видимого биологического эффекта. Первичный эффект действия ионизирующего излучения заключается в непосредственном взаимодействии фотона или частицы с молекулами биологически важных веществ или воды, приводящем к образованию возбужденных молекул, ионов или осколков молекул - радикалов и перекисей /201,210,211/. Образующиеся свободные радикалы воды в процессе облучения клеток могут оказывать на живое вещество клеток лишь очень кратковременное влияние и поражать лишь непосредственно прилегающие к ним молекулы живого вещества, к тому же  $H_2O_2$  быстро инактивируется ферментом каталазой. Органические радикалы могут сохраниться более продолжительное время /219,222,223/ и вызвать образование измененных метаболитов /224,225/. Эти реакции идут в липопротеидной фазе клеточных структур, вследствие чего происходит разрушение фазовых границ, что губительно действует на элементарные жизненные процессы /219/. Об образовании в облученном организме биологически активных веществ - радиотоксинов, ответственных за возникновение или усиление сложных проявлений лучевого поражения, высказывались еще в самом начале развития радиобиологии. Кровь облученных животных, а также водные вытяжки облученных растений задерживают развитие рассады люпины, прорастание семян, замедляется рост каллюсов табака /226-228/. В результате исследований последних лет установлено, что первичными токсинами следует назвать вещества, принадлежащие к классам О-хинонов и продуктам окисления ненасыщенных жирных кислот /224,227,229-232/. Фенольные соединения широко распространены в растениях

и принимают активное участие в обмене веществ, участвуют в окислительном фосфорилировании и транспорте электронов /233/. По данным Кузина и соавторов /224,229-231/, при облучении растений возрастает количество орто-фенолов (хлорогеновая и кофейная кислоты) и окси-хинонов, которые возникают сразу после облучения и, возможно, являются первичными продуктами лучевого поражения. После облучения, вследствие активации ферментативных систем, продолжается процесс окисления фенолов. При угнетающих дозах облучения наряду с уменьшением ортофенолов наблюдается резкое возрастание меланинов, что указывает на глубоко идущие процессы окисления и конденсации фенолов в этих условиях /234/.

Высокое содержание линолевой и линоленовой кислот в клеточных структурах, выполняющих важные функции в процессе обмена веществ, такие, как фотосинтез в хлоропластах, процессы окислительного фосфорилирования в митохондриях, говорит о большом значении этих кислот в процессе превращения энергии и синтеза /235,236/. Под воздействием ионизирующего излучения происходит окисление, полимеризация, разрыв цепи и образование перекисей этих кислот /227,237/. Окисляясь в организме, ненасыщенные жирные кислоты способны в свою очередь окислять соединения, имеющие большое биологическое значение, такие, как полифенолы, сульфгидрильные ферменты, каротиноиды и т.п. Обобщая литературные данные, Тарусов /232/ указывает, что наименее надежные структуры - биоллипидные слои, из которых построены мембраны органоидов клетки. На этих мембранах расположены ферменты, а по фосфолипидным мембранам осуществляется транспорт электронов. Этот мост явно наиболее уязвим. Это хорошо объясняет парадокс: система явно

страдает, а ферменты, извлеченные из неё, остаются нормальными.

Большое место в литературе занимает представление о решающем значении в лучевом поражении клеток измененного обмена веществ, отдельные звенья которого поражаются в неодинаковой степени /238,239/. Направленность синтеза нуклеиновых кислот /238/ нарушается при облучении дозов 8 кр, синтеза белков - 20 кр и синтеза сахарозы - 30 кр. Нарушение нуклеинового обмена выражается в задержке синтеза нуклеопротомдов, делении ядер и в процессе размножения. Нарушение углеводного обмена приводит к расстройству энергетического баланса клетки. При остром облучении величина окислительно-восстановительного потенциала, проницаемость протоплазмы вначале увеличивается, а по истечении некоторого времени приходит в норму /223, 240-243/.

О действии ионизирующего излучения на фотосинтез в литературе имеются противоречивые сведения. Дозы облучения 50 кр не подавляют фотосинтез, но при этом происходит накопление пластических веществ /223,244/. У радиочувствительного растения традесканции при облучении дозой 20 кр фотосинтез не изменяется и только при дозе 50 кр наблюдается спад интенсивности фотосинтеза до 82% через 48 часов. Для листьев табака и фасоли даже при дозе 50 кр через 48 часов после облучения фотосинтез возвращается к исходному значению /210,244/. Однако при больших дозах, порядка 100-500 кр происходит изменение интенсивности фотосинтеза, а также его направленности. Включение меченого  $C^{14}$  возрастает в аминокислотах и уменьшается в

сахарозе /245/. Юшков и Куликов показали, что при хроническом облучении сеянцев сосны дозами 70 и 350 р не происходило изменений в интенсивности и в продуктах фотосинтеза, хотя к концу вегетационного периода отчетливо проявлялось угнетение роста, а при дозе 3,5 р интенсивность поглощения  $C^{14}O_2$  снизилась до 72% от контроля. По данным Васильева /223/ при остром облучении 4-6-суточных проростков пшеницы доза 5 кр и 100 кр не сказалась на содержании в них гемицеллюлоз и целлюлозы при анализе сразу после облучения. Содержание тех же компонентов спустя 1,5-2 недели после облучения 4-5-суточных проростков пшеницы в расчете на исходный вес, т.е. на вес без включения накопленных пластических и минеральных веществ, показало, что в результате облучения подавляющими рост дозами (1-10 кр) в растениях накапливается значительное количество углеводов. Почти вдвое увеличивается у облученных растений количество гемицеллюлоз и почти в полтора раза - количество целлюлозы. При анализе спустя 10 дней после облучения дозой 100 кр листьев 1-го и 2-го ярусов растений пшеницы, у которых ко времени облучения листья 1-го яруса закончили рост, а 2-го находились в состоянии роста, оказалось, что все формы углеводов и все сухие вещества в листьях облученных растений находятся в значительно большем количестве, чем у необлученных. У листьев 2-го яруса накопилось больше как общего сухого вещества, так и моносахаридов, сахарозы и целлюлозы, чем у листьев 1-го яруса.

При стимулирующих дозах облучения происходит увеличение общей массы растений, в частности, увеличивается количество углеводов, крахмала, сахарозы, моносахаридов /203,206/, а при

угнетающих дозах облучения количество углеводов снижается и изменяется их состав. При облучении семян кукурузы дозой 5 кр в растениях отсутствует мальтоза. По данным Жунусова /203/, при облучении сахарной свеклы в период начала сахаронакопления и картофеля в начале клубнеобразования стимулирующими дозами 400 р увеличивается количество сахара и крахмала соответственно. На изменение метаболизма углеводов при облучении указывается также и в работах Узорина и Токарской /246/. Поглощенная в процессе фотосинтеза меченая  $C^{14}O_2$  при облучении больше всего включается в углеводы (сахарозу, глюкозу, фруктозу и также в клетчатку) и меньше в белки, в отличие от необлученных растений /206/. Это подтверждается и другими исследователями, сообщающими о стимуляции продуктивности хлопчатника при облучении семян или растений острыми дозами /207,247/. В других работах отмечается снижение содержания крахмала и увеличение белка и витамина С при облучении клубней картофеля дозами, стимулирующими урожайность /249/.

Несмотря на то, что при облучении происходит повышенное накопление углеводов, образование АТФ уменьшается /211,249-252/, Ехренберг показал /249/, что облучение приводит к снижению поглощения зародышами семян фосфора и относительного его накопления в спиртовых и липопротеидовых фракциях растений. Биосинтез АТФ после облучения в начале несколько увеличивается, потом снижаясь приходит в норму и далее опять снижается /250/. Автор делает вывод, что такое изменение в динамике синтеза АТФ связано с нарушением структуры и разрушением

части митохондрий, причем для достижения указанного эффекта достаточно дозы 0,5-10 кр при облучении семян хлопчатника, т.е. достаточны стимулирующие дозы облучения. Нор-Аревян и Тоирбеков с соавторами показали /251,252/, что уже доза облучения 150 р у корешков *Vicia faba* приводит к подавлению обмена фосфорных эфиров углеводов, нуклеиновых кислот и фосфопротеинов. При облучении происходит усиление свободного окисления, т.е. ослабление энергетического КПД в митохондриях, что приводит к изменению общего уровня энергетического обмена клетки. Впоследствии Романцев с соавторами /221/ пришли к заключению, что при облучении происходит разобщение процесса окислительного фосфорилирования в митохондриях и ядерного фосфорилирования уже в первые часы облучения дозами до 100 р, приводящего к разобщению синтеза ДНК и РНК, а также ингибированию синтеза мононуклеотидов и фосфорилирования тимидинмонофосфата до тимидинтрифосфата. Исследуя корреляцию между ростом облученных проростков и особенностями обновления фосфорных соединений высказали предположение /253/, что восстановление метаболических процессов от лучевого поражения может быть обусловлено компенсаторными явлениями, состоящими в увеличении обменных фондов метаболитов при сохраняющихся малых скоростях их обновления.

## ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА ДРЕВЕСИНУ И ЕЕ ХИМИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ

Действие ионизирующего излучения на сформировавшуюся древесину сводится к деструкции химических компонентов клеточной стенки, которые имеют различную радиационную устойчивость при одинаковых дозах облучения. Обзоры литературных данных об изменении физико-механических и химических свойств древесины под действием различных доз ионизирующего излучения опубликованы Фрейдином /254/ и Бурместером /255/. В процессе изучения действия ионизирующего излучения на древесину уточнялись дозы облучения, при которых не происходит изменений химических компонентов древесины, что важно в связи с применением радиоактивных изотопов в деревообрабатывающей промышленности, при использовании ионизирующего излучения для модификации древесины путем пропитки ее различными мономерами и последующей их радиационной полимеризации с целью получения новых материалов. Ионизирующее излучение применяется также при исследовании химических компонентов древесины и связей между ними и в других целях.

Исходя из литературных данных /254-259/, дозы облучения ниже 1 Мрад не ухудшают механические свойства древесины. Ощутимое снижение механических показателей древесины наблюдается при дозах около 5 Мрад; при этой же дозе начинает изменяться окраска древесины: древесина темнеет. При дозе 200 Мрад древесина легко растирается в порошок. При малых

дозах, около 5 кр, незначительно повышается сорбция воды, а при продолжении облучения сорбция воды снижается и при дозе 10 Мрад достигает минимального значения /255,260,261/. Облучение древесины приводит к повышению скорости влагопоглощения, но не отражается на ее величине /261/. Набухание облученной древесины в воде больше, чем у необлученной, но не превышает 1,5% /254/.

Много исследований посвящено изучению действия ионизирующего излучения на отдельные компоненты древесины, причем главное внимание уделено целлюлозе. Характер и интенсивность излучения не влияет на степень деструкции целлюлозы. По данным Глед и Кертес /262,263/, Теслер и Русфорд /264/, в результате облучения снижается вязкость растворов целлюлозы, целлюлоза деполимеризуется. Снижение характеристической вязкости растворов целлюлозы в зависимости от логарифма интегральной дозы выражается как прямая линия. Заметное изменение в степени полимеризации целлюлозы проявляется при дозе порядка 0,1 Мрад (см.рис.3). Полчин /265/ показал, что при дозе 10 Крад снижение СП мало заметно, составляет всего около 5%. При увеличении дозы облучения вязкость растворов, СП быстро снижается, а растворимость целлюлозы в воде увеличивается. При дозе 1 Мрад наблюдается резкое снижение СП с 660 до 490; при дозе 50 Мрад СП снижается до 40. По данным Литл /266/, деполимеризация хлопковой и древесной целлюлозы при радиоллизе протекает почти с одинаковой скоростью, одинаково разрушаются также упорядоченные и неупорядоченные области целлюлозы. Из этого делается вывод о том, что надмолеку-



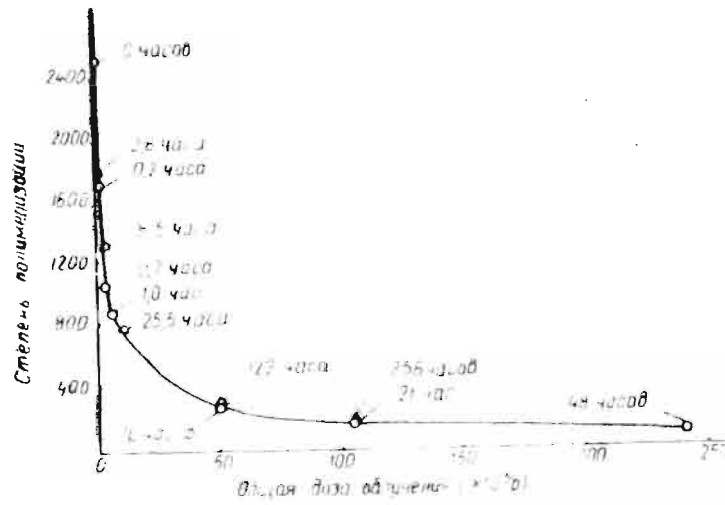


Рис. 3. Влияние интенсивности и интегральной дозы облучения на вязкость растворов хлопка.

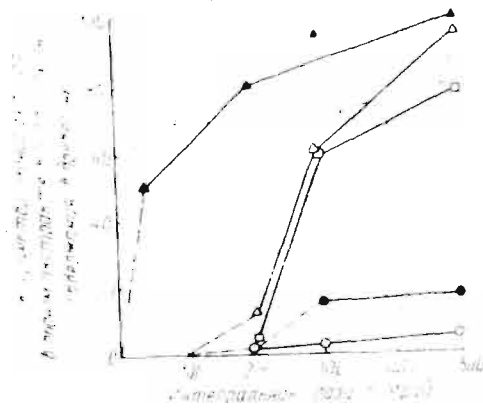


Рис. 4. Устойчивость отдельных полисахаридов сосны к гамма-излучению. Обозначения: 1-глюкоза; 2-Галактоза; 3-манноза; 4-ксилоза; 5-арабиноза.

лярная структура целлюлозы не влияет на интенсивность её деполимеризации при радиоллизе.

На основании вискозиметрических определений молекулярного веса целлюлозы установлено, что доза 1 Мрад приводит к разрыву 0,16% связей между звеньями макромолекул целлюлозы /267/. Энергия, приходящаяся на разрыв основной цепи, составляет около 9 эв.

При помощи рентгеноскопических и ИКС измерений сделано заключение, согласно которому под действием гамма-облучения происходит сильное разрушение химических связей, в то время как физические связи в упорядоченных областях молекул целлюлозы поддерживают надмолекулярную систему в ненарушенном состоянии. В аморфных областях происходит ослабление структуры и связей /265/. Степень упорядоченности целлюлозы даже при дозе 50 Мрад меняется незначительно - на 3-5%. Бурместер /268/ показал, что дозы облучения выше 10 кр вызывают увеличение Н-связей и уменьшение количества свободных ОН-групп, что соответствует на кривых ИКС максимумам в области 3200-3400  $\text{см}^{-1}$  и 3600  $\text{см}^{-1}$  соответственно.

Соотношение образованных карбоксильных и карбонильных групп и разрывов цепи макромолекул целлюлозы, возникающих при ее радиоллизе, равно 20:1:1 /по 269/. В целлюлозе, облученной дозой 100 Мрад происходит скачкообразное увеличение альдегидных, карбоксильных и отчасти пероксидных групп и растворение в щелочи /265/. Наряду с деполимеризацией целлюлозы при ее радиоллизе наблюдается также деструкция элементарного звена, и происходит образование газообразных продуктов. При дозе 100 Мрад отношение числа разложения звеньев к числу разрывов цепи макромолекулы целлюлозы составляет

5,1:1. Продукты разрушения звена подвергаются окислению /269/. Глед и Картец для древесной целлюлозы с влажностью ниже воздушно-сухой показали существование эффекта последствия, продолжающегося 30-50 дней. Снижение вязкости в результате последствия превышает первичный эффект. При дозах 0,1 и 0,5 Мрад дополнительно вязкость снижается на 43 и 57% соответственно.

В результате деполимеризации растворимость в воде и гидролизуемость минеральными кислотами облученной целлюлозы и древесины увеличивается /256, 269, 270/. Повышается количество легкогидролизуемой фракции за счет уменьшения содержания трудногидролизуемых веществ /254,256,271/. Повышение выхода РВ при обработке облученной древесины водой сопровождается снижением их количества при последующем гидролизе кислотами, что свидетельствует о переходе в воду обрывков цепей полисахаридов в виде олигосахаридов. Изучая при помощи бумажной хроматографии водные экстракты древесины, облученной различными дозами, было показано, что водный экстракт сильнее обогащается продуктами радиолиза гемицеллюлоз, чем целлюлозы /254/ (см.рис.4). Из гемицеллюлоз наименее устойчивы к действию излучения пентозы. Наряду с деполимеризацией при облучении происходит разложение углеводов в древесине. Так, при дозе 100 Мрад разлагается 9% углеводов, а при дозе 500 Мрад - 26%. Степень разложения чистой глюкозы и хлопковой целлюлозы одинакова, а углеводов в древесине - меньше. При дозе 100 Мрад хлопковая целлюлоза и глюкоза разлагаются на 14%, углеводы же в древесине ели - на 9%.

целлюлоза в древесине исчезает по данным Калниня и соавторов /271/ при дозе 50 Мрад, а по данным Хатихама и Токимуку /259/ - при дозе 100 Мрад. При этом лигнин легко извлекается 95% этанолом или диоксаном, лигнин подвергавшийся облучению дозой 70 Мрад, по мнению автора /259/, почти не изменен.

Сравнение действия гамма-излучения на древесину, холоцеллюлозу и целлюлозу, показали отчетливо выраженное защитное действие лигнина на радиолит углеводов. Это проявляется в повышенной растворимости, увеличения РВ и кислых продуктов у облученной холоцеллюлозы по сравнению с облученной древесиной /269,272/. Защитное действие лигнина на радиолит углеводов в древесине Фрейдли и Малинский /269/ объясняют наличием в его молекуле ароматических колец, которые повышают стойкость полимеров к ионизирующему излучению благодаря поглощению и рассеиванию энергии излучения. Концентрированные минеральные кислоты растворяют углеводную часть древесины, а лигнин при этом, хотя и претерпевает известные изменения, в раствор не переходит. Обработка облученной древесины водой, а затем разбавленными минеральными кислотами, существенно снижают количество веществ, не растворяющихся при действии концентрированной серной кислоты. Непосредственное действие такой кислоты на древесину, облученную различными дозами, дает практически неизменное количество остатка. Фрейдли /254/ делает вывод, что радиолит приводит к деструкции лигнина, делая его более лабильным. Изменение в поведении лигнина, содержащегося в древесине, представляет собой изменения, сопутствующие распаду целлюлозы и других углеводов под действием гамма-

лучей, и основано или на разрыве связей между углеводом и лигнином или распаде лигниновых частиц на осколки. Так как макромолекулы углеводов под облучением рвутся произвольно и выбор места разрыва мало вероятен, то имеет место образование малых молекул углеводов и лигнина, и лигнин становится легко растворимым /259/.

Радиочувствительность химических компонентов древесины располагается в следующем порядке: арабан > ксилан > маннан > галактан > целлюлоза > лигнин /254/.

При облучении моносахаридов снижается рН растворов /273-277/ и образуются органические кислоты, такие как Д-глюконовая, сахариновая, а также формальдегид и 1,3-диоксиацетон и появляются вещества с максимум<sup>ом</sup> поглощения УФ-лучей около 260 мк, что, возможно, соответствует диоксиацетону, легко дающему эндиольную форму. При облучении олигосахаридов и полисахаридов дозами выше 0,1 Мрад, таких как сахароза, мальтоза /275,278/, крахмал, пектин /279/, декстрин /274/ происходит их гидролиз, который ведет к повышению РВ, к снижению рН растворов и образованию веществ, имеющих поглощения при 264-267 мк УФ-лучей. По истечению некоторого времени после снятия облучения наблюдается более глубокое разложение этих веществ /262,274/.

При дозе облучения 1 Мрад наблюдается деструкция пектиновых веществ в срединной пластинке; клетки картофеля при такой дозе легко мацерируются, а крахмальные зерна сохраняют свою форму даже при дозе 10 Мрад /279/.

Оболочки клеток древесины, облученной дозой 50-100 Мрад,

набухают в серной кислоте больше, чем необлученной. Средняя пластинка теряет прочность и при набухании разрывается /254/. Корчемкин и соавторы /280/ показали, что дозы облучения 5 и 10 Мрад настолько ослабляют структуру внешнего слоя вторичной стенки, что набухание волокна целлюлозы происходит без образования четок, а при дозе 1 Мрад волокна набухают как контрольные, с образованием многочисленных бус. По данным Сергеевой, Милутиной и Галковой /281/, древесные волокна при дозах облучения 10 и 30 Мрад набухают так же, как контрольные, а при дозе 50 Мрад заметно разрушаются первичная и третичная оболочки волокон целлодигнина, что указывает также на защитное действие дигнина против облучения.

## 5. КРАТКОЕ ОБОЩЕНИЕ ПО ЛИТЕРАТУРНОМУ ОБЗОРУ

Из приведенного литературного обзора видно, что исследования химического состава древесины ведутся в тесной связи с изучением микро- и субмикроскопической структуры её клеточных стенок. Несмотря на то, что химический состав древесины в главных чертах установлен, еще имеются спорные вопросы о распределении химических компонентов в клеточной стенке, их связи, образовании и ориентации микрофибрилл целлюлозы и других полисахаридов. Исследования образования химических компонентов ведутся при помощи меченных соединений, прослеживается путь их превращения в растении, а также проводится изучение химического состава клеточных стенок в разные периоды развития. Установлено, что углеводы являются основным исходным материалом в образовании главных компонентов древесины. Основным исходным продуктом для превращения сахаров в полисахариды считают соединения уридиндифосфатглюкозы.

Исследования по образованию древесины в разных периодах её развития тесно связаны с изучением влияния различных факторов внешней среды, действующих во время роста растения. Данные о зависимости химического состава древесины от таких внешних условий, как тип леса, почвы, влияние света довольно противоречивы. В большинстве случаев эти исследования проводились не в комплексе всех составных частей древесины, а лишь по отдельным её компонентам. Д.П.Жеребов, В.И.Шарков, Ф.А.Сартаня и Е.С.Цветкова, Л.Н.Можейко и В.Н.Сергеева, Мейер и Вилке, Торнбер и Норкоте, П.Н.Одинцов и Р.Г.Каткевич и некоторые

другие провели систематические исследования химического состава древесины в процессе её роста. Хотя авторы брали для исследования различные материалы, они пришли к единому мнению, что с возрастом содержание в древесине золы, азота, урсновых кислот и веществ, экстрагируемых водой и эфиром, уменьшается, а содержание целлюлозы и лигнина увеличивается. С развитием древесины в выделенном лигнине уменьшается количество азота и возрастает количество метоксильных групп.

Нет единого мнения о количестве пентозанов в целлюлозе, полученной из молодой древесины: в некоторых работах (Л.Н.Можейко, Алсон и Мизра) указывается на высокое их содержание в такой целлюлозе, а из других (Торнбер и Норкоте) следует, что количество примесей, в том числе пентозанов, примерно такое же, как в образцах целлюлозы, выделенной из зрелой древесины ствола.

Неполно исследовано изменение состава легкогидролизуемых полисахаридов во время образования древесины. Работы А.И.Скригана и Г.В.Беленькой, а также Л.Н.Можейко и В.Н.Сергеевой, свидетельствуют о том, что содержание пентозанов в древесине держится приблизительно на одном и том же уровне в течение всего вегетационного периода. В работах Бустона, В.И.Шаркова и Е.С.Цветковой, Торнберга и Норкоте говорится об изменении количества гемицеллюлоз во время образования древесины.

Изучение превращения полисахаридов во время образования древесины служило предметом многочисленных исследований. Как показано новейшими работами П.Н.Одинцова и Р.Г.Каткевич, Норкоте и Торнберга одна часть пектинов (полигалактуронозная кислота) связана в клеточной стенке с двухвалентными ионами металлов,



а вторая часть водорастворима. В самых молодых клетках часть водорастворимой полигалактуроновой кислоты не закреплена в клеточной стенке и при лигнификации удаляется из клетки.

В последнее время исследователи (Фрей-Висслинг, Уордрон, Мюлеталлер и др.), занимающиеся изучением образования оболочек в растительных тканях, пришли к заключению, что не только вторичная, но и первичная оболочка растет путем аппозиции. Отложение целлюлозных микрофибрилл протопластом изнутри происходит без их переплетения. Разница лишь в том, что при утолщении вторичной оболочки нет поверхностного роста и не происходит переплетения микрофибрилл, как это наблюдается при росте первичной оболочки. Увеличение массы оболочек во время их образования за счет веществ матрикса (гемицеллюлозных компонентов), также происходит путем аппозиции, в том смысле, что вещества матрикса секрет/ируются протопластом изнутри, через плазмолемму, в виде пузырьков, являющихся производными эндоплазматического ретикуляма и диктиосом. Матрикс оболочки является полутвердым или даже жидким веществом с высокой степенью вязкости и поэтому обладает подвижностью. По мнению Фрей-Висслинга, Бекера и Рейя биосинтез полисахаридов матрикса и их включение в структуру оболочек, является непосредственной метаболической базой роста клетки. В пользу гипотезы активной роли оболочек в росте клеток говорят данные о прямом действии ауксинов, стимулирующих синтез веществ матрикса на рост клеточной оболочки. В настоящее время полностью не разрешен вопрос об изменении веществ матрикса в процессе лигнификации оболочек. Уордрон допускает, что во время отложения лигнина в оболочках проис-

ходит образование связей лигнина с матриксом или микрофибриллами целлюлозы, благодаря чему матрикс <sup>пре</sup>водится в неподвижное состояние и в конечном итоге <sup>вызывает</sup> прекращение роста клетки.

Под воздействием ионизирующего излучения в растениях происходят изменения в метаболизме моно-, дисахаридов, а также и углеводов, относящихся к клеточной оболочке. Ряд авторов И.М. Васильев, Р.С.Жунусов, А.П.Ибрагимов, К.Г.Морфина, М.А.Атажанов, Д.Т.Кабулов и др. указывают, что под воздействием ионизирующей радиации в растениях накапливаются моносахариды, дисахариды и даже гемицеллюлозы и целлюлоза. В работах же Эренберга, Юшкова и Куликова показано, что под облучением происходит снижение образования полисахаридов, что согласуется с данными работ Н.Г.Нор-Аревяна, Н.Н.Назирова, М.Г.Таирбекова и др., показывающих уменьшение образования АТФ. В основном эти исследования проводились на злаковых растениях, а с растениями, продуктивность которых оценивается по количеству образованной древесины, работ мало. Чтобы произошли хотя-бы незначительные изменения в сформированной древесине и её компонентах, как видно из работ А.С.Фрейдина, Буместера, Полчина, В.Н.Сергеевой, С.В.Милутиной, Л.Н.Галковой, Теслера и Руффорда, А.И.Калниньша и др., необходима доза облучения гамма-лучами около 1,0 Мрад, что в 10-50 раз превышает дозу облучения, которая являлась летальной для растений.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

### МЕТОДИКА РАБОТЫ

#### Методика облучения, сбор и подготовка материала для исследования

Для исследования действия гамма-лучей на формирование древесины использовались саженцы ели (*Picea excelsa* L.) и 40 летние сосны (*Pinus silvestris* L.). Облучение саженцев ели проводилось на гамма-поле Института биологии АН Латв. ССР, а облучение сосен - на территории Атомного реактора Института физики АН Латв. ССР. Источником гамма-лучей в обоих случаях служил изотоп  $Co^{60}$ . Трехлетние саженцы ели в количестве 500 штук были получены из питомника Салденского лесничества Латв. ССР. Елочки в питомнике росли на тяжелой глинисто-песчаной почве с высоким уровнем грунтовой воды. Саженцы ели были посажены в цветочные горшочки и до облучения росли на контрольном участке. В вегетационные периоды 1961-1963 годов проводили облучение саженцев ели во время их роста гамма-лучами различной интенсивности и интегральной дозой облучения. Интенсивность, дозы и время облучения в различные годы показаны в табл.3. В каждом варианте облучали по 15-30 особей. Надо указать, что в этих опытах действию гамма-лучей подвергалось все растение целиком. Изменения формирования древесины в побегах ели вторичным камбием усиливались благодаря изменениям, вызванным воздействием гамма-

лучей на рост и развитие побегов и хвоя, где происходит синтез углеводов и других питательных веществ для всего растения. В вегетационные периоды 1964 и 1965 годов проводили избирательное облучение гамма-лучами только вторичного камбия и новообразующегося слоя древесины в стволах сосен. Облучению были подвергнуты две сосны в 1964 и 3 сосны в 1965 году. Все сосны были с хорошо развитой кроной и мощным стволом, росли на одной делянке в Саласпилсе при хороших условиях освещения. Облучение проводилось поясным излучателем на расстоянии одного метра от земли. Для защиты экспериментатора от излучения при зарядке поясов иглами  $Co^{60}$  вокруг каждой сосны сооружали земляной цилиндрический полуметровый вал (см. рис. 5). В таблице 4 и на рис. 6 показано распределение интенсивности и интегральной дозы облучения гамма-лучами в слое камбия на участках стволов сосен, от которых были взяты пробы древесины для исследования. Для достижения указанных доз облучения поясные излучатели заряжали кобальтовыми иглами (длина 5 см, диаметр 1 мм), содержащими радиоактивный  $Co^{60}$ , на расстоянии 4 см друг от друга в 1965 год облучения и на расстоянии 3 см в 1964 году облучения. Расчет доз облучения проводили приемами, описанными в пособиях по дозиметрии ионизирующего излучения /282-284/. Испускаемые  $\beta$ -лучи полностью поглощались в оправе кобальтовых источников и в расчет не принимались.

Данные по температурному режиму и количеству осадков в различные месяцы вегетационных периодов 1961-1965 годов получены от отдела наблюдений Рижской обсерватории и показаны на рис. 7 и 8. Из рисунков видно, что по температурному режи-

Таблица 3

**ВРЕМЯ И ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ ГАММА-ЛУЧАМИ САЖЕНЦЕВ ЕЛИ  
В ВЕГЕТАЦИОННЫЕ ПЕРИОДЫ 1961-1963 ГОДОВ**

Год облучения	Время облучения	Обозначение варианта	Интенсивность облучения, р/час	Интегральная доза облучения р
1961 г.	-	контроль	-	-
	27.VI-9.VI	D <sub>1</sub>	0,5	100
	" "	D <sub>2</sub>	4,6	1020
	" "	D <sub>3</sub>	7,2	1600
1962 г.	-	контроль	-	-
	6.VI-25.VI	D <sub>4</sub>	2,3	550
	" "	D <sub>5</sub>	4,8	1100
	6.VI-30.VI	D <sub>6</sub>	2,4	1200
	" "	D <sub>7</sub>	5,1	2500
1963 г.	-	контроль	-	-
	6.VI-30.VI	D <sub>8</sub>	5,1	2400

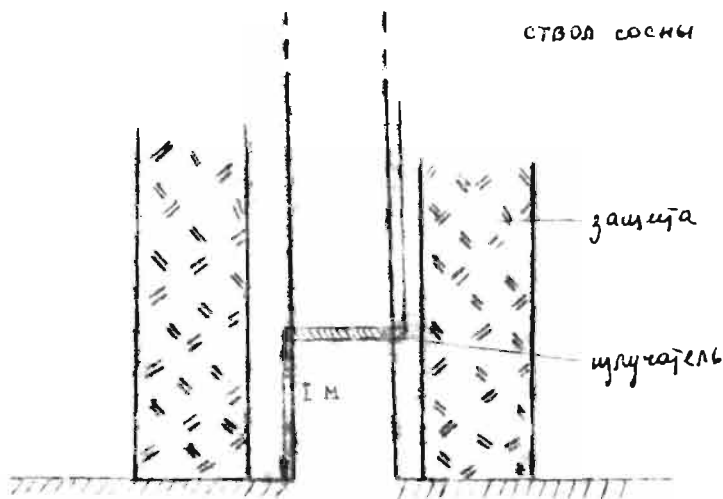


Рис. 5. - Схема опыта по облучению стволов сосны гамма-лучами.

Таблица 4

ВРЕМЯ И ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ ГАММА-ЛУЧАМИ СТВОЛОВ СОСЕН  
В ВЕГЕТАЦИОННЫЕ ПЕРИОДЫ 1964 и 1965 годов

Годичное кольцо	Расстояние от поверхности земли см	Обозначение варианта	Интенсивность облучения, р/час	Интегральная доза облучения, р	
				за вегетационный период	на делющийся камбий
<u>Облучение 1964 г. с 26.V-22.IX</u>					
1963 г.	130±3	контроль	0,11	310	-
1964 г.	130±3	D <sub>9</sub>	0,11	310	310
1964 г.	111±3	D <sub>10</sub>	0,75	2150	2150
1964 г.	100±2,5	D <sub>11</sub>	8,85	25400	до 4000
<u>Облучение 1965 г. с 10.V-10.IX</u>					
1964 г.	147±3	контроль	0,02	60	-
1965 г.	147±3	D <sub>12</sub>	0,02	60	60
1965 г.	114±3	D <sub>13</sub>	0,33	970	970
1965 г.	100±3	D <sub>14</sub>	5,00	14700	2000

му и количеству осадков выделяются вегетационные периоды 1962 и 1963 годов. Наиболее дождливым и холодным был вегетационный период 1962 года, а вегетационный период 1963 года отличался наименьшим количеством осадков и наиболее высокой температурой.

Для микроскопических исследований побеги собирали в сентябре месяце у саженцев ели, облученных в 1961 и 1962 годах,

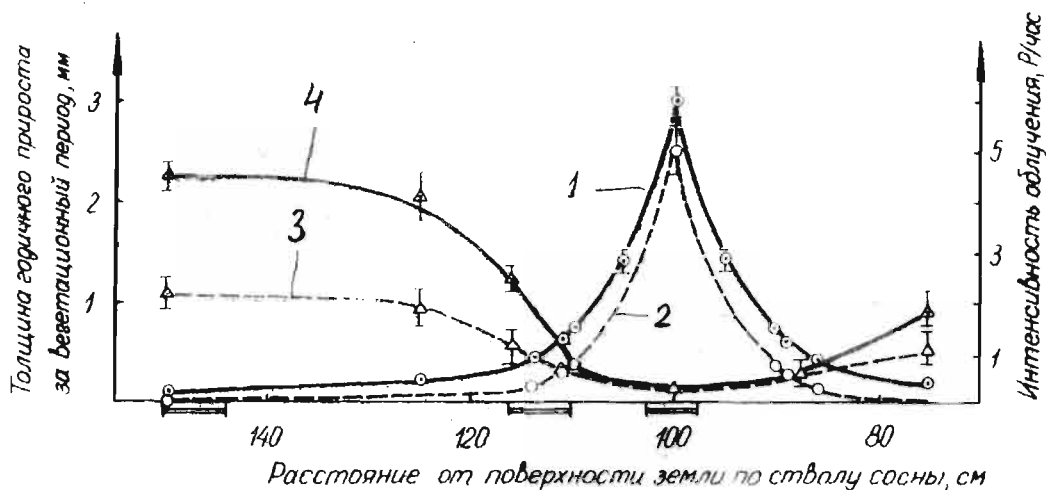


Рис. 6. - Распределение интенсивности облучения гамма-лучами и толщины новообразующегося годичного кольца вегетации и облучения 1965 г. по стволу сосен.

Обозначение: 1 - интенсивность облучения в плоскости камбия сосны без вычета поглощения гамма-лучей мертвой древесины ствола сосны; 2 - интенсивность облучения в плоскости камбия сосны с вычетом поглощения гамма-лучей мертвой древесины ствола сосны; 3 - толщина раннего слоя годичного кольца; 4 - толщина раннего и позднего слоя годичного кольца.

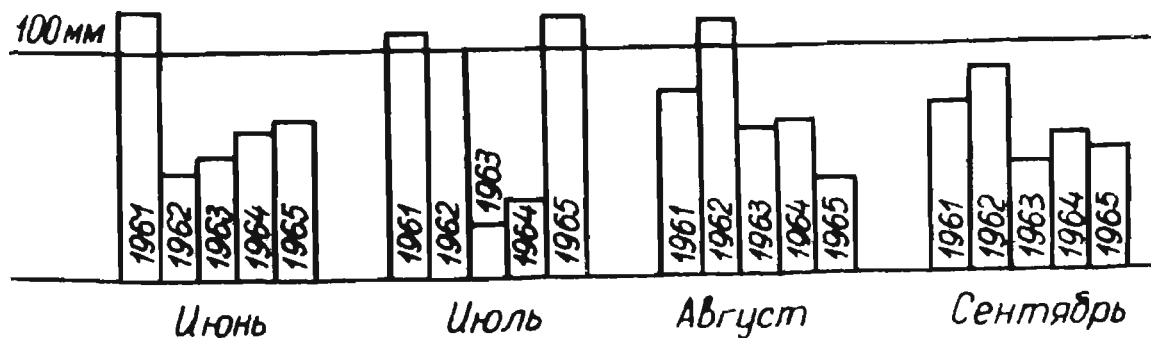


Рис. 7. - Сумма осадков в мм в разные месяцы вегетационного периода по годам.

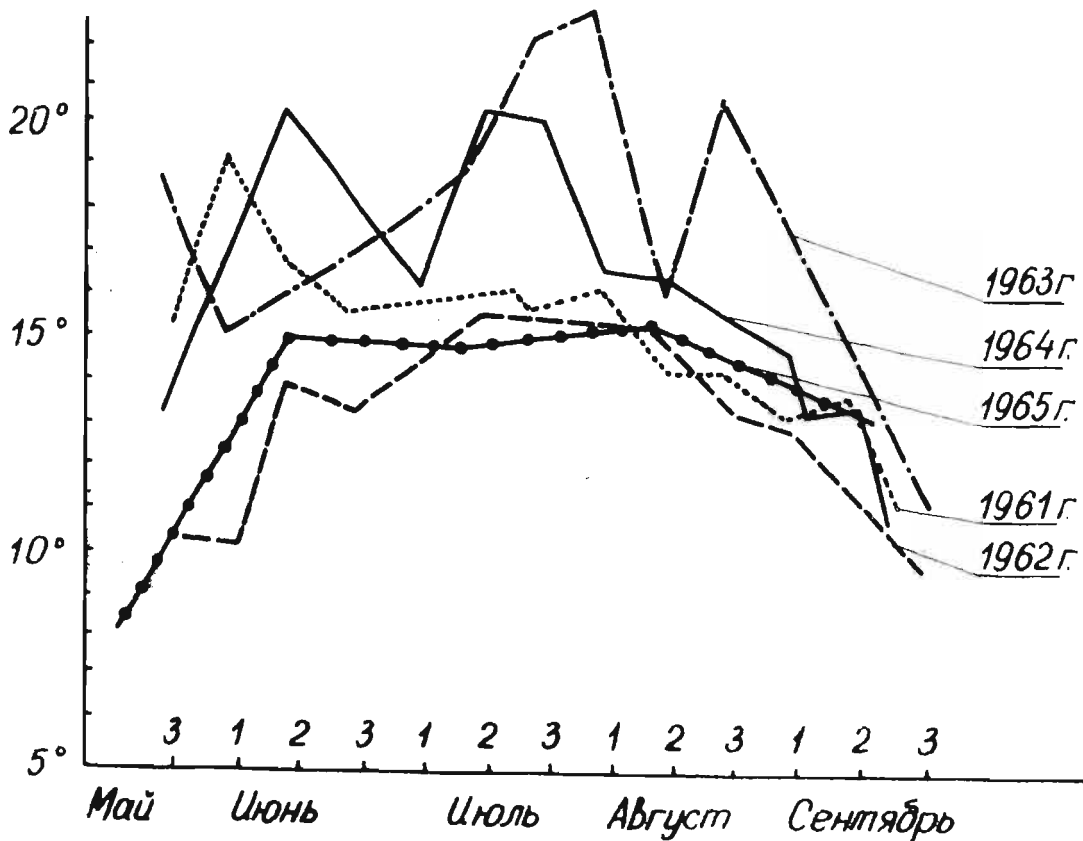


Рис. 8. - Температура воздуха в течение вегетационных периодов 1962 - 1965 годов.

а у саженцев ели, облученных в 1962 и 1963 годах побеги собирали также сразу после окончания облучения. В каждом варианте облучения брали побеги от 6 саженцев ели и одну часть фиксировали смесью Карнуа, вторую часть - 96% спиртом, а третья исследовалась в свежем состоянии. Фиксированный материал до исследования хранили в смеси спирт<sup>T</sup>:глицерин:вода, в соотношениях 1:1:1. Для химических исследований побеги у саженцев ели, облученных в 1962 году, собирали в сентябре месяце, а у облученных в 1963 году - сразу после окончания облучения. В каж-



дом варианте облучения брали побеги от 20 саженцев ели. У образцов побегов саженцев ели, облученных в 1962 году, во влажном состоянии отделяли хвою и кору, а у облученных в 1963 году отделяли также сердцевину от древесного слоя. Собранные образцы древесины фиксировались 15 минут при  $105^{\circ}$  и высушивались до воздушно сухого состояния, при комнатной температуре, измельчались до размеров 0,3 мм и экстрагировались смесью спирта и бензола в соотношениях 1:1.

У сосен образцы для исследования вырезали стамеской из стволов в конце сентября месяца в году облучения и в последующие годы вегетации после облучения непосредственно под поясом облучения и вверх по стволу от максимальной зоны облучения на расстояниях, показанных в таблице 4 на глубину 1,5-2 см древесного слоя. Одну часть образцов, предназначенных для микроскопического исследования, фиксировали спиртом и хранили до исследования в смеси: спирт:глицерин:вода в соотношении 1:1:1. Вторую часть образцов сосны, предназначенных для химических исследований, во влажном состоянии разделяли на ранний и поздний слои, фиксировали 15 минут при  $105^{\circ}$ , высушивали до воздушно сухого состояния, измельчали до размера 0,3 мм и проводили экстракцию ацетоном.

### Методы исследований

Первичным критерием оценки действия гамма-лучей на рост саженцев ели служило удлинение верхушечных побегов по месяцам вегетации и за весь вегетационный период. Для этого проводилось измерение длины побегов саженцев ели, облученных в 1961 и 1963 годах при сборке материала, а у саженцев ели, об-

лученных в 1962 году, в конце июня, июля, августа и сентября месяцев. Для первичной оценки действия гамма-лучей на формирование древесины сосны в стволе измеряли толщину образованного годичного кольца вверх и вниз по стволу от максимальной зоны облучения (см.рис.6). От основания и вершины побегов саженцев ели и от образцов древесины сосны делали микротомом или бритвой от руки поперечные срезы толщиной до 30 микрон и подсчитывали число слоев трахеид в годичных кольцах, измеряли толщину оболочек и ширину трахеид, толщину сложной срединной пластинки и вторичных оболочек под микроскопом по методике, предложенной В.Е.Вихровым /285/. Микроскопически определяли длину трахеид побегов ели в мацерированных смесью Шульца образцах, а длину трахеид образцов сосны определяли на тангенциальных срезах методом, предложенным Ладеллом /286/. Объемный вес образцов древесины сосны в максимально набухом <sup>в</sup> состоянии определяли по методике Шмита и Миллера /287/ после удаления экстрактивных веществ ацетоном. На поперечных срезах проводили микрохимические реакции с хлор-цинк-йодом, флороглюцином и серной кислотой, окрашивали на присутствие пектинов и проводили измерения набухания оболочек в серной кислоте различных концентраций.

Из обессмоленных поперечных срезов древесины побегов получали сернокислотные лигниновые скелеты и исследовали в электронном микроскопе методом импрегнации /40/ и без него. Лигниновые скелеты получали постепенным гидролизом углеводной части древесины при увеличении концентрации серной кислоты от 5 до 72% в продолжение 2,5 месяцев. После тщательной промывки водой одну часть полученных лигнинов импрегнировали 5%-ным

$AgNO_3$  в течении 7 суток и серебро восстанавливали до металлического слабым раствором гидрозингидрата. После промывки водой обезвоживали абсолютным спиртом и заключали в смесь бутил- и метилметакрилата в соотношении 4:1. Полимеризацию проводили при температуре  $65^{\circ}$ . Вторую часть лигнина сразу заключали в акрилаты. В электронном микроскопе исследовали ультратонкие срезы, полученные на ультрамикротоме  $UKB$ . у неимпрегнированных лигниновых скелетов из ультратонких срезов, смонтированных на пленке подложке, удаляли полиакрилаты мономером метилакрилата. На электронномикроскопических фотографиях лигниновых скелетов проводили промеры величины пустот и лигниновых частиц.

Для определения распределения уроновых кислот в оболочках проводили их контрастирование на поперечных срезах побегов ели, толщиной около 40 мк по методике, описанной авторами работ /288,289/. Метод основан на свойстве сложных эфиров, в том числе метиловых эфиров уроновых кислот, реагировать с гидроксиламином, а затем с трехвалентным железом и образовывать нерастворимый комплекс.

После контрастирования срезы промывали 60%-ным этанолом, обезвоживали и заключали в смесь бутил- и метилметакрилата в соотношении 7:3.

Для исследования холоцеллюлозных скелетов оболочек трахеид побегов ели, обессмоленные 40 мк поперечные срезы делигнифицировали  $ClO_2$  по методу Шмита и Граумана /290/ до исчезновения цветной реакции на лигнин с флороглюцином и  $H_2SO_4$ . После делигнификации и промывки срезы обезвоживали, заключали в смесь бутил- и метилметакрилата в соотношении 4:1 и полимери-

зовали при температуре  $65^{\circ}$ . Из ультрамикротомных срезов удаляли полиакрилы и проводили отщепление срезов палладием или окисью вольфрама на вакуумной установке ЭВП-2 и микроскопировали.

Обессмоленные образцы древесины побегов саженцев ели и стволов сосен подвергали систематическому химическому анализу. Проводили определение количества веществ, растворимых в горячей воде при нагревании на водяной бане при температуре  $92-98^{\circ}$  в течение 12 часов при гидромодуле 1:100. Количество экстрактивных веществ определяли по потере в весе обрабатываемой древесины. Проксатрагированную древесину подвергали гидролизу 1 н  $H_2SO_4$  при температуре  $92-98^{\circ}$  в продолжении 5 часов при гидромодуле 1:100. Сумму растворимых продуктов определяли по количеству остаточного целлолигнина. Содержание лигнина определяли методом Класона в модификации Штумфа и Бейсенберрера /294/. В лигнине методом Дюма определяли содержание азота для пересчета на белковые вещества. Сумму трудногидролизуемых веществ определяли по разности между содержанием целлолигнина и лигнина. В водных экстрактах после инверсии и в гидролизатах 1н  $H_2SO_4$  и 72%  $H_2SO_4$  определяли количество редуцирующих веществ (РВ) по Бертрану. Методом нисходящей бумажной хроматографии в гидролизатах определяли количество нейтральных сахаров (глюкоза, галактоза, манноза, арабиноза и ксилоза) /292/ и делали пересчет на соответствующие условные полимеры. Метоксины определяли методом Фибена, а урсонные кислоты методом декарбоксилирования с 19%-ной  $HCl$  в модификации А.Н.Можейко и В.Р.Яунземс /293/. Полученные водные растворы и гидролизаты до нейтрализации изучали на

спектрофотометре СФ-4. Концентрация исследуемых растворов подбиралась таким образом, чтобы максимум оптической плотности растворов в зоне 290-210 мик находился в пределах 0,2-0,8, при этом полученные растворы разбавлялись до одинакового объема на 1 г абсолютно сухой обессмоленной древесины.

Для части образцов древесины сосны проводили делигнификацию перуксусной кислотой /294/. Для выбора режима делигнификации проводили предварительные опыты. В одной серии опытов определяли выход холоцеллюлозы и количество остаточного лигнина в зависимости от продолжительности обработки 10%-ым водным раствором перуксусной кислоты, во второй же серии опытов использовали водно-спиртовой раствор перуксусной кислоты, который содержал 10% перуксусной кислоты в 35%-ном растворе этилового спирта. На рис.9 показаны полученные результаты этих опытов. Из рисунка видно, что выход холоцеллюлозы при добавке спирта увеличен, а лигнина, при обработке в продолжении 70 минут, остается только следы. Количество лигнина Класона в неделгнифицированной древесине составляет 24,2%. Как оптимальную продолжительность обработки приняли 60 минут в водно-спиртовом растворе перуксусной кислоты.

Целлюлозу определяли как негидролизующийся остаток холоцеллюлозы при нагревании <sup>c</sup> 1 н  $H_2SO_4$  в продолжение 5 часов при температуре  $98^{\circ}$  и гидромодуле 1:100. Степень полимеризации (СП) целлюлозы определяли вискозиметрическим способом в кодексене /295/. Часть выделенной целлюлозы гидролизовали 72%-ным  $H_2SO_4$  и в гидролизатах методом бумажной хроматогра-

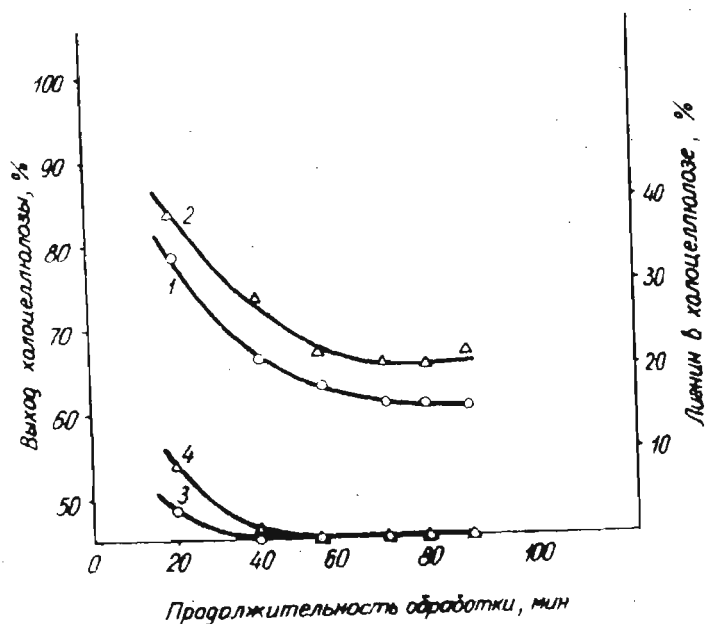


Рис.9. - Изменение выхода холоцеллюлозы и количества остаточного лигнина в ней в зависимости от условий делигнификации позднего слоя древесины сосны, образованной под воздействием гамма-лучей,  $D_{12} - 60$  р.

Обозначения: 1 - выход холоцеллюлозы при обработке древесины 10%-ным водным раствором перексусной кислоты; 2 - выход холоцеллюлозы при обработке древесины 10%-ным раствором перексусной кислоты в 35%-ном этаноле; 3 - лигнин Класона в холоцеллюлозе, полученной из древесины 10%-ным водным раствором перексусной кислоты; 4 - лигнин Класона в холоцеллюлозе, полученной из древесины 10%-ным раствором перексусной кислоты в 35%-ном этаноле.

фии определяли количество нейтральных сахаров.

Рентгенографически исследовали древесные пластинки раннего и позднего слоев годовичных колец сосны, вырезанных в тангенциальном направлении <sup>размером</sup> 1 x 1 см, а также холоцеллюлозы и целлюлозы, из которых для исследования прессовали таблетки, диаметром 1,6 см и весом 0,4 г, при давлении 660 кгс/см<sup>2</sup>. Для исследования пользовались рентгенодифрактометрической установкой УРС-50 ИМ со счетчиком Гейгера и автоматической записью дифрактограмм. Источник излучения - рентгеновская трубка ВСВ-6 с *Cu* анодом. Излучение монохроматизировалось *Ni* - фильтром, напряжение в трубке 23 кв, сила тока 6 ма. Скорость движения счетчика 1<sup>0</sup>/мин. (2 θ), постоянная времени равна 4 секундам. Определение индексов упорядоченности проводили отражением рентгеновским лучем при скорости вращения образца в вертикальной плоскости 66 оборотов в минуту. Индексы упорядоченности вычислены по методике Ант-Буоринена /296/.

ИК-спектрографически исследовали обессмоленную древесину сосны и полученную из неё холоцеллюлозу. Из ранних и поздних слоев годовичных колец древесины сосны приготавливали микро-том в тангенциальном направлении срезы, толщиной около 20 микрон. Срезы высушивали при температуре 105<sup>0</sup> в течение суток. Из холоцеллюлозных образцов приготавливали плёнку, толщиной около 5 мк на листоотливочном аппарате ЛОА-2, используя медную сетку 200 меш. Предварительно холоцеллюлозные образцы были размолоты на аппарате ЦРА до 95<sup>0</sup> ШР. Непосредственно перед снятием ИК-спектров срезы древесины и плёнки <sup>целлюлозы</sup> прессовали для уменьшения величины отраженного излучения. ИК-спе-

тры снимались на двухлучевом инфракрасном спектрометре UR - 20 (ГДР, народное предприятие Carl Zeiss, Йена). Интервал 700 - 1800  $\text{см}^{-1}$  записывался с использованием призмы NaCl, а 2800 - 3800  $\text{см}^{-1}$  с LiF. ИК-спектры были сняты при следующем режиме: /4/160/16/10-20/2/-/9,1/,

где: /4/ - программа ширины щели;

/160/- скорость регистрации  $\text{см}^{-1}/\text{мин}.$ ;

/16/ - время записи для полной амплитуды;

/10-20/ - масштаб регистрации  $\text{мм}/100 \text{ см}^{-1}$ ;

/2/ - постоянная времени;

/-/- зам<sup>дл</sup>ебритель выключен;

/9,1/- усиление сигнала.

Величины абсолютной и относительной оптической плотности (ВАОП и ВООП) рассчитывали с использованием метода базисной линии, применяя полосу 2900  $\text{см}^{-1}$  в качестве линии внутреннего стандарта, как описано в работах /297,298/.

Анатомические, рентгенографические и химикоаналитические данные обрабатывали методами вариационной статистики /299, 300/, причем степень свободы для анатомических показателей 250-700, рентгенографических - 4-64, а для химических 3-6. Полученные средние арифметические выборки соответствующих показателей сравнивали по вариантам облучения при помощи критерия  $t$  - Стьюдента. Различия считали существенным при 5%-ном уровне значимости; если различия были до 10% уровня значимости, употребляли термин "тенденция".



## ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Изменения морфологического и анатомического строения древесины, образованных под воздействием гамма-лучей.

#### Исследования, проведенные с саженцами ели

Благодаря многочисленным работам, проведенным на гамма-полях как в Советском Союзе, так и в США, в настоящее время известно, что наиболее радиочувствительными видами древесных растений являются сосна и ель /209-218/. Нашими трехлетними исследованиями по действию гамма-лучей на саженцы ели, облученных в различное время вегетационного периода различными дозами (см.табл.3) показано, что наиболее сильно задерживается удлинение побегов при облучении саженцев ели в начале вегетационного периода, т.е. с началом пробуждения почек (см.табл.5). При облучении в середине вегетационного периода для одинаковой задержки роста побегов ели необходима доза гамма-лучей в два раза большая, чем при облучении в начале вегетации. На рис.10 показаны саженцы ели, облученные в 1961 году, в конце вегетации. Надо отметить, что если побеги ёлочек  $D_1 - 100$  р по форме и окраске хвоей ничем не отличались от побегов контроля, то побеги ёлочек  $D_2 - 1020$  р имели более мелкую хвою, а у некоторых образовались в конце июня маленькие вторичные побеги, которые к концу вегетационного периода выросли на 7-8 мм в длину с крупной хвоей (рис.

Таблица 5

УДЛИНЕНИЕ ОСНОВНЫХ ПОБЕГОВ САЖЕНЦЕВ ЕЛИ В РАЗ-  
ЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ВЕГЕТАЦИИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ДОЗЫ  
ОБЛУЧЕНИЯ в мм и в % ОТ КОНТРОЛЯ

Обоз- наче- ние вари- анта	Доза	Показатели	время измерения				Общая длина
			6.У1	6.УП	15.УШ	29.1Х	
<u>Облучение 1961 года</u>							
Контроль		Длина побегов % удлинения				98 100	
Д <sub>1</sub>	100р 0,8	Длина побегов % удлинения				90 92	
Д <sub>2</sub>	1020р 4,6	Длина побегов % удлинения				29 30	
Д <sub>3</sub>	1600 р 7,2	Длина побегов % удлинения				10 10	
<u>Облучение 1962 года</u>							
Контроль		Удлинение, мм % удлинения	22 100	110 100	35 100	2 100	169 100
Д <sub>4</sub>	550 р 2,3	Удлинение, мм % удлинения	22 100	70 64	12 34	23 1150	127 75
Д <sub>5</sub>	1100 р 4,8	Удлинение, мм % удлинения	22 100	61 55	12 34	13 650	108 64
Д <sub>6</sub>	1200 р 2,4	Удлинение, мм % удлинения	22 100	70 64	15 43	4 200	111 67
Д <sub>7</sub>	2500 р 5,1	Удлинение, мм % удлинения	22 100	61 55	1 3	4 200	88 52
<u>Облучение 1963 года</u>							
Контроль		Длина побега % удлинения				125 100	
Д <sub>8</sub>	2400 р 3,1	Длина побега % удлинения				87 70	



Рис.10. - Саженьцы ели, облученные различными дозами гамма-лучей. Обозначения: 1 - контроль; 2 - облученные  $D_1-100$  р; 3 - облученные  $D_2-1020$  р; 4 - облученные  $D_3-1600$  р.

11). Основные побеги ( $D_3-1600$  р) остановились в росте в конце мая - начале июня и оставались на таком уровне все лето; хвоя этих побегов еще более мелкая, чем  $D_2-1020$  и бледная. На некоторых побегах  $D_3-1600$  р и  $D_2-1020$  р в июле образовались многочисленные дополнительные почки и некоторые из них дали по несколько крупных хвоинок (рис.12).

Сходные данные были получены Спарроу и соавторами /215/ при облучении 3-4 летних саженцев сосен гамма-лучами во время вегетации: разными дозами облучения. При дозе облучения 100р у побегов спустя 3 месяца после облучения наблюдали на 20% хвою короче, чем у необлученных побегов, а при дозе 300 р длина хвои составляла только 10% от контрольных. Сравнивая наши данные с данными Спарроу можно предположить, что саженцы сосны чувствительнее к облучению, чем саженцы ели.



Рис. 11. Побег елочки, облученной  $D_2-1020$  р. На снимке видно, что на первичном верхушечном побеге образовались вторичные побеги. Хвоя на вторичном побеге крупная, а на первичном побеге мелкая. Часть хвоинок на первичном побеге сорвана.



Рис. 12. Побег елочки, облученной  $D_3-1600$  р. На снимке видно, что на первичном побеге образовались вторичные побеги и очень много почек.

Число слоев трахеид под действием радиации в побегах постепенно снижается, но снижение выражено не так сильно, как снижение удлинения побегов (табл. 6). Как уже говорилось выше, в  $D_2-1020$  р и  $D_3-1600$  р на некоторых побегах образовались вторичные побеги. В таблице 6 показано число слоев клеток от сердцевины к камбию, число слоев у побегов с вторичными побегами взято в скобки.

Таблица 6

ЧИСЛО СЛОЕВ КЛЕТОК НА ПОПЕРЕЧНЫХ СРЕЗАХ У  
ПОБЕГОВ ЕЛОЧЕК, ВЫРОСШИХ ПОД ВЛИЯНИЕМ РАЗ-  
ЛИЧНЫХ ДОЗ ГАММА-ЛУЧЕЙ, облучение 1961 года.

Побеги	Контроль	Д <sub>1</sub> -100р	Д <sub>2</sub> -1020р	Д <sub>3</sub> -1600р
Основание	40	32	16(26)	7(24)
Середина	21	19	9(21)	-
Верхушка	13	10	7(14)	5

При облучении гамма-лучами в середине вегетационного периода саженцы ели отличались от контрольных малой интенсивностью роста побегов, других же морфологических изменений не наблюдалось. Так, основные побеги контрольных елочек за время вегетации удлинились на 169 мм, в то время, как у елочек, облученных Д<sub>γ</sub>-2500 р, побеги удлинились только на 88 мм, что составляет 52% от длины контрольных побегов. Из таблицы 5, в которой показано удлинение основных побегов за весь вегетационный период и по четырем срокам вегетации <sup>в зависимости</sup> от дозы и времени облучения, видно, что если за время облучения и некоторое время спустя скорость удлинения побегов замедляется, то через определенный период времени снова наступает ускорение роста. При этом, чем больше была доза облучения, тем медленнее нарастает темп удлинения побегов и, наоборот,

чем меньше доза облучения, тем скорее ликвидируется радиационное воздействие. С увеличением дозы облучения все сильнее подавляется образование новых меристематических клеток в точках роста, а общая доза облучения  $D_7-2500$  р почти полностью задерживает удлинение побегов.

Под действием гамма-лучей изменилась форма трахеид. Это хорошо видно на поперечных срезах побегов ели  $D_7-2500$  и  $D_8-2400$  р: трахеиды не регулярны и сплющены в радиальном направлении (рис.13,14):

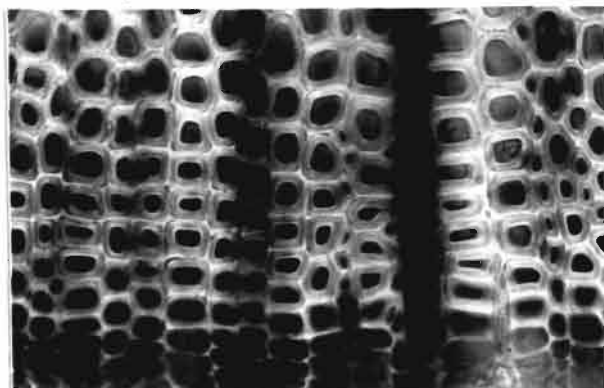


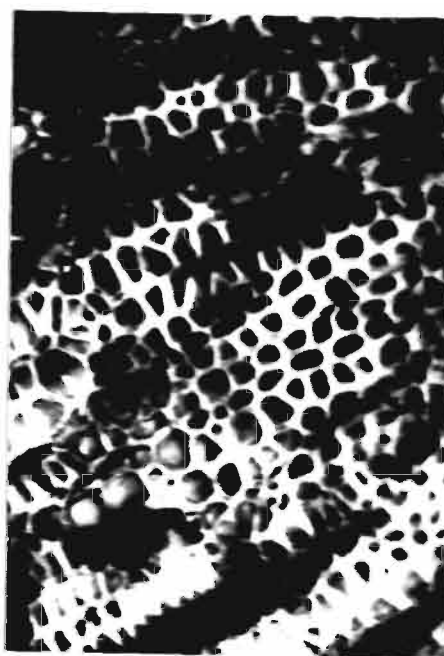
Рис.13. - Поперечный срез у основания побега контрольной ели, фиксированной в августе м-це. Увеличение 230.

Размеры поперечного сечения трахеид, выросших после облучения, изменились. Это хорошо иллюстрируется данными таблиц 7 и 8, где показаны радиальные размеры трахеид побегов у основания на поперечных срезах контрольных и облученных елочек. Если поперечник контрольных трахеид достигает 20,58 мк, то у  $D_1-100$  р - 15,51 мк, у  $D_2-1020$  р - 11,50 мк, а у  $D_3-1600$  р - только 5,66 мк. Из сравнения радиальных размеров трахеид, образованных весной, в начале лета и в конце лета у побегов контрольных и облученных елочек, видно, что при уве-

личении дозы облучения разница между трахеидами различного времени образования снижается. Следовательно, механизм регуляции размеров трахеид в различные периоды вегетации нарушается. Радиальная толщина оболочек трахеид у побегов облученных елочек меньше, чем у контрольных.



а



б

Рис. 14. Поперечный срез у основания побега ели, облученной дозой  $D_7$  - 2500 р (а) и  $D_8$  - 2400 р (б). На снимках видна нерегулярность образованных трахеид во время облучения. Увеличение 190.

Это согласуется с данными работы В.Н. Сергеевой и З.Н. Крейцберг /339/, в которой показано, что оболочки клеток древесины побегов тополя, выросших из черенков, облученных угнетающими дозами (5000 р) гамма-лучей, значительно тоньше необлученных, причем длина побегов составляет 67%, а число образованных клеток в побегах в 2-3 раза меньше, чем у контрольных.

Таблица 7

РАДИАЛЬНЫЕ РАЗМЕРЫ ТРАХЕИД ЕЛИ У ОСНОВАНИЯ  
ПОБЕГОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ, мк

Облучение 1961 года

Показатели	Число клеток от сердцевинны к камбию							
	1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40
	<u>Контроль</u>							
Толщина 2 оболочек	1,88	2,53	3,78	4,67	5,03	6,85	7,24	6,82
Ширина люмена	6,50	12,32	16,80	14,30	11,95	10,63	5,92	2,81
Размер клетки	8,38	14,85	20,58	20,58	16,98	17,48	13,16	9,63
	<u>D<sub>1</sub> - 100 p</u>							
Толщина 2 об.	2,05	4,24	4,66	4,91	4,98	5,51	5,12	-
Ширина люмен.	8,22	11,27	9,65	9,29	8,60	6,66	2,97	-
Разм. клетки	10,27	15,51	14,31	14,20	13,58	12,17	8,09	-
	<u>D<sub>2</sub> - 1020 p (без вторичных побегов)</u>							
Толщ. 2 обол.	3,00	4,28	6,03	4,74	-	-	-	-
Ширина люмен.	6,41	7,22	4,77	3,40	-	-	-	-
Разм. клетки	9,41	11,50	10,80	8,14	-	-	-	-
	<u>D<sub>2</sub> - 1020 p (с вторичными побегами)</u>							
Толщ. 2 обол.	3,39	4,82	5,54	5,64	6,69	6,02	-	-
Ширина люмен.	6,20	7,77	7,41	7,52	6,20	2,60	-	-
Размер клет.	9,59	12,59	12,95	12,96	12,89	8,62	-	-



Таблица 8

**ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАХЕИД ОСНОВНЫХ ПОБЕГОВ ЕЛИ  
У ОСНОВАНИЯ ПОБЕГОВ**

Облучение 1962 года

Вариант облуче- ния	Число сло- ев трахе- ид в го- дичном кольце	Радиальная шири- на трахеид, мк		Радиальная тол- щина оболочек трахеид, мк		Длина трахеид, мк
		летних	осенних	летних	осенних	
Контроль	48	24,5	13,5	2,9	3,8	1,05
D <sub>4</sub> - 550 p	35	19,3	13,1	2,7	3,2	1,03
D <sub>6</sub> - 1200 p	28	20,4	13,0	2,6	2,7	0,94
D <sub>7</sub> - 2500 p	27	15,1	13,0	2,9	2,8	0,77

У D<sub>3</sub>-1600 p толщина оболочек в среднем равна 2,54 мк. Следует отметить, что постепенное утолщение оболочек трахеид по мере приближения их к камбию имеет место как у контрольных, так и у облученных побегов.

У облученных побегов образуются более короткие трахеиды, чем у контрольных. Если длина трахеид у основания побегов контрольных слоек равна 946 мк (в среднем из 125 промеров), то у облученных D<sub>3</sub>-1600 p - 346 мк (в среднем из 30 промеров), облученных D<sub>2</sub> - 1020 p - 556 мк (в среднем из 120 промеров) и облученных D<sub>1</sub> - 100 p - 961 мк (в среднем из 146 промеров). Как следует из таблицы 6, для D<sub>2</sub> - 1020 p и D<sub>3</sub> - 1600 p число трахеид у побегов, имеющих вторичные побеги, больше, чем у образцов, не имеющих вторичных побегов. Радиальные размеры трахеид у D<sub>2</sub> - 1020 p с вторичными побегами больше, чем радиальные раз-

меры трахеид, не имеющих вторичных побегов (табл.7). Из этих данных следует, что при наличии "активных" точек роста снимается действие, вызванное гамма-излучением, и размер трахеид приближается к размерам трахеид в побегах контрольных елочек. Это подтверждает предположение /302/ о том, что образование оболочек тесно связано с наличием точек роста, с постоянным оттоком ростовых, стимулирующих веществ от точек роста к остальным тканям.

Данные о анатомическом строении древесных побегов ели, облученных гамма-лучами в середине вегетационного периода, подтверждают полученные результаты при облучении саженцев в 1961 году (см.табл.8).

При определении степени набухания оболочек в поперечных срезах контрольных и облученных образцов у основания побегов в 60%-ном  $H_2SO_4$  нами обнаружено, что в контрольных побегах оболочки набухают на 136% (127-147%) от толщины в воде, а люмен этих же трахеид суживается и составляет 84% (71-98%) от исходной величины, т.е. здесь сильно сказывается сдерживающее влияние камбиального слоя клеток /33/. Набухаемость трахеид у побегов  $D_1 - 100$  р равна следующим величинам: оболочки набухают на 140% (122-162%), а люмены составляют 76% (56-93%) от исходной величины. Оболочки облученных трахеид побегов  $D_2 - 1020$  р (без вторичных побегов) набухают на 141% (129-150%), а люмены составляют 68% (60-80%) от исходных. Оболочки облученных трахеид побегов ели  $D_2 - 1020$  р (с вторичными побегами) набухают на 143% (134-155%), а люмены составляют 69% (64-83%) от исходных. Набухаемость трахеид облученных побегов

$D_3$  - 1600 р равна: оболочки 152%, люмены - 125% и клетки 137%. Исходя из этих данных, можно предполагать, что вторичные слои оболочек облученных трахеид, в особенности некоторые из них, имеют относительно больше веществ, способных к набуханию, чем в контроле.

Набухаемость в 60%-ной  $H_2SO_4$  оболочек трахеид у облученных  $D_4$  - 550 р,  $D_6$  - 1200 р и  $D_7$  - 2500 р и контрольных побегов почти одинакова, а в 57%-ной  $H_2SO_4$  набухаемость оболочек с ростом дозы облучения увеличивается. Так, если оболочки трахеид контрольных побегов набухают в среднем на 116% (принимая набухаемость в воде за 100%), то оболочки трахеид побегов, облученных  $D_6$  - 1200 р - на 128%, а облученных  $D_7$  - <sup>2500р</sup> на 145%. Исследуя набухание целлюлозы, <sup>холоцеллюлозы</sup> лигнина и древесины П.Н.Одинцов /33/ пришел к заключению, что гемицеллюлозы набухают в древесном волокне в 2,2 раза больше, чем целлюлоза. Наблюдаемая повышенная набухаемость облученной древесины указывает на изменение её химического состава.

Интересные результаты были получены при окраске контрольных и облученных поперечных срезов побегов с хлор-цинк-йодом (в модификации Русова). Как известно, лигнино-углеводный комплекс в оформленной древесине дает характерную желто-оранжевую окраску. В желто-оранжевый цвет окрашивались оболочки трахеид контрольных и облученных  $D_1$  - 100 р побегов. Оболочки трахеид побегов  $D_2$  - 1020 р имеют различную окраску. Оболочки весенних трахеид дают синюю окраску вторичных стенок, а срединные пластинки окрашены в желтый цвет. Оболочки летних трахеид красятся в желтый цвет, как и трахеиды контроля. Окраска не изменяется и при растворении пектинов 0,5% раствором

щавелевокислого аммония и гидролиза гемицеллюлоз 2% *HCl*. Такое же различие в окраске с хлор-цинк-йодом наблюдается и на поперечных срезах побегов, облученных  $D_3 - 1600$  р. Флороглициновая реакция с серной кислотой дает красно-малиновую окраску на всех поперечных срезах. Сходная хлор-цинк-йодовая реакция получается как у облученных  $D_2 - 1020$  р оболочек трахеид, так и на контрольных срезах формирующихся трахеид. Можно предположить, что под действием гамма-лучей не образовался нормальный лигниноуглеводный комплекс, предшественники лигнина еще не конденсировались или не мог образоваться нормальный лигнин.

Интересные результаты получаются при действии только одной 60% серной кислоты на поперечные срезы свежих побегов, облученных  $D_2 - 1020$  р. Трахеиды, которые с хлор-цинк-йодом дают синюю окраску вторичных слоев, или те, набухание стенок которых в 60% серной кислоте приводили к сильному уменьшению люмена, приобретают розово-малиновую окраску. После экстракции срезов спиртом или спиртбензолом или при продолжительной экстракции горячей водой ни розовая, ни малиновая окраска с 60% серной кислотой не получается. Если свежие срезы обработать *HCl* или  $H_2SO_4$  и потом кислоту нейтрализовать аммиаком, то малиновая окраска переходит в желтую, что свидетельствует о наличии во вторичных оболочках веществ антоциановой природы. О повышении количества антоцианов у двухмесячных сеянцев сосны, облученных 1000 р, сообщалось в работе /218/.

При проведении микрохимических реакций хлор-цинк-йодом, флороглюцином с  $H_2SO_4$  и способом Дево на пектины обнаружено некоторое различие в окраске поперечных срезов побегов взятых в августе месяце, облученных  $D_2 - 550$  р,  $D_6 - 1200$  р и  $D_7 - 2500$  р, а по окончании вегетационного периода, получается различие только в окраске хлор-цинк-йодом - внутренние слои некоторых клеток окрашены в синий цвет. При действии на срезы облученных побегов августа концентрированной  $H_2SO_4$  появляется красноватая окраска <sup>вглазме</sup> в виде капелек, но по окончании вегетационного периода эти капельки больше не обнаруживаются, а красноватыми проявляются оболочки. Можно допустить, что под действием гамма-лучей в новообразующейся древесине накапливаются радиотоксины фенольной природы и при отмирании протопласта эти радиотоксины фиксируются в толще оболочек.

#### Исследования, проведенные на стволах сосен.

Чтобы исключить дополнительное влияние облученного фотосинтезирующего аппарата растений при действии монизирующего излучения на деятельность вторичного камбия и формирование оболочек древесины, нами были проведены опыты по хроническому облучению стволов сосен гамма-лучами. Надо указать, что даже при локальном облучении в начальный период изменения произойдут в облученном участке, а по истечении некоторого времени возможно распространение образованных радиотоксинов по всему растению, и ответная реакция на облучение последует от растения целиком.

Как было описано в методической части работы, облучение гамма-лучами стволов сосен проводили поясным излучателем на 1 м от уровня земли. Максимальные дозы гамма-лучей при облучении в 1964 году составляли 25400 р, а в 1965 году - 14700 р. Интенсивность и дозы облучения гамма-лучей быстро снижаются по стволу вверх и вниз от максимальной дозы и на расстоянии 50 см доза облучения уже не превышает 60р за весь вегетационный период. Как видно из таблицы 4 и рис. 6, судя по двум годичным опытам, остановка деления камбия происходит по достижению дозы около 2000 р ( $D_{14}$ ) с интенсивностью облучения около 5 р/час, что составляет около 15-17 дней воздействия излучения на камбий. Если интенсивность облучения была ниже 0,8 р/час, то накапливаемая даже за весь период активного деления камбия доза облучения  $D_{10}$  - 2150 р недостаточна для подавления деления камбия. Облучение вызывает только задержку интенсивности воспроизведения новых клеток древесины. При интенсивности облучения 0,02 р/час никакого торможения деления камбия не наблюдалось при облучении на протяжении всего вегетационного периода. Толщина годичных колец, образованных под воздействием гамма-лучей  $D_{14}$  - 14700 р, составляет 0,16 мм (см.рис.6), при этом образовалось в среднем 7 слоев трахеид (см.табл.9,11). При максимальных дозах облучения ( $D_{11}$ -25400 р и  $D_{14}$  - 14700 р) образовались только ранние трахеиды. Образование первых поздних трахеид, по опытам 1965 года, начинается на расстоянии около 10 см вверх (интенсивность облучения 0,8 р/час, доза 2350 р) и на 14 см вниз от максимальной зоны облучения. С уменьшением дозы облучения толщина годичных колец и число слоев трахеид в них

Таблица 9

**ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАХЕИД ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ СТВОЛОВ  
СОСЕН ВЕГЕТАЦИИ И ОБЛУЧЕНИЯ 1964 ГОДА**

Показатели	Годичные кольца			
	1963 г. контроль	1964 г. Д <sub>9</sub> -310 р	1964 г: Д <sub>10</sub> -2150р	1964 г. Д <sub>11</sub> -25400 р
<u>Ранний слой</u>				
Число слоев трахеид в слое	48	45	29	15
Радиальная ширина трахеид, мк	39,6	41,5	43,4	38,8
Радиальная толщина двух оболочек, мк	7,6	7,6	7,0	5,6
Длина трахеид, мм	1,68	1,71	1,65	1,46
<u>Поздний слой</u>				
Число слоев трахеид в слое	30	32	10	-
Радиальная ширина трахеид, мк	25,9	25,3	17,0	-
Радиальная толщина двух оболочек, мк	12,4	10,8	8,0	-
Длина трахеид, мм	1,85	1,92	1,87	-

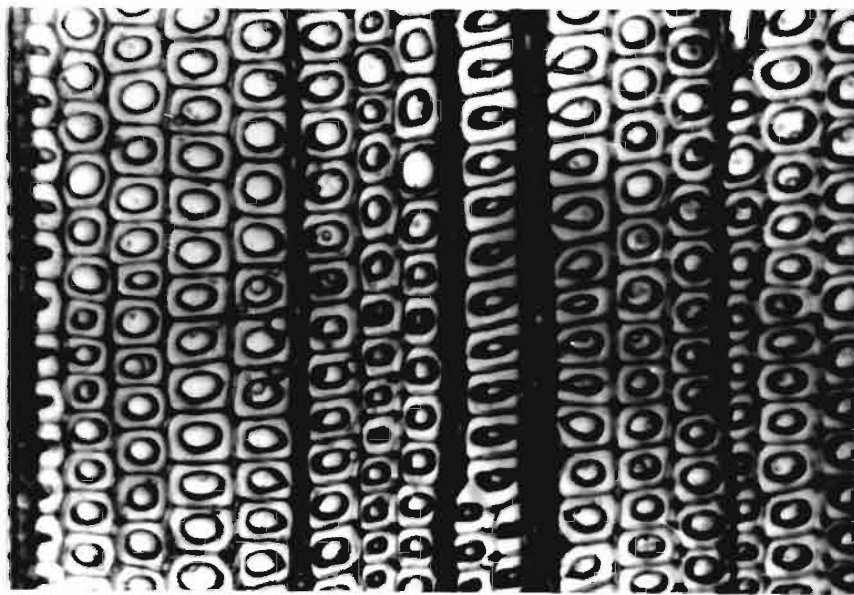
увеличивается и на расстоянии 25<sup>см</sup> и выше по стволу сосны (интенсивность облучения 0,2 р/час, доза 580 р) больше не изменяется. Из этого следует, что при облучении в продолжении одного вегетационного периода дозой гамма-лучей около 600 р не происходят изменения в деятельности вторичного камбия сосен. Сходные данные были получены Спэрроу и Вудвелл /212/. Если толщина годичных колец вверх по стволу от максимальной зоны

ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАХЕИД ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ СТВОЛОВ СОСЕН  
ВЕГЕТАЦИИ И ОБЛУЧЕНИЯ 1965 года

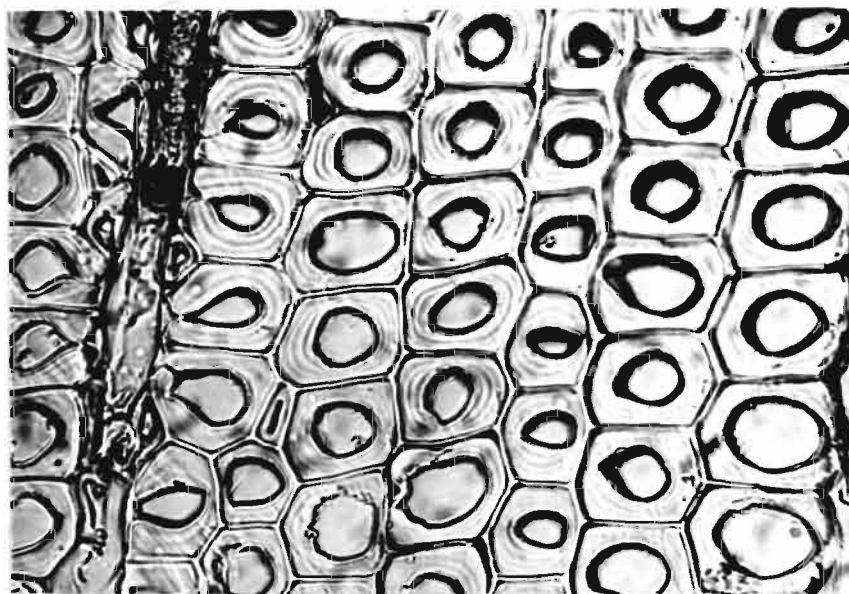
Годичное кольцо	Вариант, доза, р	Объемный вес, г/см <sup>3</sup>	Радиальный размер, мк				Длина трахеид, мм
			Ширина трахеид	Толщина двух оболочек	Толщина слож- ной срединной пластинки	Толщина двух вторичных оболочек	
			<u>Р а в н ы й    с л о й</u>				
1964 г.	Контроль	0,22	46,7	7,3	-	-	1,86
1965 г.	D <sub>12</sub> -60p	0,23	41,4	7,6	0,9	6,5	1,81
1965 г.	D <sub>13</sub> -970p	0,30	36,8	7,4	0,9	6,4	1,69
1965 г.	D <sub>14</sub> -14700p	-	39,5	6,4	0,8	5,5	1,34
			<u>П о з д н и й    с л о й    х)</u>				
1964 г.	Контроль	0,58	25,5	10,3	-	-	1,60
1965 г.	D <sub>12</sub> -60p	0,54	30,5	8,2	1,2	7,0	1,49
1965 г.	D <sub>13</sub> -970p	0,41	22,0	5,8	1,1	4,7	1,19

х) При дозе облучения D<sub>14</sub>-14700 p поздние трахеиды не образовались



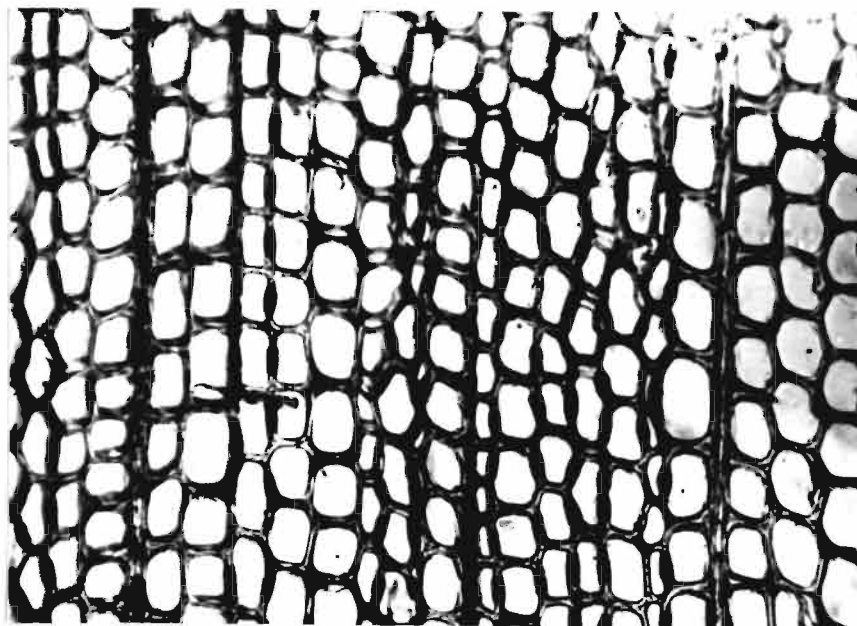


а.

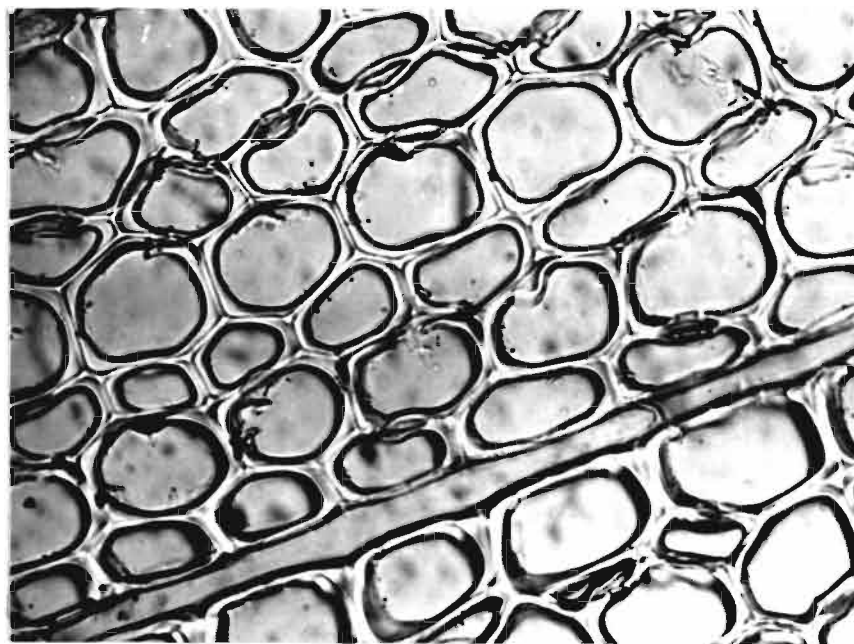


б.

Рис.15. - Поперечный срез годовичного кольца сосны вегетации 1965 года в слое поздних трахеид, образованных под воздействием гамма-лучей,  $D_{12}$  - 60 p; а) увеличение 300; б) увеличение 700.



а.



б.

Рис. 16. - Поперечный срез годовичного кольца сосны вегетации 1965 года в слое ранних трахеид, образованных под воздействием гамма-лучей,  $D_{12} - 60$  p; а) увеличение 300; б) увеличение 700.

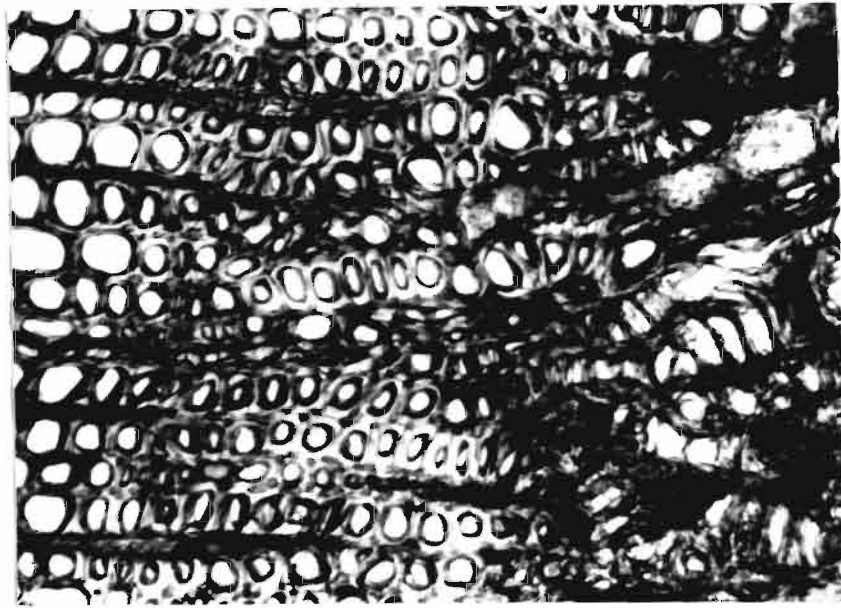


Рис. 17. - Поперечный срез годовичного кольца сосны вегетации 1965 года в слое поздних трахеид, образованных под воздействием гамма-лучей, Д<sub>13</sub>-970 р. На снимке видны нерегулярные трахеиды. Увеличение 300.

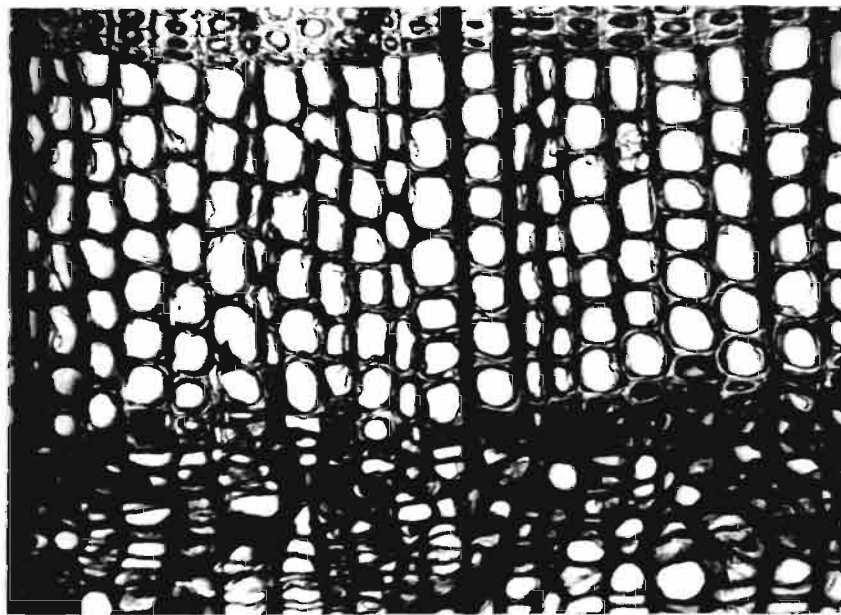


Рис.18. - Поперечный срез годовичного кольца сосны вегетации 1965 года в слое ранних трахеид, образованных под воздействием гамма-лучей, Д<sub>14</sub>-14700 р. На снимке видно, что после образования 7 слоёв трахеид произошло слияние клеток камбия. Увеличение 300.

облучения на расстоянии 25 см равна 2 мм, то вниз по стволу на таком-же расстоянии она не более 1 мм. Такая дополнительная задержка образования древесины объясняется или оттоком радиотоксинов от максимальной зоны облучения в направлении в корням, или изменением питательных веществ и регуляторов роста в токе от точек роста к корням в зоне облучения. Возможно, что дополнительное торможение образования древесины складывается из обоих указанных факторов.

Из таблиц 9 и 10 видно, что ширина и длина трахейд и толщина их оболочек с возрастанием дозы облучения снижается как в ранних, так и в поздних слоях годовичных колец. С возрастанием дозы облучения снижается объемный вес образованной древесины. Образованные под облучением трахеиды имеют нерегулярное строение. На рис.15-16 показаны поперечные срезы в раннем и позднем слоях годовичных колец ствола сосны,  $D_{12}-60p$ , а на рис.17-18 поперечные срезы годовичных колец ствола сосны, облученных дозами  $D_{13}-970 p$  и  $D_{14}-14700 p$  соответственно. Интересно, что размер сложной срединной пластинки как у трахейд, образованных под излучением, так и у необлученных, почти одинаков, а толщина вторичных оболочек у облученных трахейд заметно снижена (см.табл.10). Если в году облучения размер трахейд и общая толщина оболочек с увеличением дозы облучения уменьшаются, то в следующие годы вегетации толщина оболочек как ранних, так и поздних трахейд, увеличивается и наблюдается тенденция восстановления толщины оболочек, соответствующей для ранних и поздних трахейд контрольной древесины (табл.11,12). Иначе выявляется параметр длины трахейд в следующие после облучения годы вегетации. Под воздействием больших доз облучения

образуются более короткие трахеиды (табл.9-12), а в последующие годы вегетации длина трахеид как позднего, так и раннего слоя продолжает уменьшаться. Различие между ранним и поздним слоем по длине трахеид сглаживается. Число слоев трахеид на второй год вегетации после облучения при дозах  $D_{14}$ -14700 р и  $D_{13}$  - 970 р находится еще ниже, чем в год вегетации до облучения. В третий год вегетации число слоев трахеид в 3-5 раз больше, чем в году вегетации до облучения. На рис.19 показан поперечный срез участка ствола, облученного дозой  $D_{14}$ -14700р, а на рис.20 -  $D_{13}$  - 970 р. Из рисунков видно, что при дозе  $D_{13}$  - 970 р годовичные кольца после года облучения сплошные, а при дозе  $D_{14}$  - 14700 - прерывистые. Возможно, что это объясняется или неодинаковой радиочувствительностью отдельных клеток камбия, или наличием в некоторых местах сонных клеток, которые после воздействия облучения и по истечении некоторого времени пробуждаются, образуя как бы опухоль в древесине. Новообразующиеся годовичные кольца при этих дозах облучения имеют большее количество паренхимных клеток (см.рис.21,22).

При дозе  $D_{13}$  - 970 р в год облучения в позднем слое древесины и на следующий год вегетации во всем годовичном кольце наблюдается некоторое число закрученных трахеид, на третий год вегетации их мало (см.рис.23). Однако при дозе облучения  $D_{14}$ -14700 р закрученные трахеиды обнаруживаются в большом количестве даже на третий год вегетации (см.рис.24). По-видимому, радиационные изменения, вызванные в камбии, не ликвидируются даже на третий год вегетации. В конце третьего года вегетации две сосны из пяти погибли.

Таблица 11

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗВИТИЯ ТРАХЕИД В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ  
В ВЕГЕТАЦИОННЫЕ ПЕРИОДЫ, ПОСЛЕДУЮЩИЕ ПОСЛЕ ОБЛУЧЕНИЯ  
СОСЕН ГАММА-ЛУЧАМИ. Облучение 1965 года.  $D_{14}$ -14700p

Показатели	Годы вегетации			
	1964	1965	1966	1967
	<u>Ранний слой</u>			
Число слоев трахеид	$36 \pm 4$	$7 \pm 1$	$19 \pm 5$	$130 \pm 20$
Радиальная толщина на двух оболочках, мк	$7,3 \pm 0,11$	$6,4 \pm 0,06$	$10,9 \pm 0,14$	$8,6 \pm 0,09$
Длина трахеид, мм	$1,86 \pm 0,072$	$1,34 \pm 0,048$	$0,96 \pm 0,034$	$0,96 \pm 0,037$
	<u>Поздний слой</u>			
Число слоев трахеид	$32 \pm 2$	-	$20 \pm 4$	$98 \pm 25$
Радиальная толщина на двух оболочках, мк	$12,3 \pm 0,14$	-	$12,4 \pm 0,16$	$9,67 \pm 0,18$
Длина трахеид, мм	$1,62 \pm 0,079$	-	$0,90 \pm 0,039$	$0,91 \pm 0,028$

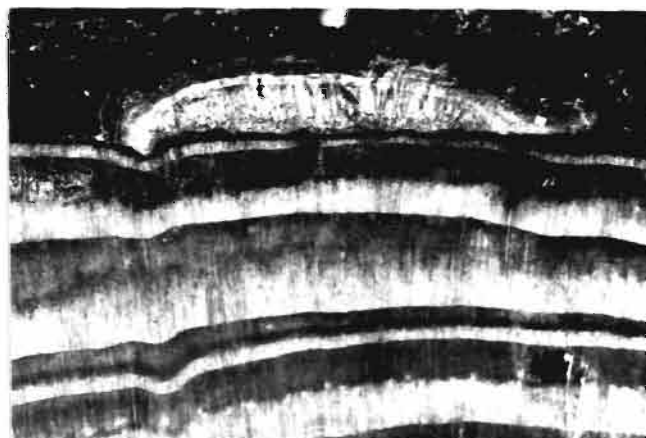


Рис.19. Поперечный срез участка ствола сосны в конце вегетации 1967 года, облучение гамма-лучами в 1965 году,  $D_{14}$ -14700 p. На снимке видно, что возобновление деятельности камбия в последующие годы вегетации после облучения и образования годичного кольца происходит только на отд.<sup>ельных</sup> участках. Увеличение 3,5

Таблица 12

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗВИТИЯ ТРАХЕИД В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ В ВЕГЕТАЦИОННЫЕ ПЕРИОДЫ, ПОСЛЕДУЮЩИЕ ПОСЛЕ ОБЛУЧЕНИЯ СОСЕН ГАММА-ЛУЧАМИ. Облучение 1965 года  
D<sub>13</sub> - 970 p

Показатели	Годы вегетации			
	1964	1965	1966	1967
	<u>Ранний слой</u>			
Число слоев трахеид	36 <sup>±</sup> 4	16 <sup>±</sup> 4	37 <sup>±</sup> 3	210 <sup>±</sup> 30
Радиальная толщина двух оболочек, мк	7,3 <sup>±</sup> 0,13	7,4 <sup>±</sup> 0,14	9,9 <sup>±</sup> 0,38	7,4 <sup>±</sup> 0,16
Длина трахеид, мм	1,82 <sup>±</sup> 0,066	1,69 <sup>±</sup> 0,048	1,11 <sup>±</sup> 0,025	0,95 <sup>±</sup> 0,025
	<u>Поздний слой</u>			
Число слоев трахеид	32 <sup>±</sup> 2	21 <sup>±</sup> 3	22 <sup>±</sup> 2	95 <sup>±</sup> 25
Радиальная толщина двух оболочек, мк	12,1 <sup>±</sup> 0,15	5,8 <sup>±</sup> 0,10	9,9 <sup>±</sup> 0,38	10,8 <sup>±</sup> 0,26
Длина трахеид, мм	1,59 <sup>±</sup> 0,049	1,19 <sup>±</sup> 0,049	1,02 <sup>±</sup> 0,033	0,89 <sup>±</sup> 0,042

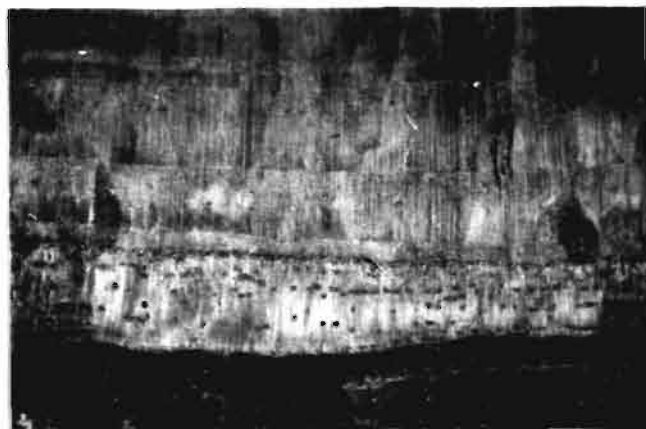


Рис. 20. Поперечный срез участка ствола сосны в конце вегетации 1967 года, облучение гамма-лучами в 1965 году, D<sub>13</sub> - 970 p. На снимке видно, что в последующие годы вегетации после облучения происходит интенсивное образование новых годичных колец.

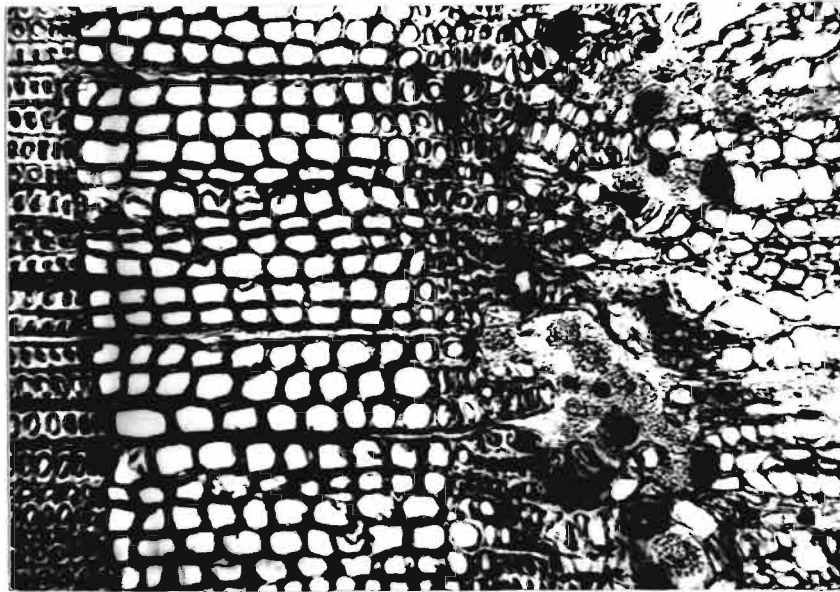


Рис. 21. Поперечный срез годовичных колец сосны вегетации 1965 года и начала вегетации 1966 года. Облучение гамма-лучами в 1965 году,  $D_{13}$ -970 p. На снимке видно скопление паренхимных клеток на границе годовичных колец 1965 и 1966 годов. Увеличение 260.

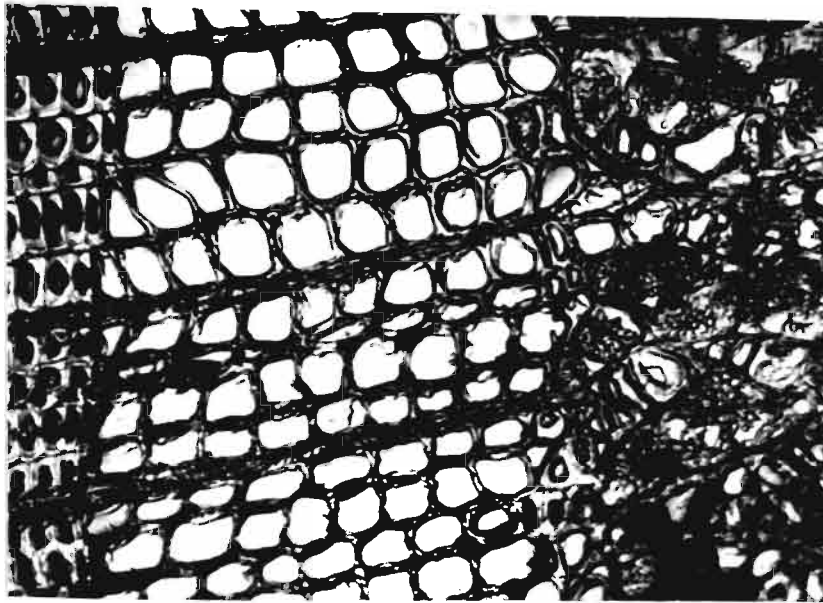


Рис.22. Поперечный срез годовичного прироста сосны вегетации 1965 и 1966 годов. Облучение гамма-лучами в 1965 году,  $D_{14}$  - 14700 p. На снимке видно скопление паренхимных клеток. Увеличение 300.





Рис. 23. Тангенциальный срез на границе раннего и позднего слоя годовичного кольца сосны вегетации 1965 года, образованного под воздействием гамма-лучей,  $D_{13}$  - 970 р. Увеличение 300.

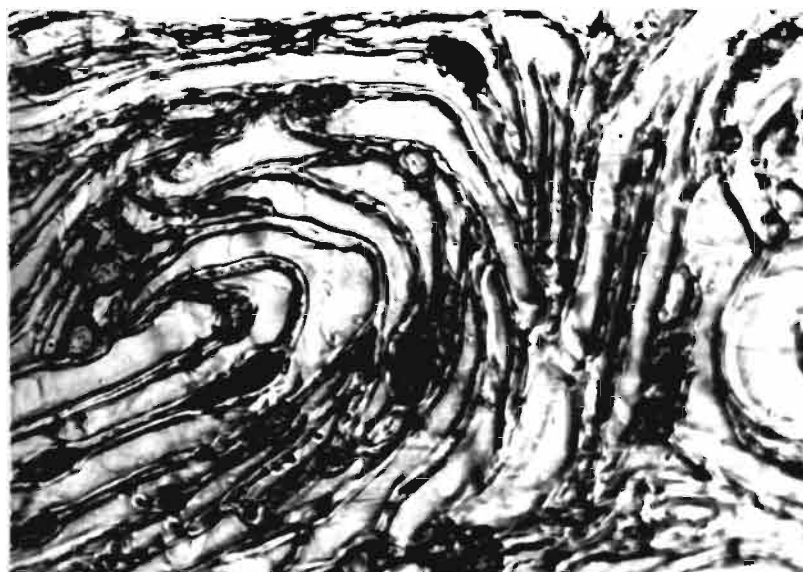


Рис. 24. Тангенциальный срез раннего слоя годовичного кольца сосны вегетации 1967 года. Облучение гамма-лучами в 1965 году,  $D_{14}$  - 14700 р. На снимке видны закрученные трахеиды. Увеличение 300.

## Электронно микроскопические исследования

Для электронно микроскопических исследований были использованы контрольные и облученные дозой  $D_7 - 2500$  р побеги ели, собранные в августе и сентябре месяцах 1962 года. Так как основными анатомическими элементами, составляющими древесину ели, являются трахеиды, то электронно микроскопические исследования были проверены на оболочках трахеид. Оболочка трахеид имеет сложное микроскопическое и субмикроскопическое строение. В зависимости от ориентации целлюлозных микрофибрилл в слоях оболочек трахеид различают первичную и три слоя вторичной оболочки. На рис. 25 схематически показано строение типичного древесного волокна по Уордропу /113/, где штрихами обозначено направление длинных микрофибрилл целлюлозы.

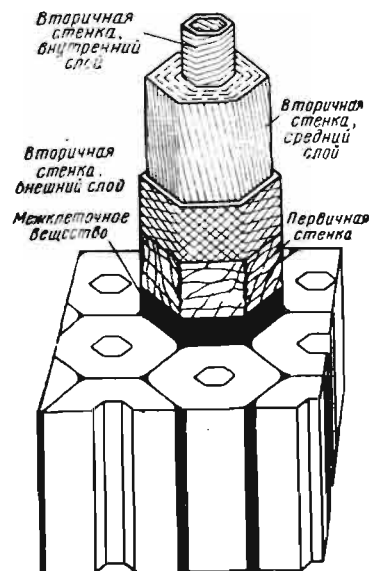


Рис. 25. Схема строения типичного древесного волокна хвойных пород.

В работах Фрей-Висслинга /55/, Престона /302/ и Уордропа /17/ изучался рост оболочек клеток. Показано, что структура оболочек главным образом зависит от пространственного расположения целлюлозных микрофибрилл, которые являются остовом оболочек, и пустоты между микрофибриллами заполнены гемицеллюлозами и лигнином. Несмотря на многочисленные работы по тонкому строению оболочек, до сих пор еще полностью не выявлена взаимная связь целлюлозных микрофибрилл в слоях оболочек и между ними.

Электронно микроскопическим методом исследовалась взаимосвязь структурных образований оболочек посредством целлюлозных микрофибрилл, обнаруженных при постепенной делигнификации сформировавшихся оболочек трахеид побегов ели, изучалось строение сернокислотных скелетов лигнина, полученных из тех же образцов и распределение пектина в оболочках трахеид как необлученных, так и облученных гамма-лучами дозой  $D_7 = 2500$  р побегов ели.

Электронно микроскопические исследования распределения пектина в оболочках необлученных побегов ели показывают, что кроме сложной срединной пластинки на пектины окрашиваются (цветная реакция на сложные эфиры уроновых кислот) /288,305/, также внешние части среднего слоя ( $S_2$ ) оболочек (см.рис.26-28). Кроме того, при такой окраске электронноплотными становятся внутренние части слоя ( $S_3$ ), которые можно отнести к остаткам протоплазмы клетки. Это согласуется с рядом работ, проведенных световой и электронной микроскопией /289,303-306/. При окраске пектинов выявляется слоистость оболочек.

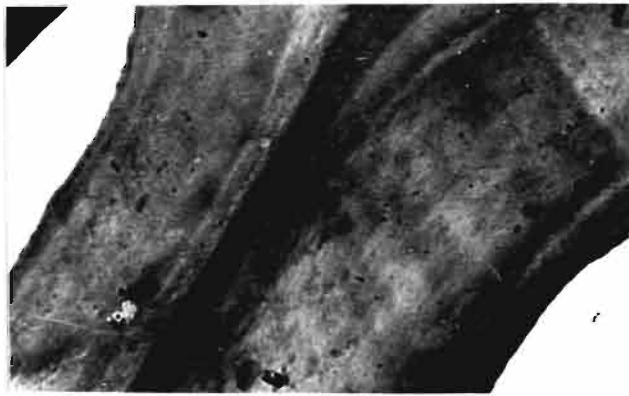


Рис.26. Поперечный срез сформировавшихся оболочек трахеид необлученного побега ели. Оболочки окрашены на пектины. Видны слои оболочек  $M + P$ ,  $S_1$ ,  $S_2$  и  $S_3$ . Увеличение 9000.



Рис.27. То же, что на рис.26. Увеличение 4000.

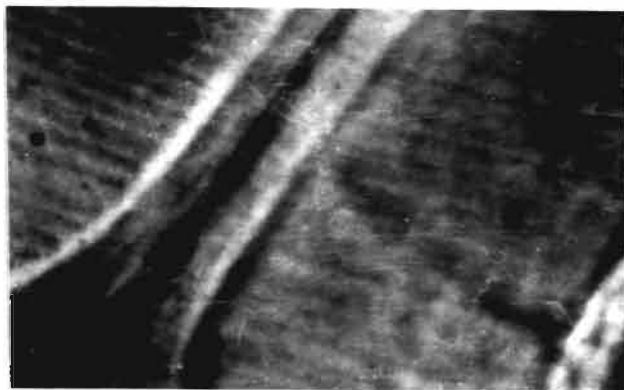


Рис.28. То же, что на рис.26. Видны слои  $M$ ,  $P$ ,  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ . Увеличение 10 000.

В таблице 13 приводятся размеры толщины оболочек необлученных образцов. Если учесть набухание оболочек при окрашивании, составляющее около 120% по отношению к набуханию в воде, то наши данные близки данным Джейма и Фенгеля /24/.

Таблица 13

РАЗМЕРЫ ШИРИНЫ СЛОЕВ ОБОЛОЧЕК, мк

Источник	Первичная оболочка р	Вторичная оболочка		
		внешний слой $s_1$	средний слой $s_2$	внутренний слой $s_3$
По нашим данным	0,2	0,7	2,5	0,5
По данным Джейма и Фенгеля /24/	0,23-0,34	0,12-0,35	1,77-3,68	0,10-0,15

Распределение пектина в толще сложной срединной пластинки неодинаково и зависит от того, расположена ли она в тангенциальной или в радиальной плоскости стебля. Судя по цветной реакции, в сложной срединной пластинке радиальной клеточной стенки распределение пектина равномерное (см.рис.26 и 27), а в тангенциальной клеточной стенке - неравномерное (см.рис.27 и 28) и состоит из 5 слоёв. Высококонцентрированный пектиновый слой в середине сложной срединной пластинки, возможно, отвечает первичной перегородке, которая образуется при делении клетки на две дочерные и является следствием деления ядра. Внешняя кайма сложной срединной пластинки, имеющая повышенное содержание пектина, отвечает переходному слою между первичной и вторичной оболочкой. Присутствие повышенного содержания пек-

тина на границе слоёв оболочек способствует взаимосвязи их, сохранения слоёв оболочек монолитно при образовании всей оболочки.

Срединная пластинка радиальной клеточной стенки имеет равномерное распределение пектина вследствие того, что она являлась плоскостью скольжения при разрастании клеток в длину.



Рис. 29. Поперечный срез сформировавшихся оболочек трахеид побега ели, облученного дозой  $D_{\gamma}$ -2500 р. Оболочки окрашены на пектины. Увеличение 7000.

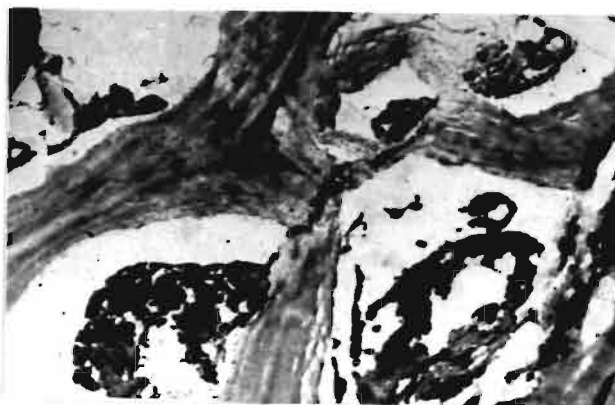
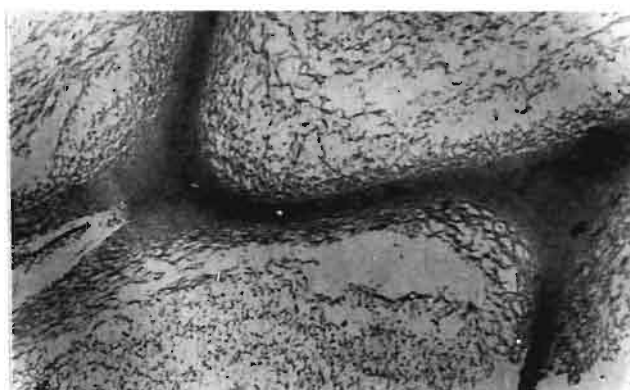


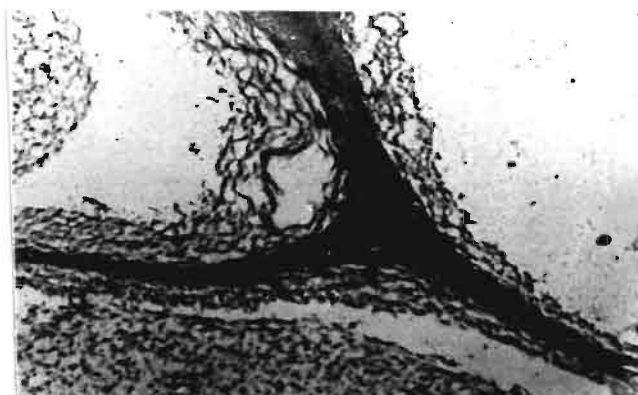
Рис. 30. Поперечный срез несформировавшихся оболочек трахеид побега ели, облученного дозой  $D_{\gamma}$ -2500 р. Оболочки окрашены на пектины. Увеличение 7000.

Исследования оболочек трахеид побегов ели, облученных во время роста гамма-лучами дозой  $D_7 - 2500$  р показывают, что количество пектина во вторичных оболочках увеличено, и вторичные оболочки имеют рыхлую структуру, причём рыхлость особенно увеличивается, если оболочки еще не оформлены (см. рис.29,30). Наблюдаемое разрыхление, возможно, обусловлено более слабо связанным целлюлозным каркасом оболочки и наличием большего количества веществ, способных набухать в щелочи и кислоте. Оболочки трахеид, облученных дозой  $D_7-2500$ р, набухают в 57%-ной серной кислоте на 20% больше, чем необлученные. Шарков /30/ предполагает, что между целлюлозными и лигниновыми слоями в оболочках имеются и слои, состоящие из гемицеллюлоз. При ослаблении связи между полимерами (на что указывает Фрей-Висслинг и Мюлеталлер /307/) раздвигающая сила гемицеллюлоз при набухании не встречает такого сопротивления со стороны лигнина и целлюлозы, и происходит раздвижение слоев целлюлозы и еще не вполне конденсированного лигнина, а сами гемицеллюлозы гидролизуются и растворяются. Эти раздвинутые слои видны в слоях оболочек, выросших при воздействии гамма-лучей.

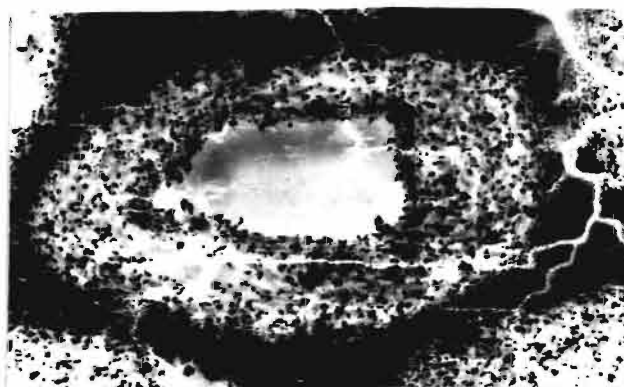
Из облученной дозой  $D_7 - 2500$  р и необлученной древесины побегов ели были получены лигнины (лигниновые скелеты) постепенным гидролизом углеводов серной кислотой. На рис.31 показан электронномикроскопический снимок ультратонкого среза скелета лигнина, полученного из необлученной древесины побега ели, а на рис.32 - из облученной древесины побега ели дозой  $D_7 - 2500$  р. Из обеих фотографий видно, что сре-



**Рис.31.** Поперечный срез лигнинового скелета сформировавшихся оболочек трахеид необлученного побега ели. Из среза удалены акрилаты. Видно расположение лигниновых частиц в слоях. Увеличение 5000.



**Рис.32.** Поперечный срез лигнинового скелета сформировавшихся оболочек трахеид побега ели, облученного гамма-лучами дозой  $D_{\gamma}$ -2500 p. Из среза удалены акрилаты. Видно расположение лигниновых частиц в слоях. Увеличение 8000.



**Рис.33.** Поперечный срез лигнинового скелета сформировавшихся оболочек трахеид побега необлученной ели. Лигниновый скелет импрегнирован серебром. Увеличение 5000.



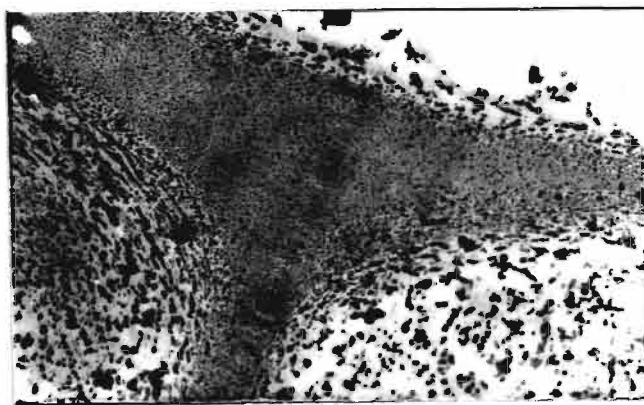


Рис.34. То же, что на рис.33. Увеличение 21 000.

динная пластинка почти сплошь заполнена лигнином, а во внешних слоях вторичной оболочки лигниновые частицы имеют продолговатую форму с отдельными сферическими частицами, расположенными в косом или почти перпендикулярном направлении к оси трахеид. Ширина лигниновых частиц скелетов лигнина, полученных как у необлученной, так и облученной дозой  $D_{\gamma} - 2500$  р древесины побегов ели во внешних слоях вторичной оболочки около  $450 \text{ \AA}$ , а длина очень варьирует. Иногда в слое  $S_2$  лигниновые частицы расположены слоями нерегулярного характера, и каждый слой состоит из длинных частиц, взаимосвязанных в направлении оси трахеид, а чаще лигниновые частицы в слое  $S_2$  расположены нерегулярно. Размер частиц лигнина в слое  $S_2$  в среднем  $380 \text{ \AA}$  (от 250 до  $750 \text{ \AA}$ ). Эти данные подтверждают представление ряда авторов /10,25,28,59,308-310/ по распределению и строению частиц лигнина во внешних и внутренних слоях оболочек.

Лигнин в срединной пластинке расположен не так плотно, как кажется на рис.31,32, он имеет относительно большую пористость, на что указано в работах Уордрона /42/ и Мюлеталлера /311/. Пористость срединной пластинки можно проиллюстрировать

электронномикроскопическими снимками лигниновых скелетов, импрегнированных серебром. На рис.33,34 показан ультратонкий срез лигнинового скелета необлученной, а на рис.35,36 - облученной гамма-лучами дозой  $D_{\gamma}$ - 2500 р древесины побегов ели.

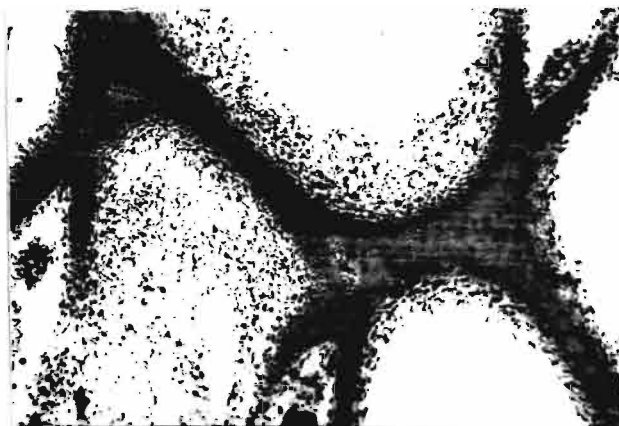


Рис.35. Поперечный срез лигнинового скелета сформировавшихся оболочек трахеид побега ели, облученной гамма-лучами дозой  $D_{\gamma}$ -2500 р. Лигниновые скелеты импрегнированы серебром. Видно, что в некоторых участках срединной пластинки образованы крупные пустоты. Увеличение 2700.

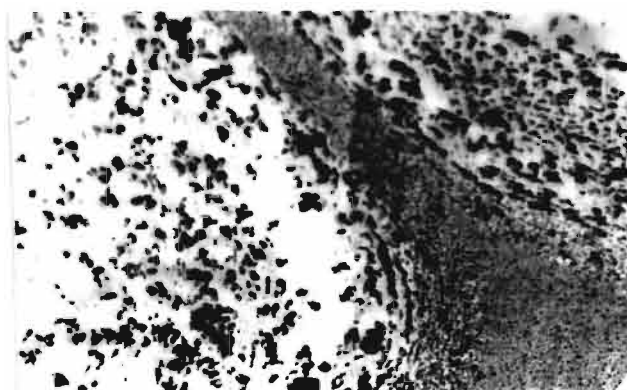


Рис.36. То же, что на рис.35. Увеличение 21 000.

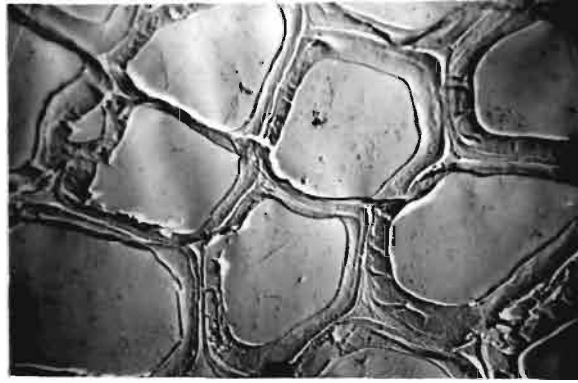


Рис.37. Поперечный срез оболочек трахеид побега необлученной ели. Из оболочек частично удален лигнин  $CO_2$ . Из ультразвукового среза удалены акрилаты и произведено отенение окисью вольфрама. Увеличение 1800.



Рис.38. То же, что на рис.37. Видны целлюлозные нити, скрепляющие смежные первичные оболочки. Увелич.8000.

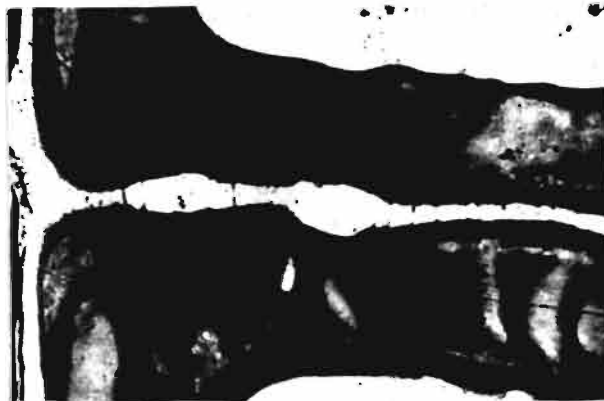


Рис.39. То же, что на рис.38. Увеличение 7500.

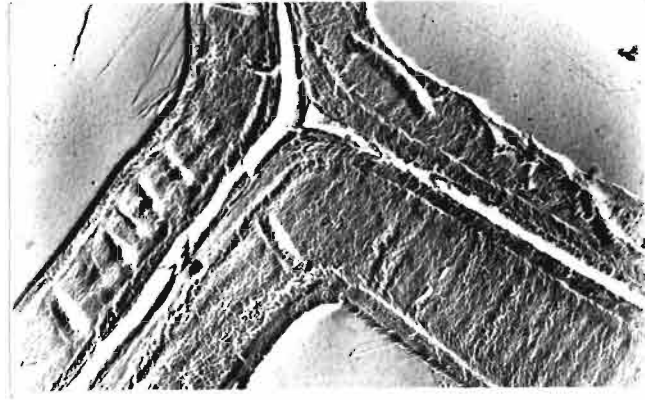


Рис.40. То же, что на рис.38. Увеличение 8000.



Рис.41. То же, что на рис.37. Видны слои  $P$ ,  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ .  
Увеличение 4000.



Рис.42. То же, что на рис.41. Увеличение 8000.

Черные точки соответствуют капиллярам, заполненным серебром. Все четыре снимка (рис.33-36) показывают сходный рисунок лигниновых скелетов и наличие капилляров в срединной пластинке. В таблице 14 показаны диаметры капилляров и лигниновых частей в  $\mu$ , подсчитанных на десяти микрофотографиях с общей площадью около  $0,7 \text{ мк}^2$ .

Таблица 14

РАЗМЕР ДИАМЕТРОВ КАПИЛЛЯРОВ И ЛИГНИНОВЫХ ЧАСТИЦ  
В СЛОЯХ ЛИГНИНОВОГО СКЕЛЕТА, ПОЛУЧЕННЫХ ИЗ ДРЕВЕ-  
СИНЫ ПОБЕГОВ ЕЛИ СЕРНОЙ КИСЛОТОЙ, В ЗАВИСИМОСТИ  
ОТ ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ ГАММА-ЛУЧЕЙ, А

С л о й	Контроль		Д <sub>7</sub> - 2500 р	
	границы большинства	максимум	границы большинства	макси- мум
	<u>Капилляры</u>			
М	50-140	100	40-90	50
Р + С,	130-340	190	70-250	130
	<u>Лигниновые частицы</u>			
М	50-110	80	45-75	60

Из таблицы видно, что в срединной пластинке и во внешних слоях оболочек лигнинового скелета, полученного из облученной древесины, лигниновые частицы и пустоты мельче, чем у необлученной, причем площадь, занимаемая капиллярами в срединной пластинке необлученного и облученного материала одинакова - около 20% от общей измеренной площади. Надо учесть,

что диаметр пустот и общая площадь капилляров на срезе срединной пластинки занижены ввиду набухания лигнина в серной кислоте /312/ и истинные диаметры пор, возможно, больше. Изучая внутреннюю капиллярность сернокислотного лигнина ели адсорбционным методом в парах гексана П.Н.Одинцов и П.П.Эриньш /313/ показали, что максимум на кривой дифференциального распределения объема капилляров соответствует нашим данным о размере пустот в срединной пластинке и  $P + S_1$  слоях лигнинового скелета оболочек древесины побегов необлученных саженцев ели.

При делигнификации  $ClO_2$  оболочек трахеид побегов ели вначале происходит удаление лигнина из срединной пластинки, а потом из вторичных оболочек (см.рис.37-43). Людке /308/ лигнин клеточной стенки разделяет на лигнин "А" и лигнин "Б". Первый, являясь составной частью срединной пластинки, легко извлекается при действии сравнительно слабых растворителей, второй находится в первичной оболочке и наружных слоях вторичной оболочки и требует сильных растворителей. Лигнин "Б" содержит меньше метоксильных групп, чем лигнин "А". Благода-

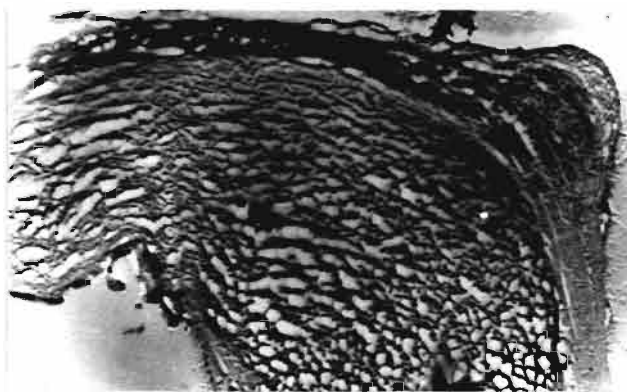


Рис.43. Делигнифицированный поперечный срез оболочки трахеид побега необлученной ели. Из ультратонкого среза удалены акрилаты и проведено оттенение окисью вольфрама. Видны слои  $S_1$  и  $S_2$ . Увеличение 14 000:

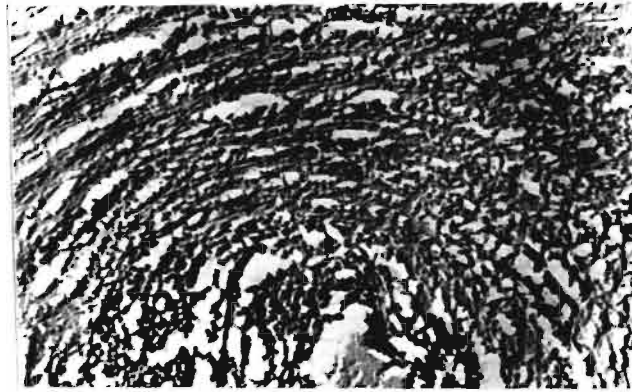


Рис. 44. То же, что на рис. 43. Видно ламеллярное строение слоя  $S_2$ . Увеличено 31 000.



Рис. 45. То же, что на рис. 43. Видна микрофибриллярная связь между ламеллами слоя  $S_2$ . Увеличение 41 000.



Рис. 46. Делигнифицированный продольный срез оболочки трахеид побега необлущенной ели. Из ультратонкого среза удалены акрилаты и проведено оттенение окисью вольфрама. Видны переходы ламелл от одной в другую в слое  $S_2$ . Увеличение 21 000.

ря такому свойству лигнина в слоях оболочек возможно раздельно изучать строение срединной пластинки и вторичной оболочки. Как видно по рисункам 37-40, из срединной пластинки лигнина удалён, что подтверждено также цветными реакциями на лигнин, а в толще вторичных оболочек лигнин еще остался в значительном количестве и не произошло набухания оболочек, благодаря чему сохранились некоторые нити, связывающие смежные первичные оболочки. При более сильной делигнификации (см.рис.41,42), когда отсутствует цветная реакция Визнера на лигнин, оболочки трахеид сильно набухают, происходит их мацерация и обнаружить нити, соединяющие смежные оболочки, уже затруднительно. При набухании оболочек происходит разрыв этих нитей и начинает раскрываться структура целлюлозы набухшей вторичной оболочки (см.рис.43-46). Рисунки 43,44 подтверждают предположение П.Н.Одинцова /45/, Стоуна и Скалена /314/ о ламелярном строении вторичных оболочек. Но ламеллы не



Рис. 47. Делигнифицированный поперечный срез оболочек трахеид побегов ели, облученных гамма-лучами,  $D_7 - 2500$  р. Из ультратонкого среза удалены акрилаты и проведено оттенение окисью вольфрама. Видно нарушенное ламелярное строение целлюлозы во вторых слоях оболочек. Увеличение 12 000.





Рис. 48. То же, что на рис.47. Увеличение 15 000.

строго концентрические, а переходят одна в другую и связаны со смежными ламеллами посредством отдельных целлюлозных микрофибрилл, что также иллюстрируется рис.45 (поперечный разрез участка вторичной оболочки) и рис.46 (участок вторичной оболочки в продольном разрезе). На рис.47 и 48 показаны ультратонкие срезы оболочек трахеид побегов ели, облученных во время роста гамма-лучами,  $D_7 - 2500$  р и делигнифицированных  $CO_2$ . Как видно из этих рисунков, под облучением происходит изменение в тонком строении целлюлозного каркаса вторичных оболочек. В некоторых оболочках или участках оболочек нарушается ламеллярное строение целлюлозы, и микрофибриллы целлюлозы расположены без какой-либо ориентации. Очевидно, под облучением образованная целлюлоза будет отличаться по своим физическим и химическим показателям от необлученной.

### г) Краткое обобщение морфолого-анатомических исследований

Хроническое облучение гамма-лучами саженцев ели и стволов сосен <sup>во время</sup> вегетационного периода вызывает морфолого-анатомические изменения в образованной древесине. Вызванные изменения более выражены при большей интенсивности и дозе облучения гамма-лучами и являются более заметными при облучении в начале вегетационного периода, чем в середине его. Восстановление деятельности камбия зависит как от интенсивности и дозы облучения, так и от наличия функционирующих точек роста. При наличии функционирующих точек роста радиационные повреждения новообразующейся древесины ликвидируются более быстро, чем при отсутствии их. Сосна является более радиочувствительным растением, чем ель. В более сухой и тёплый год вегетации радиационные повреждения меньше, чем в холодный и дождливый год вегетации. При облучении гамма-лучами образующиеся в древесине трахеиды имеют меньший размер и резко сниженную толщину вторичных оболочек, а толщина сложных срединных пластинок существенно не меняется. Судя по цветным реакциям оболочек трахеид с хлорцинкйодом, флороглюцином и серной кислотой, а также по набуханию оболочек в сернокислотных растворах, можно сделать предположение о том, что, образованные под воздействием гамма лучей, оболочки трахеид отличаются по химическому составу и строению от оболочек трахеид, образованных без облучения. Во вторичных оболочках под воздействием гамма-лучей происходит накопление большого количества углеводов, имеющих сложно-эфирные связи, предполагается, что

это метиловые эфиры уроновых кислот, чем во вторичных оболочках, образованных у необлученных растений.

Под воздействием гамма-лучей изменяется образования как первичных, так и вторичных оболочек трахеид. На это указывает выраженное нерегулярное строение некоторых трахеид, образованных под облучением. Закрученность трахеид, наблюдаемая у облученных древесины, свидетельствует о ненормально ранней остановке разрастания первичных оболочек на некоторых участках её, čím полностью ликвидируется способность оболочек трахеид скользить одной вдоль другой на этих участках. Так как у остальной части оболочек нет такого цементирования и процесс удлинения продолжается, и происходит наблюдаемое закручивание трахеид. Таким цементирующим веществом смежных первичных оболочек могут быть продукты лигнина или радиотоксины, образующиеся во время облучения растущей оболочки, либо ненормально метаболизирующие полисахариды во время растяжения клетки.

Изменение химического состава древесины ели и сосны,  
образованной под воздействием гамма-лучей

а) Изменение углеводного состава древесины побегов ели

Для определения химического состава древесины побегов ели, образованной под воздействием гамма-лучей, проведено последовательное разделение древесины на фракции, содержащие отдельные группы химических компонентов. Обессмоленную древесину подвергали экстракции горячей водой для выделения полимеров, слабо связанных в клеточной стенке и очень легко гидролизующихся. Состав гемицеллюлозной фракции определен после гидролиза материалов 1н  $H_2SO_4$ . Такая обработка переводит в раствор легкогидролизуемую часть полисахаридов. Трудногидролизуемые полисахариды определяли гидролизом 72%  $H_2SO_4$  с последующей инверсией. После выше описанных обработок остается нерастворимый остаток - лигнин. Во всех выделенных фракциях полисахаридов проведено определение количества моносахаридов методом бумажной хроматографии. Полисахариды определены по количеству соответствующих моносахаридов умножением пентоз на коэффициент 0,88, а гексоз на 0,90. Такой подсчет является условным, так как в древесине не содержится только "чистые" полисахариды, в макромолекуле которых был бы один вид остатков моносахарида, например, ксилана или маннана.

Из данных, приведенных в таблице 15, видно, что древесина побегов ели, образованная под воздействием гамма-лучей,

Таблица 15

ЗАВИСИМОСТЬ ПОТЕРИ ВЕСА ОТ ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ ГАММА-ЛУЧАМИ ОБРАЗЦОВ ДРЕВЕСИНЫ  
 ПОБЕГОВ САЖЕНЦЕВ ЕЛИ, ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНО ОБРАБОТАННЫХ <sup>ГОРЯЧЕЙ</sup> ВОДОЙ, 1N H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 72%-НОЙ H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>.

Вариант облучения	Потеря веса в % к абсолютно сухой обессмо- ленной древесине			Лигнин Класона
	в горячей воде	в 1N H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	в 72% H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	
Контроль 1962г., основные побеги	4,0	24,6	43,6	27,7
Контроль 1962г., боковые побеги	5,9	25,7	40,5	27,8
Д <sub>4</sub> -550 р, основные побеги	6,5	26,1	41,2	26,5
Д <sub>6</sub> -1200 р, основные побеги	8,0	27,6	38,0	26,6
Д <sub>6</sub> -1200 р, боковые побеги	8,4	27,6	37,3	26,6
Д <sub>7</sub> -2500 р, основные побеги	9,7	28,7	33,7	27,7
Д <sub>7</sub> -2500 р, боковые побеги	10,0	28,2	34,8	26,9
Контроль 1963 г., основные побеги	8,8	-	60,8	30,4
Д <sub>8</sub> -2400 р, основные побеги	12,5	-	57,3	30,2

115

содержит больше веществ, растворимых в горячей воде, больше легкогидролизуемых, меньше трудногидролизуемых веществ и одинаковое количество лигнина Класона в сравнении с необлученной древесиной. При этом количество указанных веществ у основных и боковых побегов в облученных саженцах ели, в противоположность необлученным образцам, одинаково, что подтверждает выше сделанное предположение о <sup>с</sup>растройстве специфической дифференциации клеток и отдельных тканей, образующихся под воздействием гамма-лучей.

В дельнейшем древесина основных побегов саженцев ели необлученных и облученных гамма-лучами подвергалась более подробному анализу.

Кратковременная экстракция горячей водой спелой древесины ~~ствала~~ ели переводит в раствор меньшее количество веществ, чем экстракция молодой древесины (см. табл. 1). Состав этих веществ исследован рядом авторов /30, 151/. В.И. Шарков и Е.С. Цветкова /30/ считают, что вещества, растворимые при кратковременной обработке древесины горячей водой, не принадлежат к составу клеточной ~~стенки~~, а П.Н. Одинцов и Р.Г. Каткевич /151/ указывают, что это справедливо в отношении только какой-то части водорастворимых веществ. Так как после отделения веществ, экстрагируемых органическими растворителями, при экстракции горячей водой расщепляются и переходят в раствор некоторые полимеры клеточной ~~стенки~~ и срединной пластинки. Этому способствует гидролизующее действие уксусной кислоты, отщепляющейся от древесины.

В таблице 16 показаны данные полисахаридного состава веществ, растворимых в горячей воде, после их гидролиза  $1\text{н } \text{H}_2\text{SO}_4$ .

Таблица 16

**ЗАВИСИМОСТЬ СОСТАВА ПОЛИСАХАРИДОВ ДРЕВЕСИНЫ  
ПОБЕГОВ ЕЛИ ОТ ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ ГАММА-ЛУЧАМИ**

(в % к абсолютно сухой обессмоленной  
древесине)

Вариант облучения	глюкан	маннан	галактан	арабан	ксилен
<u>Растворимые в горячей воде</u>					
Контроль, 1962г.	0,44	0,13	0,31	0,70	0,04
Д <sub>6</sub> - 1200 р	0,64	0,42	1,00	1,45	0,07
Д <sub>7</sub> - 2500 р	0,68	0,44	1,15	1,56	0,06
Контроль, 1963г.	0,41	1,02	0,31	1,00	0,30
Д <sub>8</sub> - 2400 р	0,98	1,23	0,50	1,36	0,15
<u>Легкогидролизуемые</u>					
Контроль, 1962г.	1,8	6,8	3,1	2,1	6,8
Д <sub>6</sub> - 1200 р	2,3	6,6	3,1	3,1	5,1
Д <sub>7</sub> - 2500 р	2,5	6,1	3,6	3,3	4,4
<u>Трудногидролизуемые</u>					
Контроль, 1962г.	35,0	3,4	-	-	2,8
Д <sub>6</sub> - 1200 р	27,7	2,7	-	-	1,7
Д <sub>7</sub> - 2500 р	24,1	2,1	-	-	1,5

Таблица 17

СОСТАВ ПОЛИСАХАРИДОВ, РАСТВОРИМЫХ В ВОДЕ, В % НА  
АБСОЛЮТНО СУХОЕ РАСТВОРИМОЕ ВЕЩЕСТВО

Вариант облучения	глю-кан	ман-нан	галак-тан	ара-бан	кси-лан	Всего раст-воримых полисахаридов
Контроль, 1962г.	11,0	3,3	7,8	17,5	1,0	40,6
Д <sub>6</sub> - 1200 р	8,0	5,3	12,5	18,1	0,9	44,8
Д <sub>7</sub> - 2500 р	7,0	4,6	11,9	16,1	0,6	40,2
Контроль, 1963г.	4,7	11,7	3,5	11,3	3,4	34,6
Д <sub>8</sub> - 2400 р	7,8	9,7	4,0	10,9	1,2	33,6

Из таблицы видно, что в веществах, растворимых в горячей воде, у облученной древесины увеличено количество глюкозы, маннана, галактана и арабана, а количество ксилана - на том же уровне. Увеличение количества водорастворимых полисахаридов можно объяснить либо увеличением внешних слоёв <sup>оболочек</sup> в общей массе древесины, либо измененным синтезом этих полисахаридов в древесине, образующейся под воздействием гамма-лучей.

Водорастворимые полисахариды, присутствуя во внешних слоях оболочек, обуславливают их упругость, а накапливаясь в сердцевинных лучах, могут быть резервными веществами для образования новых клеток древесины и отчасти служить регуляторами роста /38,123,124/. Общее количество полисахаридов, растворимых в горячей воде, почти не меняется от дозы облучения гамма-лучами, но изменяется их соотношение. По данным



Мейера /142/ и В.И.Шаркова /143/ вся манноза, определенная в экстрактах горячей воды хвойных древесин, включена в сложный водорастворимый полимер глюкоманнан, в котором отношение глюкоза:манноза составляет от 1:3,1 до 1:3,7. Так как количество маннана у древесин, образованного под облучением, увеличивается, то увеличивается и количество глюкозы, входящей в состав глюкоманнана. Следовательно, количество глюкозы, входящей в другие полимеры, резко снижено. Чтобы точнее судить о содержании легко растворимого глюкоманнана в облученной древесине, необходимо знать количество крахмала, но своевременно его определение нами не было сделано.

Поведение полимера арабогалактана еще менее ясно. Нет полной ясности, входит ли арабогалактан в состав клеточного сока /141/, в люмены отмерших клеток /74/ или в состав клеточной стенки, её наружные слои /315/.

Количество полимера арабана в таблицах завышено, так как свободная арабиноза находится в водных экстрактах, полученных из облученных древесин, в большем количестве по сравнению с необлученной древесиной. Свободная арабиноза отщепляется от арабоксилополиуронида, присутствующего во вторичных слоях клеточной оболочки /315,316/.

В зависимости от дозы облучения и года облучения соотношения галактан:арабон меняются в широких границах (от 1:1,45 до 1:3,3). Это показывает, как сильно влияют измененные условия роста растений на образование водорастворимых полисахаридов. Под воздействием гамма-лучей в древесине происходит накопление полиуронидов, в особенности водорастворимых. Если

общее количество полиуронидов у контрольной древесины в августе месяце равно 6,72%, то у облученной дозой  $D_3$  - 2400 p - 7,39%, а после обработки горячей водой остается соответственно 5,78 и 5,11% в расчете на обессмоленную древесину.

Облученная древесина побегов ели отличается от необлученной древесины также по количеству и составу веществ, гидролизующихся в  $H_2SO_4$ , после обработки их горячей водой (см. таблицы 15, 16). Общее количество легкогидролизующихся веществ с увеличением дозы облучения имеет тенденцию к нарастанию. Общее количество полисахаридов, определяемых по количеству нейтральных сахаров, почти одинаково в облученной и необлученной древесинах, но количественный состав их изменяется. В древесинах, образованных под облучением гамма-лучами, уменьшается количество легкогидролизующегося ксилана, маннана и увеличивается количество легкогидролизующегося глюкана и арабана.

Если количество и состав водорастворимых полисахаридов отличен в различных тканях древесины и зависит также от условий роста растения, то по данным Перела /318/ в сердцевине, сердцевинных лучах и в трахеидах количество гемицеллюлоз почти одинаково, <sup>качественные</sup> и количественные изменения происходят только в процессе формирования оболочек /127/. Определенные полисахариды охватывают только часть всех веществ, переходящих в раствор при последовательном гидролизе образцов древесины побегов ели в  $H_2SO_4$  (см. табл. 18).

Это объясняется тем, что кроме нейтральных сахаров в раствор переходят урсонные кислоты, небольшое количество

Таблица 18

СОСТАВ ПОЛИСАХАРИДОВ, ПОЛУЧЕННЫХ ПРИ ГИДРОЛИЗЕ  
1н  $H_2SO_4$  ПОСЛЕ ЭКСТРАКЦИИ ГОРЯЧЕЙ ВОДОЙ, в %  
на абсолютно сухое растворимое вещество

Вариант облучения	глю- кан	ман- нан	галак- тан	ара- бан	кси- лан	Всего гидро- лизующихся полисахари- дов
Контроль, 1962г.	7,3	27,6	12,6	8,5	27,6	83,6
Д <sub>6</sub> - 1200 р	8,3	23,9	11,2	11,2	18,5	73,1
Д <sub>7</sub> - 2500 р	8,7	21,2	12,5	11,5	15,3	69,2

белковых веществ и растворимого лигнина, причем это количество в облученных образцах больше. Снижение количества определяемых сахаров происходит также из-за реверсии сахаров. Ввиду того, что при обработке 1н  $H_2SO_4$  необлученной древесины побегов или 4-0-метилглюкуроноксиан не гидролизуетея полностью до моносахаридов, и в гидролизатах присутствуют кроме ксиланы и 4-0-метилглюкуроновой кислоты, также ди-, три-, тетра- и т.д. уроновые кислоты /168/, истинное количество ксилана гораздо больше определяемого. Для неоформившийся древесины вводить такую поправку при определении количества ксилана нельзя, так как она содержит 4-0-метилглюкуроноксиан с меньшим содержанием уроновых кислот, чем лигнифицированная древесина ствола /192,189/. Это возможно справедливо будет и в отношении определения количества ксилана в древесине, образован-

ной под воздействием гамма-лучей. Можно предположить, что под действием гамма-лучей в древесине побегов ели происходит либо уменьшение количества ксилана в связи с меньшей толщиной оболочек трахеид, образованных под облучением, либо измененным синтезом ксилоурида.

Глюкоманнан является основным компонентом гемицеллюлоз древесины ели. Отношение глюкозы к маннозе в нём равно 1:3,7 /144-147/. Если отношение маннозы к глюкозе в легкогидролизуемой фракции древесины побегов необлученных саженцев ели составляет 1:3,8, то в древесинах, образованных под воздействием гамма-лучей, это отношение уменьшается (для  $D_6-1200$  р - 1:2,9, а для  $D_7-2500$  р - 1:2,4). В древесине, выросшей под воздействием гамма-лучей, снижено количество целлюлозы (см. стр. 124), и, как видно из таблиц 16 и 18, увеличено количество глюкана. Поскольку не вся глюкоза, определяемая в легкогидролизуемой фракции связана с манновой в один полимер, ясно, что под воздействием гамма-лучей в древесине образуется меньшее количество глюкоманнана, гидролизующегося в  $H_2SO_4$ .

По данным работ /18,39,128,197/ галактан и арабан сконцентрированы во внешних слоях клеточных стенок древесины ели и могут быть как в виде отдельных, так и сложных полимеров, а также содержать дополнительно остатки уроновых кислот /147, 150,173,176/. Полной ясности в этом вопросе еще нет. Под воздействием гамма-лучей количество как галактана, также и арабана незначительно увеличивается в легкогидролизуемой фракции древесины побегов ели. Увеличение количества этих полимеров связано с увеличением массы внешних слоев оболочек в общей

массе древесины, так как толщина сложной срединной пластинки в зависимости от дозы облучения не меняется, но резко уменьшается толщина вторичных оболочек.

Количество нерастворяющегося в 1н  $H_2SO_4$  остатка древесины, т.е. количество целлолигнина, с увеличением дозы облучения гамма-лучами уменьшается. Если выход целлолигнина из контрольных побегов ели составляет 71,3%, то при дозе облучения гамма-лучами  $D_4$ -550 р выход целлолигнина равняется 67,7%, при дозе  $D_6$ -1200 р - 64,6%, при дозе  $D_7$ -2500 - 61,8% в пересчете на исходную обессмоленную абсолютно сухую древесину. Как видно из таблицы 16, процентное содержание трудногидролизуемых веществ, т.е. веществ, растворимых в 72%-ной  $H_2SO_4$  (после обработки 1н  $H_2SO_4$ ), в пересчете на абсолютно сухую обессмоленную древесину, с ростом дозы облучения снижается. Обнаружено, что в трудногидролизуемой части облученных древесин уменьшается количество глюкана, маннана и ксилана и увеличивается количество веществ, которые при гидролизе с серной кислотой не дают сахаров (см.табл.19).

Таблица 19

СОСТАВ ПОЛИСАХАРИДОВ, ПОЛУЧЕННЫХ ПРИ ГИДРОЛИЗЕ 72%  $H_2SO_4$  ПОСЛЕ ПРЕДГИДРОЛИЗА 1н  $H_2SO_4$ , в % на абсолютно сухое растворимое вещество

Вариант облучения	глюкан	маннан	ксилан	Всего гидролизующихся полисахаридов
Контроль, 1962г.	80,4	7,8	6,4	94,6
$D_6$ -1200 р	72,9	7,1	4,5	84,5
$D_7$ -2500р	71,5	6,2	4,5	82,2

Таблица 20

ПРОЦЕНТНОЕ СО ОТНОШЕНИЕ ПОЛИСАХАРИДОВ В ДРЕВЕСИНЕ  
ПОБЕГОВ ЕЛИ, ОБРАЗОВАННОЙ ПОД <sup>ВОЗ</sup>ДЕЙСТВИЕМ РАЗЛИЧНЫХ  
ДОЗ ГАММА-ЛУЧЕЙ

Вариант облучения	глюкан	маннан	галактан	арабан	ксилян
Контроль, 1962г.	100	100	100	100	100
Д <sub>6</sub> - 1200 р	82	94	120	163	71
Д <sub>7</sub> - 2500 р	73	84	139	173	62

Если принять суммарное количество отдельных полисахаридов в древесине необлученных побегов ели за 100%, то, как видно из таблицы 20, в древесине побегов ели, образованной под воздействием гамма-лучей, глюкана, маннана и ксилана гораздо меньше, а галактана и арабана больше. Очевидно, под воздействием гамма-лучей в древесине побегов ели происходит задержка образования ксилана, целлюлозы и глюкоманнана.

б) Изменения углеводного состава древесины стволов сосен.

Для определения химического состава древесины стволов сосен, образованной под воздействием различных доз гамма-лучей, так же, как и для определения химического состава древесины побегов ели, проведено последовательное разделение древесины на фракции, содержащие отдельные группы химических компонентов. Схема исследования углеводного состава древесины сос-

ны в принципе не отличается от схемы изучения углеводного состава древесины побегов ели.

Углеводный состав древесин сосны и ели близок (см.табл. 1). Наблюдаются существенные различия в углеводном составе древесины ствола и древесины побегов, так как в побегах древесина образована генетически более молодым камбием, чем в стволах. Следовательно, можно ожидать, что изменения углеводного состава древесин стволов сосен и древесин побегов ели, образованных под воздействием гамма-лучей, будут отличаться.

Под воздействием гамма-лучей как в древесине побегов ели, так и древесине ствола сосен, образованной облучением камбием, изменено соотношение химических компонентов древесины. Из данных, приведенных в таблицах 21 и 22 видно, что количество веществ, растворимых в горячей воде как в раннем, так и в позднем слое древесины, сформировавшейся под облучением, увеличено по сравнению с количеством этих веществ в древесине, образованной без облучения. Незначительно увеличено также количество веществ, гидролизующихся  $\text{in H}_2\text{SO}_4$ , лигнина Класона и уменьшено количество трудногидролизующихся веществ. Наблюдается тенденция увеличения белковых веществ в лигнине Класона. Надо отметить, что указанные изменения химических компонентов в древесине, образованной под облучением, были выявлены при процентном расчете их количества на абсолютно сухую обессмоленную древесину. При расчете количества указанных веществ в  $\text{г/см}^3$  эти тенденции усиливаются (табл.22), за исключением веществ, растворимых в горячей

Таблица 21

ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ  
В % НА АБСОЛЮТНО СУХОЙ ОБЕССМОЛЕННЫЙ ОБРАЗЕЦ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ 1964 г.

Показатели	1963г. КОНТРОЛЬ	1964г. Д <sub>9</sub> -310р	1964г. Д <sub>10</sub> - 2150 р	1964г. Д <sub>11</sub> - 25400 р
<u>Ранний слой</u>				
Вещества, растворимые в горячей воде	3,4	3,9	4,1	4,3
Вещества, гидролизующиеся 72%-ой H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	69,8	68,8	68,1	68,1
РВ после инверсии гидролизата	67,5	67,3	63,2	65,4
Лигнин Класона	26,8	27,3	27,8	27,6
Белковые вещества в лигнине	0,5	0,6	0,6	0,5
<u>Поздний слой</u>				
Вещества, растворимые в горячей воде	3,7	4,6	4,7	-
Вещества, гидролизующиеся 72%-ой H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	71,6	69,9	67,5	-
РВ после инверсии гидролизата	69,5	75,0	69,0	-
Лигнин Класона	24,7	25,4	27,8	-
Белковые вещества в лигнине	0,4	0,4	0,5	-



ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОБЛУЧЕНИЯ ГАММА-ЛУЧАМИ,  
 рассчитанного к абсолютно сухому обессмоленному образцу (Облучение 1965 года)

Дозы

Показатели	Поздний слой						Ранний слой						1965 г. Д <sub>14</sub> <sup>В</sup> -14700р (% х)
	1964 г. Контроль		1965 г. Д <sub>12</sub> -60 р		1965 г. Д <sub>13</sub> -970 р		1964 г. контроль		1965 г. Д <sub>12</sub> -60 р		1965 г. Д <sub>13</sub> -970 р		
	в %	в г/см <sup>3</sup>	в %	в г/см <sup>3</sup>	в %	в г/см <sup>3</sup>	в %	в г/см <sup>3</sup>	в %	в г/см <sup>3</sup>	в %	в г/см <sup>3</sup>	
Общее количество полиуронидов	3,1	0,0180	3,6	0,0194	5,2	0,0213	4,7	0,0102	5,0	0,0115	4,9	0,0147	5,2
Общее количество метоксидов в древесине	4,56	0,0264	4,23	0,0238	5,18	0,0212	4,68	0,0103	4,69	0,0108	4,95	0,0149	4,77
Вещества, растворимые в горячей воде	3,5	0,0203	4,1	0,0221	4,8	0,0197	2,7	0,0060	3,3	0,0076	3,1	0,0083	3,6
Водорастворимая полигалактуроновая кислота	0,2	0,0012	0,2	0,0011	0,9	0,0037	0,9	0,0020	1,0	0,0023	1,2	0,0036	0,9
Потеря метоксидов при обработке горячей водой	0,28	0,0016	0,16	0,0009	0,33	0,0013	-	-	-	-	-	-	-
РВ после инверсии водного экстракта	1,3	0,0075	1,8	0,0098	2,1	0,0086	1,2	0,0036	1,3	0,0030	1,1	0,0036	1,7
Вещества, гидролизующиеся 1н Н <sub>2</sub> В <sub>0</sub> после экстракции горячей водой	18,7	0,1085	19,0	0,1025	19,0	0,0778	17,7	0,0390	17,4	0,0400	19,4	0,0515	19,5
Количество полиуронидов, гидролизующихся 1н Н <sub>2</sub> В <sub>0</sub> (определено как полигалактуроновая кислота)	2,1	0,0124	2,6	0,0140	3,1	0,0127	-	-	2,2	0,0051	-	-	2,3
Потеря метоксидов при гидролизе 1н Н <sub>2</sub> В <sub>0</sub>	0,66	0,0038	0,56	0,0032	0,80	0,0033	-	-	-	-	-	-	-
РВ в гидролизате 1н Н <sub>2</sub> В <sub>0</sub>	16,1	0,0955	15,1	0,0815	14,4	0,0591	14,4	0,0319	13,8	0,0318	13,8	0,0414	16,3
Количество сахаров в гидролизате 1н Н <sub>2</sub> В <sub>0</sub> при расчете на соответствующие полимеры:													
глюкан	1,7	0,0098	1,6	0,0086	1,4	0,0059	-	-	-	-	-	-	-
маннан	5,0	0,0290	5,5	0,0297	5,5	0,0226	-	-	-	-	-	-	-
ксилян	2,2	0,0127	2,0	0,0108	2,6	0,0107	-	-	-	-	-	-	-
арабан	1,0	0,0058	1,0	0,0054	1,5	0,0061	-	-	-	-	-	-	-
галактан	2,1	0,0116	1,6	0,0086	1,4	0,0059	-	-	-	-	-	-	-
Количество полиуронидов в целлолигнине (в пересчете на поли-4-О-метилгалактуроновую кислоту)	0,8	0,0046	0,8	0,0043	1,2	0,0049	-	-	1,8	0,0042	-	-	2,0
Вещества, гидролизующиеся 72% Н <sub>2</sub> В <sub>0</sub> после предгидролиза 1н Н <sub>2</sub> В <sub>0</sub>	53,5	0,3100	52,6	0,2840	49,4	0,2021	52,5	0,1158	52,0	0,1195	49,5	0,1485	48,8
РВ после инверсии гидролизата 72% Н <sub>2</sub> В <sub>0</sub>	67,1	0,3898	66,6	0,3798	60,9	0,3495	64,5	0,1420	65,3	0,1500	62,1	0,1860	58,8
Количество сахаров в гидролизате при расчете на полимеры:													
глюкан	42,4	0,2460	36,6	0,1810	27,4	0,1122	48,0	0,1060	-	-	-	-	40,2
маннан	5,6	0,0325	4,5	0,0243	4,0	0,0164	2,4	0,0053	-	-	-	-	2,5
ксилян	1,2	0,0069	1,3	0,0070	1,9	0,0078	1,2	0,0026	-	-	-	-	1,25
Лигнин Класона после предгидролиза	24,4	0,1415	24,2	0,1308	26,7	0,1095	27,1	0,0596	27,5	0,0633	28,1	0,0643	28,0
Метоксиды в лигнине Класона	3,59	0,0208	3,57	0,0193	4,02	0,0154	4,1	0,0090	4,14	0,0095	4,34	0,0130	4,33
Белковые вещества в лигнине Класона	0,6	0,0035	0,8	0,0043	1,0	0,0041	1,4	0,0031	1,3	0,0030	1,7	0,0051	2,5

х) у образца не определен объемный вес.

воде и веществ, гидролизующихся  $1$  и  $H_2BO_3$ , у образца поздней древесины  $D_{13-970}$  р, где их количество уменьшено. Это можно объяснить меньшим объемным весом и толщиной вторичных оболочек поздних трахейд образца  $D_{13-970}$  р (см. табл. 10).

Характерным изменением в древесине, образованной под воздействием гамма-лучей, является увеличение количества полиуронидов. Общее количество полиуроновых кислот, определенное по количеству выделенного  $CO_2$  при кипячении образцов с  $19\% HCl$ , выраженное как в процентах на образец, так и в  $г/см^3$  образцов древесины, с возрастанием дозы облучения гамма-лучами увеличивается. Чтобы более подробно исследовать состав полиуронидов в древесине, выросшей под воздействием различных доз облучения гамма-лучами, проверено их определение и дана характеристика по следующим фракциям: растворимые в горячей воде, гидролизующиеся  $1$  и  $H_2BO_3$  и трудногидролизующиеся. Определение "полигалактуроновая кислота" в водных экстрактах древесины принято на основании работы П.Н.Одинцова и соавторов /192/, в которой показано, что в водные экстракты переходит только полигалактуроновая кислота и не переходят другие полиурониды. Полиуроновая фракция гемицеллюлоз обозначена как смесь полигалактуроновой и 4-О-метилглюкуроновой кислот, потому что нами не была проведена экстракция оксалатом аммония, которая почти полностью переводит в раствор труднорастворимую часть полигалактуроновой кислоты, связанную с двухвалентными ионами металлов /305/. Кроме указанных полиуронидов в нормальной древесине обнаруживается глюкуроновая кислота. Возможно, что под воздействием гамма-лучей в древесине образуются полиурониды и другого химического состава, чем указанные нами.

Как видно из таблицы 22, количество водорастворимой полигалактуроновой кислоты у раннего и позднего слоя древесины, образованных под воздействием гамма-лучей, как в пересчете в % на древесину, а также и в г/см<sup>3</sup> соответствующих образцов увеличено по сравнению с необлученной древесиной в 1,5-3 раза. Можно предположить, что это увеличение обусловлено увеличением доли внешних слоев оболочек в общем весе оболочек (см. табл.10). Как показано в ряде работ /39,40,192,305/ полигалактуроновая кислота сконцентрирована в сложной срединной пластинке, часть её не закреплена в клеточной стенке и при лигнификации удаляется /126,192/. Следовательно, в начальных стадиях формирования клеточной стенки, когда в ней образовались лишь внешние слои, количество водорастворимой полигалактуроновой кислоты гораздо выше, чем в сформировавшейся клеточной стенке. Увеличенное количество водорастворимой полигалактуроновой кислоты в древесине, образованной под воздействием гамма-лучей, как в % на абсолютно сухую древесину, так и в г/см<sup>3</sup> древесины, указывает на то, что под воздействием гамма-лучей в древесине не вполне нормально протекает последняя стадия метоболизма водорастворимой полигалактуроновой кислоты, приводящая к накоплению её в оболочке. Возможно также, что под воздействием гамма-лучей в древесине происходит перенасыщение древесной ткани водорастворимой полигалактуроновой кислотой вследствие задержки новообразования трахеид. Кроме того, как говорилось в предыдущей главе работы, под воздействием гамма-лучей образуется меньшее количество трахеид в стволе, а также и в побегах ели. Какой из высказанных выводов более правомерен, пока судить трудно, возможно, что они проявляются совместно.

Увеличение количества полиуронидов, гидролизующихся в 1 н  $H_2SO_4$ , в древесине, образованной под воздействием гамма-лучей, в % на абсолютно сухой образец, объясняется увеличением доли внешних слоев оболочек в общем составе массы оболочек, так как в пересчете на  $г/см^3$  увеличения количества полиуронидов у облученных древесин не обнаруживается.

Во фракции легкогидролизуемых гемицеллюлоз позднего слоя древесины сосны, образованной под воздействием гамма-лучей, уменьшено количество глюкозы и галактана (см.табл.22), как при расчете в %, так и  $г/см^3$  образца. Количество арабана, маннана и ксилана в древесине, образованной под воздействием гамма-лучей, увеличено при % расчете на абсолютно сухую древесину, а при расчете в  $г/см^3$  уменьшено. Исключение составляет арабан, количество которого в  $г/см^3$  практически не меняется, так как предполагается, что арабан и галактан в основном расположены во внешних слоях клеточной стенки, то процентное увеличение количества арабана при дозе  $D_{13}^{970}$  р можно объяснить уменьшением толщины вторичных слоев оболочек у облученной древесины. Резкое снижение количества галактана этим объяснить нельзя. Количество галактана в древесине ствола меньше, чем в побегах /119,126/ и в ядровой древесине меньше, чем в заболони /128/ (см.табл.1). Количество галактана меняется также по годичным слоям древесины сосны: чем дальше от сердцевины расположено годичное кольцо, тем меньше в ней количество галактана /131/. Возможно, что образование галактана в древесине побегов отличается от образования его в древесине ствола, причем количество его зависит от присутствия тканей, способных накапливать резервные вещества. Угнетение образования

галактана в стволе по сравнению с побегами является нормальным процессом, протекающим в растении при обычных условиях роста, а гамма-излучение вызывает дополнительное торможение образования галактана в древесине стволов сосен и стимулирует образование его в побегах.

Так как глюкоманнан и 4-О-метилглюкуроноксилян в основном сконцентрированы во вторичных слоях клеточной стенки, а её толщина после воздействия гамма-лучей меньше толщины контрольной оболочки (см.табл.10), то и количество этих полисахаридов снижается. Отношение глюкозы к маннозе, глюкана к маннану у контрольной древесины равно 1:3,0, у древесины, облученной гамма-лучами во время её роста, дозой  $D_{12}^{60}$  р - 1:3,5, а  $D_{13}^{970}$  р - 1:3,9.

Количество трудногидролизуемых полисахаридов в древесине сосны позднего и раннего слоя, образованных под воздействием гамма-лучей, снижается (см.табл.22) при процентном расчете. При <sup>пс</sup> расчете в г/см<sup>3</sup> у позднего слоя древесины количество трудногидролизуемых полисахаридов уменьшается, а у раннего слоя древесины увеличивается, что также объясняется меньшей толщиной вторичных оболочек трахеид позднего слоя и большей толщиной оболочек раннего слоя древесины сосны, образованной под воздействием гамма-лучей. Количество глюкана и маннана трудногидролизуемой фракции позднего слоя древесины, образованных под воздействием гамма-лучей, резко снижено как в %, так и в г/см<sup>3</sup> образца. Интересно, что количество ксилана при процентном расчете увеличено, а при расчете на 1 см<sup>3</sup> образца остается приблизительно на том же уровне, хотя, казалось бы, при снижении толщины вторичных оболочек количество ксилана на 1 см<sup>3</sup> образца

Таблица 23

ПРОЦЕНТНОЕ СОСНОШЕНИЕ ПОЛИСАХАРИДОВ В  
ДРЕВЕСИНЕ ПОЗДНЕГО СЛОЯ СТВОЛОВ СОСЕН,  
ОБРАЗОВАННОЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РАЗЛИЧНЫХ  
ДОЗ ГАММА-ЛУЧЕЙ

Вариант облучения	глю- кан	ман- нан	галак- тан	ара- бан	кси- лан	полиу- ронида
Контроль	100	100	100	100	100	100
D <sub>12</sub> - 60 p	87	94	76	100	97	116
D <sub>13</sub> - 970 p	65	90	67	150	132	168

должно снижаться. Возможно, что потеря ксилана, благодаря утонь-  
шению вторичных оболочек, <sup>слоев</sup>восполняется ксианом внешних оболочек.

Если отношения общего количества глюкозана к маннану в легко- и трудногидролизуемой фракции позднего слоя необлученной древесины сосны составляют 4:1, то при дозе D<sub>13</sub>-970 p - 3:1. Это сви- детельствует о том, что облучение задерживает процесс образования целлюлозы в большей степени, чем процесс образования маннана.

Если принять суммарное количество отдельных полисахаридов в контрольной древесине сосны за 100%, то как видно из табл.23, в древесине сосны, образованной под воздействием гамма-лучей, глюкозана, маннана и галактана значительно меньше, а арабана, кси- лана и уроновых кислот больше. Очевидно, под воздействием гамма- лучей в древесине сосны происходит задержка образования целлюло- зы, глюкоманнана и галактана и стимулируется образование ксило- уронидов.

**в) Изменение степени упорядоченности целлюлозы  
стволов сосен**

В предыдущих разделах экспериментальной части было показано, что под воздействием гамма-лучей в древесине сосны и ели происходит задержка образования целлюлозы в большей мере, чем остальных углеводных компонентов древесины и происходят изменения в тонком строении холоцеллюлозного состава вторичных оболочек. Для дополнительной характеристики строения целлюлозного скелета оболочек, образованных под воздействием гамма-лучей, нами были проведены исследования степени упорядоченности целлюлозы рентгенографическим методом. Исследовались пластинки раннего и позднего слоя древесины сосны, образованной под воздействием различных доз гамма-излучения, а также выделенные из них холоцеллюлозы и целлюлозы.

Как видно из табл. 24 выход холоцеллюлоз из образцов древесины сосны, образованной под облучением, снижается с увеличением дозы облучения как за счет увеличенного количества лигнина и веществ, растворимых в горячей воде, так и за счет повышенного растворения веществ при делигнификации перуксусной кислотой. Количество целлюлозы в расчете на абсолютно сухой образец уменьшается с увеличением дозы облучения, а при расчете на холоцеллюлозу количество целлюлозы у всех образцов одинаково и составляет около 73,3%.

Таблица 24

ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ, ОБРАЗОВАННОЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ ГАММА-ЛУЧЕЙ, % к абс.сух.обессмоленному образцу

Годичное кольцо	Вариант облучения	Вещества, растворимые в горячей воде	Количество лигнина Класона	Выход холо-целлюлозы	Потеря ве-ществ при делигнифи-кации	Выход цел-люлозы	Степень по-лимеризации целлюлозы, СП
<u>Р е н н и й с л о й</u>							
1964 г.	Контроль	2,7	27,1	66,7	3,5	48,9	-
1965 г.	Д <sub>12</sub> -60 р	3,3	27,5	66,0	3,2	48,2	580
1965 г.	Д <sub>18</sub> -970 р	3,1	28,1	64,6	4,2	47,5	-
1965 г.	Д <sub>14</sub> -14700 р	3,6	28,0	63,8	4,6	46,6	530
<u>П р о з д н и й с л о й</u>							
1964 г.	Контроль	3,5	24,4	69,7	3,4	51,4	-
1965 г.	Д <sub>12</sub> -60 р	4,1	24,2	66,9	4,8	49,5	920
1965 г.	Д <sub>13</sub> -970 р	4,8	26,7	63,8	5,8	47,0	730



Таблица 25

ИЗМЕНЕНИЕ ИНДЕКСОВ УПОРЯДОЧЕННОСТИ ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ И ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ НЕЁ  
ХОЛОЦЕЛЛЮЛОЗ И ЦЕЛЛЮЛОЗ, ОБРАЗОВАННЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ  
Г А М М А - Л У Ч Е Й

Голичное кольцо	Вариант облучения	Древесина			Холоцеллюлоза			Целлюлоза		
		Индекс упоря- доченности	<i>N</i>	<i>S</i>	Индекса упоря- доченности	<i>N</i>	<i>S</i>	Индекс упоря- доченности	<i>N</i>	<i>S</i>
<u>Р а н н и й с л о й</u>										
1964 г.	Контроль	0,21	4	0,054	0,29	32	0,062	0,53	32	0,034
1965 г.	Д <sub>12</sub> -60 р	0,18	4	0,074	0,30	31	0,068	-	-	-
1965 г.	Д <sub>13</sub> -970 р	0,13	4	0,093	0,30	32	0,046	-	-	-
1965 г.	Д <sub>14</sub> -14700 р	0,04	4	0,044	0,27	32	0,051	0,48	32	0,037
<u>П о з д н и й с л о й</u>										
1964 г.	Контроль	0,34	64	0,225	0,32	32	0,063	0,62	32	0,063
1965 г.	Д <sub>12</sub> -60 р	0,27	64	0,227	0,30	32	0,070	0,61	32	0,057
1965 г.	Д <sub>13</sub> -970 р	0,16	40	0,068	0,22	32	0,052	0,55	32	0,081

-135-

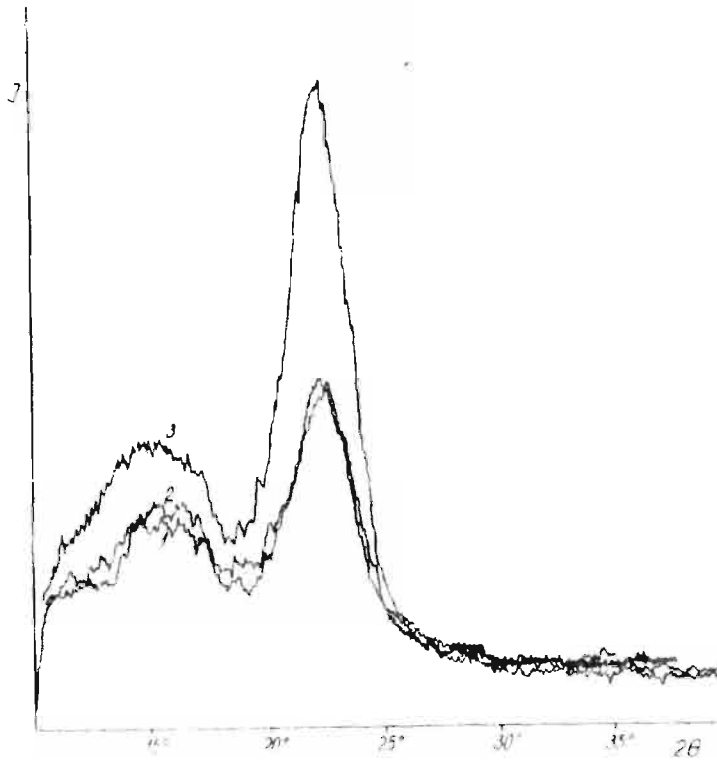


Рис. 49. Дифрактограммы позднего слоя древесины сосны, образованной под воздействием гамма-лучей дозой  $D_{12}$  - 60 р и выделенной из неё холоцеллюлозы и целлюлозы.  
Обозначение: 1-древесина; 2-холоцеллюлоза; 3-целлюлоза

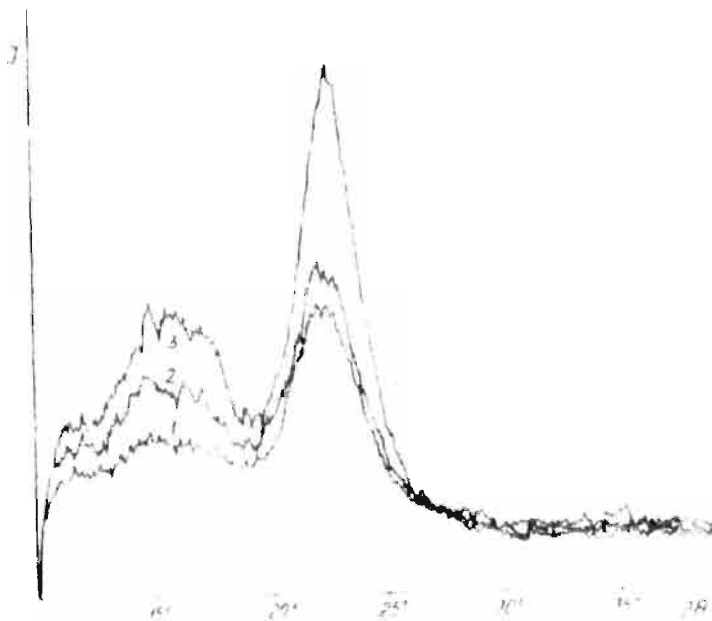


Рис. 50. То же, что на рис. 49. Доза облучения  $D_{13}$  - 970 р

Индексы упорядоченности у позднего слоя, образованного под облучением как в древесном, так и холоцеллюлозном образцах, по одинаковым дозам облучения почти не отличаются, а с увеличением дозы облучения снижаются (см. табл. 25 и рис. 49 и 50). У образцов ранних слоев древесины индексы упорядоченности с увеличением дозы облучения резко снижаются, а у холоцеллюлозных образцов — одинаковы. Резкое снижение индекса упорядоченности у раннего слоя древесины, образованного под воздействием облучения  $D_{14}$ -14700 р, по сравнению с выделенной холоцеллюлозой этого же образца возможно объясняется следующим. Рентгенодифрактограммы записывались с поверхности древесных пластинок раннего слоя образца облученной древесины  $D_{14}$ -14700 р. При этой дозе (интенсивность облучения 5 р/час) быстро, приблизительно за 15-17 дней, накапливается доза ионизирующего излучения, при которой прекращается деятельность камбиальных клеток. По данным Спарроу и соавторов /215/ летальная доза для сосны при остром облучении равна около 1,0 кр. Как было показано в предыдущем разделе (см. стр. 84) у дозы облучения  $D_{14}$ -14700 р нерегулярными являются только 1-2 трахеиды, а остальные трахеиды раннего слоя (в количестве 6-7) — нормальны. Поздний слой при этой дозе облучения совсем не образуется. Так как холоцеллюлозу получали из измельченного среднего образца всего раннего слоя, то примесь оболочек, образованных под облучением, составляет меньше четверти всей массы образца. Отсюда и высокий индекс упорядоченности холоцеллюлозного образца по сравнению с древесным образцом  $D_{14}$ -14700 р.

Нерегулярность трахеид, снижение толщины их оболочек,

отчетливо выражено во всем позднем слое древесины, образованном под воздействием гамма-лучей при дозе  $D_{13-970}$  (см. стр 91). Количество трахеид в этом слое колеблется между 22-32. При удалении лигнина индексы упорядоченности целлюлоз в холоцеллюлозных образцах возрастают, но не сглаживается различие по дозам облучения. Особенно наглядно у поздних трахеид, где это различие между облученными дозой  $D_{13-970}$  р и необлученными образцами существенно (см. табл. 25 и рис. 49, 50). Гамма-лучи при облучении древесины во время её роста не вызывают изменений размеров кристаллитов, а создается меньше кристаллических участков в образующихся микрофибриллах целлюлозы, так как ширина пика (002) в кривых интенсивности у холоцеллюлоз, полученных из древесины как раннего, так и позднего слоя, образованных под воздействием различных доз облучения, не изменяется и равна  $0,049 \pm 0,001$  радиана. Снижение упорядоченности целлюлозы связано с большой перепутанностью макромолекул и наличием в микрофибриллах целлюлозы полисахаридов, обуславливающих стерические препятствия упорядочения целлюлозных молекул.

У целлюлоз, полученных из холоцеллюлозных образцов путем гидролиза легкогидролизуемой фракции гемицеллюлоз, индексы упорядоченности резко возрастают по сравнению с индексами упорядоченности соответствующих холоцеллюлоз. Индексы упорядоченности контрольной древесины сосны и выделенной из неё целлюлозы, полученные нами, сходны с индексами упорядоченности, полученными П.Н.Одинцовым, Л.Т.Пуриной и П.П.Эриньшем /319/ для древесины ели и полученной из неё щелочной варкой целлюлозы, которые были соответственно равны для древесных образцов около 0,3, а для целлюлоз - 0,6. Повышение индексов

упорядоченности у целлюлоз по сравнению с холоцеллюлозой в определенной степени связано с рекристаллизацией целлюлозы при действии  $1n\ H_2SO_4$ . Интересно, что рекристаллизация наиболее сильна у целлюлозы, выделенной из поздней древесины, облученной дозой  $D_{13}-970$  р. Это зависит в какой то мере от СП целлюлозы, СП целлюлоз, полученных из облученных древесин, гораздо ниже, чем из необлученных (см.табл.24). Различие в упорядоченности целлюлоз древесных и холоцеллюлозных образцов нельзя объяснить только снижением СП целлюлозы ввиду того, что различия в индексах упорядоченности выделенных целлюлоз, полученных из облученных и необлученных древесин существенны. Возможно, что в древесине сосны, образованной под воздействием облучения дозами гамма-лучей, угнетающими деление камбия и рост оболочек, происходит большее внедрение гемицеллюлоз в микрофибриллы целлюлозы. Это предположение подтверждается тем, что в то время, как холоцеллюлозы, выделенные из древесин, образованных под воздействием различных доз облучения, не отличаются по общему количеству в них легкогидролизуемой фракции гемицеллюлоз, а легкогидролизуемые фракции гемицеллюлоз в облученных древесинах незначительно отличаются по количеству отдельных полисахаридов (см.стр. 130), выделенные целлюлозы существенно отличаются по соотношению полисахаридов. Соотношение глюкан:маннан:ксилян у целлюлозы, полученной из поздней древесины, облученной дозой  $D_{12}-60$  р, равно  $1:0,125:0,0852$ , а у целлюлозы, полученной из поздней древесины, облученной дозой  $D_{13}-970$  р -  $1:0,092:0,0442$ . Это также свидетельствует об уменьшении количества целлюлозы и маннана или трудногидролизуемого

глюкоманнана в древесине сосны с увеличением дозы облучения.

г) Изменение лигнина и некоторых других веществ

В древесине побегов ели, а также в древесине стволов сосен, образованных под воздействием различных доз гамма-лучей, происходит незначительное изменение в общем количестве лигнина Класона, определенного после последовательных обработок образцов горячей водой и 1н  $H_2SO_4$ , при пересчете в % на абсолютно сухую обессмоленную древесину (см.табл. 22,26 и 27).

В лигнине Класона, полученном из облученной древесины побегов ели как в конце, так и в середине вегетации, а также и в лигнине, полученном из облученной древесины стволов сосен, содержится больше белковых веществ и наблюдается тенденция к увеличению метоксильных групп по сравнению с лигнином Класона, полученном из соответствующих необлученных древесин.

Рядом исследователей показано, что количество определяемого сернокислотного лигнина зависит от предварительной обработки древесины. При прямом действии крепких минеральных кислот происходит гумификация части полисахаридов древесины, т.е.они превращаются в негидролизуемые вещества, вследствие чего увеличивается процентное содержание лигнина в образце /197,320-322/. При проведении предгидролиза гумификация пентозанов резко снижена. Другие исследователи считают, что при предварительной обработке древесины слабыми кислотами происходит также и удаление части менее конденсированного лигнина /323, 324/.

Таблица 26

ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИГНИНА ДРЕВЕСИНЫ ПОБЕГОВ ЕЛИ, ОБРАЗОВАННОЙ  
ПОД ОБЛУЧЕНИЕМ

Вариант облучения	Количество в % на обессмоленную древесину				Количество -ОСН <sub>3</sub> в лигнине Класона
	Лигнинов	Лигнина Класона	Белковых веществ	белковых веществ в лигнине Класона	
	<u>Сбор побегов в августе месяце</u>				
Контроль	1,9	30,4	1,7	0,9	11,68
Д <sub>8</sub> - 2400 p	2,9	30,2	2,5	1,4	12,48
	<u>Сбор побегов в сентябре месяце</u>				
Контроль	-	27,7	-	0,5	-
Д <sub>7</sub> - 2500 p	-	27,7	-	1,8	-

Таблица 27

ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИГНИНА ДРЕВЕСИНЫ СТЕЛОВ СОСЕН, ОБРАЗОВАННОЙ  
ПОД ОБЛУЧЕНИЕМ

Годичное кольцо	Вариант облучения	Количество лигнина Класона		Количество азота в лигнине Класона	Количество -OCH <sub>3</sub> в лиг- нине Класона
		в г/см <sup>3</sup>	в % на обесмо- ленный образец		
		<u>Р а н н и й с л о й</u>			
1964 г.	Контроль	0,059	27,1	0,86	15,07
1965 г.	Д <sub>12</sub> -60 р	0,063	27,5	0,79	15,06
1965 г.	Д <sub>13</sub> -970 р	0,084	28,1	0,99	15,45
1965 г.	Д <sub>14</sub> -14700р	-	28,0	1,46	15,47
		<u>П о з д н и й с л о й</u>			
1964 г.	Контроль	0,141	24,4	0,40	14,71
1965 г.	Д <sub>12</sub> -60 р	0,131	24,2	0,53	14,75
1965 г.	Д <sub>13</sub> - 970 р	0,109	26,7	0,60	15,03

- 142 -



До определения лигнина нами проводился предгидролиз  $\text{H}_2\text{SO}_4$  всех образцов древесины за исключением образцов побегов ели, собранных в августе месяце Д<sub>8</sub>-2400 р. Поэтому в этих образцах, возможно, завышено количество лигнина.

У облученных древесин ствола сосен при процентном расчете на абсолютно сухую обессмоленную древесину наблюдается тенденция к увеличению количества лигнина Класона (см. табл. 27). При расчете в г/см<sup>3</sup> у позднего слоя древесины, образованной под воздействием гамма-лучей Д<sub>13</sub>-970 р, количество лигнина Класона уменьшается на 25%, а у облученного раннего слоя древесины Д<sub>14</sub>-14700 р увеличивается на 30% по сравнению с соответствующими необлученными древесинами. Очевидно, указанные изменения древесины, образованной при облучении различными дозами, объясняются различной толщиной оболочек и различным количеством трахеид в одном объеме, так как у облученных образцов древесины трахеиды мельче, чем у необлученных.

По данным ряда работ / 325/ в сложной срединной пластинке хвойных пород содержится только около 40% от общего количества лигнина, определяемого в древесине, а 60% относится к вторичным оболочкам. Так как под воздействием гамма-лучей резко снижена толщина вторичных оболочек у поздних трахеид образца Д<sub>13</sub>-970 р, а толщина сложной срединной пластинки у облученных и необлученных образцов одинакова (см. стр. 90 и табл. 10), то уменьшение количества лигнина в г/см<sup>3</sup> древесины образца Д<sub>13</sub>-970 р в основном зависит от уменьшения его во вторичных слоях оболочек.

Общее содержание лигнина у облученного позднего слоя древесины сосны Д<sub>13</sub>-970 р в расчете в г/см<sup>3</sup> снижено на 25%, а об-

лученного раннего слоя древесины - увеличивается на 30% по сравнению с соответствующими необлученными древесиными.

Так как основная масса лигнина и целлюлозы являются компонентами вторичных оболочек трахейд хвойных пород, то можно предположить, что под воздействием гамма-лучей образование лигнина в древесине сосны задержано в большей мере, чем целлюлозы.

Древесина побегов ели, образованная под воздействием гамма-лучей ( $D_8 - 2400p$ ), содержит в 1,5 раза больше лигнинов, чем необлученная. Количество лигнинов определяли в ацетоновом экстракте образцов древесины, отделяя смолянистые вещества бензолом /326/. Общее количество экстрактивных веществ у облученной древесины увеличено. Образец  $D_8-2400 p$  содержит 5,3%, а контрольный образец - 3,6% экстрактивных веществ.

О повышенном накоплении в побегах тополя, выросших из облученных гамма-лучами черенков, экстрактивных веществ, растворимого лигнина, а также о замедленном синтезе целлюлозы и общего лигнина сообщалось в работе В.Н. Сергеевой и З.Н. Крейцберг /339/, что авторы объясняют снижением интенсивности реакции полимеризации моносахаридов и конденсации ароматических соединений, благодаря накоплению избыточного количества ортооксифенолов.

Количество экстрактивных веществ в ацетоне древесины ствола сосны, образованных под воздействием различных доз гамма-лучей, имеет интересную зависимость. При дозах облучения, подавляющих деятельность камбия ( $D_{14}-14700 p$ ), происходит накопление их, а при дозах, только частично задерживающих деление камбия ( $D_{13} - 970 p$ ), количество экстрактивных веществ снижено (таблица 28). Поражение камбия, а также других живых клеток - сердцевинных лучей, паренхимы, выстилающего слоя эпителии смоляных ходов ионизирующим излучением - растением

воспринимается как внутренняя рана. При этом происходит увеличение экстрактивных веществ в древесине благодаря усиленному синтезу их. В частном случае, и, вероятно, оттоку смолистых продуктов от прилегающих участков ствола, чем вызвано снижение экстрактивных веществ в зоне облучения дозой  $D_{13} = 970$  р. О засмолении трахеид под действием облучения, прилегающих к смоляным каналам, сообщалось Э.Э.Лаздой и П.Н.Одинцовым /327/. Увеличение количества экстрактивных веществ в 1,2-2 раза обнаружено также при облучении черенков тополя гамма-лучами и нейтронами, причем в экстрактивных веществах повышено количество орто-оксифенолов более чем в 2 раза по сравнению с контролем /328,329/. Орто-оксифенолы при окислении могут дать токсические хиноны и тем самым радиационное поражение проявится после истечения некоторого времени /224, 229-234/.

Таблица 28.

КОЛИЧЕСТВО ВЕЩЕСТВ, РАСТВОРИМЫХ В АЦЕТОНЕ, % К ОБЕС-  
СМОЛЕННОЙ ДРЕВЕСИНЕ СОСНЫ, В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ДОЗЫ  
ОБЛУЧЕНИЯ

Доза об- лучения, Р	Год облучения 1964		Год облучения 1965	
	годовое кольцо		годовое кольцо	
	1963 г.	1964 г.	1964 г.	1965 г.
60	3,2	3,3	-	3,4
970	2,4	2,1	-	1,7
14700	5,1	3,0	5,1	4,5

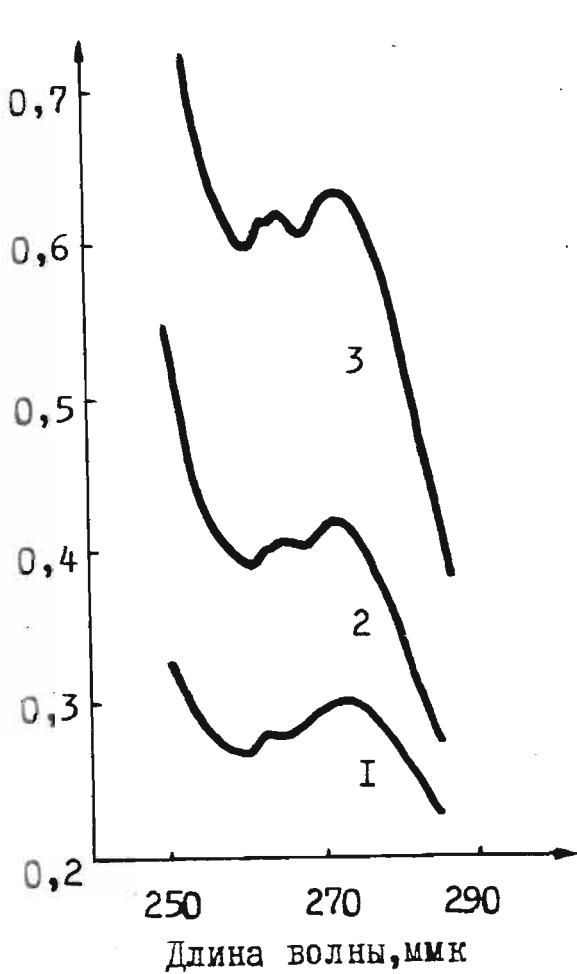


Рис.51. УФ-спектры водных экстрактов, полученных из древесины побегов саженцев ели, выросших под воздействием различных доз гамма-лучей.

Обозначение: 1-контроль; 2-Д<sub>6</sub>-1200р; 3-Д<sub>7</sub>-2500р.

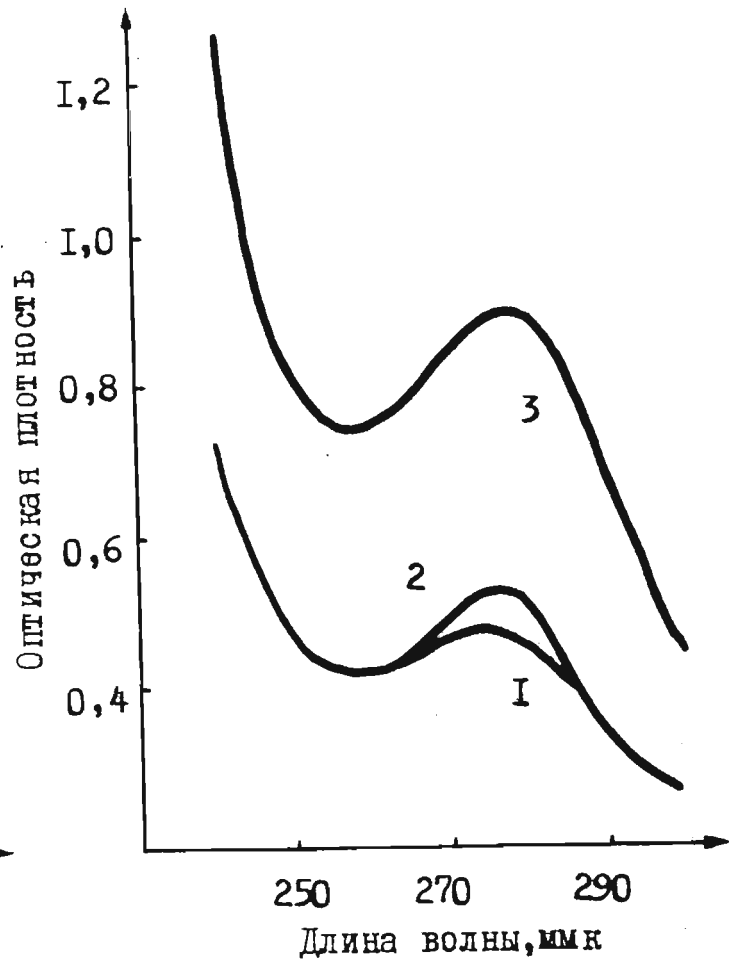


Рис.52. УФ-спектры водных экстрактов, полученных из позднего слоя древесины стволов сосен, образованной под воздействием различных доз гамма-лучей.

Обозначение: 1-контроль; 2-Д<sub>12</sub>-60 р; 3-Д<sub>13</sub>-970 р.

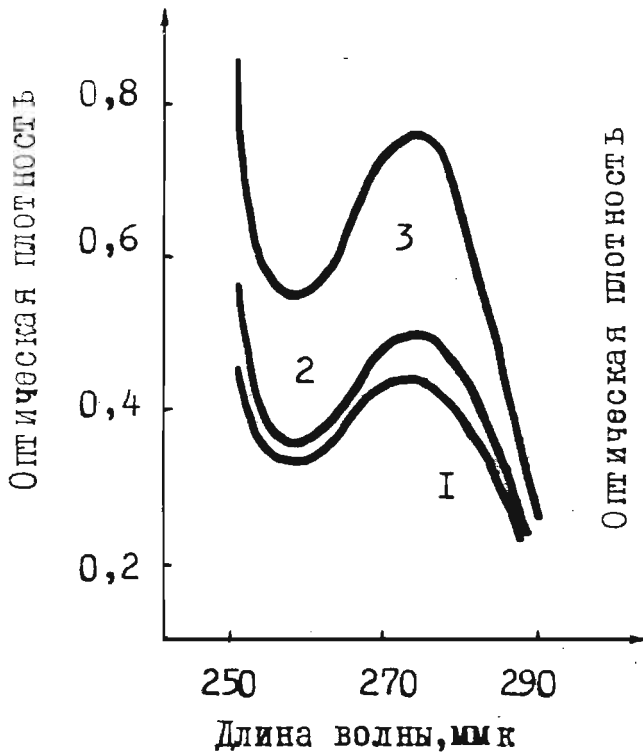


Рис.53. Уф-спектры гидролизатов в  $H_2SO_4$ , полученных из древесины побегов саженцев ели, выросших под воздействием различных доз гамма-лучей. Обозначение: 1-контроль; 2- $D_6-1200$  p; 3- $D_7-2500$  p.

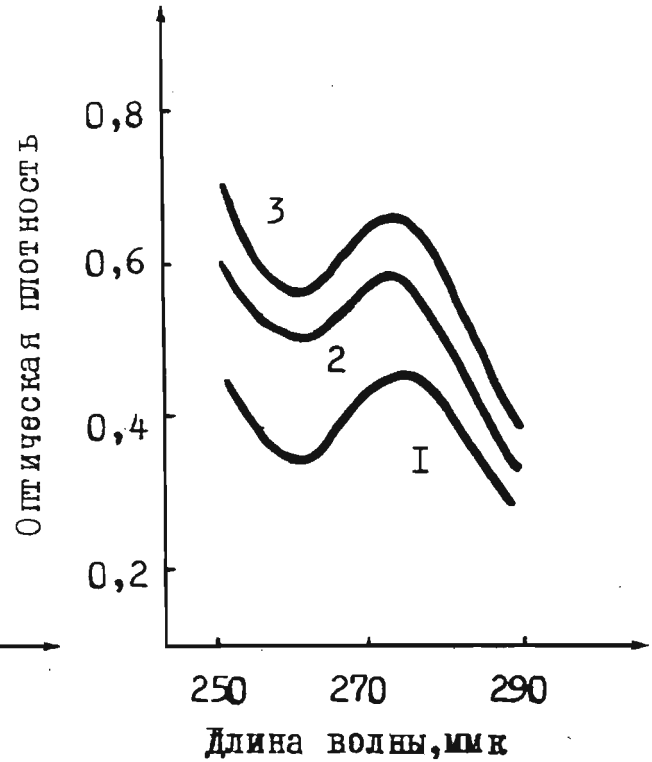


Рис.54. Уф-спектры гидролизатов 72%-ной  $H_2SO_4$ , полученных из древесины побегов саженцев ели, выросших под воздействием различных доз гамма-лучей. Обозначение: 1-контроль; 2- $D_6-1200$  p; 3- $D_7-2500$  p.

Интересно отметить, что до обработки горячей водой как образцы облученной древесины стволов сосен и побегов ели, так и соответствующие необлученные древесины по цвету не имеют никакого различия, но после экстракции водой облученные образцы древесины темнеют и тем сильнее, чем больше была доза облучения. Сходное потемнение или "загар" наблюдалось при облучении гамма-лучами сформировавшейся древесины сосны и ели /254/. Водные экстракты, полученные из древесины, образованных под воздействием гамма-лучей, также имеют более интенсивную коричневую окраску. Причем, водные экстракты, полученные как из облученной древесины побегов ели, так и из облученной древесины стволов сосен имеют <sup>в два раза</sup> больше поглощение в зоне 280-270 мкм УФ-света, чем водные экстракты, полученные из необлученных древесины (см.рис.51 и 52). При обработке 1н  $H_2SO_4$  облученные древесины становятся еще более темного цвета, чем после экстракции горячей водой, в то время как контрольные древесины остаются сравнительно светлыми. Гидролизаты 1н  $H_2SO_4$  и 72%-ной  $H_2SO_4$ , полученные из облученных древесины побегов ели имеют в 1,5-2 раза большую абсорбцию при 275 мкм УФ-света, чем гидролизаты, полученные из необлученных древесины (см. рис.53 и 54).

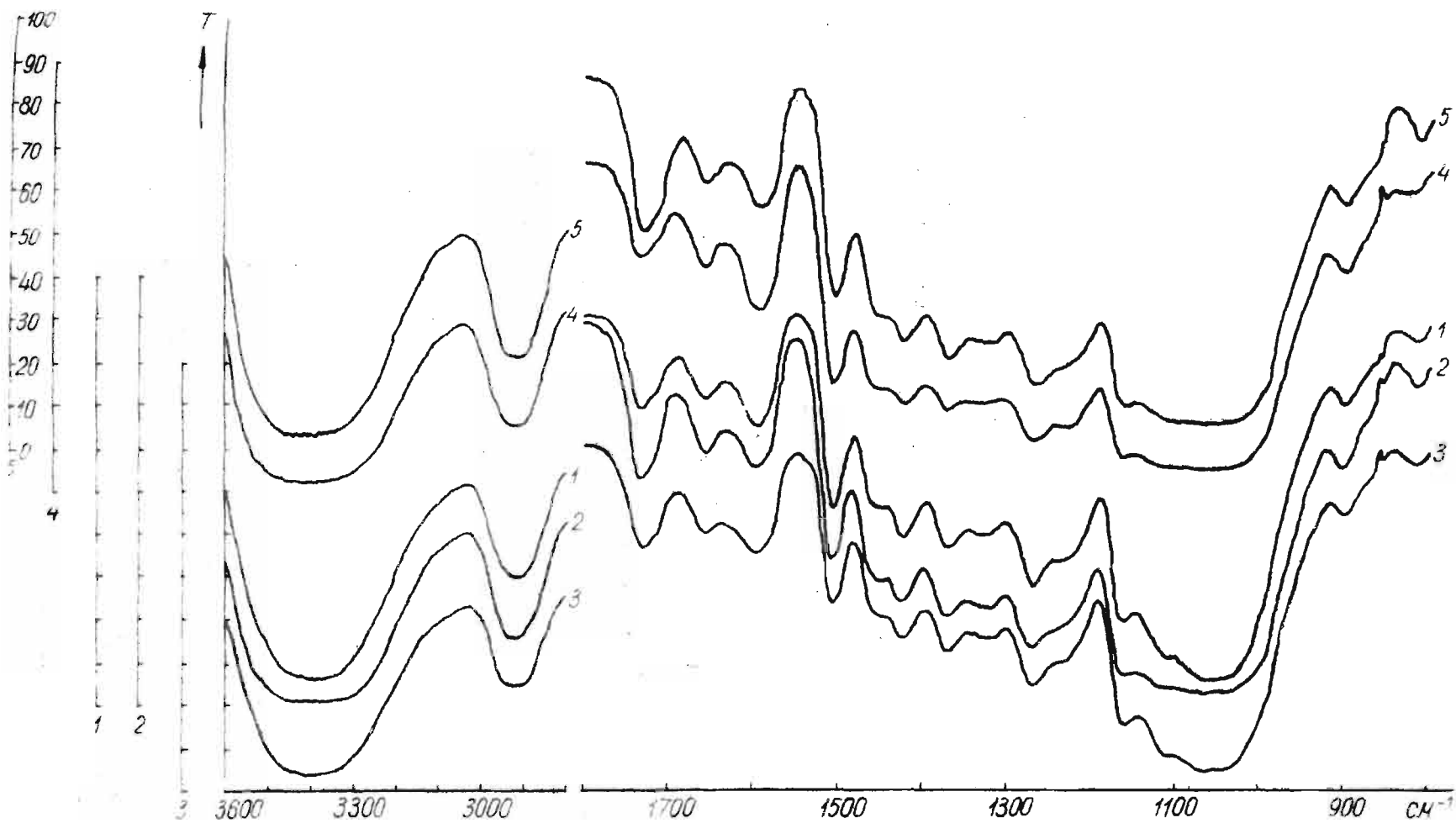
Увеличение абсорбции в области 280-270 мкм УФ-света экстрактов горячей воды и гидролизатов серной кислоты, полученных из древесины сосны и ели, образованных под воздействием гамма-лучей, может быть вызвано рядом причин. Возможно, что под воздействием гамма-лучей в древесине происходит накопление малоконденсированного лигнина, который легко растворяется в горячей воде и в сернокислотных растворах. Ряд исследователей /323,324/ считают, что малоконденсированный лигнин присутствует

в древесине, образованной в нормальных условиях. Второй причиной, возможно, является увеличенная способность полисахаридов, образованных в древесине под облучением, разлагаться и давать фурфурол и его производные. Водная обработка древесины и отдельных полисахаридов при температуре  $100^{\circ}$  и выше вызывает образование продуктов, дающих максимум поглощения при 275 мк Уф-света /330-332/. Следующей причиной может явиться накопление в облученной древесине продуктов радиолитиза углеводов, имеющих максимум поглощения при 260-270 мк /273-277/, а также образованием и накапливанием радиотоксинов О-фенольной природы /224,229-231,328,329/.

д) Изменение инфракрасных спектров древесины сосны и выделенной из неё холоцеллюлозы

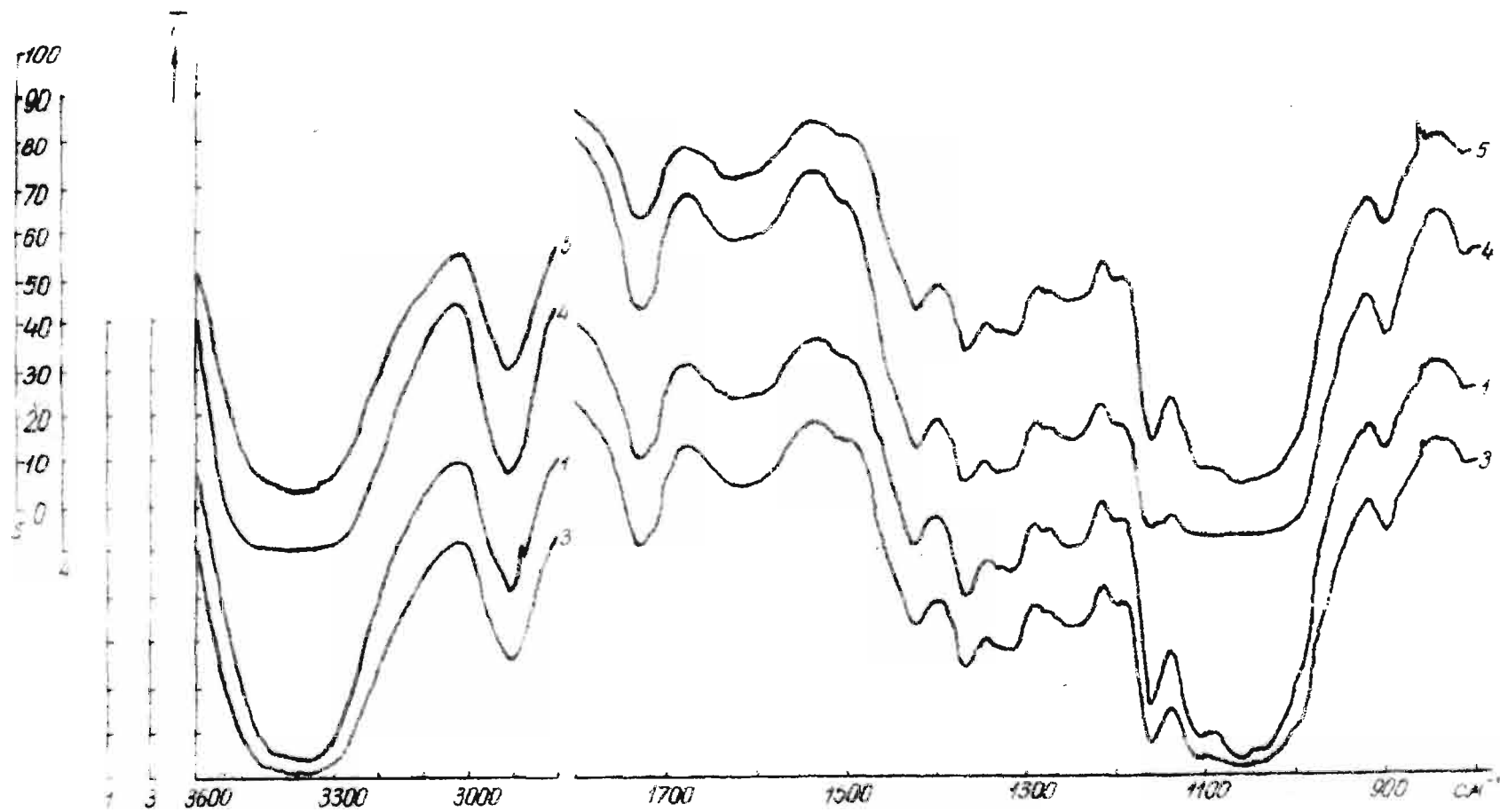
При помощи ИК-спектроскопии изучались образцы древесины стволов сосен, образованных под воздействием различных доз гамма-лучей, и выделенной из неё холоцеллюлозы. Различия в отдельных полосах поглощения ИК-спектров оценивались при помощи расчетной величины абсолютной и относительной оптической плотности (ВАОП и ВООП). ВАОП определяли используя метод базисной линии, а для расчета ВООП применяли полосу  $2910\text{ см}^{-1}$  в качестве линии внутреннего стандарта.

Поглощение в области  $3000-2800\text{ см}^{-1}$  ИК-спектра относят к валентным колебаниям С-Н групп (антисимметрические и симметрические валентные колебания С-Н в метильных  $\text{CH}_3$ , метиловых  $\text{CH}_2$  группах и валентные колебания С-Н при третичном углеродном атоме) /333/. Полученные ИК-спектры <sup>образцов</sup> показаны на рис.55



**Рис. 55.** ИК-спектры древесины сосны, образованные под воздействием различных доз гамма-лучей. Обозначения: 1-Ранняя древесина - контроль; 2-Ранняя древесина,  $D_{13}$ -970 p; 3-Ранняя древесина,  $D_{14}$ -14700 p; 4-поздняя древесина-контроль; 5-Поздняя древесина,  $D_{13}$ -970 p





**Рис. 56.** ИК-спектры холоцеллюлоз, полученных из древесины сосны, обрешованных под воздействием различных доз гамма-лучей. Обозначения те-же, что на рис.55.

Таблица 29

АБСОЛЮТНЫЕ ВЕЛИЧИНЫ ОПТИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ (ВАОП)  
 ДРЕВЕСИН СОСНЫ, ОБРАЗОВАННЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ  
 РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ ГАММА-ЛУЧЕЙ (Интервал 700-1800 см<sup>-1</sup>,  
 2800-3800 см<sup>-1</sup>)

Частота см <sup>-1</sup>	Ранний слой			Поздний слой	
	1964 г. Контроль	1965 г. Д <sub>13</sub> <sup>-970</sup> р	1965 г. Д <sub>14</sub> <sup>-14700</sup> р	1964г. Контроль	1965г. Д <sub>13</sub> <sup>-970</sup> р
3400	1,008	1,415	1,114	1,415	1,316
2920	0,285	0,492	0,310	0,496	0,434
1730	0,124	0,229	0,156	0,156	0,231
1660	0,106	0,173	0,126	0,172	0,145
1595	0,146	0,195	0,157	0,260	0,177
1505	0,296	0,411	0,260	0,400	0,381
1450	0,296	0,478	0,295	0,518	0,442
1420	0,368	0,555	0,354	0,601	0,539
1370	0,403	0,624	0,392	0,624	0,618
1330	0,368	0,573	0,360	0,579	0,534
1260	0,527	0,820	0,524	0,838	0,771
1230	0,435	0,664	0,427	0,737	0,639
1160	0,680	1,075	0,728	1,000	0,955
1110	0,917	1,221	1,001	1,181	1,131
1050	0,181	1,437	1,302	1,200	1,179
900	0,114	0,168	0,099	0,172	0,155
815	0,025	0,034	0,027	0,038	0,041

Таблица 30

ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ ВЕЛИЧИНЫ ОПТИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ (ВООП)  
 ДРЕВЕСИН СОСНЫ, ОБРАЗОВАННЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РАЗ-  
 ЛИЧНЫХ ДОЗ ГАММА-ЛУЧЕЙ (Интервал 700-1800 см<sup>-1</sup>,  
 2800-3800 см<sup>-1</sup>)

Частота см <sup>-1</sup>	Ранний слой			Поздний слой	
	1964г. Контроль	1965г. Д <sub>13</sub> -970р	1965г. Д <sub>14</sub> -14700р	1964г. Контроль	1965г. Д <sub>13</sub> -970р
3400	3,64	2,88	3,58	2,83	3,03
2920	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
1730	0,43	0,47	0,50	0,32	0,53
1660	0,37	0,35	0,41	0,35	0,33
1595	0,51	0,40	0,51	0,52	0,41
1505	1,04	0,84	0,84	0,81	0,88
1450	1,04	0,97	0,95	1,04	1,02
1420	1,28	1,13	1,14	1,22	1,24
1370	1,41	1,27	1,27	1,26	1,42
1330	1,26	1,16	1,16	1,17	1,23
1260	1,85	1,67	1,69	1,69	1,78
1230	1,53	1,33	1,38	1,48	1,47
1160	2,38	2,19	2,35	2,02	2,20
1110	3,22	2,48	3,25	2,39	2,60
1050	4,16	2,93	4,23	2,42	2,71
900	0,40	0,34	0,32	0,35	0,36
815	0,09	0,07	0,09	0,08	0,09

АБСОЛЮТНАЯ ВЕЛИЧИНА ОПТИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ (ВАОП) И ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ВЕЛИЧИНА  
ОПТИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ (ВООП) ХОЛОЦЕЛЛЮЛОЗ, ПОЛУЧЕННЫХ ИЗ ДРЕВЕСИН СОСНЫ,  
ОБРАЗОВАННЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ ГАММА-ЛУЧЕЙ (Интервал 700-1800 см<sup>-1</sup>,  
2800-3800 см<sup>-1</sup>)

Частота см <sup>-1</sup>	Ранний слой				Поздний слой			
	1964 г. Контроль		1965 г. Д <sub>14</sub> -14700 р		1964 г. Контроль		1965 г. Д <sub>13</sub> -970 р	
	ВАОП	ВООП	ВАОП	ВООП	ВАОП	ВООП	ВАОП	ВООП
3400	1,210	4,52	1,506	4,22	1,551	2,71	1,336	4,44
2910	0,268	1,00	0,358	1,00	0,574	1,00	0,301	1,00
1730	0,151	0,56	0,206	0,58	0,234	0,41	0,139	0,46
1630	0,073	0,27	0,092	0,27	0,109	0,19	0,078	0,26
1600	0,062	0,23	0,092	0,27	0,097	0,17	0,073	0,24
1500	0,019	0,07	0,023	0,06	0,039	0,07	0,022	0,07
1430	0,279	1,04	0,368	1,03	0,560	0,98	0,302	1,00
1370	0,387	1,44	0,507	1,42	0,760	1,32	0,400	1,33
1335	0,319	1,19	0,440	1,23	0,899	1,21	0,352	1,17
1315	0,329	1,23	0,455	1,27	0,699	1,21	0,370	1,23
1280	0,240	0,90	0,325	0,91	0,483	0,84	0,256	0,85
1250	0,274	1,02	0,370	1,03	0,536	0,93	0,276	0,92
1205	0,220	0,82	0,307	0,86	0,477	0,83	0,238	0,79
1160	0,809	3,01	1,070	3,00	1,360	2,37	0,835	2,77
1110	1,036	3,86	1,398	3,90	1,586	2,77	1,100	3,65
1060	1,487	5,56	1,574	4,40	1,586	2,77	1,432	4,76
1035	1,265	4,72	1,574	4,40	1,586	2,77	1,210	4,03
900	0,107	0,40	0,150	0,42	0,221	0,38	0,125	0,42
810	0,029	0,11	0,039	0,11	0,076	0,13	0,028	0,09

- 154 -

и 56, а ВАОП и ВООП в таблицах 29-31. Ниже приводится оценка полученных ИК-спектров. ВАОП в ИК-спектре раннего слоя облученной древесины  $D_{13-970}$  р <sup>все</sup> проявляющиеся полосы имеют большее значение, а у позднего слоя облученной древесины  $D_{13-970}$  р все полосы имеют меньшие значения, чем в ИК-спектрах соответствующих необлученных древесины. Это объясняется различным объемным весом образцов древесины (см. табл. 10), так как для снятия ИК-спектров приготавливались тангенциальные срезы 20 мк толщины. Исключением является только полоса  $1730\text{ см}^{-1}$  облученной поздней древесины  $D_{13-970}$  р. Эта полоса усиливается. Хирингтон, Хиджинс и Мичелл /334/ относят полосу поглощения около  $1730\text{ см}^{-1}$  в ИК-спектре древесины к валентному колебанию С=О карбоксильной и ацетальной группам в гемицеллюлозах, а также к карбонильной группе в лигнине /335/. Свое утверждение они основывают на том, что при обработке 5 н NaOH в течение 4 часов при комнатной температуре происходит почти полное исчезновение этой полосы в ИК-спектре древесины. Кроме того, эта полоса не удаляется после обработки древесины боргидратом натрия в течении 20 часов.

ВООП полосы  $1730\text{ см}^{-1}$  в ИК-спектре поздней древесины  $D_{13-970}$  р, как можно было и ожидать, увеличена по сравнению с необлученной древесиной (см. табл. 30), а ВООП полосы  $1730\text{ см}^{-1}$  в ИК-спектре холоцеллюлоз, выделенных из поздних облученных и необлученных древесины почти одинакова (см. табл. 31). Усиление поглощения полосы  $1730\text{ см}^{-1}$  в облученной древесине по сравнению с необлученной на данном этапе развития исследований нельзя однозначно отнести к какому-то одному компоненту древесины, ввиду несовершенства употребляемых методов

исследования. Возможно, что это усиление складывается <sup>несколько</sup> из <sup>следующих</sup> факторов: благодаря увеличенному количеству водорастворимой полигалактуроновой кислоты в древесине, образованной под воздействием гамма-лучей (см. стр. 129); благодаря увеличенному количеству легкорастворимого лигнина в облученной древесине (см. стр. 148); благодаря увеличенному количеству орто-окси-фенолов в облученных древесинах /328,329/; а также увеличенному количеству в древесине, образованной под воздействием гамма-лучей, ксилоуридов (см. стр. 130).

ВООП полосы  $1595\text{ см}^{-1}$  и  $1505\text{ см}^{-1}$  ИК-спектра раннего и позднего слоя древесины, образованной под воздействием гамма-лучей  $D_{13-970}$  р, снижена по сравнению с соответствующим образцом необлученных древесин. Эти полосы ( $1595\text{ см}^{-1}$  и  $1505\text{ см}^{-1}$ ) в ИК-спектрах лигнина связаны с валентным колебанием ароматических ядер в лигнине /385,386/. Относительная интенсивность и положение этих двух полос показывает слабое изменение, зависящее от природы и способа изолирования лигнина /337/. Интенсивность поглощения полос, характеризующих колебание ароматических ядер, зависит от типа и положения заместителей. Колбе и Элефсен /338/ отмечают, что полоса поглощения при  $1505\text{ см}^{-1}$  состоит из двух слившихся вместе поглощений  $1515\text{ см}^{-1}$  и  $1495\text{ см}^{-1}$ . Поглощение при  $1495\text{ см}^{-1}$  они относят за счет колебания бензольного кольца в кумаровых единицах, а поглощение при  $1515\text{ см}^{-1}$  за счет колебаний бензольного ядра в гваяциловых единицах. Присутствие слабой абсорбции между  $900\text{ см}^{-1}$  и  $700\text{ см}^{-1}$  может быть в известной мере служить доказательством, что ароматические ядра высоко, хотя, возможно, и неполностью, замечены /337/. Так как интенсивность и положение полос  $1515\text{ см}^{-1}$

и  $1495 \text{ см}^{-1}$  и поглощение в области  $900-700 \text{ см}^{-1}$  ИК-спектров древесины мало меняются, а также мало меняется и количество лигнина Класона в древесине сосны, образованной под воздействием различных доз гамма-лучей, то можно сделать предположение о том, что гамма-лучи не вызывают изменения в строении основных звеньев лигнина при образовании его в древесине сосны.

Иначе проявляется полоса  $1595 \text{ см}^{-1}$  ИК-спектров древесины. Как было указано выше, интенсивность её у облученных древесины  $D_{13-970}$  р по сравнению с необлученными древесиной снижена (см. табл. 30).

При восстановлении боргидридом натрия ошутимо уменьшаются интенсивность при  $1590 \text{ см}^{-1}$  на фоне общего поглощения при  $1600 \text{ см}^{-1}$  ИК-спектра /338/. Это указывает на то, что полоса поглощения при  $1600 \text{ см}^{-1}$  состоит из двух близких полос, которые не могут быть дифференцированы. Бензольные ядра дают две полосы поглощения около  $1600 \text{ см}^{-1}$  /333/. Полоса поглощения с более низкой частотой имеет заметную интенсивность только в случае сопряжения с бензольными ядрами. Единственным сопряжением, которое может исчезнуть при восстановлении боргидридом натрия, является карбонильная группа в  $\alpha$  положении к бензольному кольцу. Однако полоса поглощения при  $1590 \text{ см}^{-1}$  всё <sup>еще</sup> <sup>остается</sup> довольно интенсивной, что может служить доказательством присутствия других видов сопряженных систем, т.к. в несопряженных молекулах интенсивность этой полосы очень незначительна. Болбе и Элефсен /338/ полосу

1595  $\text{см}^{-1}$  относят также и к дифенильной связи в лигнине.

Исходя из вышесказанного, можно сделать предположение, что под действием гамма лучей в древесине сосны образуется лигнин с иным соотношением сопряженных связей между производными гваяциловых единиц, чем в необлученной древесине. Этим отчасти объясняется увеличение растворения лигнина облученной древесины в водных и сернокислотных растворах по сравнению с необлученной древесиной.

Выявившиеся различия в полосах поглощения 3400, 1370, 1160, 1110, 1050  $\text{см}^{-1}$  ИК-спектров древесин и выделенных из них холоцеллюлоз трудно интерпретировать, в основном из за отсутствия надёжных данных об отнесении этих полос.

#### е) К р а т к о е    о б о б щ е н и е

Древесина сосны и ели, образованная под воздействием различных доз гамма-лучей, отличается по химическому составу от соответствующих древесин, образованных без воздействия облучения. При дозах облучения гамма-лучами около 100 р, как было показано в предыдущей главе, происходит только некоторая задержка воспроизведения новых клеток, а анатомических изменений не наблюдается. Анатомические изменения в древесине обнаруживаются при дозах облучения гамма-лучами равными 600-800 р. Судя по химическим анализам, степени упорядоченности целлюлозы и инфракрасным спектрам, древесина, образованная под воздействием малых (около 100 р) и больших (около 14700 р) доз гамма-лучей по содержанию основных компонентов мало отличается от необлученной древесины. Существенные отличия в химическом



составе обнаруживаются при дозах облучения около 1000-3000 р. Небольшие различия в химическом составе древесины сосны, образованной под воздействием гамма-лучей дозы  $D_{12}$ -60 р, от необлученной древесины сосны объясняются различным возрастом её. Незначительные отличия химического состава древесины сосны, образованной под воздействием гамма-лучей дозы  $D_{14}$ -14700 р, от необлученной древесины, объясняется резко приостановленным процессом новообразования клеток, благодаря чему создается резерв питательных веществ и оболочки ранних трахеид незначительно утолщаются по сравнению с толщиной оболочек ранних трахеид, образованных без облучения. Эти наши данные совпадают с данными А.Е.Васильева о том, что даже большие дозы гамма-лучей не задерживают образование гемицеллюлоз и целлюлозы у клеток прошедших через стадию растяжения.

При дозах облучения, задерживающих новообразование клеток ( $D_6$ -1200 р,  $D_7$ -2500 р,  $D_8$ -2400 р,  $D_{10}$ -2150 р,  $D_{13}$ -970 р) и вызывающих изменения анатомического строения оболочек происходят изменения в химическом составе и содержании основных компонентов древесины. У древесины как побегов ели, так и у стволов сосен, образованных под воздействием этих доз гамма-лучей, снижается количество целлюлозы и глюкоманнана, причем целлюлоза имеет меньшую степень упорядоченности, возможно, благодаря проникновению в целлюлозные микрофибриллы глюкоманнана и ксилана, и увеличивается количество арабана. Количество галактана у древесины побегов ели, образованной под воздействием этих доз, увеличивается, а количество галактана у древесины стволов сосен, образованной под воздействием этих доз, уменьшается. Образование

различного количества галактана в древесине побегов ели и в древесине стволов сосен под воздействием одинаковых доз гамма-лучей может объясняться различием в процессе образования его в древесине побегов ели и стволов сосен. Повышение общего количества метоксилов в древесине сосны, образованной под воздействием гамма-лучей  $D_{13}-970$  р, объясняется увеличенным содержанием их в лигнине, а количество метилированных веществ, способных переходить в водные и сернокислотные растворы, не изменяются от дозы облучения гамма-лучами.

Наблюдаемые изменения химического состава веществ, растворяющихся в горячей воде, древесины сосны и ели, образованной под воздействием доз гамма-лучей порядка 1000-3000 р, происходят либо благодаря увеличенному количеству водорастворимого полиуронида (полигалактуроновой кислоты), либо увеличенному количеству легкорастворимого лигнина, либо радиолизом углеводов и образованием радиотоксинов.

Влияние гамма-лучей на образование древесины в некоторой степени сходно с влиянием укороченного дня: в результате его действия снижается интенсивность реакций конденсации и полимеризации.

## ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Из проведенной экспериментальной работы по изучению действия гамма-лучей на образование древесины в побегах саженцев ели и в стволах сосен нами сделаны следующие основные выводы:

1. Гамма-лучи оказывают тормозящее действие на интенсивность деления как первичных, так и вторичных меристематических тканей, что выражается в снижении скорости удлинения побегов ели и уменьшении толщины образованного годичного кольца древесины ели и сосны при облучении как в начале, так и в середине вегетации. Подавляющее действие возрастает с увеличением интенсивности облучения и более выражено при облучении в начале вегетационного периода.

2. При хроническом облучении гамма-лучами дозами около 1200 р (интенсивность облучения 2,4 р/час) саженцев ели и дозами облучения около 900 р (интенсивность облучения 0,3 р/час) сосен в образованной древесине обнаруживаются изменения анатомического строения трахеид и их оболочек. При этих и более высоких дозах облучения трахеиды имеют меньшие размеры и меньшую толщину оболочек. При этом резко снижена толщина вторичных оболочек, в то время, как толщина сложной срединной пластинки мало изменяются от дозы облучения.

3. При интенсивности облучения гамма-лучами 5 р/час и выше для ели и 3 р/час и выше для сосен, при интегральной дозе 2000-3000 р, полностью приостанавливается деление камбиальных клеток, т.е. камбий впадает в состояние физиологического покоя.

4. Радиационные поражения, вызванные в камбии сосны общей дозой около 15000 р (интенсивность облучения 5 р/час), не

задерживают возобновление деятельности камбия на следующий вегетационный период. Однако в новообразующемся годичном слое наблюдается усиленное образование паренхимы.

5. При хроническом облучении гамма-лучами дозами выше 500 р в образованной древесине наблюдается изменения соотношения химических компонентов древесины. Под воздействием облучения в древесине побегов ели и в древесине стволов сосен увеличивается количество водорастворимых и легкогидролизуемых веществ и уменьшается количество трудногидролизуемых веществ.

6. Характерным изменением в древесине, вызванным гамма-лучами, является возрастание количества полиуронидов. Это определяется увеличением доли внешних слоев оболочек, в которых концентрируется основное количество полигалактуроновой кислоты, а также увеличением количества полиуронидов гемицеллюлозной фракции.

7. Хроматографический анализ продуктов гидролиза гемицеллюлоз и целлюлоз до моносахаридов показал, что при облучении резко снижается количество образующейся целлюлозы, незначительно снижается количество глюкоманнана, а количество глюкуроноарабоксиладана находится на таком же уровне, как и у необлученной древесины. Из этого, следует, что синтез целлюлозы при облучении гамма-лучами является наиболее радиочувствительным процессом, в то время как синтез глюкуроноарабоксиладана мало изменяется под воздействием гамма-лучей.

8. С увеличением дозы облучения наблюдается незначительное возрастание в древесине общего количества лигнина и содержания в нем белков и метоксильных групп, а также увеличивается количество лигнанов. Электронно-микроскопические исследования

показали уменьшение агрегатов лигнина в клеточных стенках, образованных под облучением.

9. Электронно-микроскопическими исследованиями холоцеллюлозных образцов показано, что ионизирующее излучение вызывает изменения в строении целлюлозы во вторичных оболочках клеточной стенки. Наблюдается более дисперсное, разрозненное расположение целлюлозных микрофибрилл у облученных образцов, в противоположность пластинчатому строению в необлученных образцах.

10. При дозах облучения около 1000 р в древесине сосны образуется целлюлоза с меньшей степенью упорядоченности, чем в необлученной древесине. Предполагается, что при хроническом облучении гамма-лучами, когда происходит задержка синтеза целлюлозы, гемицеллюлозы (ксилян, маннан) наиболее глубоко проникают в целлюлозные микрофибриллы и тем самым препятствуют кристаллизации целлюлозы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Перельгин Л.М., Строение древесины, Изд.АН СССР, М. 1954.
2. Мелихова Т.А. - Тр.Архангельского ин-та им.Куйбышева, 1949, 13, 65 .
3. Гартман А.Н. - Лесохим.пром., 1933, № 2/8, 23 .
4. Москалева В.Е., Строение древесины и её изучение при физических и механических воздействиях, Изд.АН СССР, М. 1957.
5. Frey-Wyssling A., Basshard H. - Holzforschung, 1956, 13, 98 .
6. Фрей-Висслинг А., Субмикроскопическое строение протоплазмы и её производных, М. 1950.
7. Фрей-Висслинг А., Сб.ст.Ультраструктура и функция клетки, Изд.Мир, М. 1965, 175.
8. Mühlethaler K. - Zsch. für Zellforsch. u. mikroskop. Anat., 1953, 38, № 4, 6 .
9. Wardrop A.B. - Biochem.Biophys. Acta, 1954, 13, № 2, 45 .
10. Frey-Wyssling A., Mitrokos K. - J.Ultrastructure Res., 1959, 3, № 2, 228.
11. Одинцов П.Н., Эриньш П.П. - Изв.АН Латв.ССР, 1959, № 11, 115.
12. Одинцов П.Н., Эриньш П.П. - Изв.АН Латв.ССР, сер.хим., 1964, 87.
13. Torkow H., Feist W.C., Southerland C.F.- Forest Prod. J., 1966, 16, 10, 61.
14. Jaff D.F. - Austral.J. Biol.Sci., 1961, 14, 3, 299.
15. Kerr T., Bailey J.W.- J.Arnold Arboretum, 1934, 15, 327.
16. Wardrop A.B., Dedswell N.E.-Holzf., 1953, 7, 9 .
17. Wardrop A.B. - Holzforschung, 1954, 8, 12.
18. Meier H., Wilkie K.C.B. - Holzforschung, 1959, 13, 177.

19. Giertz H.W., in Problems in wood chemistry, <sup>Jerusalem</sup> 1957, 13.
20. Kallmes O. - Tappi, 1960, 43, 2, 59 .
21. Emerton H.W., Goldsmith V. - Holzforschung, 1956, 10, 4, 108.
22. Эмертон Х.В., В кн. Основные представления о волокнах, применяемых в бумажном производстве, Гослесбумиздат, М. 1962, 41.
23. Jayne I., Fengel D. - Holzforschung, 1961, 15, 4, 157 .
24. Jayne I, Fengel D. - Holz als Roh-und Werkstoff, 1961, 19, 50. .
25. Asunmaa S. - Svensk Papperstidning, 1955, 58, 3 или 8, 58.
26. Schultze R.F. - Tappi , 1957, 40, 985.
27. Bailey A.J. - Ind.Eng.Chem., Anal. Ed., 1936, 8, 52.
28. Lange P.W. - Svensk Papperstidning, 1954, 57, 533 и 563.
29. Цветкова Е.С. - Тр.Лесотехнической академии им.Кирова, 1948, 64, 32 .
30. Шарков В.И., Цветкова Е.С. - Тр.ВНИИГС, 1950, 3, 69.
31. Brown A.P. - Nature, 1962, 194, 598.
32. Одинцов П.Н. - Тр.Ин-та ЛХП АН Латв.ССР, 1957, 12, 37.
33. Одинцов П.Н. - Тр.Ин-та ЛХП АН Латв.ССР, 1957, 12, 45.
34. Сергеева В.Н., Милютина С.В. - Гидр.и лесохим.пром., 1958, 3, 26 .
35. Mehta M.M. - Biochem.J., 1925, 19, 969.
36. Lange P.W. - Tappi, 1959, 42, 786.
37. Meier H. - J.Pol.Sci, 1961, 51, 11.
38. Meier H. - Pure Appl. Chem., 1962, 5, 37.
39. Cote, W.A., Kutscha H.P., Simson B.W., Timell T.E. - Tappi, 1968, 51, 33.
40. Northcote D.H. - Biol. Rev., 1958, 33, 1-2, 53.
41. Wardrop A.B. - Nature, 1949, 164, 366.
42. Hodge A.J., Wardrop A.B. - Nature, 1950, 165, 4190.

43. Preston R.D., The molecular Architecture of Plant Cell Walls, London 1952.
44. Frei E., Preston R., Ripley J.W. - J,Exp. Botany, 1957, 8, 22, 139.
45. Одинцов П.Н. - Тр.Ин-та ЛХП АН Латв.ССР, 1955, 8, 9.
46. Одинцов П.Н., Милютина С.В. - Изв.АН Латв.ССР, 1952, 7, 67.
47. Anderson D.B., Керр Т. - Ind.Eng.Chem., 1938, 30, 48.
48. Wergin W. - Protoplasma, 1939, 32, 116.
49. Traunard Ph., Auroud A.M., Eumery A., Rebert A., De Coligny S. - Holzforschung, 1954, 8, 42.
50. Hess K., Frogus C., Lübitsch N., Akim L. - Koll. Zeitschr., 1930, 51, 89.
51. Dolmetsch H., Franz E., Correns E. - Koll. Zeitschr., 1944, 106, 174.
52. Ludtke M. - Holzforschung, 1950, 4, 65.
53. Bartunek R. - Svensk Papperstidning 1954, 57, 44.
54. Bartunek R. - Das Papier, 1958, 12, 14.
55. Frey-Wyssling A., Die Pflanzliche Zellwand, Berlin -Göttingen -Heidelberg, 1959.
56. Bucher H. - Holzforschung, 1957, 11, 1.
57. Meier H. - Holz als Roh-und Werkstoff, 1955, 13, 323.
58. Liese W. - Holz als Roh-und Werkstoff, 1964, 22, 289.
59. Милютина С.В., Сергеева В.Н., В сб. Химическая переработка и защита древесины, Изд. АН Латв. ССР, Рига, 1964, 115.
60. Бюхер Г., В кн. Основные представления о волокнах, применяемых в бумажном производстве, Гослесбумиздат, М. 1962, 14.
61. Liese W., in Cellular Ultrastructure of Woody Plants, Syracuse University Press, 1965, 251.



62. Liese W. - Holz als Roh - und Werkstoff, 1960, 18, 296.
63. Wardrop A.B., Liese W., Davies I.W. - Holzforschung, 1959, 13, 115.
64. Liese W. - J.Polimer Sci., 1963, C 2, 213.
65. Tsoumis I. - Tappi, 1965, 48, 451.
66. Dadswell H.E., Wardrop A.B.- Holzforschung, 1955, 9, 97.
67. Wardrop A.B., Dadswell H.E. - Australian J.Botany, 1955, 3, 177.
68. Wardrop A.B., in Cellular Ultrastructure of Woody Plants, Syracuse University press 1965, 371.
69. Cote W.A., Day A.C., in Cellular Ultrastructure of Woody Plants, Syracuse University Press, 1965, 391.
70. Frey-Wyssling A., Mühlethaler K., Wyckoff R.W.I. - Experientia, 1948, 4, 475.
71. Preston R.D., Nicolai E., Reed R., Millard A. - Nature, 1948, 162, 665.
72. Preston.R.D., Hermans P.H., Weidinger A. - J.Exp.Bot., 1950, 1, 344.
73. Frey - Wyssling A. - Science, 1954, 119, 80.
74. Preston R.D., in The Formation of Wood in Forest Tress, Academic Press, M-3-L 1964, 169.
75. Роговин З.А., Новое в химии целлюлозы, 1945.
76. Ренби Б.Г., В кн. Основные представления о волокнах, применяемых в бумажной промышленности, М. 1962, 60.
77. Frei E., Preston R.D.- Nature, 1961, 192, 939.
78. Престон Р., В кн. Ультреструктура и функция клетки, Изд. Мир, М. 1965, 188.
79. Vogel A. - Makromol. Chem., 1953, 11, 111.
80. Mühlethaler K. - Beih.Z. Schweiz. Forstverein, 1960, 30, 55.

81. Frey-Wyssling A., Mühlethaler K. - Makromol.Chem.,  
1963, 62, 25.
82. Mühlethaler K., in Cellular Ultrastructure of Woody Plants,  
Syracuse University Press 1955, 191.
83. Chad I., Danon D. - J.Cell Biol., 1964, 22, 302.
84. Colvin J.R., in The Formation of Wood in Forest Trees,  
Academ.Press, N.Y. - 1964, 180.
85. Heyn A.N.J., J.Appl. Phys., 1955, 26, 519.
86. Bucher H. - Chimia, 1959, 13, 397.
87. Belford D.S., Preston R.D. - Nature, 1960, 185, 911.
88. Astbury W.T., Preston R.D., Norman A.E. - Nature,  
1953, 171, 136.
89. Minor E.W., Greathouse G.A., Shirk H.G., Schwartz R.M.,  
Harris M. - J.Am. Chem. Soc., 1954, 76, 1658.
90. Glaser L. - J.Biol. Chem., 1958, 232, 627.
91. Dolmetsch H., - Das Papier, 1963, 17, 710.
92. Roelofsen P.A., The Plants Cell Wall, 1959.
93. Balasnov V., Preston R.D. - Nature, 1955, 176, 64.
94. Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К., Ультроструктура растительной клетки, Изд.Мир, М. 1968.
95. Mühlethaler K., in Cellular Ultrastructure of Woody Plants,  
Syracuse University Press, 1965, 51.
96. Dennis D.T., Colvin J.R. - Pulp.Pap. Mag. Can.,  
1964, 65, 9, T.395.
97. Whaley W.G., Mollenhauer H.H. - J.Cell Biol., 1963, 17, 216.
98. Frey-Wyssling A., Lopez-Saez J.F., Mühlethaler K., -  
J.Ultrastr. Res., 1964, 10, 422.
99. Sievers A. - Protoplasma, 1963, 56, 188.
100. Newcomb E.H. - J.Amer. Bot., 1964, 51, 6, 2.
101. Frey-Wyssling A., Stecher H. - Experientia, 1951, 7, 11.

102. Mühlethaler K. - Ber. Schweiz Bot. Ges., 1950, 60, 6, 614.
103. O'Kelley J.C. - Planta Physiol., 1953, 28, 2, 281.
104. Castle E.S. - Proc. Nat. Acad. Sci.(US.),  
1955, 41, 4.
105. Wardrop A.B., In: The Formation of Wood in Forest Trees,  
Academic Press, N-4-L, 1964, 87.
106. Wardrop A.B. - Bot. Rev., 1962, 28, 2, .
107. Васильев А.Е. - Бот. журнал, 1966, 51, 990.
108. Wardrop A.B. - In: Cellular Ultrastructure of Woody Plants,  
Syracuse University Press, 1965, 61.
109. Wardrop A.B., Foster R.C. - Australen J. Botany, 1964, 12.
110. Lamport D.T.A., Northcote D.H. - Nature, 1960, 188, 665.
111. Frey-Wyssling A., In: The Formation of Wood in Forest Trees,  
Acad. Press, N. 4-L, 1964, 153.
112. Frey H.P. - Holz als Roh-und Werkstoff, 1959, 17, 313.
113. Wardrop A.B., Bland D.E., In: The IV-th International  
Congress of Biochemistry, Vienna  
1958, 1959, 2, 93.
114. Freidenberg K., In: The Formation of Wood in Forest Trees,  
Acad. Press., N. 4-L, 1964, 203.
115. Freidenberg K. - Science, 1965, 148, 3670.
116. Манская С.М. - ДАН СССР, 1948, 62, 369.
117. Бординская М.С., Растительные клеточные стенки и их обра-  
зование, изд. Наука, М. 1964.
118. Stone J.E. - Can. J. Chem., 1953, 31, 207.
119. Комаров Ф., Яковлев А. - Бум. пром., 1932, 3, 13.
120. Козлов В.Н., Королева И.И., Попова Т.И. - Изв. АН СССР,  
Урал. фил., 1961, 6, 3.
121. Каминлов Н.Ф., Бакшеева В.И., Сомиванова Г.А. - Тр. Ка-  
рельского фил. АН СССР, 1960.

122. Шарков В.И., Куйбина Н.И., Соловьева Ю.П. - ЖПХ, 1966, 39, 911.
123. Bouveng H.O., Meier H. - Acta Chem. Scand., 1959, 13, 9, 1884.
124. Worster H., Sugiyama B.K. - Pulp Pap. Mag. Can., 1962, 63, 8, T 385.
125. Browning B.L., The Chemistry of Wood, Interscience Publ. N-97L, 4, 2, 1963.
126. Одинцов П.Н., Каткевич Р.Г. - Изв.АН Латв.ССР, 1968, 1, 56.
127. Одинцов П.Н., Каткевич Р.Г. - Изв.АН Латв.ССР, 1968, 4, 60.
128. Thornber J.P., Northcote D.H. - Biochem.J., 1961, 81, 449 и 455.
129. Haas B., Kremers R.E. - Tappi, 1964, 47, 568.
130. Шарков В.И., Ефимов В.А. - Сб.тр. ВНИИГС, 1950, 3, 63.
131. Larson P.R. - Forest Prod.J., 1966, 16, 4, 37.
132. Шарков В.И., Куйбина Н.И., Соловьева Ю.П., Сб.тр.ВНИИГС, 1965, 14, 7.
133. Banerjee S.K., Timell T.E. - Tappi, 1960, 43, 849.
134. Fengel D. - Svensk Papperstidning, 1967, 70, 3, 70.
135. Gustofson C. - Papperi ja Puh, 1956, 38, 9, 383.
- 135а. Херебов Л.П. - Бум.пром., 1953, 5, 9.
136. Adams G.A., Bishop C.T. - Nature, 1953, 172, 28.
137. Timell T.E. - Tappi, 1957, 40, 27.
138. Schulz G.V., Marx M. - Das Papier, 1955, 9, 13.
139. Шарков В.И., Леванова В.П., Артемьева И.С. - ЖПХ, 1961, 34, 2508.
140. Liang C.J. - Marchessault R.H. - J. Polim. Sci. 1959, 37, 385.
141. Adams G.H. - Pulp Pap. Mag. Can., 1964, 65, 1, T 13.
142. Meier H. - Acta Chem. Scand., 1958, 12, 1911.
143. Шарков В.И., Куйбина Н.И. - ЖПХ, 1962, 35, 1119.
144. Шарков В.И., Куйбина Н.И., Соловьева Ю.П., Гвоздева Э.Н.,

Доклады на советско-финском симпозиуме по химии древесины с 12 по 14 июня 1968 г., г. Ленинград, Изд. Лесотехн. академии им. Кирова.

145. Timell T.E. - Tappi, 1961, 44, 88.
146. Adams G.A. - Tappi, 1951, 9, 11.
147. Aspinall G.O., Wood J.W. - Chem. Soc., 1963, 1686.
148. Meier H. - Acta Chem. Scand., 1960, 14, 749.
149. Hamilton J.K., Parllow E.V., Thompson N.S. - J. Amer. Chem. Soc., 1960, 82, 451.
150. Timell T.E. - Adv. Carbohydr. Chem., 1965, 20, 448.
151. Одинцов П.Н., Каткевич Р.Г. - Изв. АН Латв. ССР, сер. хим. 1965, 753.
152. Adams G.A. - Tappi, 1957, 40, 721.
153. Гвоздева Э.Н., Шарков В.И. - ХПХ, 1966, 39, 2743.
154. Шарков В.И., Гвоздева Э.Н. - ХПХ, 1966, 39, 2074.
155. Croon L., Lindberg B. - Acta Chem. Scand., 1959, 13, 1293.
156. Bishop C.P., Cooper F.P. - Can. J. Chem., 1960, 38, 6, 793.
157. Katz G. - Tappi, 1965, 48, 34.
158. Mian A.J., Timell T.E. - Svensk Papperstidn., 1960, 63, 769.
159. Zimbo M., Timell T.E. - Svensk Papperstidn., 1967, 70, 597.
160. Aspinall E.O., Carter M.E. - J. Chem. Soc. 1954, 3744.
161. Jones J.K.N., Painter T.J. - J. Chem. Soc. 1957, 669 и 1959, 573.
162. Marchessault R.H., Ranby B. - Svensk Papperstidn., 1959, 62, 230.
163. Nakaro J., Ranby B. - Svensk Papperstidn., 1962, 65, 29.
164. Geerdes J.D., Smith F. - J. Amer. Chem. Soc., 1955, 77, 3569.
165. Adams G., Bishop C.P. - J. Amer. Chem. Soc., 1956, 78, 2842.
166. Dutton G.G.S., Hunt K. - J. Amer. Chem. Soc., 1958, 80, 4420.
167. Milks J.E., Purves C.B. - J. Amer. Chem. Soc., 1959, 78, 3778.
168. Одинцов П.Н., Каткевич Р.Г. - Изв. АН Латв. ССР, сер. хим.

1965, 244.

169. Zimbo M., Timell T.E.- Tappi, 1967, 50, 4195.
170. Aspinall G.O., Ferrier R.J. - J.Chem.Soc., 1958, 638.
171. Fengel D. - Holz als Roh-und Werkstoff, 1966, 24, 3, 98.
172. Wang P.J., Bolner H., Purves G.B. Tappi 1967, 50, 123.
173. Aspinall G.O., Hirst E.L., Ranistead R.-J.Chem. Soc., 1958, 593.
174. Ettlign B.V., Adams M.F.-Tappi, 1968, 51, 116.
175. Simson B.N., Cote W.A.Jr., Timell T.E.-Svensk Papperstidn. 1968, 71, 699.
176. Urbas B., Bishop G.A., Adams G.A.-Can.J.Chem., 1963, 41, 6, 1522.
177. Sultze R.F. - Tappi, 1957, 40, 985.
178. O'Dwyer M.H.- Biochem J., 1925, 19, 694.
179. Anderson E.-J.Biol. Chem., 1936, 112, 581; 1937, 121, 165.
180. Asunmaa S., Lange P.W. - Svensk Papperstidning, 1952, 55, 217.
181. Freidenberg K. - Das Papier, 1947, 1, 209.
182. Шарков В.И., Собоцкий С.В., ЖПХ, 1948, 21, 659.
183. Шарков В.И., Ефимов В.А., Муромцева В.С. - ЖПХ, 1954, 27, 93.
184. Жеребов Л.П., Войнов К. - Лесохим. сб. Института древесины, 1938, 1, 3.
185. Жеребов Л.П., Сб.ст. ЦНИЛХИ, 1951, 10, 5.
186. Шарков В.И., Сартания Ф.А. - Лесохим.пром., 1938, 3-4, 17.
187. Сиряган А.И., Беленькая Т.В., Сб. науч. работ ИФох АН БССР, 1959, 7, 159.
188. Можейко Л.Н., Сергеева В.Н. - Изв. АН Латв. ССР, 1958, 4, 57.
189. Thornber J.P., Northcote D.H.- Biochem.J., 1962, 82, 2, 340.

190. Allsopp A., Misra P.-Biochem. J., 1940, 34 1078.
191. Одинцов П.Н., Каткевич Р.Г.-Изв.АН Латв.ССР, сер.химич. 1965, 632.
192. Одинцов П.Н., Каткевич Р.Г., Каткевич Ю.Ю., Пондере М.К.- Изв.АН Латв.ССР, сер.хим.,1967, 353.
193. Бейнарт И.И. - Тр.Института лесохозпроблем и химии древесины АН Латв.ССР, 1960, 19, 71.
194. Bower J.R., Cooke I.M., Hibbert H. - J.Am.Chem. Soc., 1943, 65, 1195.
195. Whitehead D.L., Quicke G.V., - J.Sci.Food Agriculture, 1960, 11, 3, 151.
196. Одинцов П.Н., Сергеева В.Н. - Тр.Института лесохоз.проблем АН Латв.ССР, 1948, 1, 181.
197. Norman A.G. - Biochem.J., 1937, 31, 1597.
198. Bondi A., Meier H. - Biochem.J., 1948, 43, 248.
199. Chirley H. - Exptl.Cell Res., 1956, 11, 2, 340.
200. Васильев И.М., Маслова Е.М. - ДАН СССР, 1959, 126, 1351.
201. Ли Д.Е., Действие радиация на живые ткани, Госатомиздат, М.,1963.
202. Sa x K. - Am.J.Botany, 1955, 42, 360.
203. Кунусов А.С. - Радиобиология, 1964, 4, 599.
204. Миллер В.Т., Действие ионизирующих излучений на физиологические и биохимические процессы в растениях. Автореферат дисс.канд.биол.наук, Рига,1964.
205. Березина Н.М., Печников Н.В. - Радиобиология, 1967,7,932.
206. Ибрагимов А.П., Марфина К.Г. - Радиобиология, 1967,7,922.
207. Атаженов М.А. - Радиобиология, 1965, 5, 424.
208. Вавилов П.П., Верховская И.Н., Полова Р.П.,Коданева - Радиобиология, 1966, 6, 278.
209. Дшков П.И., Куликов Н.В. - Инф.бюллет.Научного совета по проблеме радиобиология АН СССР,1967,10,47.

210. Каробенъ Р.Т., Тихомиров Ф.А. - Радиобиология, 1967, 7, 275.
211. Sparrow A.H., Cuany R.L., Miksche J.C., Schairer L.A. - Rad. Bot., 1961, 1, 10.
212. Sparrow A.H., Woodwell G.M. - Rad. Bot., 1962, 2, 9.
213. Brandenburg M.K., Millis H.L., Rickard W.H., Shields L.M. - Rad. Bot. 1962, 2, 251.
214. Woodwell G.M., Sparrow A.H. - Rad. Bot., 1963, 3, 231.
215. Sparrow A.H., Schairer L.A., Sparrow R.C., Campbell W.F. - Rad. Bot., 1963, 3, 169.
216. Sparrow A.H., Schairer L.A., Woodwell G.M. - Rad. Bot., 1965, 5, 7.
217. Дудин Малан - Цумарство, 1960, 13, 7-8, 375.
218. Хосэгава И., Окадо Ю., Амми И. - J. Japon Forest Soc., 1960, 42, 5, 183.
219. Парусов Б.М., Основы биологического действия радиоактивных излучений, Метиз, М. 1955.
220. Кузин А.Н., Радиационная биохимия, Изд. АН СССР, М. 1962.
221. Романцев Е.Ф., Бонина В.Д., Колцеенко Н.И., Филиппович Л.В., Ранние радиационно-биохимические реакции, Атомиздат, М. 1966.
222. Commoner B., Heise J.J., Lippickott B.B., Norberg R.E., Passonneau I.V., Townsed J., Scien. 1957, 126, 57.
223. Васильев И.М., Действие ионизирующих излучений на растения, изд. АН СССР, М. 1962.
224. Кузин А.М., В кн. Радиотоксины, их природа и роль в биологическом действии радиации высокой энергии, Атомиздат, М. 1966, 5.
225. Терусов Б.Н., в кн. Радиотоксины, их природа и роль в биологическом действии радиации высокой энергии, Атомиздат, М. 1966, 275.
226. Macht D.S. - Proc. Soc. Exp. Biol. & Med., 1938, 39, 1.
227. King G. - Amer. J. Bot., 1949, 36, 265.



228. Корогодия В.И., в кн. Первичные процессы лучевого поражения, Медгиз, М., 1957, 115.
229. Крбкова Л.М., Кузин А.М. - Биофизика, 1960, 5, 450.
230. Кузин А.М., Косымов А.К. - Радиобиология, 1963, 3, 35.
231. Кузин А.М., Копылов В.А., Мельников С.К. - Радиобиология, 1965, 5, 35.
232. Тарусов Б.Н. - Радиобиология, 1967, 7, 670.
233. Биохимия фенольных соединений, под ред. Дж.Харборна, перевод с англ. под ред. Н.М.Эмануэля, изд. Мир, М., 1968.
234. Копылов В.А., Кузин А.М. - Радиобиология, 1964, 4, 508.
235. Goodwin B., Waugood E. - Nature, 1954, 147, 4428, 517.
236. Сисомян Н.М., Смирнов Б.П. - Биохимия, 1956, 21, 273.
237. Шарковский П.А., Образование первичных токсических веществ при лучевом поражении, Автореферат дисс. канд. биол. наук, Рига, 1968.
238. Сисомян Н.М., в сб. Действие облучения на организм, Изд. АН СССР, М. 1955, 137.
239. Мейсель М.Н., в сб. Действие облучения на организм, Изд. АН СССР, М. 1955, 78.
240. Александров В.Я. - Вестник рентген. и радиол., 1934, 13, 6, 470.
241. Трудова Р.Г. - ДАН СССР, 1950, 72, 197.
242. Васильев И.М., Цинь Су-юнь, Рыбалка Н.Д. - Биофизика, 1958, 3, 576.
243. Васильев И.М., Цинь Су-юнь, Рыбалка Н.Д. - ДАН СССР, 1958, 121, 450.
244. Кузин А.М., Сунь-чи, Саенко Г.Н. - Биофизика, 1958, 3, 325.
245. Zill L.G., Tolbert N.E. - Plant Physiol., 1955, 30, X1Y.
246. Узорин Е.К., Токарская В.И. - Радиобиология, 1966, 6, 292.
247. Кабулов Д.Т., Муминов М.И., Исмаилов Ф.И. - Радиобиология, 1965, 5, 309.

248. Авакян В.А., Гукасян Л.А., Сисосян И.Ш., Авакян С.О. - Радиобиология, 1966, 6, 128.
249. Ehrenberg L., Falekli - Daniel A.- Rad.Bot., 1967, 7, 409.
250. Назиров Н.Н., Арсланова С.В. - ДАН Уз.ССР, 1964, 7, 55.
251. Нор-Аревян Н.Г. - Радиобиология, 1965, 5, 301.
252. Таирбеков М.Г., Каранцев Э.Н., Татеева С.В. - Радиобиология, 1966, 6, 731.
253. Гродзинский Д.М., Голикова О.П., Бидиля Н.И., Коломиец К. Д., Гудков И.П. - Инф.бюлл. Научного Совета по проблеме радиобиология АН СССР, 1967, 10, 53.
254. Фрейдин А.С., Действие ионизирующей радиации на древесину и её компоненты, Гослесбумиздат, М.Л., 1961.
255. Burmester A.- Materialprüfung, 1964, 6, 3, 95.
256. Lawton E.I., Bellamy W.D., Hungate R., Bryant M., Hall E., - Science, 1951, 113, 380.
257. Jokel J. - Drevarsky vyskum, 1967, 1, 1 и 2, 93.
- 257а. Mater J. - Forest Prod.J., 1957, 7, 6, 208.
258. Norman C.F. - Forest Prod.J., 1963, 13, 3, 94.
259. Хатихама Ёсикорэу, Такомуку Сэцуо, 1960, № 57, 63, 6, 1043.
260. Naergas S. Weidinger S.- J.Pol. Soc., 1953, 12, 5, 533.
261. Фрейдин А.С. - Деревообрабатывающая промышленность, 1958, 9, 1.
262. Glegg R.E., Kertesz Z.J. - Science, 1956, 124, 893.
263. Glegg R.E., Kertesz Z.J. - J.Polymer Sci., 1957, 16, 289.
264. Teszler O., Rutherford H.A. - Атомная техника за рубежом, 1958, 8, 50.
265. Polčín J. - JADERNA energie, 1967, 13, 4, 145.
266. Little K.- Nature, 1951, 168, 513 и 1952, 170, 1076.
267. Charless A.- J.Polymer Sci., 1955, 15, 79, 263.

268. Burmester A. - Materialprüfung, 1966, 8, 6, 205.
269. Фрейдли А.С., Мелинский Ю.М., Сб. Успехи химии и технологии полимеров, 1960, 3, 180.
270. Шарков В.И., Корольков И.И., Крушикова А.В. - Гидролизная и лесохимическая промышленность, 1958, 11, 8, 3.
271. Калинин А.И., Крейцберг З.Н., Сергеева В.Н., Грабовский Я.К., Калинина М.А., Дарзиньш Т.А., Галкова Л.Н. - Изв.АН Латв.ССР, сер.хим. 1966, 6, 714.
272. Polčin J., Karhanek M. - Faserforschung und Textiltechnik, 1963, 14, 9, 357.
273. Phillips G.O. - Nature, 1954, 173, 1044.
274. Phillips G., Moody G. - J.Chem.Soc., 1958, , 3522.
275. Хенох М.А. - КОХ, 1950, 20, 1560 и 1947, 17, 1024.
276. Хенох М.А. - ДАН СССР, 1955, 104, 5, 746.
277. Хенох М.А., Кузичева Е.А., Евдокимов В.Ф. - ДАН СССР, 1960, 131, 3, 684.
278. Хенох М.А. - КОХ, 1941, 11, 776.
279. Roberts E., Proctor V. - Food Research, 1955, 20, 3, 254.
280. Корчемкин Ф.И., Мелинский Ю.М., Сухов Г.В. - Тр. Ленинградской лесотехнич. академии им. Кирова, 1960, 91, 1, 101.
281. Сергеева В.Н., Милютина С.В., Галкова Л.Н. - Изв.АН Латв.ССР, сер.хим., 1968, 4, 481.
282. Изотопы, источники излучения и радиозактивные материалы, Атомиздат, М. 1959.
283. Аглинцев К.К., Дозиметрия ионизирующей радиации, М. 1957.
284. Егер Р., Дозиметрия и защита от излучения, М. 1961.
285. Вихров В.Е. - Тр. Ин-та леса, 1949, № 4, 73.
286. Ladell I.L. - Forestry, 1959, 32, 124.
287. Smith D.M., Miller R.B. - Tappi, 1964, 47, 599.

288. Geem., Reeve R., Mc Cready R. - *Agricult. Food Chem.*,  
1959, 7, 1.
289. Albersheim P., Mühlthaler K., Frey-Wyssling A. - *J. Bioph. Biochem. Cytol.* 1960, 8, 501.
290. Stumpf W., Wiesenberger E. - *Cellulosechemie*,  
1940, 18, 103.
291. Stumpf W., Wiesenberger E. - *Cellulosechemie* 1940, 18, 103.
292. Каткевич Р.Г., Каткевич Ю.Ю. - *Изв. АН Латв. ССР, сер. хим.*,  
1967, 102.
293. Можейко Л.Н., Яунземс В.Р. - *Гидролизн. промышленность*,  
1959, № 3, 7.
294. Оболенская А.В., Шеголев В.П., Аким Г.Л., Аким Э.Л.,  
Коссович Н.Л., Емельянова Н.З., Практические работы по химии древесины и целлюлозы, 1965, 157-190.
295. Болотникова Л.С., Данилов С.Н., Самсонова Т.Н. - *ЖПХ*,  
1966, 39, 176.
296. Ant-Wuorinen O., Visarää A. - *Paperi ja Puu*,  
1965, 47, 311.
297. Кесслер И., Методы инфракрасной спектрографии в химическом анализе, Изд. Мир, М., 1964, 118, 136, 150.
298. Карлинь В.Б., Эриньш П.П., *Сб. Химия древесины*, 6, Рига  
(в печати)
299. Вольф В.Г., Статистическая обработка опытных данных,  
Изд. Колос, М. 1966.
300. Урбах В.Ю., Биометрические методы, М. 1964.
301. Baker D.B., Ray P.M. - *Planta Physiol.* 1965, 40, 2
302. Preston R.D., Ripley G.W. - *J. Exptl. Bot.* 1954, 5, 410.
303. Wardrop A.B. - *Svensk Papperstidning*, 1963, 7, 231.
304. Klein Sh., Ginzburg B. - *J. Biophys. Biochem. Cytol.*,  
1960, 7, 2, 355.

305. Одинцов П.Н., Каткевич Ю.Ю., Каткевич Р.Г., Смилга В.И.,  
Сб.Химия древесины, № 3, 1968, .
306. Перекальский Н.П., Филатенков В.Ф. - Тр.Ленинградского  
технол.института, 1956, 4, 5.
307. Frey-Wyssling A., Mühlethaler K. - Text. Res.J.,  
1957, 17, 320.
308. Lütke M. - Holzforschung, 1961, 15, 5.
309. Staudinger M.-Holz als Roh-und Werk. 1942, 6.
310. Sachs I.B., Clark I.F., Pew J.C.-J.Polymer Sci., part C,  
1963, 2, 203.
311. Mühlethaler K. - Biochim.biophys. Acta, 1949, 3, 15.
312. Одинцов П.Н. - ТР.ИЛП АН Латв.ССР, 1959, 17, 3.
313. Одинцов П.Н., Эриньш П.П. - Изв.АН Латв.ССР, сер.хим.  
1961, 2, 263.
314. Stone J.E., Scallan A.M. - Pulp Paper Mag. Canada,  
1965, 66, T-407.
315. Meier H., in The Formation of Wood in Forest Tress,  
Academic Press, N.4-L., 1964, 137.
316. Aspinal G.O., Hirst E.L., Moaly R.W., Perival E.E. -  
- J.Chem. Soc., 1953, 163.
317. Hirst E.L. - Pure Applied Chem., 1962, 5, 1-2, 53.
318. Perala O., Seppä T. - Suomen Kemiste leh. 1958, 31, 12, 383.
319. Одинцов П.Н., Нурина Л.Т., Эриньш П.П. - Изв.АН Латв.ССР,  
сер.хим., 1968, 4, 488.
320. Одинцов П.Н. - Лесохим.прмышленность, 1936, 10, 16.
321. Кондратьев Е.В., Костина М.М. - ХПК, 1949, 22, 753.
322. Harris E.E., Mitchell M.L.E. - Industr.Engng Chem.,  
Annl. Edit., 1939, 11, 153.
323. Sato R.U., Byerrum Ch.D. Boll - J.Biol.Chem.  
1958, 224, 713.
324. Сергеева В.Н., Тельшева Г.М., Эриньш П.П. - Тр.ИЛП АН  
Латв.ССР, 1962, 24, 79.

325. Verlyn G.P., Mark R.E. - For. Prod.J., 1965, 15, 140.
326. Пех К., Гресин М.В., Биохимические методы анализа растений, М, 1960, 529.
327. Давда Э.Э., Одинцов П.Н. - Изв.АН Латв.ССР, 1967, 1, 36.
328. Крейцберг З.Н., Сергеева В.Н., Грабовский Я.К., Сб.Химия древесины 2, Рига, 1968, 9.
329. Крейцберг З.Н., Сергеева В.Н., Грабовский Я.К., Сб.Химия древесины 2, Рига, 1968, 13.
330. Хрол Ю.С., Громов В.С., Сб.Химия древесины 1, Рига, 1968, 287.
331. Richtzenhain H., Dryselius E. - Svensk Papperstidning, 1953, 56, 9, 324.
332. Sohn A.W. - Das Papier, 1950, 4, 379.
333. Беллами Л., Инфракрасные спектры сложных молекул, Изд. ИЛ, М. 1963, 23 и 106.
334. Harrington K.J., Higgins H.G., Michell A.J. - Holzforschung, 1964, 18, 108.
335. Пилипчук Ю.С., Пен Р.З., Финкельштейн А.В., Сб.Химия древесины 1, Рига, 1968, 45.
336. Jones E.J. - Tappi, 1949, 32, 167.
337. Durie J.A., Lurch B.M., Sternhell S. - Austral.J.Chem., 1960, 13, 156.
338. Kolbe S., Ellefsen O. - Tappi, 1962, 45, 163.
339. Сергеева В.Н., Крейцберг З.Н. Сб. Доклады на советско-финском симпозиуме по химии древесины с 12 по 14 июня 1968 г., г. Ленинград, Изд. Лесотехн. академии им. С.М. Кирова.