

Лекция 4

Ямчатость стебля

Общие положения

Особенности строения древесины и луба карельской березы, как это видно из предыдущей лекции, дают основание рассматривать “карелистость” как проявление синдрома ямчатости стебля. К такому же убеждению пришли в свое время и некоторые другие исследователи (Atanasoff, 1967; Петерсон, Шварцбах, 1975). Ямчатость стебля (stem pitting) – весьма распространенная неспецифическая реакция древесных растений на многие и разнообразные по своей природе неблагоприятные воздействия. Разумеется, морфологическое проявление этого аномального изменения в каждом конкретном случае в той или иной мере модифицируется видовыми особенностями растения–носителя этого синдрома и спецификой денормализующего агента (фактора). Какая–то доля специфики, как мы уже отмечали, обязательно присутствует при любом неспецифическом воздействии как неизбежный компонент диалектического единства









Причина возникновения ямчатости на поверхности древесинного цилиндра не во всех случаях выяснена. Когда возбудитель этого изменения неизвестен, многие исследователи склонны предполагать вирусную инфекцию, например, ямчатость стебля у яблони, груши, сливы. Иногда причины вовсе не рассматриваются, отмечается лишь сам факт возникновения такого рода аномалий, скажем, ямчатость стебля у ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.) (Huuri, 1978), у видов цитрусовых (*Citrus* L.) (Carpenter, Furr, 1960).

Детальное изучение ямчатости стебля у некоторых цитрусовых показало, что характерные структурные изменения вызывает вирус Tristeza или группа вирусов, вызывающих синдром желтухи (Schneider, 1957, 1973). Выяснено, что у яблони в некоторых случаях такое заболевание вызывает вирус ямчатости ствола – SPV (Hilborn et al., 1965). Работами М. Конти и Р. Милно (Conti, Milno, 1985), М.К. Корбета и Д. Уилда (Corbett, Wild, 1985) показано, что у винограда (*Vitis vinifera* L.) ямчатость стебля вызывают вирусоподобные частицы, обнаруженные во флоэме и камбиальной зоне больных растений. Установлено также, что вирус ямчатости ствола переносится насекомыми, повреждающими побеги (Wallace, 1951), а также передается при прививках (Graniti, Martelli, 1965; Rumbos, Avgelis, 1985; Savino et al., 1985). Вместе с тем имеются убедительные доказательства, что ямчатость стебля может возникать и без участия вирусной инфекции, например, при несовместимых прививках в зоне соединения подвоя и привоя у сосны лучистой (*Pinus radiata* D. Don.) (Copes, 1980), у видов сливы (*Prunus* L.) (Mosse, Garner, 1954).

При этом наряду с ямчатостью в местах соединения компонентов прививки возникают наплывы древесины так называемая “зобоватость” ствола (Jones, 1974). В последних работах показано, что ямчатость стебля при несовместимых прививках морфологически не отличается от структурных изменений при вирусном заболевании, что убедительно подтверждает неспецифичность ямчатости стебля, проявляющейся как ответная реакция на разные по природе денормализующие воздействия.

Ямчатость стебля в большинстве случаев становится видимой после отделения коры. На поверхности древесинного цилиндра ствола или ветви, по данным выше упомянутых авторов, хорошо видны зоны локального замедления радиального прироста древесины. Углубления, как и у карельской березы, имеют вид удлиненных желобков, относительно прямых или извилистых, но ориентированных всегда параллельно осевым структурным элементам древесины. Длина “желобков” варьирует в широких пределах: от 2–3 мм до нескольких сантиметров (Millucan et al., 1964; Graniti, Martelli, 1965). Этим углублениям в древесине сопутствуют крупные, занимающие углубления в древесине, скопления склереид в лубе, что было показано работами Л.Л. Новицкой (1998, 2000 и др.).

Микроструктурные изменения в древесине стебля при формировании аномальной, “ямчатой”, древесины у разных видов при различных причинах возникновения в основном сходны. В литературе имеются подробные описания этих изменений (Mosse, Garner, 1954; Smith, 1954; Carpenter, Furr, 1960; Hilborn et al., 1965; Copes, 1980), согласно которым, аномальные перестройки в древесине начинаются с дедифференциации (дезинтеграции по Т. Моссе и Р. Гарнер)

В результате изменений в лучевых инициалах происходит расширение лучей, их слияние и образование скопления недифференцированных изодиаметрических клеток с тонкими неодревесневшими оболочками. Впоследствии оболочки некоторых клеток аномальной паренхимной зоны после вторичного утолщения одревесневают (Schneider, 1957). Протопласты большинства клеток приобретают темно-коричневый цвет вследствие накопления гумми и фенольных соединений (Hilborn, Hyland, McCrum, 1965). У хвойных расширение лучей сопровождается усиленным образованием патологических смоляных ходов (Copes, 1980). Развитие ямчатости вызывает нарушение ориентации осевых структурных элементов, древесина становится свилеватой (Sweet, Thulin, 1973). Физиологические изменения в процессе возникновения синдрома ямчатости стебля были нами рассмотрены на примере карельской березы.

Судя по данным литературы, синдром ямчатости стебля по характеру микроструктурных изменений является неспецифичным по отношению к факторам, его вызывающим, и одинаково (по крайней мере, однотипно) проявляется у разных видов древесных растений.

Мы наблюдали ямчатость стебля у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой и ольхи серой (*Alnus incana* L. Moench) (Коровин, 1984; Коровин и др., 1985; Коровин, 1987а, б). В литературе эти примеры проявления stem pitting ранее не были описаны.

Ямчатость стебля у сосны обыкновенной

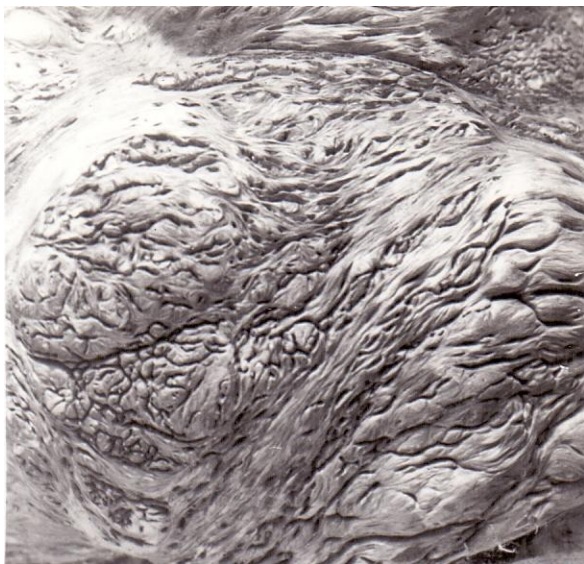
Синдром ямчатости стебля у сосны обыкновенной связан с развитием наплывов на стволах и ветвях. Наплывы могут быть односторонними или окольцовывать ствол, быть сферическими или неправильной формы со многими центрами пролиферации и захватывать отрезок ствола протяженностью 2–3 метра. Иногда наплывы в виде четок распространяются почти по всему стволу, переходя на ветви. Эти аномальные образования можно наблюдать и у десяти – двадцатилетних растений, но чаще или более явно они проявляются на деревьях в спелых или перестойных насаждениях.

Частота встречаемости деревьев с наплывами очень неравномерна. Если за тридцать полевых сезонов на пространстве от Закарпатья до Приморья автору этих строк, интересовавшемуся данным вопросом, удалось зафиксировать 5-7 случаев возникновения таких наплывов на сосне обыкновенной, то в ленточных борах Алтая (Тополинский, СтепоМихайловский и Ребрихинский лесхозы) в некоторых выделах из одной точки можно было наблюдать до десяти сосен, несущих эти новообразования.

Для ленточных боров Алтая характерно и то обстоятельство, что в них почти столь же высока частота встречаемости “ведьминых метел”. Иногда одни и те же растения несут и наплывы, и “ведьмины метлы”, хотя чаще “ведьмины метлы” встречаются на деревьях без наплывов. Подробнее о “ведьминых метлах” пойдет речь позднее.







По нашим наблюдениям, частота возникновения наплывов в ленточных борах Алтая связана с положением древостоев в рельефе – на высоких экспозициях (вершины грив, дюн и их склоны) число растений с наплывами значительно больше, чем на пониженных равнинных участках. При этом сами высотные отметки (абсолютные или относительные) для реализации этой закономерности не столь существенны, как комплекс микроклиматических, почвенных и лесотипологических особенностей, приуроченных к указанным рельефным разностям. В неблагоприятных условиях, в низкобонитетных и низкополнотных древостоях, приуроченных к вершинам грив, растений с наплывами значительно больше. В тех же ленточных борах в сосняках первого бонитета, занимающих здесь пониженные экспозиции, мы не нашли ни одного наплыва.



Вероятнее всего, что перечисленные неблагоприятные факторы внешней среды не являются непосредственной причиной возникновения наплывов, однако, в фенотипической реализации результатов воздействия неизвестного денормализующего начала они вне сомнения играют существенную роль.

Низкая полнота, будучи прямым следствием неблагоприятных условий, вместе с тем способствует выживанию практически каждой особи, в том числе и несущей структурные аномалии, т.е. ослабленной. Происходит это из-за низкой конкуренции между соседними растениями, находящимися друг от друга на значительном расстоянии и практически не угнетающими друг друга. И если в высокополнотных древостоях, формирующихся на хорошо увлажненных гумусированных почвах, все ослабленные особи в процессе естественной дифференциации по скорости роста элиминируются, то в низкополнотных они имеют возможность выжить и войти в состав спелых и даже перестойных насаждений, что мы и наблюдали.

Образование наплывов у сосны обыкновенной, как мы уже отмечали, ассоциируется с синдромом ямчатости стебля. В этом случае можно говорить об очень близкой аналогии с карельской березой, особенно с теми ее “формами”, у которых узорчатая аномальная древесина формируется только в наплывах.

Анатомические исследования показали, что первые изменения, приводящие к формированию аномальной зоны, характерной для синдрома ямчатости стебля заметны уже в первом годичном приросте, возле сердцевины. Имея в виду наплывы на стволах (не на ветвях), можно сказать, что возраст наплывов в основном равен тому возрасту дерева, в котором оно

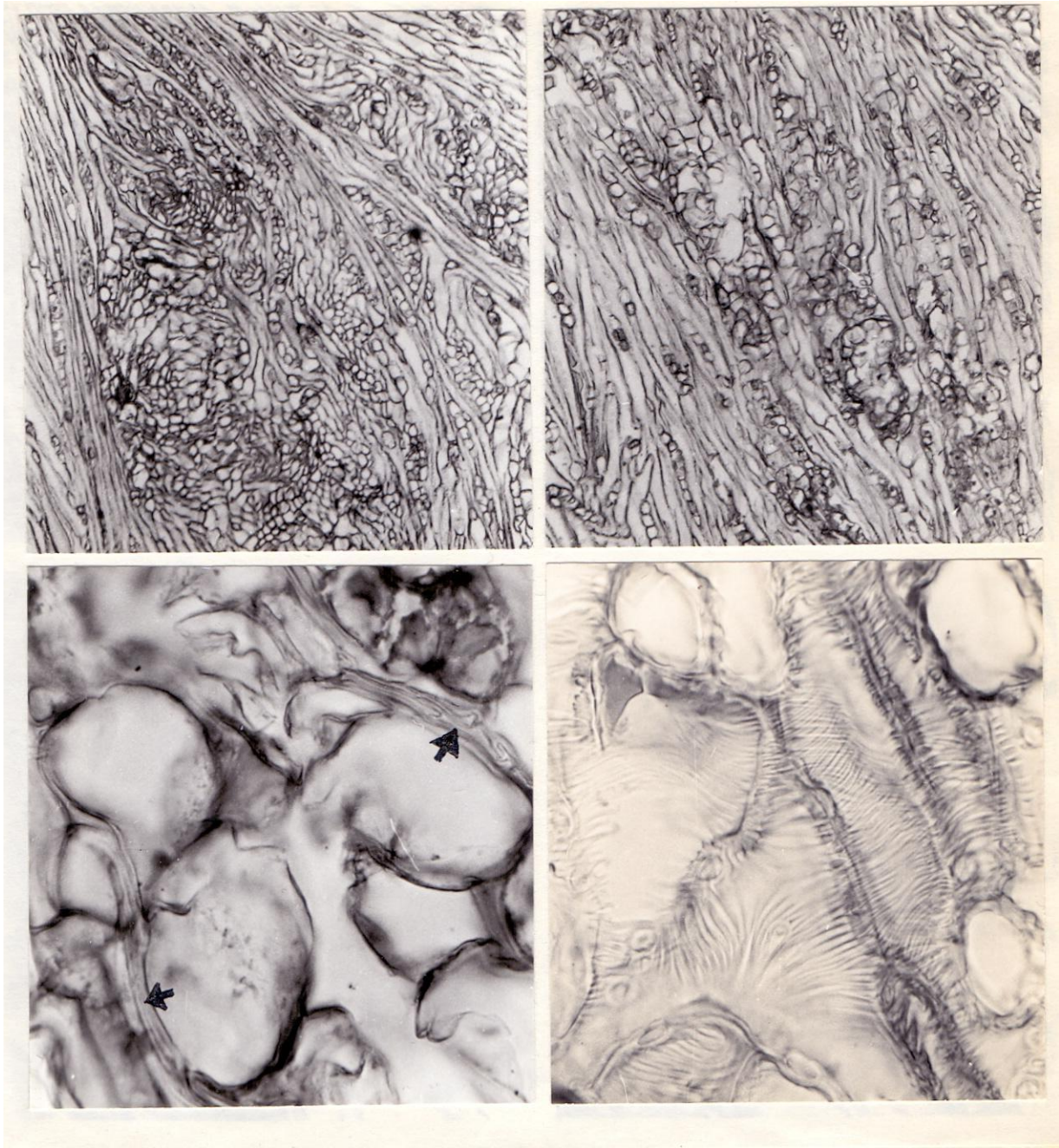
Вероятно, денормализующий фактор как-то влияет на верхушечную меристему побега, в случае стволовых наплывов – лидирующего. Это дает основание предполагать, что и "ведьмины метлы", и наплывы возникают под влиянием одного и того же воздействия. Очевидно, быстрое развитие патологического процесса приводит к образованию "ведьминой метлы", более медленное его течение – к тому, что измененные, но сохранившие способность делиться клетки верхушечной меристемы успевают дифференцироваться в прокамбий, затем в камбий и только после этого начинают проявляться признаки аномального роста. Причем наплывы далеко не всегда начинают интенсивно расти в первые годы, т.е. при формировании первых годичных колец. Первоначальное изменение, приводящее в дальнейшем к образованию наплыва или "ведьминой метлы", как показали наши наблюдения, может происходить в любом возрасте дерева и в любой части кроны. Мы наблюдали наплывы у основания ствола – в этом случае денормализовалась верхушка побега у сеянца, имевшего возраст несколько лет; в средней части ствола, в верхней и на ветвях разного порядка. Начинающие формироваться наплывы на тонких ветвях в кронах взрослых деревьев часто бывают просто не заметны, так что фактическая частота встречаемости наплывов, надо полагать, значительно больше, чем удалось зарегистрировать визуально.

Развитие структурных аномалий при формировании наплывов у сосны обыкновенной весьма сходно с течением аномальных преобразований в строении древесины при развитии синдрома ямчатости стебля у других древесных растений.

Анализ нескольких серий тангентальных и поперечных срезов, приготовленных из образцов древесины, включающих вместе с сердцевиной зону возникновения наплыва, показал, что некоторые лучи в месте их "выхода" из сердцевины уже аномально расширены.

По нашим наблюдениям, у сосны обыкновенной, как и березы повислой при формировании "карелистой" древесины, углубления на поверхности древесинного цилиндра возникают в зоне изменяющихся лучевых камбиальных инициалей. В норме древесине сосны обыкновенной свойственны линейные, однорядные, редко – частично двухрядные лучи с 1–6 сдвоенными слоями (Грегуш, 1963; Чавчавадзе, 1979). Появление зон локальной депрессии радиального прироста связано с нарушением ритмики антиклинальных делений в камбии и образованием инициалей крупного многорядного луча, продуцирующих в процессе периклинальных делений широкий аномальный луч. В зоне формирования аномального участка древесины число широких лучей быстро возрастает. Соединяясь, они формируют против "дна" образовавшегося "желобка" массу изодиаметрических недифференцированных клеток. Замедление радиального прироста в месте развития аномалии, как и у карельской березы, происходит вследствие замедленного роста растяжением после периклинальных делений.

В древесине наплывов наблюдается усиленная общая паренхиматизация, происходящая не только из-за аномального расширения лучей, но и вследствие значительного возрастания доли тяжелой паренхимы, составляющей обкладки смоляных ходов. Смоляных ходов в древесине наплывов значительно больше, чем в нормальной древесине сосны. Большая их часть относится к так называемым патологическим



Сама по себе ямчатость древесины предполагает наличие локальных зон замедленного прироста ("ямки"), однако "ямки" располагаются на ненормально быстро растущем участке стебля, на наплыве. Казалось бы местное увеличение диаметра не должно препятствовать основной функции стебля – проведению растворов, однако, образование многочисленных наплывов часто приводит дерево к гибели именно из-за нарушения этой функции. Происходит это потому, что проводящие элементы древесины в наплывах искривлены, укорочены, часто представляют собой гидроцитные группы, перемежающиеся паренхимными прослойками, включающими патологические смоляные ходы. Весьма существенно и то, что трахеиды в участках с сильно измененным строением часто совсем не имеют пор или имеют немногочисленные слабо развитые поры без окаймлений. Разумеется, такие образования, часто встречающиеся на пути растворов, передвигающихся в нормальных участках ствола по параллельно расположенным трахеидам, являются серьезными трудно преодолимыми препятствиями. Образование большого числа наплывов на стволе часто приводит деревья к преждевременному отмиранию.

Подводя итог рассмотрению наплывов на стеблях сосны обыкновенной, мы приходим к следующим выводам. Наплывы представляют собой новообразования неизвестной этиологии, вызывающие ослабление, а в некоторых случаях и гибель, растений. Наибольшая частота возникновения наплывов приурочена к неблагоприятным условиям произрастания. По внутреннему строению рассматриваемые наплывы относятся к одному из проявлений синдрома ямчатости стебля, то есть относятся к одной из широко распространенных неспецифических реакций на неблагоприятные

Наплывы могут возникать в любой части стебля и в любом возрасте растения, первые анатомически различимые изменения проявляются в тканях однолетнего побега.

Аномальные структурные изменения сосны в ленточных борах Алтая мы изучали в связи с проблемой отдаленных последствий ядерных испытаний на Семипалатинском полигоне (Коровин и др., 2000). В начале девяностых годов, когда проводились наши наблюдения, уровень радионуклидного загрязнения был даже ниже фонового. Связь быстроты роста наплыва с имевшим ранее место радионуклидным загрязнением леса не доказана. Вместе с тем, необыкновенно высокая частота встречаемости наплывов и “ведьминых метел” в определенном ограниченном районе требует объяснения. Знать причину столь частого возникновения этих аномальных образований тем более важно, что они, по нашим наблюдениям, имеют не инфекционный, а мутантный характер. В связи с этим весьма интересно устное сообщение проф. Я.Н. Шойхета, научного руководителя программы “Семипалатинский полигон – Алтай”, о том, что расположение боровых лент на Алтае совпадает с разломами земной коры, вдоль которых зафиксированы выходы радона. Иными словами, не исключено, что причиной этих мутантных изменений послужил высокий уровень естественной радиации.

Текстура древесины наплывов интересна своим рисунком, напоминающим древесину карельской берёзы. Случаев её использования как декоративного материала пока неизвестно.

Ямчатость стебля у березы повислой

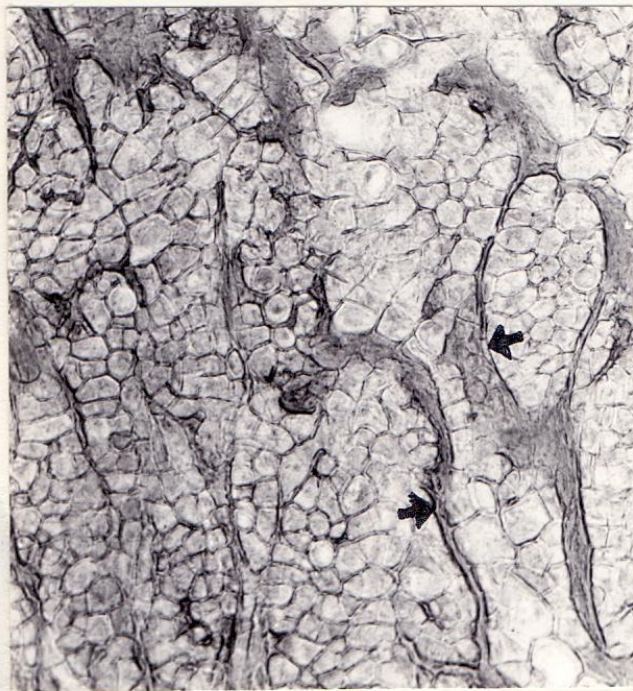
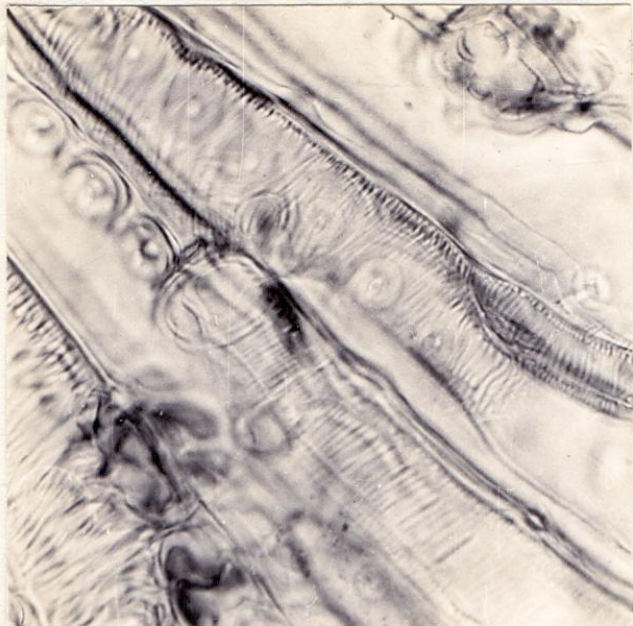
В Московской области мы обнаружили несколько экземпляров берёзы повислой с хорошо выраженной ямчатостью ствола в его комлевой части. Ямчатость у найденных экземпляров березы точно так же, как и у карельской березы, обнаруживается под корой на поверхности древесинного цилиндра в виде хорошо заметных ритмически повторяющихся извилистых углублений, ориентированных вдоль волокон древесины.

Анатомические наблюдения показали, что первые микроструктурные изменения при возникновении ямчатости ствола у грубокорых экземпляров березы повислой проявляются в образовании аномально расширяющихся, а затем агрегирующихся, лучей. В общих чертах последовательность аномальных структурных изменений в строении древесины при формировании ямчатости можно описать следующим образом. Сначала лучи расширяются до 4-6 рядных, приобретают неправильную форму, иногда разветвляются, диаметр отдельных клеток увеличивается в 2-3 раза. Расширяясь и увеличиваясь в высоту, соседние лучи постепенно смыкаются. Одновременно вдоль цепочки лучей возникает длинная, напоминающая трещину, межклеточная полость, заполненная прозрачным светло-коричневым веществом. На тангентальном срезе этот патологический межклетник (при нормальном строении в древесине березы межклетники отсутствуют) ориентирован вдоль осевых элементов и волнистой линией огибает сомкнувшиеся краевыми клетками широкие аномальные лучи. Отдельные короткие межклетники возникают и внутри аномальных лучей, последние в этом случае не имеют определенной ориентации.

После образования цепочки сомкнутых лучей паренхимная зона быстро, в течение одного вегетационного периода, расширяется. Ее увеличение происходит вследствие возрастания частоты антиклинальных делений в камбии. Аномальный участок камбия расширяется за счет превращения веретеновидных инициалей в лучевые. При этом и сами лучевые инициали в тангентальной плоскости увеличиваются. Таким образом, в процессе радиального прироста древесины формируется аномальная зона, состоящая из сближенных или полностью слившихся лучей. Довольно сходная картина структурных преобразований наблюдается и в древесине карельской березы.

Вслед за формированием аномальной паренхимной зоны происходят структурные изменения, связанные, как и у карельской березы, с нормализацией строения. В камбии, по краям аномальной зоны, продолжается процесс расширения и агрегации лучей. Одновременно в центре этой зоны начинают дифференцироваться короченные изогнутые подобия лучевых инициалей, дающие в ходе периклинальных делений искривленные трахеальные элементы (рис. 86). Процесс нормализации структуры древесины в аномальных зонах ничем не отличается от такового у карельской березы.

В целом древесина в комлевой части грубокорых берез отличается от древесины карельской березы составом компонентов цитоплазмы (аномальные зоны в древесине грубокорых берез не приобретают темно-коричневой окраски, как это происходит у карельской березы) и наличием в аномальных зонах своеобразных, вероятно связанных с деятельностью какого-то патогена, межклетников. В остальном развитие и внешнее проявление синдрома ямчатости стебля совершенно аналогично. Причина возникновения этого синдрома и в том, и в другом случаях остается неизвестной.



Ямчатость стебля у ольхи серой

Ямчатость стебля у ольхи серой (*Alnus incana* Moench) ранее не была описана. По данным О. Хуури (Huuri, 1978) нечто подобное наблюдается иногда на стволах ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). Причины возникновения ямчатости у представителей рода *Alnus* L. не выяснены.

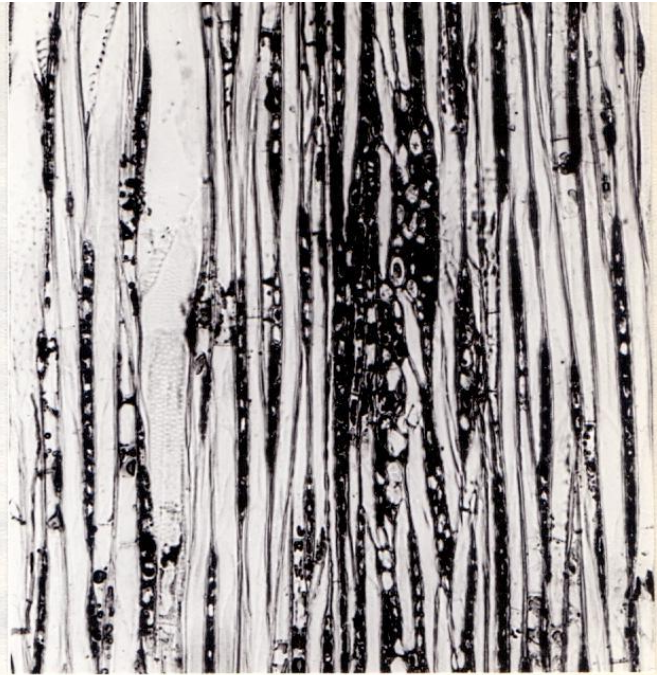
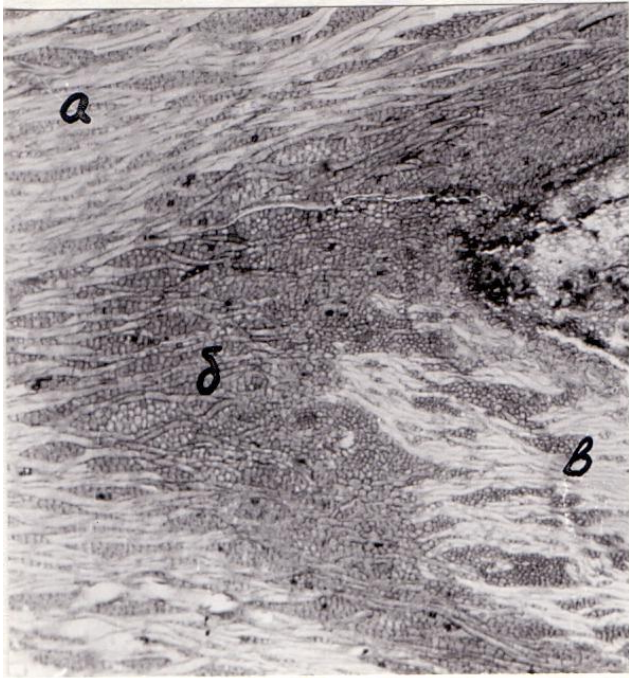
По нашим наблюдениям, отдельные экземпляры ольхи серой, несущие синдром ямчатости стебля, изредка встречаются в ольшанниках Московской и Костромской областей. Надо полагать, что подобное явление не редкость и в других участках ареала ольхи. Кора у таких растений гладкая. Местных утолщений ствола или каких-либо иных внешних морфологических изменений у деревьев с ямчатой древесиной мы не обнаружили.

Углубления на поверхности древесинного цилиндра ольхи значительно длиннее, чем у сосны и березы, и достигают 7-10 см, но расположены реже; расстояния между соседними желобками обычно не меньше 0,5-0,7 см.

Структурные изменения древесины ольхи, как и в рассмотренных ранее случаях возникновения ямчатости стебля, начинаются с нарушения ритма антиклинальных делений в лучевых камбиальных инициалах. В результате этих нарушений типичные для ольхи однорядные лучи расширяются, превращаясь в 2-5 рядные. Такие изменения, затрагивающие вначале несколько близлежащих лучей, в пределах одного годичного прироста распространяются вверх и вниз, образуя вытянутую вдоль оси ствола или ветви аномальную зону. Расширившиеся лучи, смыкаясь, в ходе периклинальных делений сразу же начинают расщепляться короткими волокнистыми трахеидами

Сначала эти трахеиды ориентированы радиально, затем, в процессе дальнейшего прироста древесины дифференцируются более длинные трахеальные элементы, располагающиеся уже под острым углом к оси ствола и составляющие вместе с короткими неправильной формы лучами удлиненную, разрастающуюся в ходе прироста древесины, аномальную зону. С появлением признаков аномальных изменений в древесине в зоне этих изменений радиальный прирост замедляется. В рассмотренных ранее случаях замедлению радиального прироста сопутствовало образование обширных паренхиматизированных участков древесины. При возникновении ямчатости стебля у ольхи серой сплошной паренхимной прослойки не образуется. В аномальной зоне сохраняются короткие трахеиды и клетки осевой паренхимы. Уменьшение радиального прироста – образование “ямки” – и в данном случае происходит без уменьшения частоты периклиналильных делений в камбиальных инициалах и их производных. Вероятно, это происходит вследствие уменьшения размеров камбиальных инициалей и более слабого роста растяжением в радиальном направлении. Различия в размерах клеток нормальной древесины и аномальной зоны хорошо заметны.

Аномальные зоны в древесине ольхи серой способны удлиняться в течение нескольких лет. Глубина их со временем несколько увеличивается, но ширина меняется незначительно. Частичная нормализация строения в центре аномальной зоны, как уже отмечалось, начинается сразу вслед за возникновением скопления аномальных лучей. Этот процесс быстро распространяется к верхней и нижней частям аномальной зоны.



На второй год после образования “желобка” его дно оказывается составленным из коротких волокнистых трахеид, тяжелой паренхимы и сравнительно коротких, 1-3 рядных лучей неправильной формы. Диаметр осевых элементов этой зоны в 3-4 раза меньше такового в нормальной древесине. Продольные оси прозенхимных клеток могут быть и параллельны оси дерева, но чаще направлены к ней под острым углом. Сосуды в аномальных зонах ямчатой древесины не дифференцируются.

Заканчивая рассмотрение на уровне световой микроскопии четырех примеров возникновения и развития синдрома ямчатости стебля у древесных растений, можно сделать некоторые предварительные обобщения.

1. Ямчатость стебля – морфологическое проявление одной из неспецифических реакций древесных растений на неблагоприятные, денормализующие, воздействия. По данным литературы и нашим наблюдениям, такого рода изменения возникают у очень многих систематически отдаленных видов древесных растений и, вероятно, под воздействием широкого спектра различных по своей природе внутренних и внешних факторов.

2. Наблюдаемые при развитии ямчатости стебля анатомические изменения в строении древесины начинаются с дедифференциации лучевых камбиальных нищелей. Следствием этой дедифференциации является расширение лучей и образование в древесине паренхиматизированных участков. Такие изменения бычно оказываются временными и вслед за ними начинается в той или иной мере выраженная нормализация строения

Камбиальные производные, откладывающиеся в зоне развития аномальных лучей в сторону луба отличаются от нормальных участков этой ткани усилением роста растяжением и интенсивной склерификацией участков проводящей флоэмы внутри "ямки" на поверхности древесинного цилиндра.

3. Денормализация антиклинальных делений в камбии приводит к сокращению размеров и изменению формы камбиальных инициалей и их производных. При этом частота периклинальных делений в аномальной зоне не меняется и соответствует частоте этих делений в нормальной древесине, окружающей аномалию.

4. Образование "ямок", видимых на поверхности окоренной древесины, происходит за счет уменьшения величины камбиальных инициалей в аномальных зонах и за счет ослабления роста материнских клеток ксилемы растяжением в радиальном направлении.

"БУГОРЧАТАЯ" ДРЕВЕСИНА ЯВОРА

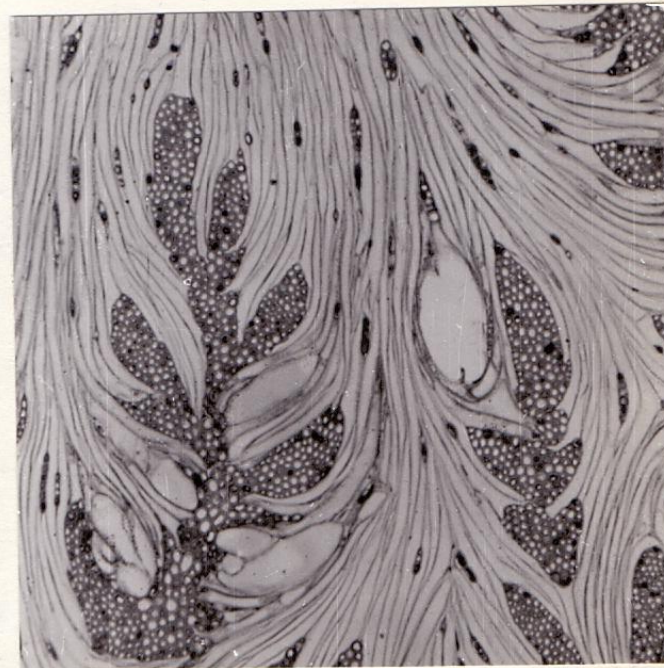
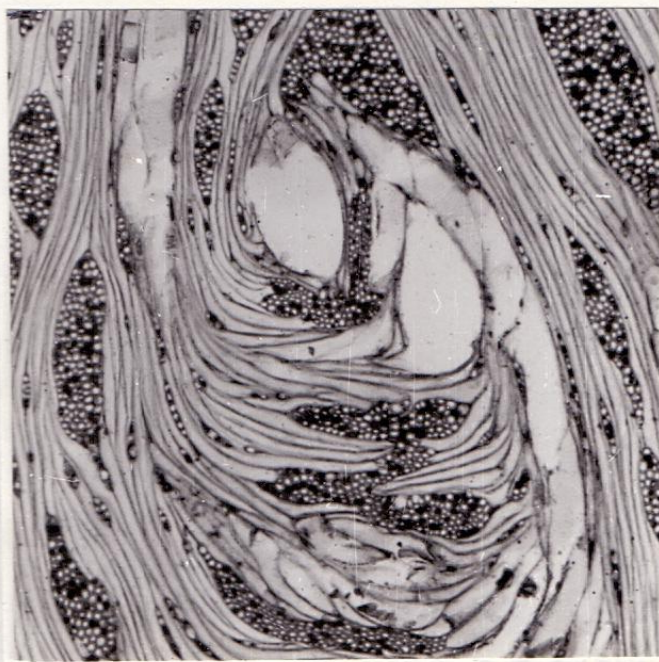
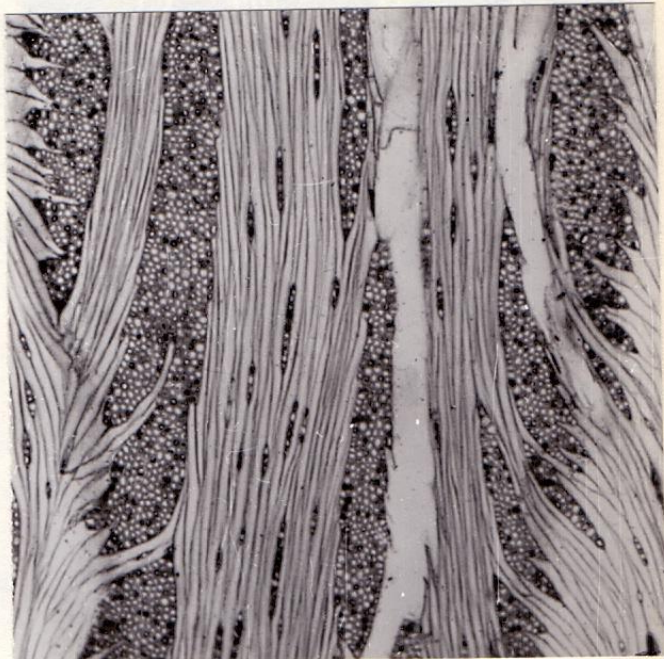
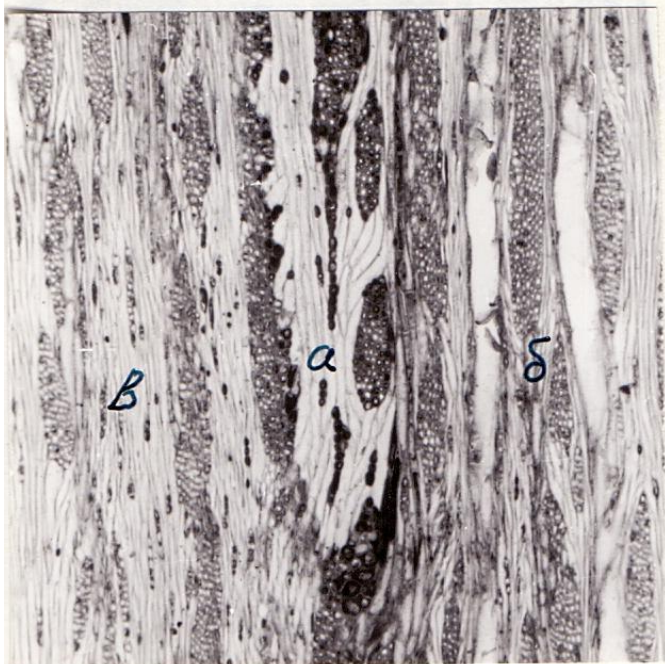
В лесах Северного Кавказа, на территории Апшеронского леспромхоза сотрудниками кафедры селекции, генетики и дендрологии Московского государственного университета леса был обнаружен явор (*Acer pseudoplatanus* L.) со своеобразной аномальной древесиной, названной нами "бугорчатой" (Коровин и др., 1985). Под корой у этого дерева на поверхности древесинного цилиндра резко выделялись конические выросты высотой 5-7 мм с закругленными вершинами. Между коническими выростами, у их оснований, частично опоясывая их, находились тоже хорошо выраженные скобкообразные углубления, ориентированные вдоль волокон, огибающих основания

Лущеный шпон этой древесины весьма декоративен. Анатомические исследования показали, что такой тип аномального строения также представляет собой один из частных случаев проявления ямчатости стебля. Мы его выделяем среди прочих из-за ярко выраженных ритмически повторяющихся зон пролиферации – “бугорков”, не свойственных другим “ямчатым” древесинам.

Изучение анатомических препаратов показало, что образование зон ингибирования радиального прироста древесины начинается с изменений в камбиальной зоне, приводящих, как и во всех ранее рассмотренных случаях, к возникновению большого аномального луча или сближенной группы аномальных лучей. Дальнейшие превращения в камбиальной зоне приводят к следующим анатомическим изменениям.

Расширившиеся лучи смыкаются и паренхиматизированная зона быстро вытягивается в направлении расположения осевых элементов. Паренхимные клетки аномальной зоны в древесине неоднородны по величине, форме и оптической плотности протопласта. Большинство клеток в плоскости тангентального среза в 1.5-2 раза превышают по диаметру клетки типичной лучевой паренхимы и отличаются от последних более угловатыми очертаниями. Протопласты некоторых клеток содержат прозрачное коричневое вещество.

Процесс дифференциации основной массы элементов аномальной зоны на этом останавливается. Оболочки некоторых клеток по краям аномальной зоны утолщаются и одревесневают. Отдельные клетки или группы клеток склерифицируются, группы склерейд часто повторяют форму лучей.



Одновременно с расширением лучей и образованием паренхиматизированной зоны на поверхности древесинного цилиндра появляется постепенно увеличивающееся продолговатое углубление – зона замедления радиального прироста. Эта зона быстро удлиняется вдоль волокон древесины и, огибая конический вырост, становится похожей на круглую скобку.

Паренхимная прослойка в радиальном направлении занимает незначительную часть годовичного прироста древесины и состоит из нескольких слоев клеток. После ее образования камбий постепенно нормализуется. Сначала в аномальной зоне появляются короткие прозенхимные элементы с тонкими поперечными перегородками, напоминающие тяжи осевой паренхимы. В процессе дифференциации протопласт этих клеток быстро исчезает. В ходе последующих периклиналиных делений в той же радиальной цепочке клеток образуются прозенхимные элементы уже без перегородок постепенно число волокон либриформа в аномальной зоне увеличивается. Волокна расчленяют крупные лучи. Сосуды в аномальных участках не дифференцируются. Отдельные узкопросветные сосуды появляются через некоторое время после начала нормализации, часто они содержат тиллы.

Зоны пролиферации, чередующиеся с зонами замедленного прироста, не содержат каких-либо элементов, отсутствующих в нормальной древесине. Аномальность этих участков проявляется в изменении формы структурных элементов и характере их взаимного расположения. Анатомические картины, видимые под микроскопом на тангентальных срезах древесины конических выростов, столь причудливы и своеобразны, что с трудом поддаются описанию, любая словесная характеристика представляется недостаточной.

ВИДЫ КЛЕНА (ACER L.) С ТЕКСТУРОЙ ДРЕВЕСИНЫ ТИПА "ПТИЧИЙ ГЛАЗ"

Общее описание

Коммерческое название древесины "птичий глаз" возникло в русском языке, вероятно, как перевод с немецкого – "Vogelaugenahorn" (Wagenführ, 1966). Такое же по смыслу название имеет эта древесина и в английском языке – "Bird-Eye" (Holmberg, 1933; Richter, 1934).

Текстура древесины "птичий глаз" возникает в древесине стволов (значительно реже – ветвей) у некоторых видов клена. По характеру микро – и макроструктурных изменений эту аномалию в строении древесины, с нашей точки зрения, следует классифицировать как еще один случай проявления ямчатости стебля. Мы выделили описание этой структурной аномалии в виде отдельной главы лишь потому, что она как и карельская береза лучше, чем многие другие структурные аномалии древесины изучена и также, как и последняя, имеет важное хозяйственно прикладное значение.

Высокие декоративные свойства этой древесины, а следовательно и ее хозяйственная значимость, привлекли внимание ботаников и лесоводов. Л.Х. Холмберг (Holmberg, 1933) в Journal of Forestry изложил свои соображения о причинах формирования текстуры древесины ""птичий глаз"" у клена сахарного (*Acer saccharum* Marsh.). Он обнаружил, что растения с признаками "птичьего глаза", выраженными в той или иной степени, прирастают в высоту и по диаметру несколько медленнее, чем деревья с прямослойной древесиной.

Из этого был сделан вывод, что причиной формирования аномальной текстуры является угнетение роста. Ф. Рихтер (Richter, 1934) в письме к редактору журнала высказал несогласие с мнением Л. Холмберга. Он обратил внимание на то, что далеко не все деревья с замедленным ростом имеют узорчатую древесину и, будучи генетиком, предложил считать способность клена образовывать древесину типа "птичий глаз" наследственной. В ответ на это выступление Л. Холмберг в свою очередь опубликовал письмо редактору (Holmberg, 1934), утверждая, что роль экологических факторов в данном случае превалирует, что текстура древесины "птичий глаз" у клена сахарного начинает образовываться лишь после того, как дерево достигнет возраста 50-95 лет и что вследствие этого для доказательства наследуемости данного признака ни одному исследователю не хватит жизни.

После этой дискуссии в ботанической и лесоводственной литературе в течение нескольких десятилетий обсуждения природы древесины клена "птичий глаз" не возникало, не считая некоторых упоминаний и предположений.

Следует отметить, что обычно в литературе по древесиноведению аномальным древесинам с декоративной текстурой уделено незаслуженно мало внимания. Так, "птичий глаз" чаще всего вместе с древесиной капов (не понятно почему) относят к путаной свилеватости (Перелыгин, Уголев, 1971; Древесные породы мира, 1982, 1982 а), хотя последняя у некоторых тропических древесных растений является нормой и никак не связана с ямчатостью стебля.

Заметный вклад в изучение явора, формирующего аномальную древесину "птичий глаз" внесен исследователями из МЛТИ (Зуихина, Ирзун, 1972; Зуихина, 1974, 1975, 1976, 1977; Коровин и др., 1985 и др.) и Львовского лесотехнического института (Винтонив, 1974, 1976, 1981).

По данным С.П. Зуихиной (1980) экземпляры явора с древесиной "птичий глаз" с невысокой частотой (2-6 %) встречаются в популяциях этого клена на Карпатах. В горных лесах Северного Кавказа древесина "птичий глаз" образуется у клена Траутфеттера (*A. Trautvetteri* Medv.) и явора. Морфологически деревья с узорчатой древесиной мало отличаются от деревьев с нормальной древесиной. У растений с хорошо выраженной аномальностью древесины на поверхности корки заметны характерные углубления, напоминающие след от гвоздя (рис. 94). Для изучения связи между особенностями строения древесины и внешними морфологическими признаками взрослых деревьев С.П. Зуихиной был применен метод распознавания образов, с помощью которого удалось установить, что способность явора формировать древесину "птичий глаз" ассоциируется с замедленным приростом по диаметру и определенной формой корки в нижней части ствола.

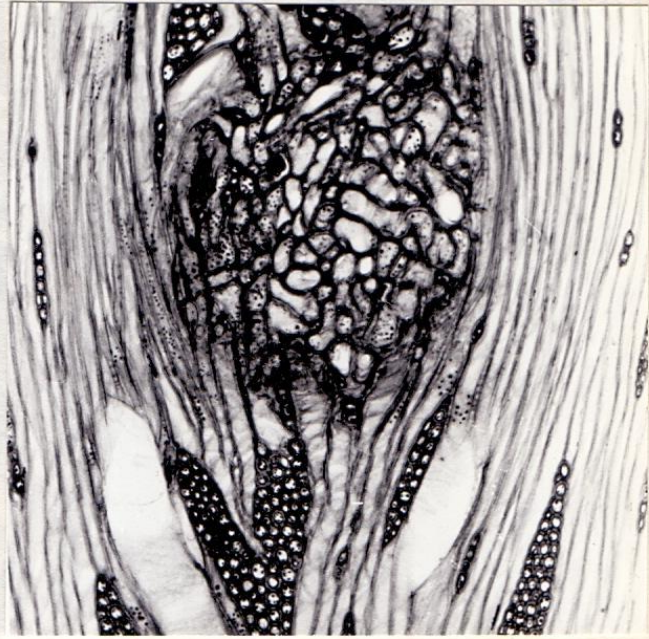
И.С. Винтонив (1974) на цифровом материале показал, что углубления на поверхности окоренной древесины явора, возникающие при формировании узорчатой текстуры, распределены сравнительно равномерно. Им отмечено, что в комлевой части стволов текстуре "птичий глаз" сопутствует хорошо выраженная вилеватость, усиливающая на обработанных поверхностях древесины эффект декоративности. Автором изучены физико-механические

Проведенные исследования пока не позволяют с достаточной уверенностью объяснять причины формирования древесины типа "птичий глаз". Можно допустить, что образование такой древесины связано с воздействием определенных, скорее всего внутренних, денормализующих факторов, влияющих на регуляцию ростовых процессов (Зуихина, 1980; Коровин, Зуихина, 1983, 1985; Коровин, 1987а, б). Данные о частоте встречаемости этого признака в разных местных популяциях явора могут служить косвенным доказательством того, что денормализация ростовых процессов при формировании "птичьего глаза" может быть связана с генотипической изменчивостью.

Детальное обследование древостоев с участием явора в Карпатах и на Северном Кавказе показало, что запасы древесины с текстурой "птичий глаз" в наших лесах незначительны, на грани исчезновения, поэтому необходимы срочные меры по охране и искусственному разведению явора с этим хозяйственно ценным признаком (Зуихина, 1974).

Анатомические особенности древесины.

Анатомические исследования древесины явора с текстурой древесины "птичий глаз" показали, что, несмотря на некоторое своеобразие, процесс образования аномалий этого типа принципиально не отличается от такового при прочих случаях формирования ямчатости стебля у других видов древесных растений (Зуихина, 1975; Коровин, Зуихина, 1985; Коровин, 1987а, б; Новицкая, 2000).



Изменения в строении древесины при формировании текстуры "птичий глаз" начинаются, по нашим наблюдениям, с изменений в группе камбиальных инициалей луча или их дифференцирующихся производных. Аномально меняющийся луч становится выше и шире. Часть лучевых инициалей после серии антиклинальных делений меняют форму и начинают откладывать в сторону древесины изогнутые прозенхимные клетки, дифференцирующиеся в трахеальные элементы.

Строение аномальных лучей в древесине, при рассмотрении их в плоскости тангентального сечения на серии срезов, непрерывно меняется, это в первую очередь относится к размерам, очертанию и ориентации прозенхимных клеток, включенных в аномальный луч. Совершенно очевидно, что эти изменения связаны и с изменением направления интрузивного роста при дифференциации, а не только с особенностями антиклинальных делений в камбиальных инициалах. Во флоэме против аномального луча тоже происходят структурные изменения, но они не адекватны изменениям в древесине. Наружу камбий продолжает откладывать паренхимные клетки флоэмного луча, которые в процессе дифференциации увеличиваются в размерах и склерифицируются.

Примерно такая же картина анатомических изменений, происходит в лубе карельской березы. При анатомическом изучении многих десятков образцов древесины и луба явора с текстурой "птичий глаз" мы ни разу не наблюдали во флоэмном продолжении аномального луча прозенхимных клеток, аналогичных включенным в древесинную часть луча. Следовательно, остается предположить, что собственно лучевые инициали камбия не подвергаются столь существенным изменениям, как их производные, дифференцирующиеся в

В результате структурных изменений ограниченного участка меристематической ткани в древесине формируется аномальный луч, состоящий из живых паренхимных клеток и прозенхимных элементов, теряющих протопласт. Далее, вследствие продолжающихся перестроек в камбиальной зоне, аномальный луч в течение многих, иногда нескольких десятков, лет флуктуирует в размерах, меняет в тангентальной плоскости очертания, может расчленяться на несколько лучей, каждый из которых ведет себя как исходный аномальный луч. Внутренняя структура луча также непрерывно меняется. После нескольких периклиналиных делений на месте возникших в луче прозенхимных клеток могут появиться паренхимные, а вместо участка паренхимных могут сформироваться клетки, внешне сходные с либриформом

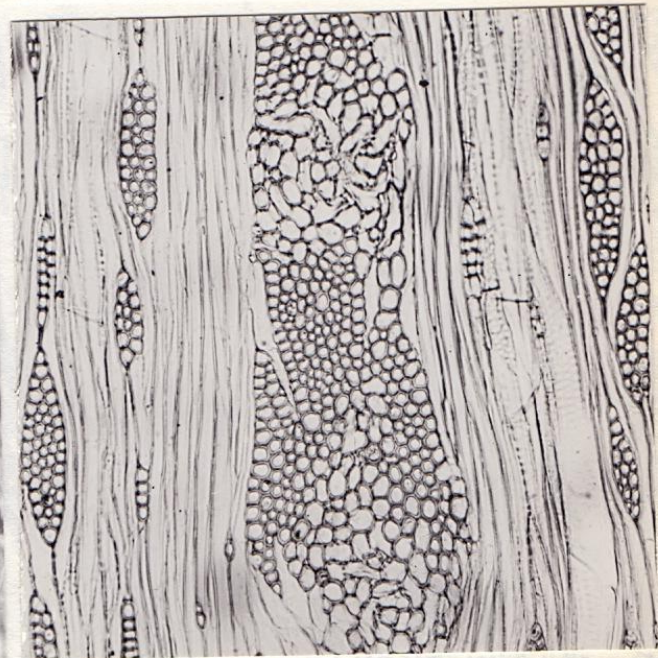
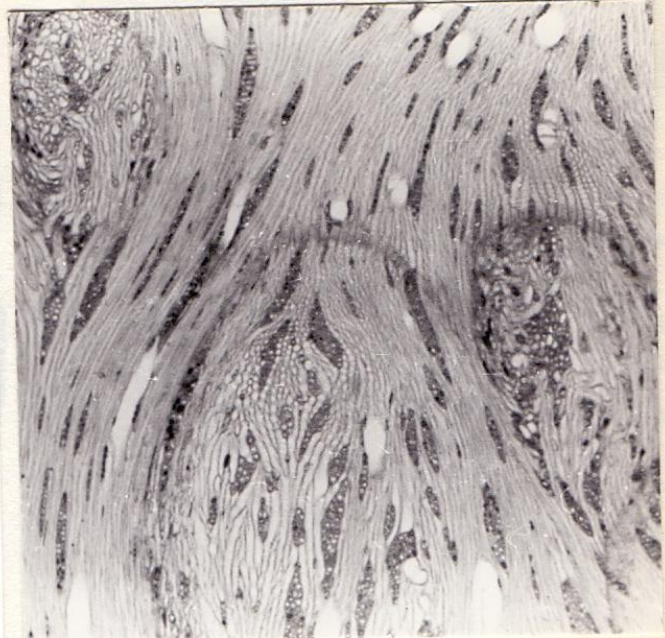
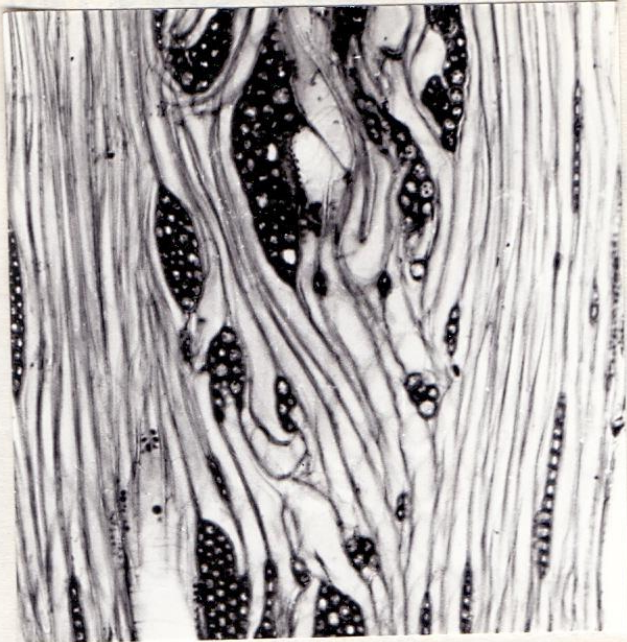
В месте образования аномального луча или группы аномальных лучей замедляется прирост древесины, возникает ямчатость стебля. В отличие от рассмотренных ранее случаев, углубления на поверхности древесинного цилиндра при текстуре “птичий глаз” не продолговатые, а округлые. Диаметр углубления до 4 мм.

При расширении аномальных лучей вследствие нарушения дифференциации производных камбия составляющие их клетки становятся мелкими, изодиаметрическими. Такие же изменения наблюдаются при образовании паренхиматизированной прослойки в древесине карельской березы, у грубокорой березы повислой, в наплывах на стеблях сосны обыкновенной. Отличие в том, что в случае “птичьего глаза” прослойка занимает меньшую площадь в плоскости тангентального среза и сохраняет

После образования паренхимной прослойки аномальный луч в процессе дальнейшего радиального прироста уменьшается или расчленяется на несколько мелких аномальных лучей. По мере увеличения поверхности ствола дочерние аномальные лучи обычно расходятся и сами становятся центрами аномальных участков древесины.

Нормализация строения в зоне радиального продолжения структурной аномалии обычно не бывает полной. Аномальные лучи после расчленения их прозенхимными элементами распадаются на мелкие лучи неправильной формы. Волокнистые элементы своим расположением образуют на тангентальных срезах всевозможные спирали и кольца. Зоны замедленного прироста в течение длительного времени не нивелируются в отличие от карельской березы, у некоторых форм которой “желобки” зарастают в течение 3-5 лет.

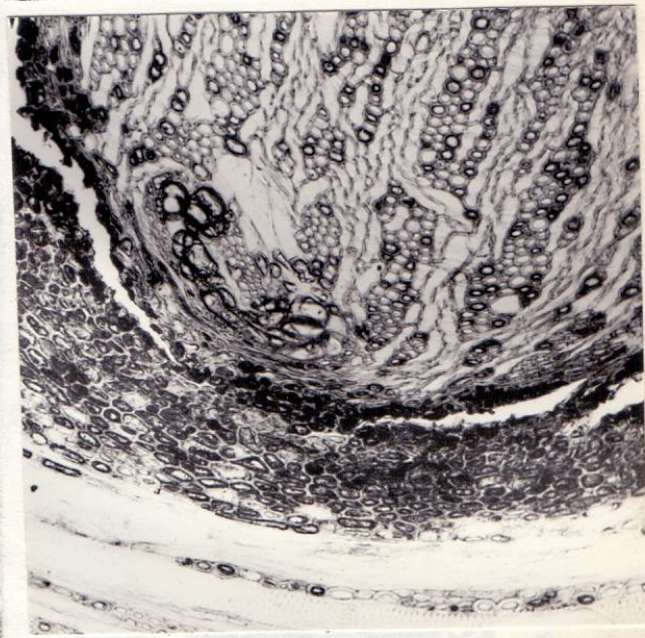
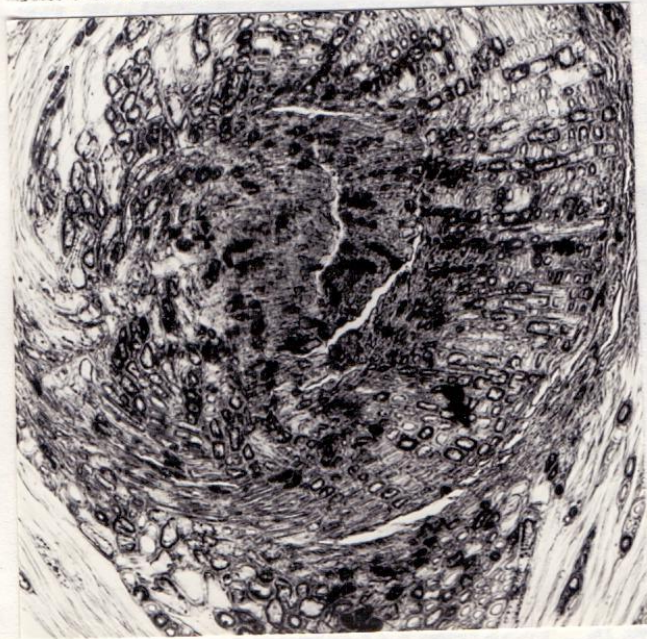
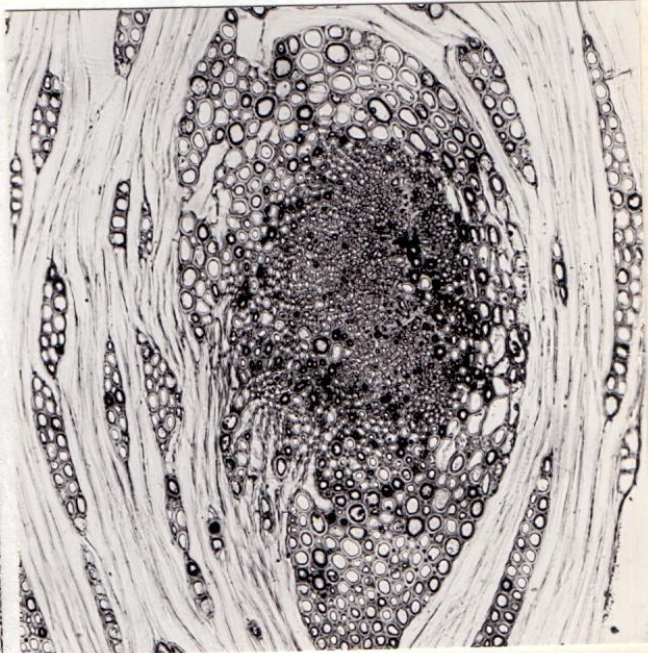
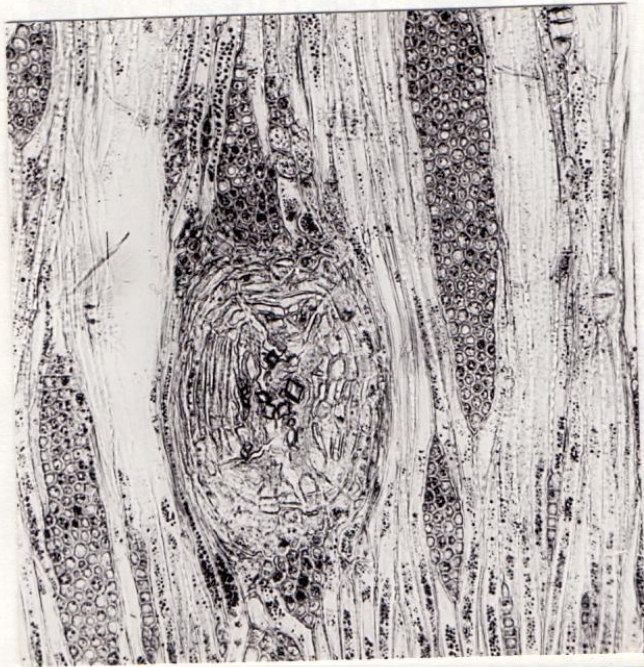
В древесине, заполняющей углубления, в лучах часто встречаются прозенхимные клетки, полости которых разделены очень тонкими поперечными перегородками. Эти клетки представляют собой элементы, сочетающие признаки и либриформа, и паренхимы. Образование поперечных перегородок в процессе дифференциации этих элементов остается незавершенным, вторичного утолщения перегородок не происходит. Образование таких перегородчатых волокон служат еще одним косвенным подтверждением того, что изменения при аномальном росте происходят не столько в инициалах камбия, сколько в их производных в процессе дифференциации. Вообще, дифференциация камбиальных производных и регуляция этого процесса остаются недостаточно изученными и в норме, не говоря о случаях



Приведенное описание внутреннего строения древесины "птичий глаз" сделано на основании изучения образцов из карпатских популяций явора. У явора и клена Траутфеттера в горных лесах Северного Кавказа встречаются экземпляры с текстурой древесины "птичий глаз", практически неотличимой от подобной же, встречаемой в Карпатах. Одновременно, в лесах Кавказа у упомянутых видов клена, чаще у клена Траутфеттера, может формироваться и иной тип "птичьего глаза", отличающийся от карпатского по макроструктуре. На анатомическом уровне эти различия не столь существенны (Коровин и др., 1985).

Зная, что текстура древесины типа "птичий глаз" может формироваться, по крайней мере, у трех видов клена, включая североамериканский клен сахарный, мы предположили, что такая же древесина может быть обнаружена и у некоторых других представителей этого рода. Предпринятые поиски увенчались успехом. Сначала нами в приморском крае были обнаружены несколько экземпляров клена маньчжурского (*A. Mandschuricum* Maxim.) с древесиной типа "птичий глаз", а затем в Московской области был найден клен остролистный (*A. platanoides* L.) с такой же древесиной (Коровин, Зуихина, 1985).

Аномальная древесина клена маньчжурского отличалась от аналогичной древесины явора величиной зон депрессии и частотой их встречаемости. Если на 1 см² лущеного шпона (плоскость тангентального среза древесины) явора находится в среднем 0,2-0,5 аномальных зон (Винтонив, 1974), то на такой же поверхности древесины клена маньчжурского насчитывается 10–20 мелких, точечных (0,5-1,2 мм в диаметре), участков замедленного радиального прироста.



Дальневосточный “птичий глаз” своеобразен и анатомическим строением. Аномальные зоны в древесине явора, как было отмечено, формируются в процессе разрастания луча или объединения нескольких соседних расширяющихся лучей. У клена маньчжурского аномальные зоны занимают обычно лишь часть одного луча (рис. 101), но частота возникновения лучевых аномалий столь высока, что в одном поле зрения микроскопа при десятикратном увеличении объектива можно наблюдать 7-10 в той или иной степени выраженных аномалий. Размеры луча, в котором формируется аномальная зона, на тангентальном срезе обычно несколько больше средней. Иногда луч с аномальной зоной бывает окружен сближенными, но не смыкающимися с ним, лучами.

Включенные в луч аномальные зоны бывают округлыми или имеют неправильную форму. Они состоят из коротких, изогнутых прозенхимных клеток, без протопластов. Часто включенные в луч клетки либриформа ориентированы строго вдоль радиуса ствола. Округлые аномальные зоны часто имеют собственную внутреннюю упорядоченность, при которой расположение элементов создает картину, отдаленно напоминающую поперечный разрез ветви.

Аномальная древесина клена остролистного по макроструктурным признакам отличается от ранее описанных. В древесине остролистного клена зоны замедленного прироста крупнее, чем у явора и расположены неравномерно, на большом удалении друг от друга. Анатомическая картина возникновения и развития аномальных зон древесины вплоть до образования паренхиматизированного участка внутри широкого луча близко соответствует аналогичным изменениям у явора. В дальнейшем у клена остролистного в процессе прироста древесины в центре аномальной зоны начинают проявляться черты внутренней упорядоченности, выраженной еще определеннее, чем в аномальных лучах клена маньчжурского.

У явора подобных анатомических картин мы не наблюдали.

В тангентальной плоскости вокруг условного центра аномального луча, состоящего из мелких изодиаметрических клеток, дифференцируются радиальные ряды прозенхимных, вытянутых вдоль луча, элементов. На поперечных срезах видно, что эти элементы представляют собой клетки либриформа. На тангентальных срезах заметны также радиально расходящиеся от центра аномальной зоны цепочки паренхимных клеток. В целом внутри аномального луча в тангентальной плоскости возникает структура, напоминающая поперечный срез ветви.

Сходство некоторых аномальных лучей со следами ветвей представлялось почти полным. И вместе с тем, совершенно очевидно, что развитие аномальных лучей в онтогенезе представителей рода *Acer* ни коим образом не связано с образованием побегов или заложением придаточных почек – на поверхности древесинного цилиндра аномальные зоны проявлялись в виде таких же точечных участков замедленного прироста, как и у явора с текстурой древесины "птичий глаз". С другой стороны, нельзя исключать существования филогенетической связи между этим типом ямчатости стебля и ветвлением. Мысль о возможности такой связи была высказана профессором Л.А. Лотовой в 1985 году в личной беседе с В.В. Коровиным.