

# Лекция 4 Организация древесины на клеточном уровне I

1 Особенности клеточного строения древесины 2 Камбий и его функции в растущем дереве 3  
Этапы образования и роста новых клеток древесины 4 Основные типы клеток древесины 5  
Живые и мертвые клетки древесины 6 Способы сообщения между полостями соседних клеток  
древесины

Для чего изучать клеточное строение ?

# При изучении строения древесины на клеточном уровне

- микроскопического строения, тонкие срезы древесины (толщиной 15-20 мкм) окрашиваются специальными веществами,
- монтируются на предметные стекла и просматриваются в проходящем свете при помощи светового микроскопа при 100-150- кратном увеличении.
  - Изучение микроскопического строения можно производить и в отраженном свете.
    - Более сложным, но и предоставляющим более широкие возможности и дающим более интересные результаты является применение электронной микроскопии.

# Знание основ клеточного строения древесины

крайне важно во многих областях древесиноведения.

- Микроскопическое строение является базой для понимания многих физических и механических свойств древесины,
  - причин и закономерностей их изменчивости,
  - как между различными породами, так и в пределах одной породы или одного дерева.

Оно позволяет правильно понимать признаки макроскопического строения.

- Точное определение древесин многих пород возможно только по признакам микроскопического строения.
  - Изменения клеточного состава и особенностей строения клеток древесины могут быть связаны с изменениями условий роста деревьев, климатическими изменениями, изменениями состояния деревьев.

# **1 Особенности клеточного строения древесины**

Как и все растения,

древесные растения имеют клеточное строение.

- Любая клетка растения состоит из оболочки и полости, заполненной у живых клеток протопластом.
- ❖ Главная особенность клеток древесины заключается в том,
  - что большинство их — мертвые клетки (т.е. только оболочки отмерших клеток с полостью, заполненной водой или воздухом),
  - выполняющие, тем не менее, определенные функции в растущем дереве.

# У древесных растений различают первичную и вторичную ксилему.

- Первичная ксилема образуется дифференциацией клеток специализированной меристемы — прокамбия, образовавшегося после формирования новых побегов апикальной меристемой.
- Она расположена относительно тонким слоем вокруг клеток сердцевины, находящихся в самом центре побегов и ствола.
- Из клеток прокамбия между первичной ксилемой и первичной флоэмой образуются и камбиальные клетки, в процессе деления которых в дальнейшем **формируются клетки вторичной ксилемы, или древесины.**
  - Именно эти клетки и составляют всю массу ствола и побегов древесных растений.

# **2 Камбий и его функции в растущем дереве**

# Образование всех новых клеток древесины

происходит из камбиальных клеток.

- Поскольку камбиальные клетки в древесине расположены непрерывным тонким слоем,
  - все процессы, происходящие при образовании новых клеток, по меньшей мере, на смежных в тангенциальной плоскости участках ствола,
  - должны быть тесно взаимосвязаны и взаимно согласованы во времени.

# Камбиальные клетки,

составляющие образовательную ткань древесного растения, располагаются непрерывным слоем толщиной в одну клетку (камбиальную инициаль) между ксилемой и флоэмой по всей поверхности ветвей, ствола и корней.

- Примыкающие к камбиальной инициали со стороны флоэмы и ксилемы клетки образуют камбиальную зону.
- Камбиальная зона в период покоя в радиальном направлении включает в себя около 5 клеток. В период интенсивного деления число клеток камбиальной зоны может достигать до 10.

# Тонкостенные камбиальные клетки

остаются живыми на протяжении всей жизни дерева

- ❖ (следовательно, не исключено, что отдельные клетки некоторых пород живут в течение нескольких сот или даже тысяч лет, однако эти клетки постоянно делятся и обновляются).

# Камбиальные клетки могут быть двух ТИПОВ:

- веретеновидные инициали — вытянутые камбиальные клетки, образующие основную массу клеток и волокон в древесине и лубе;
- и лучевые инициали — короткие сгруппированные клетки, образующие радиальную (лучевую) паренхиму (рис. 26).

# Размеры инициалей могут значительно различаться

у разных древесных пород. так, у *Pinus strobus* длина веретеновидных инициалей составила 3,20 мм, *Ginkgo* — 2,20 мм, *Myristica* — 1,31 мм, *Pyrus* — 0,53 мм, *Populus* — 0,49 мм, *Fraxinus* — 0,29 мм, *Robinia* — 0,17 мм (Bailey, 1920a).

- Отчасти разные размеры камбиальных инициалей определяют и разные размеры клеток вторичной ксилемы,
  - однако у многих клеток в большей степени на окончательные размеры влияет рост растяжением (см. ниже).

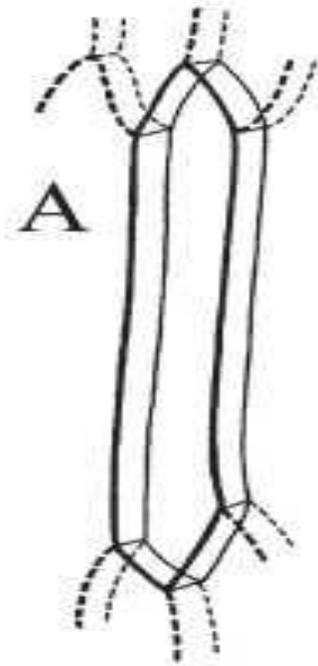
# Размер камбиальных инициалей

даже одного типа не остается постоянным в течение жизни дерева (табл. 25).

- В пределах одного дерева и года прироста размеры инициалей могут изменяться и по высоте ствола, и в течение сезона.
  - К концу сезона роста длина камбиальных клеток у многих видов древесных растений увеличивается.

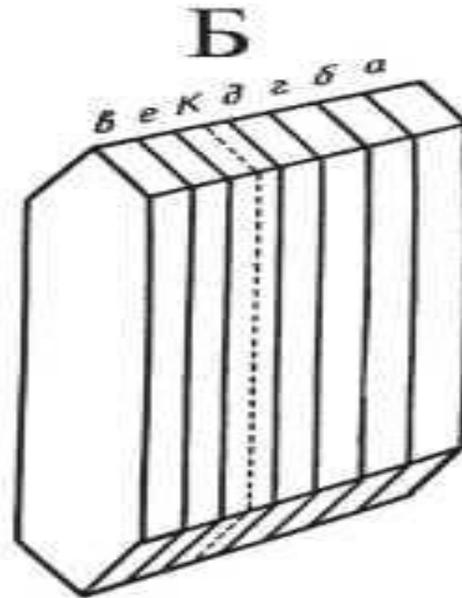
# Схема строения камбиальных слоев: (А)

А — инициальная веретеновидная клетка камбия; пунктиром показана плоскость следующего деления;



# Схема строения камбиальных слоев: (Б)

- Б — схематичное изображение последовательности образования новых клеток флоэмы (в, е) и ксилемы (а, б, г, д) из инициальной клетки камбия (к).



# Схема строения камбиальных слоев: (В, Г)

*В* — неярусный камбий (грецкий орех, тангенциальный разрез);

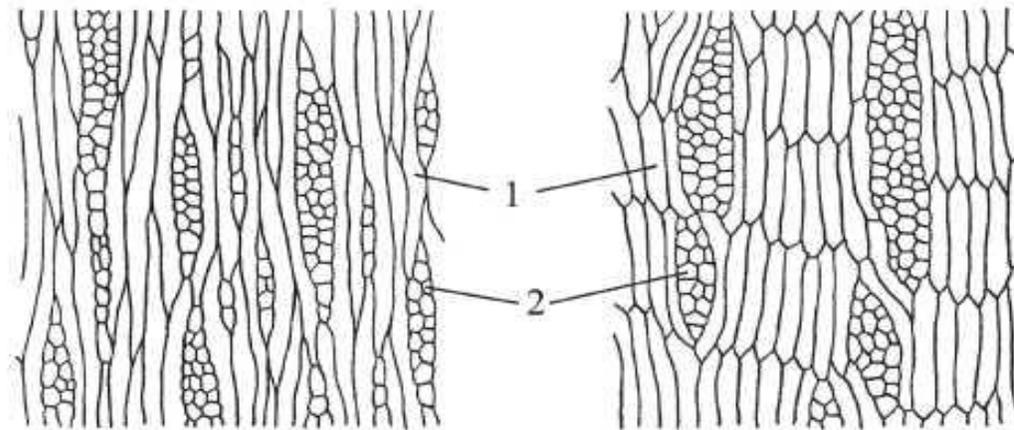
*Г* — ярусный камбий (акация белая, то же).

*1* — веретенок

*В*

*Г*

*унициалы.*



# Взаимное расположение камбиальных инициалей

также может быть разным — ярусным или неярусным (рис. 26 В, Г),

- что приводит к формированию древесины с различным соответствующим расположением клеток.

# **3 Этапы образования и роста новых клеток древесины**

1 Этап

Образование новых клеток в древесине сводится к нескольким этапам.

- **Первым этапом** является *деление материнской клетки камбия*. Различают три типа деления камбиальных инициалей.
- Основным типом деления камбиальных инициалей, в результате которого образуется подавляющее большинство клеток древесины и коры, является *периклиналиное деление*, которое происходит в радиальном направлении.
- При этом в результате деления одной камбиальной инициали могут образовываться либо две клетки флоэмы, либо четыре клетки ксилемы.
  - Таким образом, в сторону древесины всегда откладывается больше клеток, чем в сторону луба.

# По мере увеличения длины окружности ствола

в процессе роста дерева, происходят *мультипликативные (антиклинальные) деления* (в тангенциальном направлении).

- В результате этих делений образуются новые веретеновидные инициали, и обеспечивается целостность камбиального слоя.
- Процесс таких делений обязательно сопровождается процессом выпадения «лишних» инициалей, что, очевидно, приводит к постепенному обновлению клеток инициалей.

# Образование новых лучевых инициалей,

клеток древесной паренхимы и клеток, образующих вертикальные смоляные ходы, происходит в результате *поперечных делений* веретеновидных камбиальных клеток.

- Переход клеток камбия в активное состояние определяется, прежде всего, температурой воздуха;
  - в отдельном дереве этот процесс распространяется от вершины к основанию (с разницей, достигающей до 10 дней).
- Активность и деятельность камбия в течение сезона зависят от многих факторов.

# Основной характеристикой клеточных делений

является *продолжительность клеточного цикла*, равная промежутку времени между двумя последовательными делениями камбиальной клетки.

- По данным ряда авторов, продолжительность клеточного цикла хвойных пород составляет в среднем порядка 10 дней, изменяясь от 4 до 28 дней (Ваганов, Шашкин, 2000).

# На количество образовавшихся клеток

кроме продолжительности клеточного цикла большое влияние оказывает продолжительность периода делений в течение сезона,

- которая зависит от многих факторов,
  - начиная с климатических особенностей региона и сезона и
  - заканчивая особенностями конкретного дерева или участков его ствола.

2 Этап

# второй этап (фаза) образования клеток

— *рост растяжением.*

- В начале этой стадии клетки обладают протопластом и пластичной, насыщенной водой первичной оболочкой, а их размер соответствует размеру материнской камбиальной инициали.
- Считается, что рост растяжением обусловлен интенсивным осмотическим поглощением клеткой воды, поступающей в вакуоли.
- Рост растяжением обеспечивается постоянной работой протопласта,
  - который синтезирует и откладывает изнутри на первичную оболочку новые микрофибриллы целлюлозы и вещества матрикса.

Растяжение каждой клетки обычно наиболее выражено в каком-то одном направлении.

- Производные лучевых инициалей претерпевают сравнительно небольшие изменения.
- Разница между стоячими и лежащими клетками лучей уже видна в камбии и основной рост клеток лучей происходит в радиальном направлении.
- Обычно клетки лучей остаются паренхимными (у части из них впоследствии возникают и вторичные оболочки);
  - содержимое этих клеток сильно не изменяется, т.к. и сами лучевые инициали часто содержат крахмал и таннины.

# Клетки, развивающиеся в членики крупных сосудов,

в продольном направлении могут не увеличиваться вовсе или увеличиваются незначительно.

- Зато в радиальном и тангенциальном направлениях они могут увеличиваться очень сильно (у некоторых пород высота членика сосуда оказывается меньше его ширины).

Такое разрастание неизбежно оказывает влияние на соседние клетки:

- они оттесняются со своего первоначального места и строгая рядность, определяемая строгой рядностью камбиальных клеток, оказывается сильно нарушенной,
  - а сами клетки — часто сильно деформированными.

# В некоторых сосудах отдельные членики,

наоборот, сильно вытянуты при относительно небольших поперечных размерах;

- членики таких сосудов образуются за счет сильного растяжения в продольном направлении.
- трахеиды и волокна в меньшей степени увеличиваются в радиальном и тангенциальном направлении,
  - но могут значительно удлиняться.

# Размеры трахеид хвойных,

например, в тангенциальном направлении почти не изменяются,

- вдоль волокон увеличиваются на 20% (небольшое увеличение, определяемое значительной длиной самих камбиальных инициалей у хвойных),
- а в радиальном направлении увеличиваются сильно — в 6-8 раз при образовании ранних трахеид
- и в 2-2,5 раза при образовании поздних.

# У лиственных пород

трахеиды больше увеличиваются в поперечных направлениях, а волокна либриформа — в продольном.

- Окончательный размер каждой клетки определяется сочетанием двух показателей
  - — *скорости роста* и
  - *продолжительности роста*.

# К концу этого этапа роста

клетка приобретает окончательные размеры,

- но все еще обладает тонкой (первичной) оболочкой.
- Для некоторых клеток древесины *с завершением этой фазы*
  - заканчиваются и все процессы, связанные с образованием и ростом клеток.

Скорость радиального роста трахеид сосны обыкновенной составляла

1,5-2,5 мкм/сут (Wodzki, 1971), дугласии (*Pseudotsuga menziesii*) — 1,52,0 мкм/сут. (Dodd, Fox, 1990).

- Фаза интенсивного роста клеточных оболочек одной клетки относительно коротка.
- Продолжительность этапа радиального роста трахеид сосны обыкновенной изменялась **от 25-30 суток** в начале сезона роста **до 5-10 суток** к концу сезона (Wodzki, 1971).

3 Этап

# третий этап развития клеток

— *фаза вторичного утолщения.*

- Основная масса древесинного вещества откладывается в фазу вторичного утолщения.
  - В течение этой фазы образуется толстая вторичная оболочка и происходит *лигнификация* клеточных оболочек.

Вторичные оболочки образуются у всех прозенхимных клеток

- хвойных (ранние и поздние трахеиды)
- и лиственных (членики сосудов, трахеиды, волокна либриформа) пород.

# У некоторых пород вторичные оболочки образуются

и в паренхимных клетках.

- Однако такие клетки не отмирают сразу и остаются живыми, обычно до перехода слоя древесины из заболони в ядро.

Показателем интенсивности образования вторичной оболочки является *скорость увеличения площади поперечного сечения клеточной оболочки* .

- Этот показатель у *Tsuga canadensis* составил 0,1-0,2 мкм<sup>2</sup>/сут. (Skene, 1972);
- у *Pseudotsuga menziesii* он изменялся от 4-5 мкм<sup>2</sup>/сут. до 10-15 мкм<sup>2</sup>/сут. у деревьев с хорошо развитой кроной в начале сезона (Dodd, Fox, 1990).
- Скорость увеличения площади поперечного сечения клеточной оболочки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) составляла 5-10 мкм<sup>2</sup>/сут. (Wodzki, 1971).

# Окончательная толщина клеточной оболочки

определяется не скоростью утолщения, а *продолжительностью* этого периода.

- У хвойных эта стадия может продолжаться
  - до 20 сут. для ранних трахеид
  - и до 55 сут. для поздних.

*Лигнификация* начинается в первичной оболочке,

охватывает срединную пластинку и затем распространяется на вторичную оболочку.

- В результате распределение лигнина в клеточной оболочке оказывается неравномерным, и наиболее лигнифицированными оказываются срединная пластинка и первичная оболочка.
  - В это же время образуются поры в клеточных оболочках и перфорации члеников сосудов.

# Заканчивается эта фаза для большинства клеток древесины

отмиранием протопласта и образованием из его остатков бородавчатого слоя, выстилающего полость клетки изнутри.

- Запрограммированная гибель клетки, происходящая вскоре после ее возникновения, называется *апоптозом*.
- В отличие от окружающих паренхимных клеток, трахеальные элементы за 2-3 часа теряют протопласт, и от живой клетки остается только пустая перфорированная оболочка.

# Апоптоз в трахеидах определяется экспрессией генов,

контролирующих синтез гидролаз.

- Активность гидролаз приводит к распаду тонопласта (вакуолярной мембраны), гидролитическому разложению цитоплазмы в дифференцирующихся клетках до водорасстворимых соединений и полному автолитическому разрушению содержимого клетки.

# Одновременно с завершением формирования утолщения

тонопласт теряет целостность, остатки цитоплазмы и нелигнифицированные участки первичной оболочки разрушаются гидролазами.

- Образовавшиеся перфорации и поры объединяют трахеиды и сосуды в общую транспортную сеть (Гамалей, 2004).
- После разрушения вакуоли ее содержимое становится экссудатом, транспортируемым по ксилеме.
- Это необходимо для полного очищения клеточных полостей, заполнения их водным раствором, и возможности и готовности функционирования новых клеток древесины как водопроводящих элементов.

# **4 Основные типы клеток древесины**

По типу

все клетки древесины делятся на две  
большие группы

- паренхимные
- и прозенхимные.

## *4.1 Паренхимные клетки*

# *Паренхимные клетки*

— это большей частью тонкостенные клетки, имеющие в различных направлениях примерно равную длину — отношение длины к диаметру составляет примерно 2:1 (за исключением веретеновидной паренхимы).

- Размеры этих клеток обычно не превышают 0,1 мм. Количество паренхимных клеток в древесине наших древесных пород обычно невелико — всего 5-10%.

# Однако известны породы,

древесина которых содержит гораздо больше паренхимных клеток или даже в основном состоит из них.

- Так, в древесине бальзы (*Ochroma pyramidale*) около 74% приходится на клетки древесной паренхимы и около 18% — на клетки лучевой паренхимы;
- в древесине баобаба (*Adansonia spp.*) — до 88% на клетки древесной паренхимы;
- в древесине цейбы (*Ceiba pentandra*) — около 51% на клетки древесной паренхимы и около 7% — на клетки лучевой паренхимы.

# В растущем дереве паренхимные клетки выполняют множественную функцию,

участвуя тем или иным образом во всех физиологических процессах дерева и организуя работу всей древесины.

- Определенное участие эти клетки принимают даже в функционировании примыкающих к ним мертвых клеток древесины.
- Наиболее важная функция паренхимных клеток — запасающая функция.
  - В протопласте живых паренхимных клеток откладываются питательные вещества в виде сахара, крахмала, жиров и белков.

# Паренхимные клетки являются физиологически активными клетками,

обеспечивают иммунитет живой древесины (защитная функция) и определяют ее биостойкость в растущем дереве.

- Они могут синтезировать различные вещества и направлять их к определенным частям растения, например живицу к местам поранения ствола.
- Еще большее значение для дерева имеет выработка этими клетками различных веществ, участвующих в закупорке полостей или пор поврежденных клеток и изоляции функционирующих водопроводящих путей от участков с нарушенной функцией водопроведения.

# Паренхимным клеткам присуща и проводящая функция,

поскольку в их оболочках имеются поры.

- Однако они проводят не воду с минеральными веществами в крону дерева,
- ❖ а растворенные продукты фотосинтеза для того,
  - чтобы отложить их в виде запасных питательных веществ,
  - или мобильные углеводы к камбиальной зоне после преобразования из запасных веществ.

Паренхимные клетки, безусловно, **ВЫПОЛНЯЮТ И механическую функцию,**

особенно после формирования у них вторичной оболочки.

- Наиболее ярко это прослеживается у некоторых тропических пород, имеющих очень большой процент паренхимных клеток, с одной стороны, и достаточно мощный ствол и крону — с другой.

## 4.2 *Прозенхимные* клетки

# Второй тип клеток — *прозенхимные* клетки, или *волокна*,

сильно вытянуты в одном направлении и могут достигать в длину нескольких миллиметров;

- отношение длины к диаметру у этих клеток может достигать 100:1 и даже 400:1.
- К прозенхимным клеткам относятся трахеиды, волокна либриформа, сосуды.
  - Древесина многих пород на 90-95% состоит из этих клеток.
- Прозенхимные клетки выполняют механическую и проводящую функцию в древесине растущего дерева и у большинства пород определяют практически все свойства древесины как материала.
  - Виды клеток древесины и луба хвойных и лиственных пород в связи с типом образующих их камбиальных инициалей приведены на рисунке 27.

# Рис.27 Основные клетки древесины и луба хвойных пород, производные веретеновидных инициалей

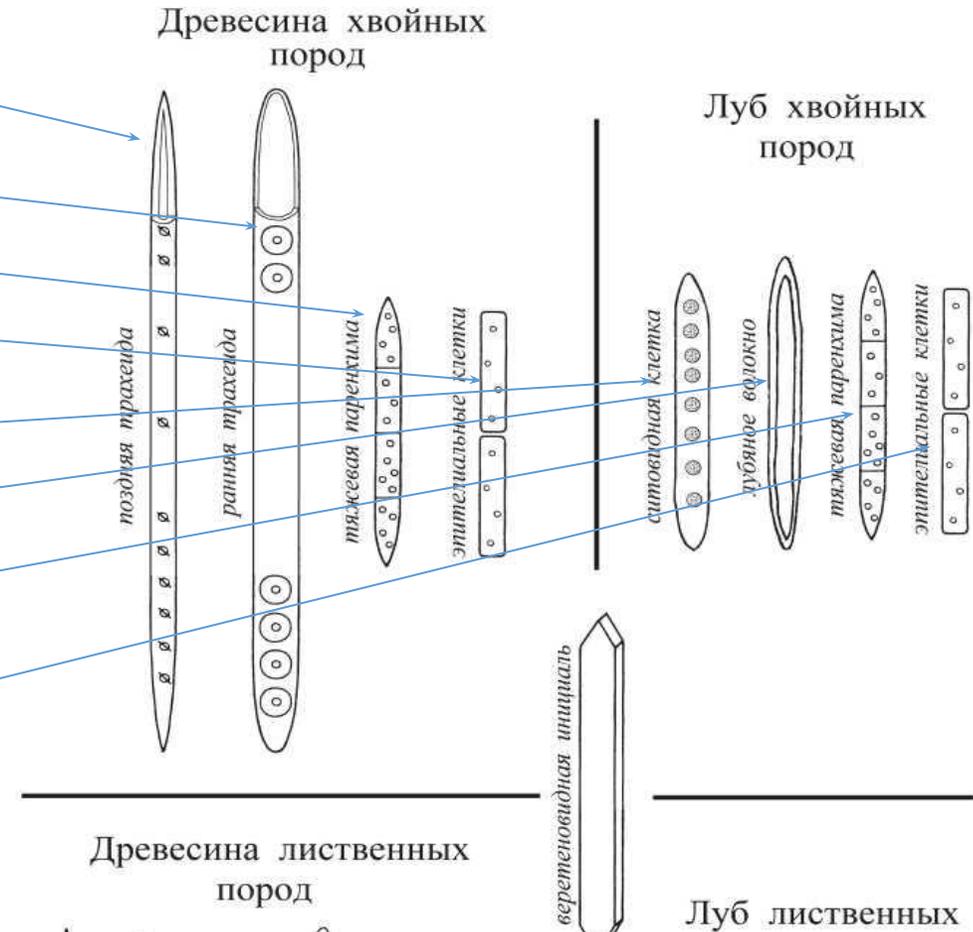
Поздняя трахеида

Ранняя трахеида

Тяжевая паренхима

Эпителиальные клетки

- Ситовидная клетка
- Лубяное волокно
- Тяжевая паренхима
- эпителиальные клетки



# Рис.27 Основные клетки древесины и луба лиственных пород, производные веретеновидных инициалей

волокно либриформа

волокнистая трахеида

сосудистая трахеида

мелкий сосуд

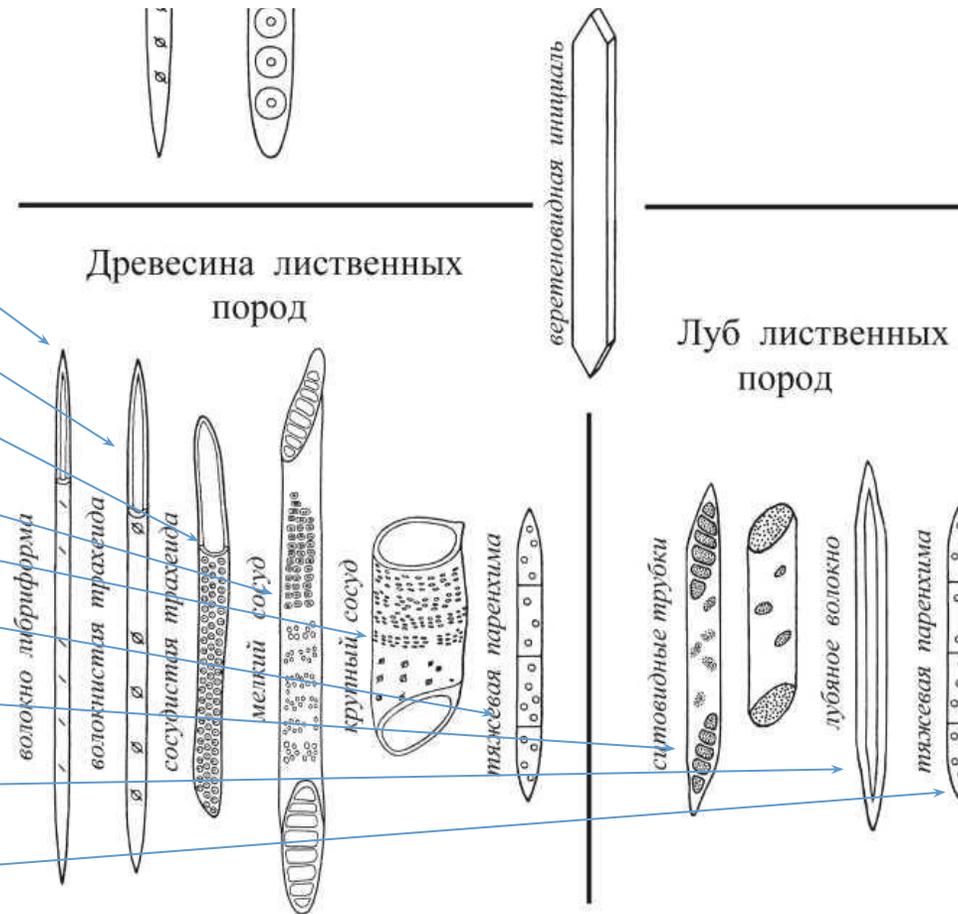
крупный сосуд

тяжевая паренхима

• ситовидные трубки

• лубяное волокно

• тяжевая паренхима



# **5 Живые и мертвые клетки древесины**

# Непосредственно после деления камбиальных клеток

все молодые вновь образованные клетки древесины (трахеиды, волокна, сосуды) являются живыми и имеют протопласт.

- Продолжительность жизни большинства этих клеток не большая — обычно до нескольких дней.
- По мере образование новых клеток в течение периода вегетации большая часть клеток, образовавшихся раньше в этот же период вегетации, постепенно лигнифицируется и отмирает.

Как уже отмечалось, **при отмирании живые клетки**  
**древесины**

утрачивают протопласт, а их полости заполняются водой, и только в таком состоянии клетки (их оболочки) начинают функционировать в растущем дереве как водопроводящий элемент.

- У большинства древесных пород в зрелом возрасте древесина в основном — на 90-95% — состоит из мертвых клеток.
- Некоторые части древесных растений (ядро, спелая древесина) практически полностью состоят из мертвых клеток.

# В физиологически активной части ствола

— в древесине заболони, среди подавляющей массы мертвых клеток имеются относительно равномерные вкрапления имеющих цитоплазму живых клеток.

- В основном это паренхимные клетки, продолжительность жизни которых может быть относительно большой.
- Эти клетки обычно отмирают только с переходом годичного слоя из заболони в спелую древесину или ядро.
  - Поэтому продолжительность их жизни зависит от ширины заболони конкретной древесной породы или дерева.

# Распределение живых клеток по радиусу ствола

у различных древесных пород разное:

- у заболонных пород их количество постепенно уменьшается от коры к центру ствола (сердцевине);
- у спелодревесных и заболонных пород живые паренхимные клетки располагаются только в заболони, причем их количество постепенно уменьшается от коры к внутренней границе заболони (рис. 28).

Рис.28 **Характер распределения живых паренхимных клеток по радиусу ствола**



Рис. 28. Характер распределения живых паренхимных клеток по радиусу ствола



# Живые паренхимные клетки,

соединяясь друг с другом, образуют единую сложную сеть, распространяющуюся среди жестких каркасов оболочек отмерших клеток.

- Эта сеть охватывает не только заболонь, но через камбиальный слой соединяется с живыми клетками луба.
- В результате каждая мертвая клетка в древесине обязательно имеет контакт с живыми паренхимными клетками.

# Живые паренхимные клетки древесины

— это особые клетки.

- Они заключены в жесткие мертвые ткани основной массы древесины и не способны к делению или росту,
  - за исключением прорастания клеток паренхимы внутрь сосудов при образовании тиллов и образования раневых тканей после повреждения участка ствола.
- В то же время эти паренхимные клетки играют крайне важную роль и определяют функционирование древесины и все изменения, происходящие в уже отмершей по сути древесине.

# Содержимое живых клеток

— клеточный сок, обычно имеет кислую реакцию ( $\text{pH} = 4-5$ );

- величина  $\text{pH}$  клеточного сока в течение сезона изменяется.
- Кислотность клеточного сока древесины имеет очень большое значение
  - и для формирования древесины,
  - и в жизни дерева,
  - и на практике при переработке древесного сырья
    - (отрицательно влияет, например, на взаимодействие частиц древесины с цементом при производстве различных цементно-стружечных материалов).

- После рубки дерева камбий и паренхимные клетки древесины и луба отмирают не сразу. Пока сохраняется достаточное количество воды в окружающих тканях, даже через несколько месяцев после рубки дерева, клетки остаются живыми. В результате на срубленных стволах, бревнах и даже коротких отрезках стволов, из спящих почек могут развиваться новые побеги; по границе древесины и коры на торцах или продольных разрезах образуется разрастание в виде каллюса.

# **6 Способы сообщения между полостями соседних клеток древесины**

# Оболочки всех клеток древесины

плотно «подогнаны» друг к другу и крепко соединены межклеточным веществом.

- Но размеры даже самых крупных клеток крайне малы, и для выполнения проводящей функции все клетки (полости клеток) должны сообщаться между собой отверстиями в оболочках,
  - которые позволяли бы воде переходить из одной клетки в другую.

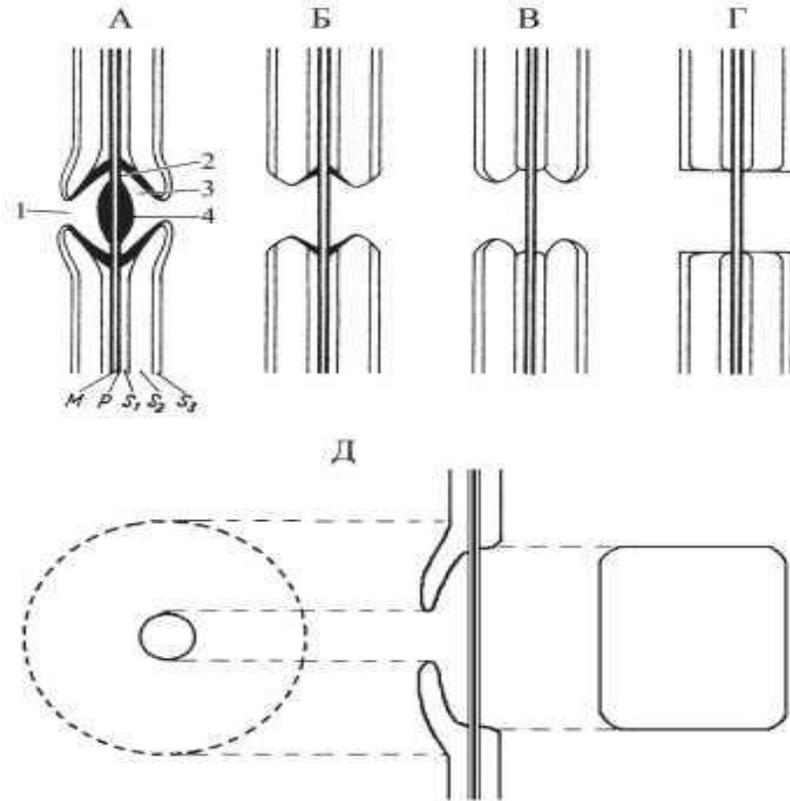
рис. 29. Схематичное изображение типов пор:

А — пара окаймленных пор в трахеидах хвойных пород: *1 — канал поры; 2 —*

*маргинальная зона; 3 — полость поры; 4 — торус; Б-Г — пары простых пор в волокнах, сосудах и*

*паренхиме лиственных пород, соответственно; Д — полуокаймленная пора хвойных пород: слева вид со стороны трахеиды, справа — со стороны паренхимной клетки.*

*Слои клеточных оболочек, изображенные на всех типах пор, подписаны общепринятыми буквенными обозначениями только на окаймленной поре.*



# Существуют различные типы отверстий в клеточных оболочках.

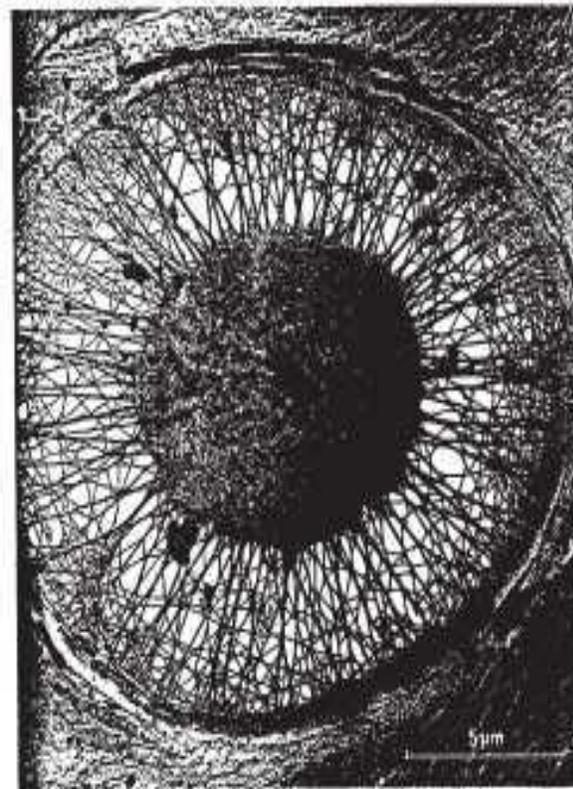
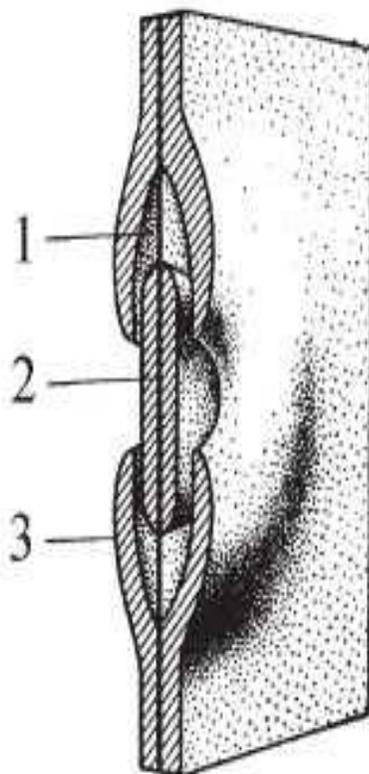
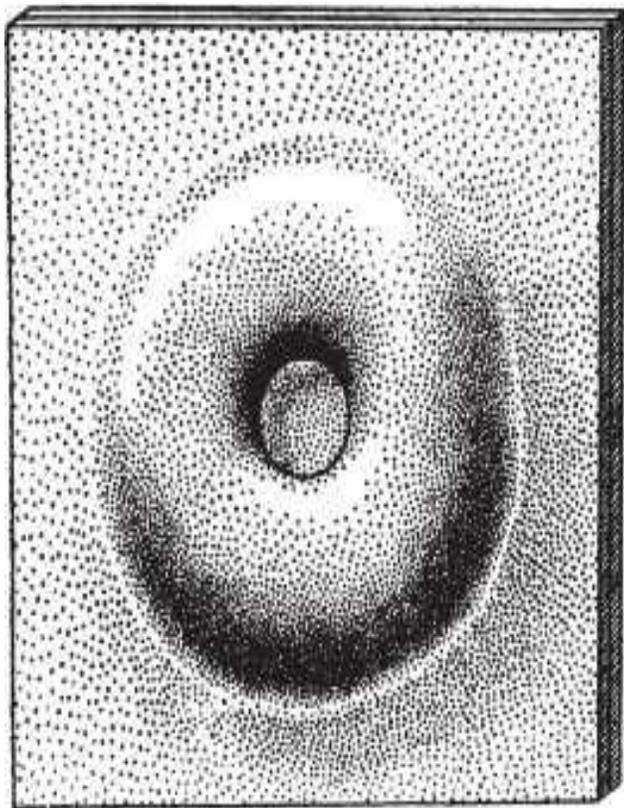
- Наиболее распространенным типом отверстий в клеточных оболочках являются *поры*,
  - представляющие собой парные отверстия или не утолщенные (без вторичной оболочки) участки клеточной оболочки.

# Различают

- *простые* (всегда открытые)
- и *окаймленные* (сложные, закрывающиеся) поры,
  - которые могут иметь округлые и щелевидные отверстия в клеточных оболочках (рис. 29 и 30).
- Простые и окаймленные поры могут встречаться в различных клетках древесины как хвойных, так и лиственных пород.

рис. 30. Окаймленная пора хвойных:

*A* — вид на радиальной стороне оболочки; *B* — в разрезе: 1 — полость поры, 2 — торус, 3 — окаймление поры; *C* — электронная фотография: хорошо видны торус и сетевидная маргинальная зона.



# Мембрана простых пор может иметь отверстия или вовсе отсутствовать.

- Само отверстие поры может быть различной формы;
- форма отверстий пор имеет значение при определении древесной породы по древесине.
- Большое значение при определении древесины имеет рисунок взаимного расположения пор в оболочке разных клеток.

# Презентация окончена

Спасибо за внимание

<sup>1</sup> Леонтьев, Л. Л. Древесиноведение и лесное товароведение: Учебник. — 2-е изд., стер. — СПб.: Издательство «Лань», 2018. — 416 с.: ил. (+ вклейка, 16 с.).