

В. А. Паланджян, Е. С. Григорян

О НЕКОТОРЫХ СТРУКТУРНЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ОБРАЗОВАНИЯ ДРЕВЕСИНЫ В СВЯЗИ С ВОДНЫМ РЕЖИМОМ ПОЧВЫ

Растения являются адаптивными организмами и вся их жизнь закономерно перестраивается в соответствии с вечно изменяющейся средой. Важную роль в жизни растений играет водный режим. В этом отношении особый интерес представляют специфические условия бассейна оз. Севан и водный режим его грунтов.

Бассейн оз. Севан, расположенный на высоте 1916 м над уровнем моря, характеризуется постоянными ветрами и высокой инсоляцией. Начиная с 1949 года зеркало озера постепенно опускается, обнажая песчаные грунты на больших площадях, в связи с чем меняется климат всего бассейна в сторону ксерофитизации.

На освобожденных из-под вод озера грунтах лесоводами республики высаживались разнообразные древесно-кустарниковые породы, полученные из разных питомников. Естественно, произрастающие там древесные породы, испытывая все возрастающую потребность в воде, должны были либо постепенно перестроить свою структуру в соответствии с условиями среды, либо, будучи не в состоянии приспособиться, погибнуть.

С водным режимом в первую очередь изменяется мощность ассимиляционного аппарата, в связи с чем адаптационная способность растения направляется на образование со-

ответствующей трансфузионной системы. Не случайно поэтому возникает вопрос, как изменяется с возрастом проводящая система древесины ствола, посредством которой осуществляется корне-лиственная корреляция растения. Так как часть исследованных пород относится к кольцесосудистому типу строения древесины, другая — к рассеянососудистому, то реакция их на условия произрастания должна проявляться по-разному.

Для выяснения взаимоотношений структурных элементов вторичной ксилемы со средой, а также перестройки и приспособления этих элементов под влиянием изменяющейся среды, каждый изучаемый вид подвергался сравнительному анализу по годам. Поскольку на освобожденных грунтах наблюдаются различные условия существования, растения брались (по мере возможности) из влажных, свежих, сухих и заболоченных участков.

Из рассеянососудистых пород были взяты тополя: канадский — из свежего, сухого и заболоченного участков; китайский и пирамидальный — из сухого и заболоченного; клен ясенелистный — из влажного, свежего и сухого. Из числа кольцесосудистых пород выбраны: лох узколистный из двух участков — свежего и сухого, облепиха крушиновидная — из влажного, свежего и сухого участков, ясень пенсильванский, аморфа кустарниковая и карагана древовидная — только из сухого. В ходе исследований два первых годичных кольца нами не учитывались, ибо они были образованы не в условиях оз. Севан. Анализы для каждой породы сделаны в нескольких повторностях.

Известно, что чем шире годичное кольцо, тем тяжелее и прочнее древесина; это обусловлено, в основном, соотношением механической и сосудистой систем. Однако эта закономерность характерна для кольцесосудистых пород и довольно спорна для рассеянососудистых (1-4).

Работами В. Е. Вихрова (5), Л. М. Перельгина (6), Н. И. Стрекаловского (7), В. А. Паланджян и Т. В. Пинаджян (8) показано, что в связи с различными условиями среды у тополя, липы, осины, граба и др. ширина годичного слоя слабо или, в некоторых случаях, вовсе не влияет на их внутреннее строение. Предполагается, что этому способствует своеобразное строение древесины этих пород: годичные кольца без четкой дифференциации на раннюю и позднюю древеси-

ну, равномерное распределение водопроводящей, механической, а также паренхимной тканей по всему сечению прироста и т.д.

Наши исследования убедительно показали, что действительно рассеяннососудистые и кольцесосудистые породы к данным условиям водного режима относятся по-разному и что более приспособленными и пластичными являются кольцесосудистые.

Если рассмотреть данные анализов древесины тополя канадского, то показатель диаметра годичных колец, как и ожидалось, больше у деревьев из свежего участка, меньше — из сухого и наименьший — из заболоченного (табл. 1). При этом, в связи с изменяющимся водным режимом поперечный прирост, из года в год, постоянно колеблется, однако не приводит водопроводящую систему к соответствующим изменениям, т.е. структурная корреляция между этими показателями нарушается. Так, например, годичные кольца разной ширины — 10,0, 7,9, 13,4 мм (свежий участок) и 2,3, 7,0 мм (сухой участок) содержат почти одинаковую площадь просветов сосудов — 0,37 — 0,40 кв.мм (на 1 кв.мм), или же совершенно разное количество сосудов располагается в кольцах одинакового размера. Годичные кольца (сухой участок) с диаметром 3,0 мм имеют 0,46, 0,21 и 0,60 кв. мм водопроводящей поверхности. Таким образом, варьирование диаметра годичных колец, во многих случаях, не взаимосвязано с изменением водопроводящей площади сосудов, что наблюдается у большинства кольцесосудистых пород (5). Аналогичная картина наблюдается в древесине тополя канадского из заболоченного (табл. 1) и тополя китайского из сухого и заболоченного участков (табл. 2).

Однако иной характер строения показывает тополь пирамидальный из сухого участка, где между данными показателями существует определенная взаимосвязь (табл. 3): при сужении годичного кольца число сосудов на единицу площади увеличивается, а в широких годичных кольцах сосуды располагаются свободно и площадь, занимаемая ими сравнительно меньше. Подобная закономерность у этой же породы из заболоченного участка не обнаружена.

При исследовании древесины клена ясенелистного было установлено тождество в строении с предыдущими породами. Влажные условия для него являются весьма оптимальными.

Таблица 1

Показатели строения древесины тополя канадского из различных участков произрастания

Годы	С в е ж и й		С у х о й		Заболоченный	
	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв. мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв. мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв. мм
1955	—	—	0,4	0,25	—	—
1956	—	—	2,3	0,37	—	—
1957	1,2	0,48	3,0	0,46	—	—
1958	10,0	0,40	4,4	0,30	—	—
1959	6,2	0,42	3,0	0,21	—	—
1960	4,3	0,60	3,5	0,41	—	—
1961	9,0	0,55	2,2	0,43	—	—
1962	9,0	0,48	3,2	0,60	0,3	0,36
1963	14,0	0,38	6,6	0,55	1,3	0,39
1964	7,9	0,39	6,6	0,33	0,9	0,63
1965	13,4	0,40	7,0	0,39	2,6	0,34
1966	5,1	0,52	4,6	0,42	2,3	0,63
1967	9,7	0,64	4,4	0,62	1,2	0,74
1968	4,6	0,65	4,4	0,48	1,0	0,40

Таблица 2

Показатели строения древесины тополя китайского из различных участков произрастания

Годы	С у х о й		Заболоченный	
	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм
1954	0,2	0,27	-	-
1955	3,2	0,43	-	-
1956	2,5	0,55	-	-
1957	2,0	0,59	-	-
1958	0,6	0,41	-	-
1959	1,5	0,56	-	-
1960	1,5	0,60	0,3	0,36
1961	1,3	0,64	0,4	0,41
1962	2,3	0,55	0,4	0,45
1963	3,0	0,60	1,0	0,68
1964	5,1	0,56	1,7	0,55
1965	5,3	0,44	2,3	0,66
1966	3,0	0,54	2,3	0,53
1967	2,9	0,48	1,6	0,37
1968	4,2	0,46	1,7	0,39

Таблица 3

Показатели строения древесины тополя пирамидального из различных участков произрастания .

Годы	С у х о й		Заболоченный	
	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм
1962	1,0	0,69	-	-
1963	5,4	0,47	-	-
1964	5,1	0,41	1,2	0,17
1965	4,8	0,42	1,7	0,30
1966	2,4	0,56	1,6	0,36
1967	2,3	0,76	2,6	0,45
1968	3,5	0,52	2,3	0,34

Годичные кольца широкие, сосуды располагаются свободно и площадь, занимаемая ими на 1 кв.мм, небольшая (табл. 4)^x.

На свежем участке наблюдается несколько иной тип реакции по отношению к условиям окружающей среды. Нарушается "нормальное" соотношение как между механической и водопроводящей системами, так и годичным приростом и количеством водопроводящих элементов. Годичные кольца здесь значительно уже первых.

На сухом же участке подобное нарушение более часто и водопроводящие пути (их величина и количество, площадь, занимаемая ими), колеблются независимо от годового прироста.

Интересно отметить, что тополя и клены, которые в нормальных условиях жизнедеятельности тилл почти не образуют (10), в указанных условиях, либо вследствие внедрения грибов, либо нарушения водного режима, закупоривают ими сосуды. При этом тиллами заполняются иногда годичные кольца всех возрастов. Это, по всей вероятности, является приспособительной реакцией для регулирования водного режима. Однако такое массовое тиллообразование приводит эти же растения к гибели.

Совершенно иной характер показывают кольцесосудистые породы. На данные условия водного режима они реагируют своеобразной реакцией. При сужении диаметра обычно сокращается средняя часть годичного кольца, находящаяся между кольцом просветов и поздней древесины, а основная проводящая зона — кольцо просветов сосудов сохраняется. Площадь просветов сосудов (на 1 кв.мм), независимо от диаметра годичных колец, остается постоянной, что не наблюдалось у рассеяннососудистых. Так, у аморфы кустарниковой (табл.5) годичные кольца различных диаметров (1,1; 1,6; 1,3; 0,5мм) содержат от 0,16 до 0,18 кв.мм водопроводящей поверхности на 1 кв.мм площади годичного кольца. Карагана древовидная (табл. 5), имеющая годичные кольца с диаметрами от 0,9 до 2,0 мм (не считая первые два), содержит 0,15–0,17 кв. мм водопроводящей поверхности. У облепихи крушиновидной из сухого участка с ухудшением почвенных условий годичные кольца постепенно суживаются, что, как правило, происхо-

^x Подсчитаны также количество и диаметры сосудов, но в таблицах приведены только показатели водопроводящей площади.

Таблица 4

Показатели строения древесины клена ясенелистного из различных участков произрастания.

Годы	В л а ж н ы й		С в е ж и й		С у х о й	
	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм
1960	-	-	-	-	1,5	0,21
1961	-	-	-	-	0,9	0,14
1962	-	-	2,0	0,22	1,9	0,25
1963	-	-	2,0	0,25	1,4	0,24
1964	-	-	3,6	0,23	2,5	0,24
1965	2,5	0,20	4,3	0,23	2,5	0,25
1966	5,1	0,27	1,8	0,31	1,0	0,29
1967	5,2	0,26	2,0	0,35	1,4	0,30
1968	7,5	0,23	2,0	0,33	1,6	0,22
1969	8,0	0,23	-	-	1,2	0,26
1970	7,5	0,22	-	-	0,7	0,20

дит за счет поздней древесины, которая в очень узких кольцах почти не образуется (табл. 6). В годичных кольцах этой же породы из свежего участка, несмотря на то, что поздняя древесина находится в нормальных соотношениях с ранней, независимо от этого (как у первых, так и у вторых), водоснабжение в основном обеспечивается кольцом просветов сосудов ранней древесины.

Таблица 5

Показатели строения древесины аморфы кустарниковой и караганы древовидной из сухого участка произрастания

Годы	Аморфа кустарниковая		Карагана древовидная	
	ширина годичного кольца, мм	водопродвижающая площадь сосудов, кв.мм	ширина годичного кольца, мм	водопродвижающая площадь сосудов, кв.мм
1961	-	-	0,3	0,07
1962	-	-	1,3	0,10
1963	-	-	1,2	0,16
1964	1,2	0,17	1,2	0,17
1965	1,1	0,18	2,0	0,15
1966	1,6	0,16	1,3	0,16
1967	1,3	0,17	0,9	0,17
1968	0,5	0,17	1,2	0,15

Аналогичные данные получены у остальных двух пород — лоха узколистного и ясеня пенсильванского (табл. 7 и 8).

Следует отметить, что в отличие от рассеяннососудистых пород, у кольцесосудистых в полостях сосудов тиллы не образуются. По всей вероятности здесь нет в этом необходимости, так как они регулируют водный баланс, выгодно обеспечивая корреляцию между ассимиляционной и трансфузионной системами.

Таким образом, обстоятельный анализ древесин кольцесосудистых и рассеяннососудистых пород показал, что в изменяющихся водных условиях бассейна оз. Севан, лучше себя чувствуют породы с кольцесосудистой древесиной. Это

Таблица 6

Показатели строения древесины облеихи крушиновидной из различных участков произрастания.

Г о д ы	В л а ж н ы й		С в е ж и й		С у х о й	
	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм
1962	-	-	-	-	2,6	0,21
1963	-	-	-	-	4,3	0,20
1964	-	-	-	-	4,5	0,32
1965	-	-	1,8	0,11	4,4	0,26
1966	-	-	7,3	0,20	2,7	0,32
1967	2,7	0,10	7,5	0,30	3,0	0,49
1968	6,0	0,28	5,1	0,33	3,7	0,31
1969	7,1	0,18	4,9	0,30	3,3	0,34
1970	6,0	0,19	4,8	0,30	3,5	0,32
1971	5,4	0,25	3,4	0,33	1,7	0,37
1972	4,8	0,24	3,2	0,30	0,8	0,43

Таблица 7

Показатели строения древесины лоя узколистного из различных участков произрастания

Годы	С в е ж и й		С у х о й	
	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм	ширина годичного кольца, мм	водопроводящая площадь сосудов, кв.мм
1965	0,2	0,10	0,6	0,10
1966	2,5	0,21	6,9	0,17
1967	4,3	0,23	8,0	0,30
1968	5,3	0,21	6,5	0,37
1969	9,4	0,30	9,4	0,38
1970	13,4	0,32	5,8	0,50
1971	9,0	0,34	1,6	0,45
1972	8,9	0,32	1,1	0,52
1				

Таблица 8

Показатели строения древесины ясеня пенсильванского из сухого участка произрастания

Годы	Ширина годичного кольца, мм	Водопроводящая площадь сосудов, кв.мм
1960	0,4	0,12
1961	0,6	0,15
1962	1,6	0,11
1963	1,4	0,17
1964	1,5	0,13
1965	0,3	0,16
1966	0,6	0,23
1967	0,8	0,23
1968	0,9	0,21

подтверждается также и лесоводственными данными (10).

Рассеяннососудистые породы в первые годы посадки (в условиях избытка воды) показывают нормальный вертикальный и поперечный прирост, образуя довольно широкие годичные кольца с крупными и многочисленными сосудами. Однако в связи с постепенным уменьшением воды нарушается корреляция между полярно расположенными органами-листьями и корневой

системой, что влияет на внутреннее строение растения. Они образуют годовые кольца различных размеров с чередованием широких и узких, а камбий, независимо от диаметра годового прироста, часто откладывает сравнительно большую площадь сосудов. Такое строение для данных условий не целесообразно и в дальнейшем приводит к тому, что с целью саморегулирования полости большинства сосудов закупориваются тиллами, затрагивая почти все годовые кольца. Это впоследствии приводит к нарушению координации между полярно расположенными органами, способствуя гибели растения.

Кольцесосудистые породы в этих же условиях образуют, большей частью, более узкие годовые кольца, как бы оберегая себя от лишних расходов. Среди них некоторые — кустарники, которые, как известно, сравнительно рано начинают и быстро кончают процесс образования элементов древесины. Такой характер деятельности камбиальной ткани способствует тому, что образование годового кольца происходит в короткий срок, ранней весной, во время сравнительного избытка воды в почве и за счет запасавших ассимилятов предыдущего года. А очень ценное здесь то, что у всех кольцесосудистых пород обязательно оформляется кольцо просветов сосудов (одно — или многослойное), являющееся основной проводящей базой данного года и способствующее организованному поднятию воды. Интересно, что у последних площадь, занимаемая сосудами в толще годового слоя всегда меньше, чем у рассеяннососудистых. Тиллы у них не наблюдаются вообще или же лишь в единичных годовых кольцах, в очень незначительном количестве (лох, облепиха, карагана).

Обобщая изложенный материал, можно заключить, что в данных изменяющихся условиях водного режима из числа исследованных пород выдерживают те, водопроводящая система которых более приспособлена, организована и в эволюционном отношении более продвинута.

ЛИТЕРАТУРА

1. Яценко-Хмелевский А. А. Труды Бот. ин-та АН Арм. ССР, № 5, 1948.
2. Гзыряв М. С. ДАН СССР, 73, № 1, 1950.

3. Перелыгин Л. М. и Певцов А. К. Механические свойства и испытание древесины, 1934.
4. Вихров В. Е., Лобасенок А. К. Технические свойства древесины в связи с типом леса. Минск, 1963.
5. Вихров В. Е. В сб. "Вопросы лесоведения и лесоводства," 1954.
6. Перелыгин Л. М. Качество древесины тополей, Лесное хозяйство, № 2/8, 1938.
7. Стрекаловский Н. И. Труды Архангельск. лесотехнич. ин-та, № 13, 1949.
8. Паланджян В. А., Пинаджян Т. В. Биол. журн. Армении, 27, №9, 1974.
9. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины, М.-Л., 1954.
10. Хуршудян П. А. Докт. дисс. Биологические основы облесения донных грунтов, вышедших из-под вод оз.Севан, 1971.