

В. А. ПАЛАНДЖЯН

О ВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ НЕКОТОРЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД АРМЕНИИ

Древесина, эта многофункциональная сложная система тканей, с ростом и развитием растений непрерывно перестраивается, обуславливая взаимную деятельность фотосинтезирующей и корневой систем. В ходе своего онтогенеза она приобретает характерные для данного рода или вида черты строения, которые в течение всей жизни растений повторяются ежегодно [1—5]. Одновременно в древесине, в связи с возрастающей физиологической активностью метамеров, происходят жизненно важные изменения, обуславливающие целостность строения и функции. При этом функциональные реакции и структурные перестройки протекают под генетическим контролем и в пределах нормы реакции.

С возрастом растений в древесине накапливаются дубильные вещества, закупориваются сосуды тилами или гуммией, происходит уплотнение клеточных оболочек, падает жизненная активность паренхимных клеток, приводящие к изменению ее физико-механических свойств [6, 7].

В большинстве работ, изучающих древесину в экологическом или возрастном аспектах, основное внимание часто уделяется водопродуцющей системе. Однако исследования будут более полноценными если охватить также паренхимную и механическую ткани. Ведь в процессе эволюции и в онтогенезе данного индивидуума водопродуцющая система развивается параллельно с ними [8, 9]. Известно, что в истории структурной эволюции развивалась и совершенствовалась взаимосвязь этих систем, и наиболее специализированной считается древесина с паратрахеальной паренхимой и с волокнами либриформа механической ткани [8—11]. В этом отношении представляет определенный интерес работа Мигахида [12], в которой исследуется связь лучевой паренхимы с водопродуцющими элементами.

В данной работе, исходя из целостности организма, рассматривается анатомическое строение древесины некоторых пород в возрастном аспекте.

Объектами исследования являлись клен полевой (*Acer campestre* L.), бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky), граб кавказский (*Carpinus caucasica* A. Grossh.) и дуб крупнопыльниковый (*Quercus macranthera* F. et M.), произрастающие в Шамшадинском лесхозе Армянской ССР, в трех повторностях. Изучались по 10 периферийных годичных колец с каждого дерева в возрасте от 30 до 400 лет.

Клен полевой—рассеяннососудистая порода с некоторой тенденцией к кольцесосудистости. Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахейд, волокон либриформа, лучевой, тяжелой и веретенной паренхимы. Древесная паренхима терминальная, диффузная и скудно вазоцентричная. Сердцевинные лучи гомогенные или слабо гетерогенные.

Молодое дерево клена полевого имеет узкие годовичные кольца. Сосуды с очень малыми диаметрами расположены, главным образом, одиночно, редко парами. Сердцевинные лучи гомогенные, многочисленны, большей частью однорядные. Встречаются двух-, трехрядные лучи, процент которых намного меньше однорядных. Все клетки лучей на радиальном срезе лежачие, редко коротко-лежачие. Поры на радиальных и вертикальных стенках клеток лучей расположены равномерно, не обильно.

С ростом и возрастом деревьев клена полевого годовичные кольца значительно расширяются, а за счет увеличения диаметра сосудов возрастает площадь их просветов на 1 кв. мм. Расположение и соотношение одиночных и парных сосудов остается стабильным. Однако резко меняется представленность сердцевинных лучей: процент однорядных вдвое падает, двухрядных, напротив, сильно увеличивается. Последние своими размерами—шириной и высотой, превышают таковые у молодого дерева. Трехрядные лучи редки. Заметно увеличивается поровость на стенках между клетками лучей и сосудами.

У спелодревесных индивидов клена полевого структурные изменения более выразительные. Во многих кольцах четче выражена тенденция к кольцесосудистости, а в толще годовичного слоя сосуды, в основном, расположены парами и в цепочку, одиночные же редки. Сосуды здесь наиболее крупные, соответственно площадь их просветов на единицу поверхности большая. Наблюдается увеличение размеров лучей. Одновременно, в огромном количестве образуются четырех- и пятирядные лучи (до 54%), которые у молодых и приспевающих деревьев отсутствовали или же были в незначительном количестве. Резко падает число двухрядных лучей. Увеличивается количество тяжелой паренхимы. Таким образом, молодые деревья характеризуются в основном однорядными лучами и одиночным расположением более мелких сосудов, а спелодревесные—многорядными лучами, парными и цепочечными крупными сосудами и обильной тяжелой паренхимой.

Анализ древесины разновозрастных деревьев бука восточного показал некоторую идентичность с кленом полевым.

Бук восточный характеризуется рассеяннососудистой древесиной. Она состоит из сосудов, волокнистых трахейд, волокон либриформа, тяжелой и лучевой паренхимы. Тяжелая паренхима диффузная и метатрахеальная. Сердцевинные лучи гомогенные, от однорядных до очень широких, от чрезвычайно низких до умеренно высоких.

Годовичные кольца молодого дерева узкие, сосуды многочисленные, просветы округлые, овальные, с малыми диаметрами (рис. 1А). Расположены они в основном одиночно, иногда парами. Волокнистые трахеиды толстостенные. Сердцевинные лучи многочисленные, низкие и узкие. Однорядные составляют 55, двухрядные—32, а трех- и более рядные лишь 13%.

У спелодревесных деревьев (170—180 лет) годовичный прирост намного шире, чем у молодых. При этом, одновременно увеличиваются как размеры сосудов, так и их число, которое приводит к возрастанию общей водопроводящей поверхности древесины (рис. 1Б). Сосуды толстостенные, расположены, как и у молодых деревьев, главным образом, одиночно, редко парами и группами. Значительно увеличиваются размеры лучей, меняется их рядность. Развиваются, с одной стороны, однорядные, и, с другой—многорядные лучи, тогда как число двухрядных и трехрядных—незначительное. Тяжелая паренхима намного обильнее, клетки ее крупнее по сравнению с молодыми. Механическая ткань толстостенная.

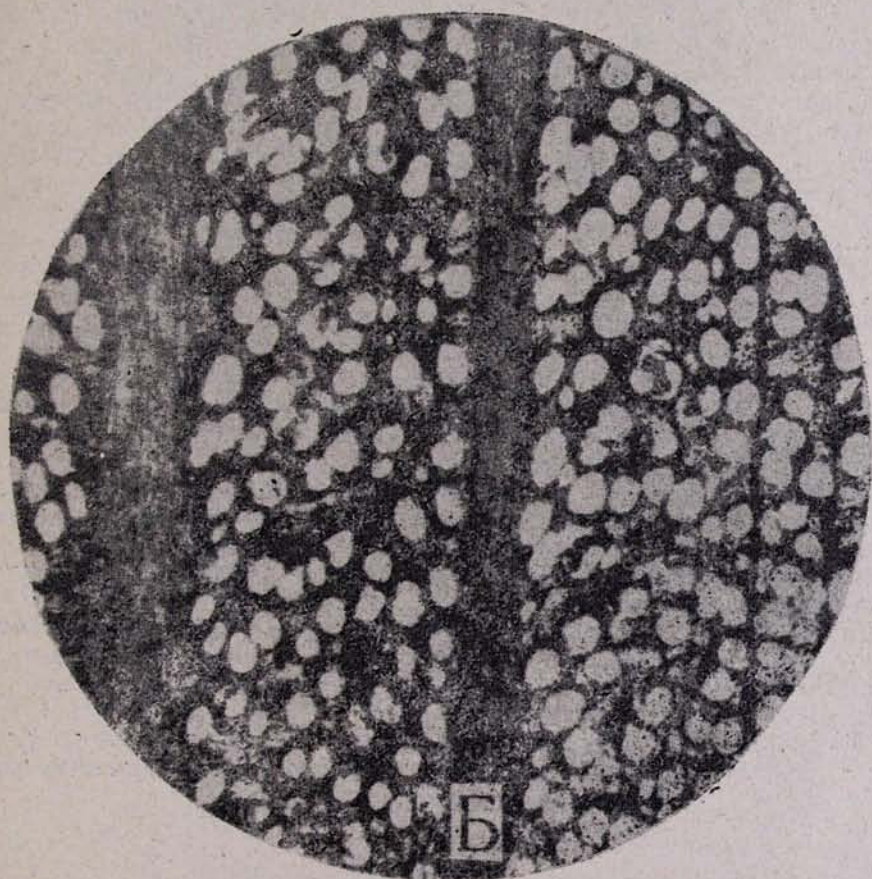
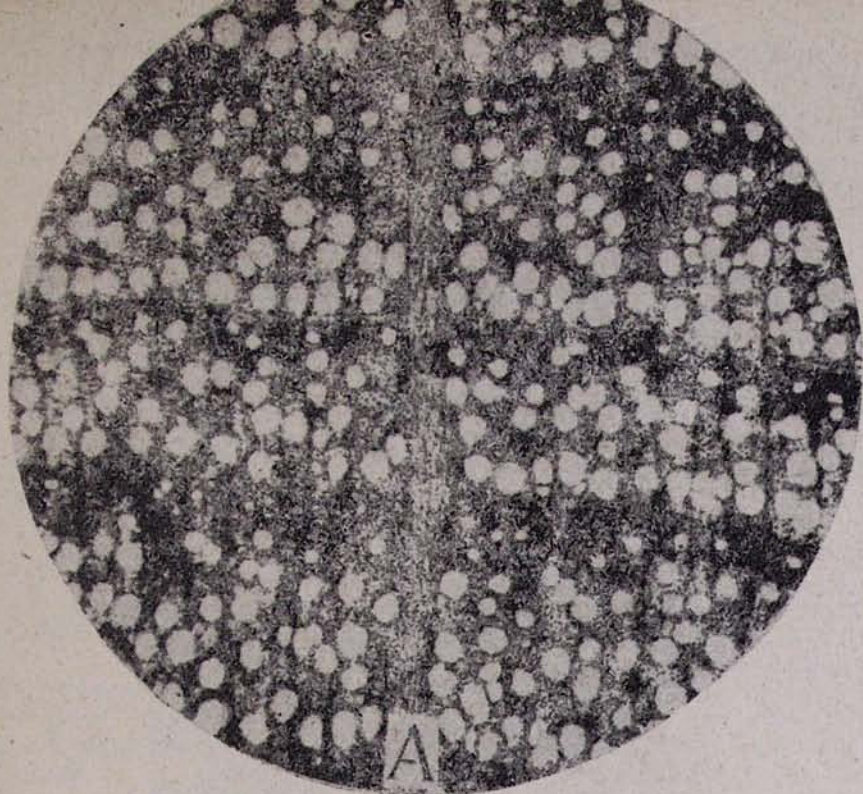


Рис. 1. Бук восточный. Поперечный срез (ув. $10 \times 12,5$).
А. Молодое дерево. Б. Спелодревесное дерево.

У перестойных деревьев изучаемые показатели понижаются, хотя и тяжевая паренхима остается обильной. При почти одинаковом поперечном приросте со спелодревесными деревьями, камбий откладывает сравнительно малое количество сосудов с узкими диаметрами, а также лучи с меньшими размерами. Видимо, такое строение у перестойных деревьев является результатом возникновения некоторого несоответствия между физиологическими процессами и условиями среды. В этом случае камбий изменяет тип расположения сосудов, т. е. в основном откладывает сосуды парные, в то время как одиночные очень редки. Это способствует более интенсивному передвижению воды по древесине. Рядность лучей в этом возрасте меняется, она такая же, как и у перестойных деревьев. Развиваются однорядные, которые составляют более чем 60%, и многорядные лучи—33%, а двух- и трехрядные встречаются редко. Вероятно, развитие большого количества однорядных лучей имеет важное функциональное значение. Они, являясь по строению более гибкими, во многих точках перекрещиваются с сосудами, образуя густую сеть живых паренхимных клеток и водопроводящих элементов. Однорядные лучи здесь выполняют роль паренхимной обкладки вокруг сосудов, способствуя передвижению воды по ним.

Следует отметить, что все показатели возрастают до определенного возраста (170—180 лет) и снижаются со старением. Это наводит нас на мысль о существующей между ними структурно-функциональной взаимозависимости.

Большой интерес представляют результаты исследования древесины граба кавказского. Она характеризуется рассеяннососудистым строением. Древесина состоит из сосудов, трахейд, волокнистых трахейд, тяжелой и лучевой паренхимы. Тяжевая паренхима терминальная, диффузная и метатрахеальная. Сердцевинные лучи гомогенные, иногда с некоторой тенденцией к гетерогенности. В толще годичных слоев как молодых, так и приспевающих деревьев водопроводящие пути равномерно рассеяны, лишь с той разницей, что у первых сосуды мелкие, часто одиночные, а у приспевающих, наряду с одиночными, и цепочки сосудов. У спелодревесных растений характер распределения сосудов совершенно меняется. Во-первых, увеличивается общий объем водопроводящих путей, сосуды становятся крупными и многочисленными. Важно, что сосуды представлены, в основном, группами и в цепочках, создавая огромные вертикальные полосы, от ранней древесины к поздней, формируя широкие слои водопроводящих путей, которые обильно соседствуют с однорядными лучами (рис. 2). Подобное строение, характерное для зрелой древесины данной породы, можно считать новым этапом развития гидросистемы древесины, имеющим функциональное значение для растения в целом. Соответственно, с возрастающей гидросистемой увеличивается и объем лучевой паренхимы. При этом, наряду с одно-, четырехрядными лучами образуются и пятирядные, которые у молодых деревьев отсутствовали.

Таким образом, и у граба кавказского гидросистема и лучевая паренхима одновременно с возрастом подвергаются определенным возрастным изменениям, развиваясь как количественно, так и качественно, приобретая новые, более глубокие связи взаимодействующих систем древесины.

Дуб крупнопыльниковый характеризуется кольцесосудистой древесиной. Она состоит из сосудов, сосудистых и волокнистых трахейд, волокон либриформа, тяжелой и лучевой паренхимы. Сердцевинные лучи гомогенные, одно- и многорядные.

Годичные слои молодого дерева дуба крупнопыльникового узкие, кольцо просветов ранней древесины слагается большей частью из одно-

го ряда крупных сосудов, а у поздней—из вертикально расположенных мелких сосудов и сосудистых трахеид, образуя тоненькие, извилистые, пламеобразные языки, суживающиеся к внешней границе годичного слоя (рис. 3А).

У спелодревесных деревьев годичные кольца значительно расширяются, а кольцо просветов ранней древесины формируется из нескольких

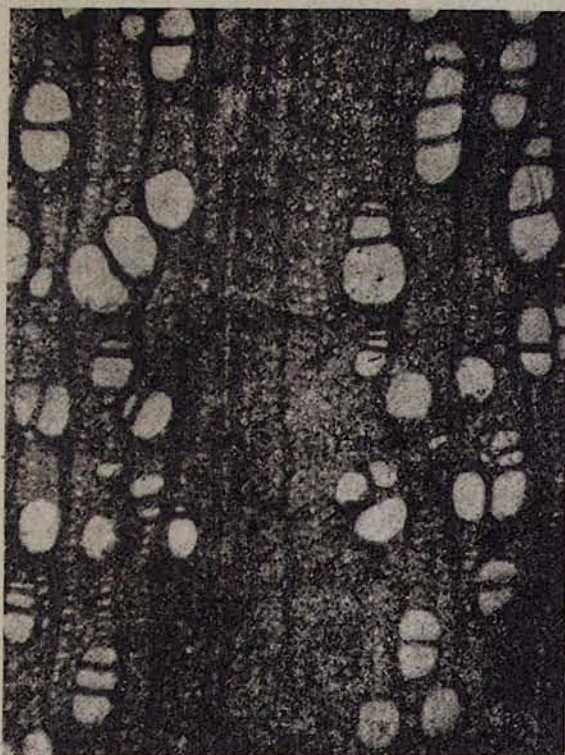
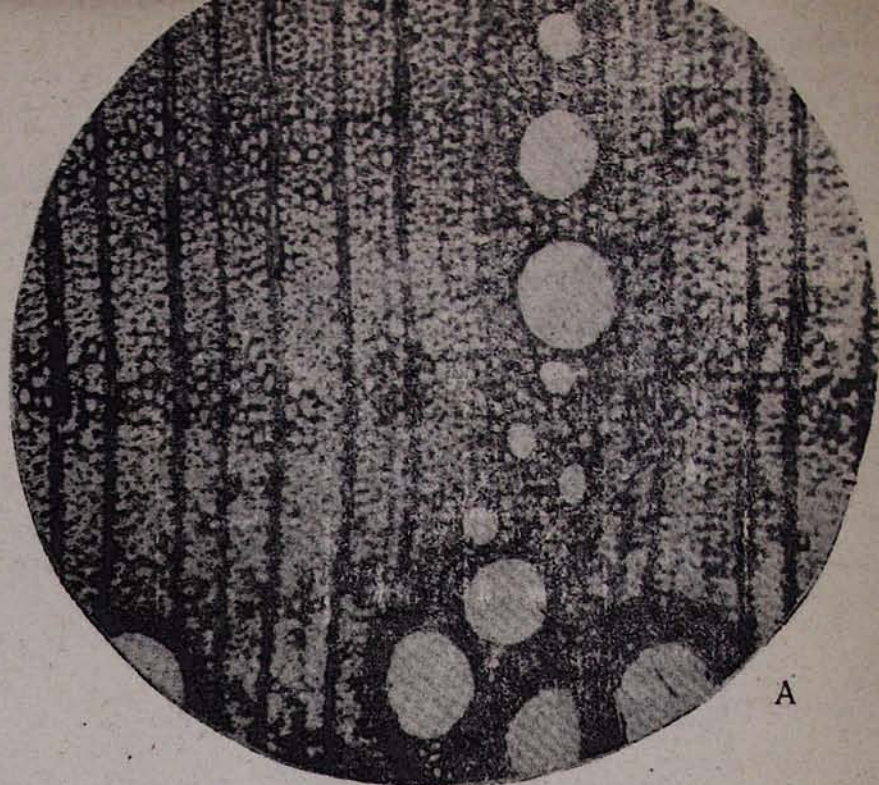


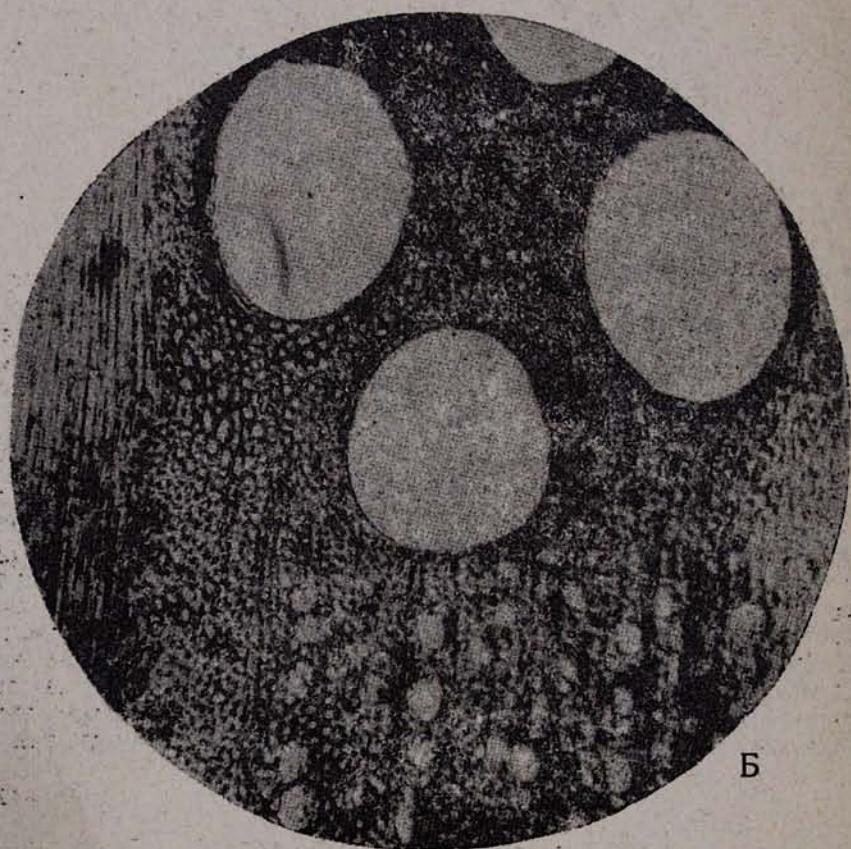
Рис. 2. Граб кавказский. Поперечный срез (ув. 10×12,5).

рядов крупных сосудов. В поздней древесине вертикальные ряды сосудов и сосудистых трахеид становятся более широкими, обильно окруженными волокнистыми трахеидами (рис. 3Б). При этом, количество сосудов на единицу площади и диаметры их просветов почти в два раза больше, чем у молодых деревьев. Естественно, возрастает общая площадь просветов сосудов в древесине.

Как известно, основная масса древесины дуба выражена волокнами либриформа и волокнистых трахеид [13]. В наших исследованиях соотношение этих элементов с возрастом меняется. У молодого дуба крупнопольничкового основная масса древесины образуется из волокон либриформа, а волокнистые трахеиды лишь тонким слоем окружают извилистые вертикальные ряды сосудов и сосудистых трахеид поздней древесины. С возрастом и с мощностью деревьев, с постепенным утолщением вертикальных рядов водопроводящих элементов поздней древесины, волокнистые трахеиды, окружающие сосуды, так обильно обкладываются вокруг них, что толстостенные клетки волокон либриформа как бы инкрустируются между этими слоями. Сердцевинные лучи также меняются, однако не за счет изменения соотношения рядности лучей, как у



А



Б

Рис. 3. Дуб крупнопыльниковый. Поперечный срез (ув. 25% 12,5).
А. Молодое дерево. Б. Спелодревесное дерево.

предыдущих пород, а за счет увеличения клеток в толщину. У деревьев во всех возрастах преобладают однорядные лучи (более 90%), а двух- и многорядные составляют 10%.

Таким образом, анализируя результаты проведенного изучения, можно заключить, что в древесине исследованных пород в течение всей жизни растений происходят взаимосвязанные структурные изменения, которые обеспечивают координацию функций со строением растений.

С возрастом и мощностью растений, с повышением активности физиологических метамеров водопроводящая ткань становится мощной, формируются крупные и многочисленные сосуды. Изменяется представленность водопроводящих элементов в толще годовичного слоя, одиночно расположенные сосуды вытесняются парными, группами и цепочными сосудами. Одновременно увеличиваются размеры лучей, меняется их рядность, и откладываются в большом количестве однорядные и многорядные лучи, обильно развивается поровость между сосудами и паренхимными клетками лучей, меняется соотношение элементов механической ткани—волоконных трахейд и волокон либриформа и т. д. Все это свидетельствует, что древесина развивается и что строение есть процесс, который одновременно контролируется генетическими особенностями данной породы.

Наши данные показывают, что в процессе развития существует строгая корреляция между тканями древесины, которые функционально взаимосвязаны. В этом аспекте необходимо отметить и транспортную функцию паренхимных клеток, обеспечивающую перенос ассимилятов из листьев в проводящую систему растений [14—15]. Это предположение подтверждается работами ряда авторов, показывающих важную роль паренхимных клеток флоэмы в транспорте метаболитов [16—18]. По нашему мнению, роль паренхимной обкладки не ограничивается лишь флоэмным транспортом, в пользу которого свидетельствуют результаты исследований. Известно, что состав лучей относится к той категории признаков, которые имеют филогенетическое значение [19]. В наших исследованиях весьма устойчив состав лучей, однако характер их рядности изменяется, что связано с функциональной деятельностью данной ткани. У более зрелых деревьев в древесине преобладают однорядные и многорядные лучи, средние постепенно выпадают. Следует полагать, что однорядные лучи, которые своим строением более гибкие и легко изгибаются при встрече с сосудами, в многочисленных точках перекрещиваются с ними и создают сложную взаимосвязанную, активно функционирующую систему двух тканей—живой паренхимой и водопроводящей. При этом исследованные нами породы характеризуются апотрахеальной паренхимой и, по всей вероятности, роль паратрахеальной обкладки вокруг сосудов выполняют однорядные лучи. Многорядные, думается, в основном являются вместилищами органических веществ.

Необходимо также отметить, что рядность лучей, которая с возрастом растений увеличивается, варьирует в определенном диапазоне. Следовательно, она не является строго константным показателем, как состав лучей (гетерогенность или гомогенность), а контролируется возрастом растений и мощностью кроны. Одновременно этот показатель является генетически закрепленным признаком, и, в силу этого, не может бесконечно увеличиваться. Выявлено также, что с возрастом, с увеличением мощности водопроводящей системы и лучевой паренхимы заметно усиливается поровость между ними. В том случае, когда у молодого дерева поры на стенках между сосудами и лучами немногочисленны, у взрослых они очень обильны и расположены на всех перекрещивающихся стенках между водопроводящими элементами и лучевой

паренхимой. Если проследить весь эволюционный путь этих тканей, то становится очевидным, что развитие древесины шло путем усовершенствования их взаимосвязи. В этом аспекте самой совершенной является древесина, которая характеризуется высокоспециализированной водопроводящей системой с паратрахеальной паренхимой и волокнами либриформа.

Весьма интересна взаимосвязь, существующая между сосудами, трахеидами и волокнистыми трахеидами у дуба крупнопольничкового. С возрастом деревьев, с усилением водопроводящей системы количество волокнистых трахейд сильно увеличивается, и они обильно окружают сосуды и трахеиды, образуя мощные обкладки вокруг них. Таким способом, создается целостная система двух тканей, которая способствует усилению передвижения воды по сосудам. В этой связи надо отметить, что в тех древесинах, где тяжёлая паренхима паратрахеального типа, механическая ткань выражена волокнами либриформа и, напротив, когда она апотрахеальная, то основная масса древесины состоит из волокнистых трахейд. Такая представленность тканей и корреляция между ними, разумеется, складывались в течение долгой эволюции, обусловливая взаимную деятельность этих тканей. Исходя из этого, можно полагать, что паратрахеальная паренхима и волокнистые трахеиды, наряду с функцией накопления органических веществ и механической опоры, играют и немаловажную роль в передвижении воды по древесине.

Итак, все эти факты свидетельствуют, что ткани древесины с возрастом подвергаются закономерным изменениям и между ними существует строгая структурная и функциональная корреляция. Водопроводящие элементы и пути, переносящие и запасующие органические вещества, комплексно составляют целостную транспортную систему древесины.

Վ. Հ. ՓԱՍՆՋՅԱՆ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԱՆՏԱՌԱԿԱԶՄՈՂ ՄԻ ՔԱՆԻ ԲՈՒՅՍՆԵՐԻ ԲՆԱՓԱՅՏԻ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԻ ՏԱՐԻՔԱՅԻՆ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ուսումնասիրվել է տարբեր տարիքի ծառային բույսերի բնափայտը, կենդիվ նրա էլեմենտների փոխադարձ կապի և ֆունկցիոնալ պայմանավորվածության տեսանկյունից: Պարզվել է, որ տարիքի հետ կապված բնափայտը ենթարկվում է կառուցվածքային որոշակի փոփոխության, որը կրում է ինչպես քանակական, այնպես էլ որակական բնույթ: Փոխվում է տարեկան օղակների լայնությունը, նրանցում անոթների դասավորությունն ու ներկայացվածությունը, անոթների չափսերն ու քանակը: Խոշորանում են միջուկային ճառագայթները, միաժամանակ փոփոխվում է նրանց շարքայնությունը, զարգանում են մի կողմից միաշարք, մյուս կողմից՝ բազմաշարք ճառագայթները: Ուժեղանում է անոթների և ճառագայթների միջև փոխադարձ կապը, փոխվում է մեխանիկական էլեմենտների՝ թելանման տրախեիդների և լիբրիֆորմային թելիկների փոխհարաբերությունը շրատար հյուսվածքի նկատմամբ և այլն: Պետք է ենթադրել, որ միաշարք ճառագայթները, որոնք իրենց կառուցվածքով շատ ավելի ճկուն են և հեշտությամբ ճկվում են անոթներին հանդիպելիս, շրջանցում նրանց, բազմաթիվ կետերում խաչվում են, առաջացնելով խիտ կապակցված, ակտիվ գործող բարդ ամրողջություն:

Բազմաշարք ճառագայթները օրգանական նյութերի կուտակման հիմնական շտեմարաններն են:

Այսպիսով, բույսերի տարիքի և նրա հզորացմանը զուգընթաց, փոփոխության են ենթարկվում բնափայտի բոլոր հյուսվածքները, ըստ որում խիստ կապակցված և մեկի գործունեությունը պայմանավորված է մյուսով:

ЛИТЕРАТУРА

1. Яценко-Хмелевский А. А. Тр. БИН АН АрмССР, 5. 1948.
2. Лебеденко Л. А. Бюлл. МОИП, 66/4, 1961.
3. Лебеденко Л. А. ДАН ССР, 127(1), 1959.
4. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных, М., 1981.
5. Паланджян В. А., Григорян Е. С. Биол. ж. Армении, 34, 4, 1983.
6. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л., 1954.
7. Раскатов П. Б. Анатомия вегетативных органов древесных растений. Воронеж, 1974.
8. Яценко-Хмелевский А. А. Бот. ж., 43, 1957.
9. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных, М., 1949.
10. Колосова М. И. Строение древесины как фактор биологической конкуренции. Автореф. дис. канд. биол. н., Л., 1968.
11. Кедров Г. Б. Строение и формирование водопроводящей системы древесины ясеня обыкновенного и некоторые вопросы структурной эволюции древесины древесных двудольных. Автореф. дис. канд. биол. н., М., 1965.
12. Мигахид Мабрук Мигахид. Эволюция связи лучевой паренхимы с водопроводящей системой в древесине покрытосеменных двудольных. Автореф. дис. канд. биол. н., Л., 1978.
13. Вихров В. Е., Перельгин Л. М. Тр. ин-та леса АН СССР, 4, 1949.
14. Александров В. Г. Научно-агрохимический ж. 11, 1924.
15. Александров В. Г., Тимофеев А. С., Цакая К. Е., Шанидзе М. А. Жур. русс. бот. общ., 1—2, 1926.
16. Силаева А. М., Гамаюнова М. С., Григора М. Ю. Фотосинтез кукурузы. Пушино на Оке, 1974.
17. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М., 1976.
18. Михалевская О. Б. Бот. ж. 63, 2, 1978.
19. Яценко-Хмелевский А. А. Бот. ж. 43, 3, 1958.