

БОТАНИКА

С. А. ТУМАНЯН

ДАННЫЕ О ПУТЯХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГИФ РАЗЛИЧНЫХ
ВИДОВ ДРЕВООКРАШИВАЮЩИХ ГРИБОВ В ДРЕВЕСИНЕ СОСНЫ

Пути распространения гиф древоразрушающих и древоокрашивающих грибов в древесине до сих пор изучены только для немногих видов. Большинство авторов полагает, что гифы грибов переходят из одного анатомического элемента древесины в другой, растворяя выделяемыми ими энзимами клеточные оболочки. Эту точку зрения особенно энергично защищает Проктор (Proctor [7]), детально исследовавший пути прохождения гиф *Fomes annosus* (Fr.) Cke., *F. pini* (thore) Hoyd, *Lenzites trabea* (pers.) Fr. *Polyporus schweinitzii* Fr., *Poria weirii* Murr. и *trametes serialis* Fr. в древесине *Pinus strobus* L., *Tsuga heterophylla* (Rat.) Sarg., *Pseudotsuga taxifolia* (Lam.) Britt. и *Thuja plicata* D. Don. По его наблюдениям, проникновение гиф гриба через толщу клеточной оболочки элемента древесины всегда происходит через уже подготовленное действием энзимов гриба отверстие, так что между кончиком прорастающей гифы и еще неразрушенной частью оболочки всегда лежит некоторое более или менее значительное пустое пространство.

Данные Проктора убедительно показывают, что прободение клеточных элементов древесины гифами происходит химическим путем. Механическое прободение оболочек гифами мыслилось только в окаймленных порах, где замыкающая пленка настолько тонка, что, повидимому, может быть пробита давлением, развиваемым растущей гифой (А. А. Яценко-Хмелевский [4], стр. 253). По наблюдениям Проктора [7] гифы исследованных им видов грибов, хотя и используют окаймленные поры для прохождения из одной трахеиды в другую, но гораздо чаще проходят через толщу вторичной оболочки.

Описанные Проктором грибы относятся к группе древоразрушающих. Между тем, для древоокрашивающих грибов давно установлено преимущественное прохождение из одного клеточного элемента в другой именно через поры. Относительно недавно механизм этого прохождения был исследован Лизе и Хартман-Фаненброк при помощи электронного микроскопа (Liese und Hartmann-Fahnenbrock [6]). Объектом исследования была засинелая древесина сосны, пораженная грибом *Scopularia phycomyces*. Гифы этого гриба растут в полостях трахеид, не вызывая разрушения их стенок и переходят из одной тра-

хемды в другую только через окаймленные поры, замыкающая пленка и торус которых, по мнению авторов, разрушаются чисто механически, без влияния энзимов. Отверстия в окаймленных порах, проделываемые гифами, близки к размерам поперечника самих гиф.

Нет никаких оснований распространять полученные Проктором и Лизе и Хартман-Фаненброк данные на все древоразрушающие или на все древоокрашивающие грибы. Имеющиеся материалы показывают, в частности, что механические свойства древесины сосны, пораженной синевой, различны в зависимости от вида гриба.

Если сейчас не вполне ясно, какие именно изменения в древесине, вызванные грибом, могут привести к повышению ее механических свойств, то снижение их скорее всего надо приписать именно разрушениям клеточной структуры под действием гриба. Таким образом, можно уже априори утверждать, что в обширной группе грибов объединяемых общим наименованием „древоразрушающих“ (Е. И. Мейер [2]), должны быть виды различно воздействующие на древесину.

Значение этого вопроса для целого ряда разделов прикладного лесоведения очевидно. Древоокрашивающие грибы поражают древесину на самых различных этапах ее заготовки, хранения, транспортировки и переработки. Существующее у многих практиков убеждение, что „синева портит только внешний вид древесины“, находящее себе поддержку в ряде высказываний авторитетных специалистов (С. И. Ванин [1]), часто в значительной мере ослабляет внимание к мероприятиям по защите древесины от грибов этого типа. С другой стороны, не исключена возможность улучшения некоторых свойств древесины при поражении ее определенными видами грибов синевы.

Тем не менее, точные данные о воздействии различных видов древоокрашивающих грибов на древесину в литературе исключительно скудны.

Настоящее сообщение является результатом наших наблюдений над древесиной сосны, пораженной 5 различными видами древоразрушающих грибов и проведено на материале, подготовленном еще покойной Е. И. Мейер.

Материал и метод

Для микроскопического анализа древесины мы брали образцы древесины сосны размерами 22×1 , 5×1 , 5 см из серии опытов, заложенных в 1952 году. Сроки воздействия гриба — три и девять месяцев (I и III сроки). Были исследованы следующие виды грибов:

1. *Ophiostoma comatum* Mill. et Cernz.
2. *O. pini* (Münch) H. et P. Syd.
3. *O. piceae* (Münch H. et P. Sud.
4. *Alternaria humicola* Ond.
5. *Leptographium lumdborgii* Lag. et Mel.

Из этих пяти видов, три (*Ophiostoma comatum*, *O. pini* и *O. piceae*) относятся к сем. *Ceratostomaceae* порядка *Sphaeriales* класса сумчатых и два (*Alternaria humicola* и *Leptographium lundbergii*) — к группе несовершенных грибов (сем. *Dematiaceae*). Все исследованные грибы относятся к группе, вызывающей окраску древесины в синеватые типы различных оттенков (т. н. „синева“ древесины).

С каждого образца зараженной древесины выкалывались или выпиливались квадратные кусочки для приготовления срезов. Срезы для микроскопического исследования делались от руки бритвой, окрашивались преимущественно железным гематоксилином по методу Цешинской и затем помещались в бальзам. Окраска гиф в древесине не проводилась. Старые гифы обычно хорошо высажены и на общем фоне выделяются своей темной, коричневой окраской.

При помощи рисовального аппарата нами сделан ряд рисунков, которые показывают характер разрушения сердцевинных лучей и вторичных стенок трахенд, а также прохождение гиф по различным элементам древесины.

Результаты исследования

1. *Ophiostoma comatum* (I и III сроки) — в древесине гифы грибов в основном развиваются в паренхимных клетках лучей, в смоляных ходах и относительно реже в трахендах. Большие скопления гиф наблюдаются в смоляных ходах. Гифы тянутся вдоль стенки трахенд большей частью строго параллельно длинной оси трахенды и переходят от одной трахенды в другую только через окаймленные поры. На тангентальном срезе часто можно видеть разрушение паренхимных клеток луча. На радиальном срезе иногда видны разрушенные окаймленные поры (рис. 1). Наблюдается скопление гиф в виде клубков в клетках лучей и в смоляных ходах. Нередкое явление полное или частичное разрушение смоляного хода, в котором клетки эпителия совершенно потеряли свою клеточную структуру.

Более длительное воздействие этого гриба на древесину сказывается относительно сильнее. В образцах первого срока можно было наблюдать остатки вторичных стенок паренхимных клеток лучей или клеток эпителия смоляных ходов, но при длительном воздействии (III срок) от паренхимных клеток лучей не остается и следа. Здесь наблюдается проникновение гиф также в краевые, трахендальные клетки луча. Как в ранней, так и в поздней древесине степень и характер разрушения элементов древесины одинаковы. Разрушение вторичной стенки трахенд не наблюдается; также незаметно прободение клеточных стенок трахенд гифами гриба.

2. *Ophiostoma piceae* (I и III сроки) — Гифы распространяются в древесине по сердцевинным лучам, смоляным ходам и трахендам. Этот гриб обладает способностью разрушать клеточные оболочки всех элементов древесины, а также прободать вторичную стенку трахенд. При полном разрушении смоляного хода, трахенды, примыкающие к смо-

ляному ходу, теряют часть своей стенки. Таким образом, мы наблюдаем на поперечном срезе разрушение вторичной стенки трахеид. Этим свойством не обладал описанный выше нами вид гриба. На радиальных и иногда на тангентальных стенках трахеид можно видеть очень

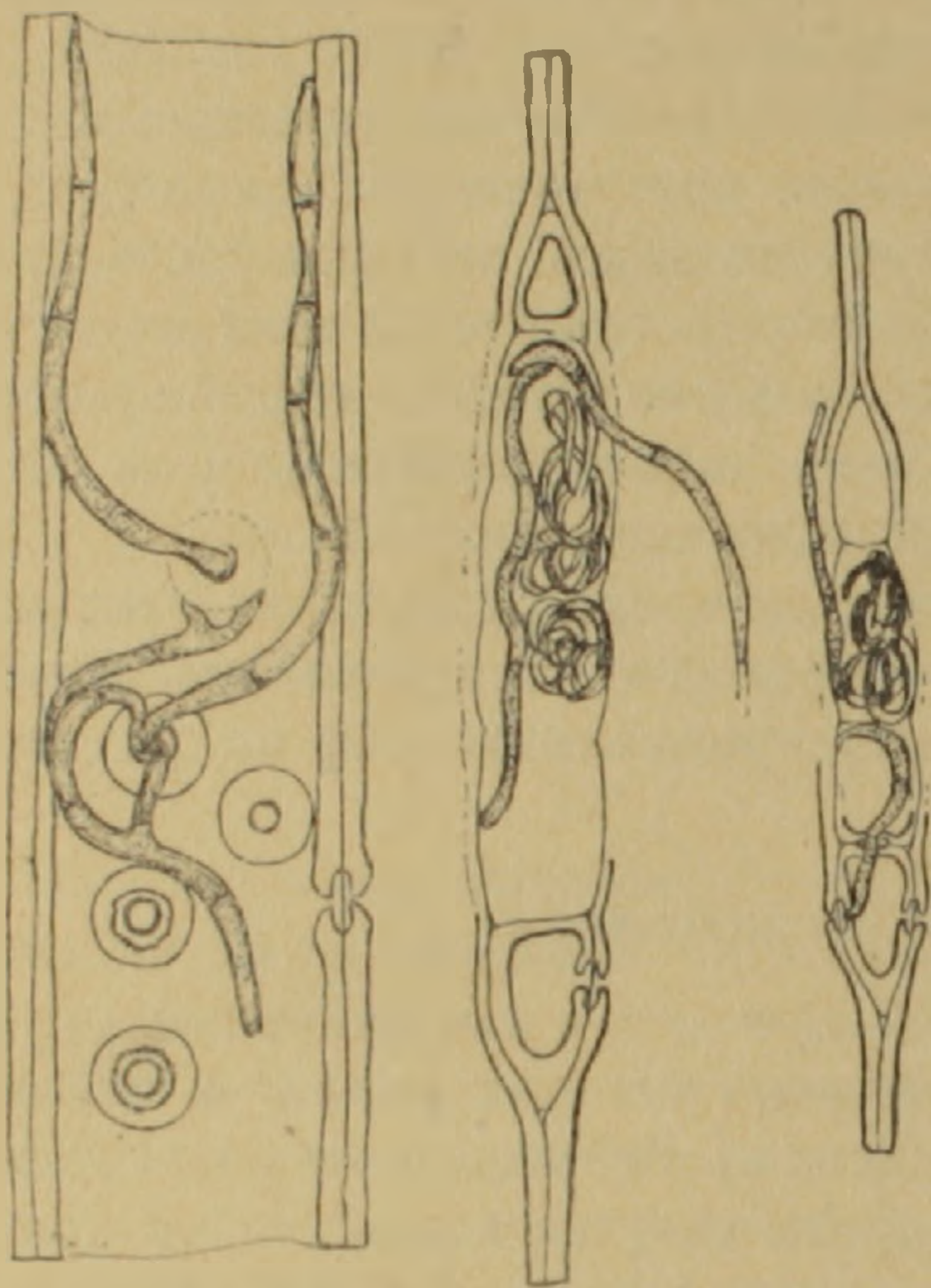


Рис. 1. Гифы гриба *Ophiostoma comatum* в элементах древесины сосны. Разрушение паренхимных клеток луча и окаймленных пор трахеид (ув. $\times 400$).

мелкие светящиеся точки, вероятно отверстия. Эти точки иногда бывают и на окаймленных порах. Нам думается, что они представляют собой отверстия, сделанные молодыми гифами, хотя никогда не бывает видно гиф, выходящих из этих маленьких отверстий. При более длительном воздействии гриба на древесину (III срок) этих отверстий становится значительно больше. На радиальном, тангентальном и даже на поперечных срезах видно прободение стенки как ранних, так и поздних трахеид (рис. 2 и 3). Таким образом, помимо способности разрушать пленку окаймленной поры, этот гриб обладает и способностью высверливать отверстия в стенке трахеиды при переходе из

одной трахеиды в другую. Одна гифа способна прободать подряд 7 или 8 трахеид (см. рис. 3а). В большом количестве, преимущественно на стенках поздних трахеид, встречаются какие-то образования ромбической формы. Эти ромбики производят впечатление наростов на стенках трахеид (рис. 4). При тщательном исследовании препарата выясняется, что внутри этих образований находятся гифы, часто потерявшие свою естественную форму. Надо полагать, что эти наросты представляют собой разбухшую полуразрушенную вторичную стенку трахеиды и быть может играют роль своеобразных „псевдосклероциев“. Более углубленное исследование этого явления представило бы бесспорный интерес.

3. *Ophiostoma pini* — Гифы распространяются в древесине по всем элементам и таким же образом как у *O. piceae*. При 9-месячном воздействии гриба на древесину на поперечном срезе поздних трахеид наблюдается разрушение вторичных стенок трахеид. Места этих разрушений от сафранина окрашиваются в ярко розовый цвет (при окрашивании по методу Цешинской). Эти разрушения представляются в виде открытых или замкнутых язвочек (рис. 5). Сердцевинные лучи обычно заполнены гифами или же представляют пустоты. На рис. 6

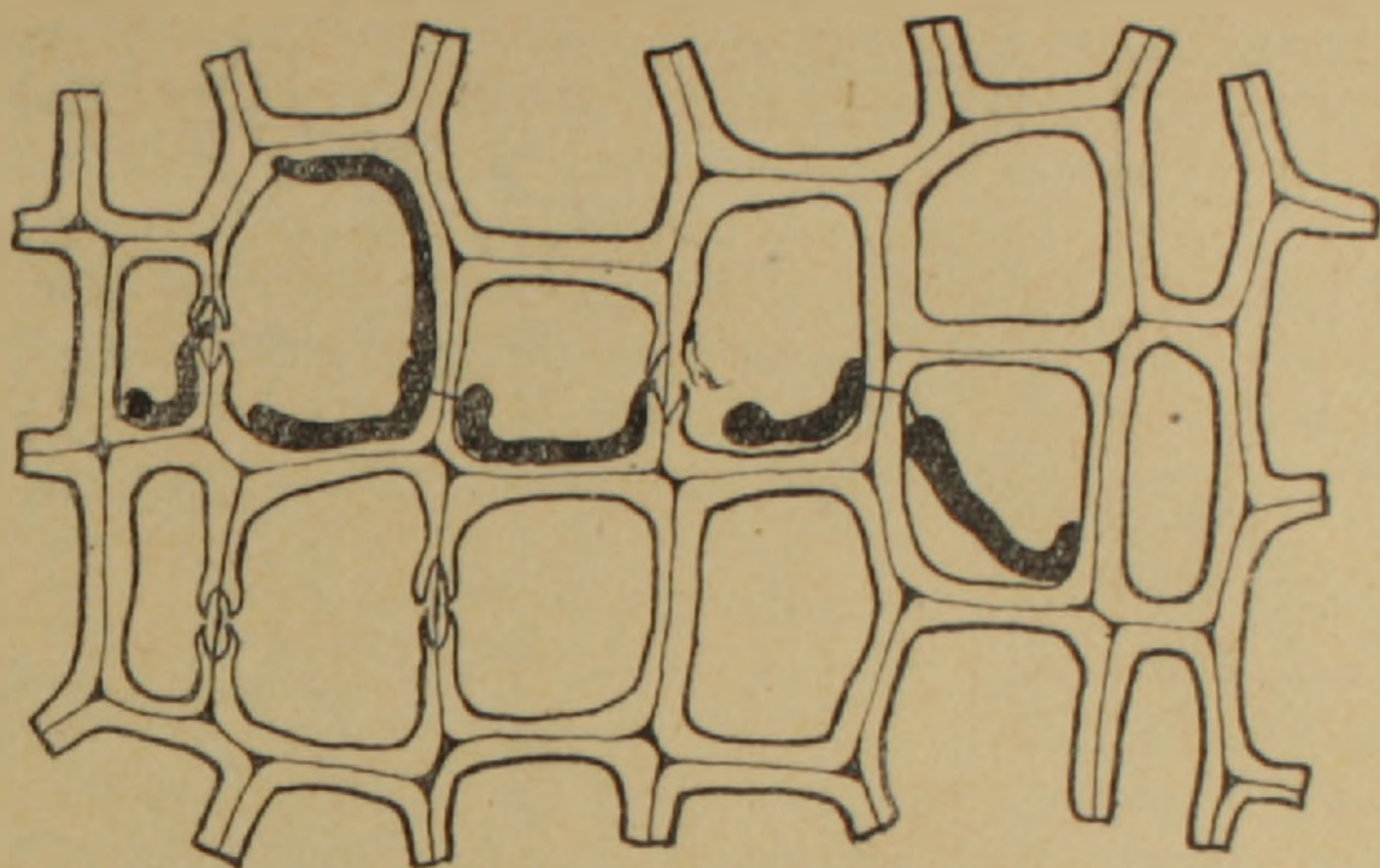


Рис. 2. Гифы гриба *Ophiostoma piceae* в трахеидах древесины сосны. Прободение стенок трахеид (поперечный срез, ув. $\times 400$).

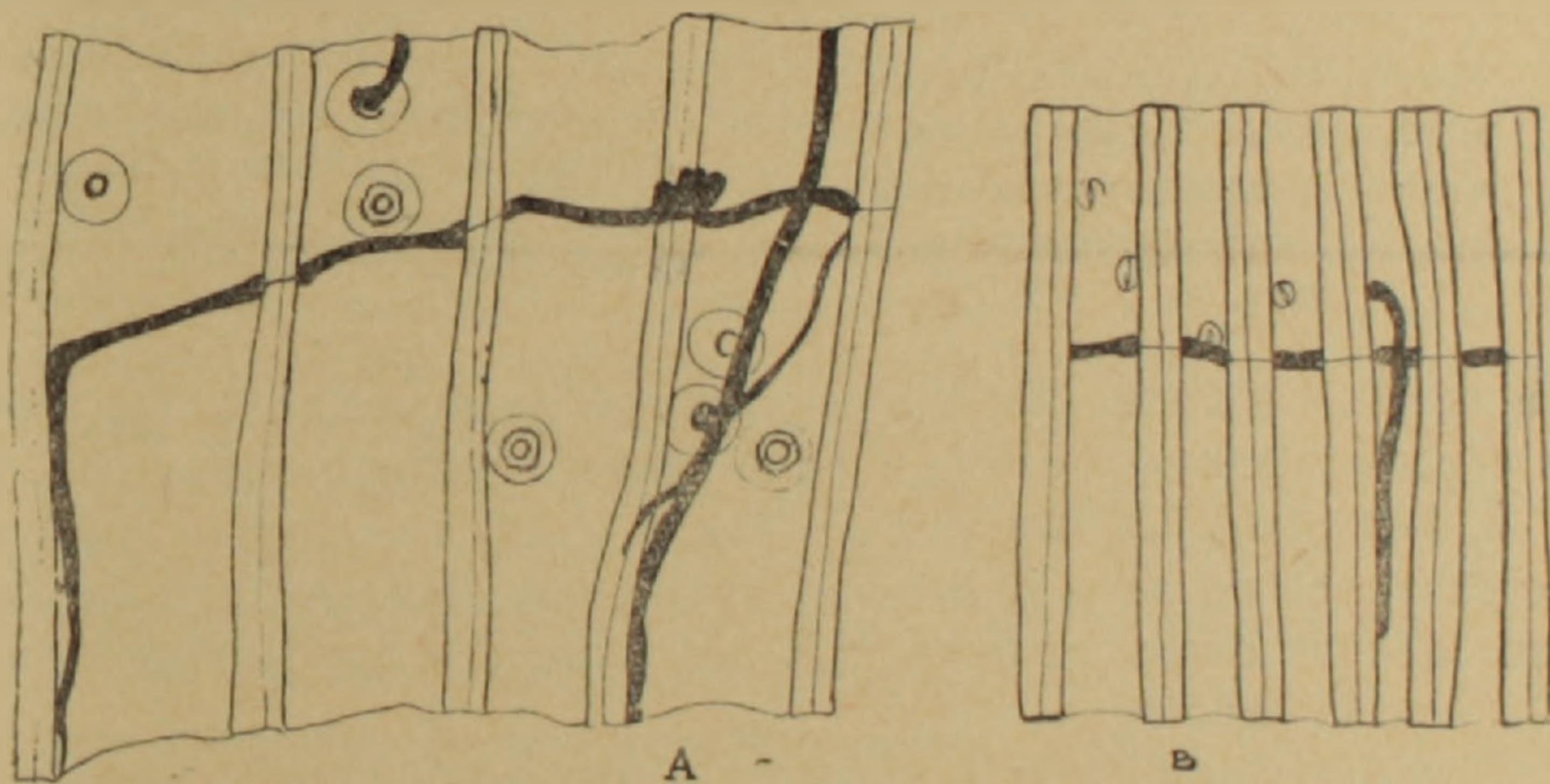


Рис. 3. Гифы гриба *Ophiostoma pini* — А — в трахеидах ранней древесины сосны, В — в трахеидах поздней древесины сосны (радиальный срез, ув. $\times 400$).

мы видим частично или окончательно разрушенные лучи и прободение стенок трахеид гифами гриба. На тангентальном срезе на стенках поздних трахеид наблюдаются ромбические образования, о которых говорилось выше. Эти два вида гриба — *O. pini* и *O. piceae* оказывают одинаковое воздействие на древесину, чем и отличаются от остальных видов из числа изученных нами.

4. *Alternaria humicola* — Гифы распространяются в паренхимных клетках лучей, смоляных ходах и значительно реже в трахеидах. Гифы обычно растут прямо, слегка разветвляясь, из одной трахеиды в другую проходят лишь через окаймленные поры. Гифы обычно светлые, почти прозрачные или светлорусовой окраски, плохо заметные. На продольных срезах наблюдаются многочисленные точки, представляющие собой очевидно отверстия, сделанные молодыми ги-

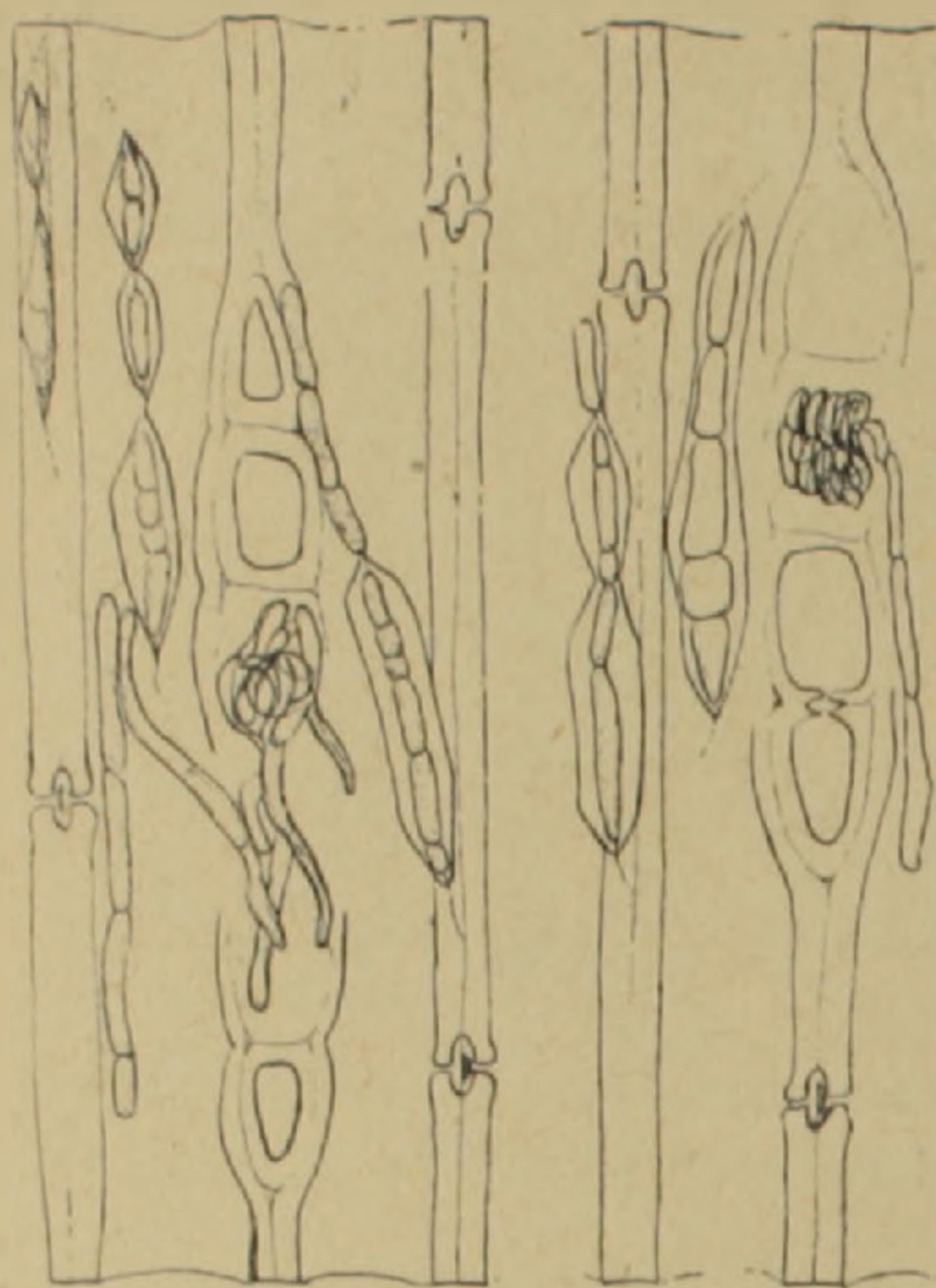


Рис. 4. Образование наростов ромбической формы на элементах древесины сосны грибом *O. pini* (тангентальный срез, ув. $\times 400$)

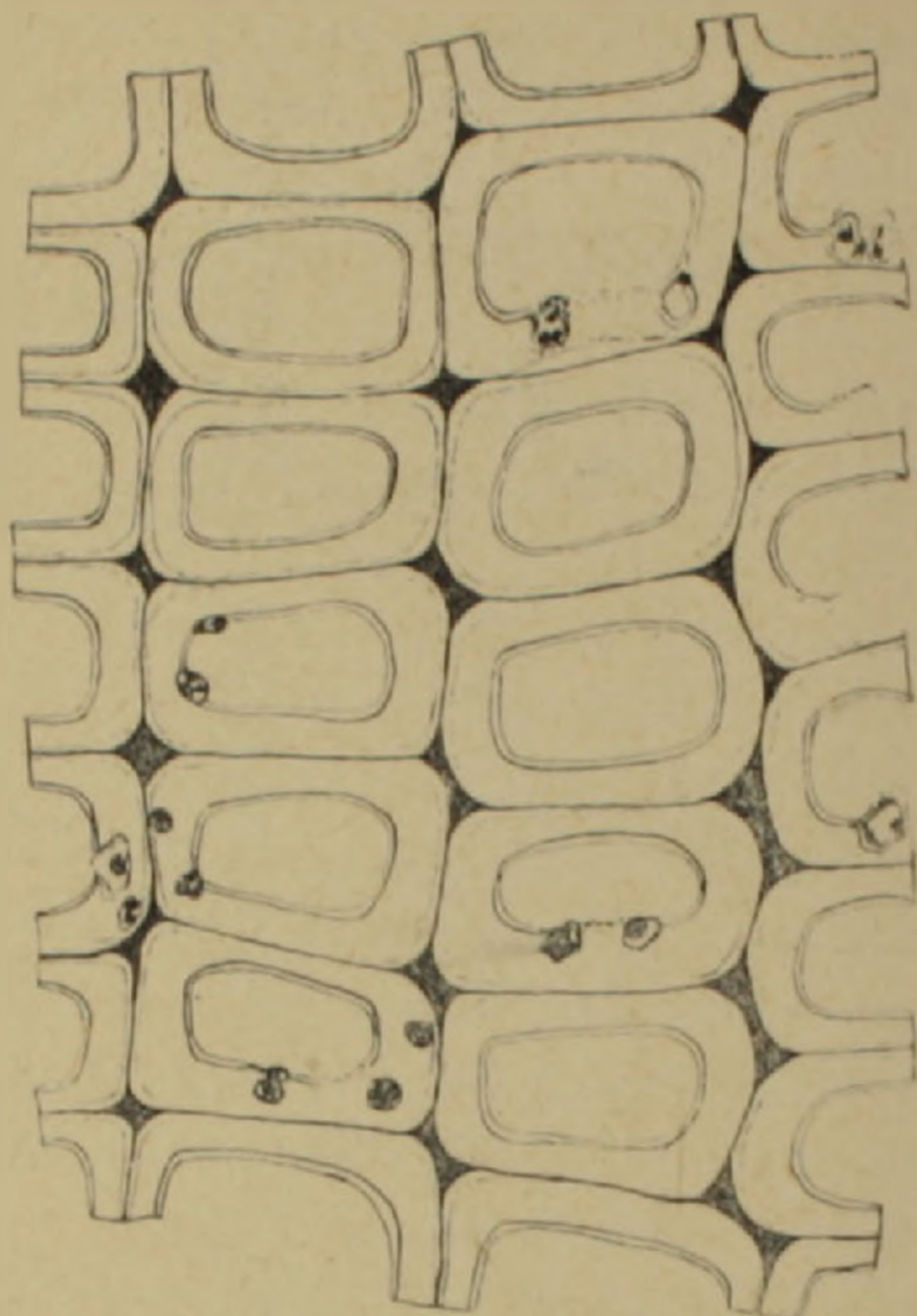


Рис. 5. Образование язвочек на стенках клеток трахеид, разрушение клеточной стенки грибом *O. pini* (поперечный срез, ув. $\times 600$)

фами гриба. На поперечном срезе хорошо видно разрушение вторичных стенок поздних трахеид в виде язвочек разного диаметра.

5. *Leptographium lumdbergii* — Как и у других грибов гифы распространяются по всем элементам древесины. Для этого гриба характерно наличие очень толстых гиф, достигающих в поперечнике иногда до 15 или 18 микрон.

Характер разрушения древесины или воздействия этого гриба несколько отличается от всех вышеуказанных. Как при малом, так и при более длительном воздействии сильно разрушаются смоляные ходы, клетки эпителия почти полностью разрушаются. Значительно

Таблица 1

Предварительные данные о воздействии некоторых древоокрашивающих грибов на элементы древесины сосны

Наименование вида гриба	Действие грибов синевы на элементы древесины				
	Прободение пленки окаймленных пор	Разрушение эпителиальных клеток смоляных ходов	Разрушение паренхимных клеток	Прободение клеточной стенки трахеид	Разрушение вторичной стенки трахеид
<i>Ophiostoma pini</i>	+	+	+	+	+
<i>O. piceae</i>	+	+	+	+	+
<i>O. comatum</i>	+	+	+	+	+
<i>Alternaria humicola</i>	+	+	+	+	+
<i>Leptographium lumdbergii</i>	+	+	+	—	—

меньше подвергаются разрушительному действию паренхимные клетки сердцевинных лучей, а вторичные стенки трахеид остаются почти незатронутыми. Оказывается, что наименьшей разрушительной способностью на древесину обладает именно этот гриб.

Если взглянуть на приведенную нами таблицу влияния грибов синевы на элементы древесины, то увидим, что из числа изученных нами пяти видов грибов наибольшей разрушительной способностью обладают *Ophiostoma pini* и наименьшей — *Leptographium lundbergii*.

В ы в о д ы

Проведенное нами исследование о путях распространения различных видов древоокрашивающих грибов в древесине сосны и вызываемых ими разрушениях является в значительной степени предварительным.

Тем не менее, даже этот весьма небольшой материал позволяет сделать некоторые общие выводы. Прежде всего надо отметить, что наши данные показывают, что даже грибы, относящиеся к видам одного рода, могут производить в древесине разрушения различных типов. Из этого необходимо сделать вывод, что впредь до исследования достаточно обширного списка древоокрашивающих грибов в отношении их способности разрушать клеточные элементы древесины нет никаких оснований делать общие заключения о вредности всей группы древоокрашивающих грибов в целом.

Все пять исследованных нами видов грибов оказались способными к прободению замыкающей пленки окаймленных пор. Надо полагать, что это является общим свойством любых грибов, живущих в древесине и можно принять вывод Лизе и Хартман-Фаненброк [6], что это прободение совершается механическим путем. Однако все пять видов оказались также способными и к разрушению эпителиальных клеток смоляных ходов и — хотя и в несколько меньшей степени — паренхимных клеток лучей. Эти разрушения бывают иногда довольно значительны, так как на срезах часто можно видеть совершенно разрушенные смоляные ходы, без единой клетки эпителия или же только полость сердцевинного луча. Такие разрушения могут быть вызваны только энзимами, выделяемыми грибом и, следовательно, надо полагать, что разрушающиеся оболочки служат для питания гриба. Тем самым оказывается, что даже наименее активные грибы, из числа бывших у нас в исследовании, в своем питании в древесине не ограничиваются запасными веществами — крахмалом, маслом или смолой, как это иногда постулируется в литературе для грибов этого типа.

Детали этого процесса разрушения паренхимных тканей древесины сосны не могли быть выявлены при относительно грубой технике наших работ, но сам факт разрушений не вызывает сомнений. Из этого можно сделать вывод, что оболочки паренхимных клеток лучей и эпителия по своему химическому составу должны отличаться

от состава оболочек трахеальных элементов. Сам по себе этот вывод не является новым, так как факт химических отличий между паренхимными и трахеальными тканями констатировался уже в литературе, но в наших наблюдениях он получает новое и интересное подтверждение.

Наконец, для трех видов гриба — *Ophiostoma pini*, *O. piceae* и *Alternaria humicola* нами установлена способность как к прободению вторичных оболочек трахеид, так и к их коррозии (образование „язвочек“, утолщение стенок и т. д.). То, что эти два процесса протекают одновременно, говорит за то, что процесс прободения клеточных оболочек имеет энзиматическую природу и должен быть в какой-то степени схож с процессами, описанными Проктором для древоразрушающих грибов. Надо полагать, что эти процессы разрушения вторичных оболочек трахеид, осуществляемые древоокрашивающими грибами, значительно менее интенсивны, чем в случае настоящих разрушителей, но тем не менее они имеют место и не могут не оказывать влияния на механические свойства древесины, инфицированной данными видами грибов. Для этих трех видов тем более не возникает сомнений в их способности питаться за счет вещества вторичных оболочек элементов древесины.

Вполне возможно, что в условиях искусственного заражения деятельность гриба протекает более интенсивно, чем в природе. Имея возможность широко распространяться в толще древесины, гриб может быть только в крайних случаях переходит на питание клеточными оболочками и, в первую очередь, усваивает более доступные запасные вещества — крахмал и масло. Такое предположение позволяет понять, почему при анализе древесины, пораженной синевой в естественных условиях, признаки разрушения пленчатых оболочек обычно ускользают от внимания исследователя.

Следует отметить, что в предварительных наблюдениях Е. И. Мейер гриб *Leptographium lundbergii* показал способность прободать клеточные оболочки трахеид. Имела ли здесь место какая-либо путаница в образцах или различия в условиях развития гриба в древесине были неодинаковы с нашими — в настоящее время сказать трудно.

Настоящая работа была проведена в лаборатории хранения древесины ЦНИИМОД.

За ряд ценных указаний приношу свою искреннюю благодарность проф. А. А. Яценко-Хмелевскому

Поступило 19 XII 1955 г.

Ս. Ա. ԹՈՒՄԱՆՅԱՆ

ՏՎՅԱԼՆԵՐ ՍՈՃՈՒ ԲՆԱՓԱՅՏԻ ՄԵՋ ՓԱՅՏԱԴՈՒՆԻՉ ԱՆԿԵՐԻ ԶԱՆԱԶԱՆ
ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ՀԻՖԵՐԻ ՏԱՐԱԾՄԱՆ ՈՒՂԻՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա Վ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Սոճու բնափայտի մեջ փայտագուռիչ սնկերի տարածման ուղիների և նրանց պատճառած քայքայումների վերաբերյալ մեր կատարած հետազոտությունները նշանակալի չափով նախնական են:

Բայց և այնպես, նույնիսկ այս փոքր նյութը հնարավորութիւն է բնականօրէն տեսնելու որոշ ընդհանուր եզրակացութիւններ: Ամենից առաջ պետք է նշել, որ, ինչպէս ցույց են տալիս մեր ավյալները, նույնիսկ միևնույն ցեղին պատկանող սնկերը կարող են տարբեր տիպի քայքայումներ կատարել բնափայտում: Այսանգից բնականաբար հետևում է, որ ոչ մի հիմք չկա ընդհանուր եզրակացութիւններ տեսնելու փայտագուռի սնկերի ամբողջ խմբի ֆնատարներութեան մասին, քանի որ բնափայտի բջջային տարրերը քայքայելու տեսակետից դեռ անբավարար թվով տեսակներ են ուսումնասիրված:

Մեր կողմից ուսումնասիրված սնկերի բոլոր հինգ տեսակները՝ *Ophiostoma comatum*, *Ophiostoma piceae*, *Ophiostoma pini*, *Alteruaria humicola*, *Leptographium lumdbergii* ընդունակ են ծակելու երիզավոր ծակասիւնների փակող թաղանթը: Պետք է ենթադրել, որ դա բնափայտի մեջ ապրող ամեն մի սնկի ընդհանուր հատկութիւնն է, և կարելի է ընդունել իրզելու ու հարստման — ֆաներրուկի եզրակացութիւնն այն մասին, որ այդ ծագումը տեղի է ունենում մեխանիկական ճանապարհով: Սակայն պարզվեց, որ բոլոր հինգ տեսակներն ընդունակ են քայքայելու խիժային անցքերի էպիթելիալ բջիջները և, թեպետ մի փոքր պակաս չափով, նաև ճառագայթների պարենխիմային բջիջները:

Մեր կողմից պարզված է, որ սնկի *Ophiostoma piceae*, *Ophiostoma pini* և *Alteruaria humicola* երեք տեսակներն ընդունակ են ինչպէս ծակելու արախելիզների երկրորդային թաղանթները, այնպէս էլ կոռոզիացնելու դրանք (ստոգիկների առաջացում, պատերի բարակում և այլն): Այդ երկու պրոցեսները միաժամանակ ընթանալու հանգամանքը վկայում է այն մասին, որ բջջային թաղանթների ծակման պրոցեսն ունի էնզիմատիկ բնույթ և պետք է որ որոշ չափով նման լինի բնափայտը քայքայող սրնկերի համար Պրոկտորի նկարագրած պրոցեսին:

ЛИТЕРАТУРА

1. В а и н С. И. Синева древесины. 1932.
2. Мейер Е. И. Определитель древоокрашивающих грибов, 1953.
3. Яценко-Хмелевский А. А. О некоторых особенностях разрушения древесины бука дреноразрушающими грибами. Труды Тбил. бот. ин-та. 4: 99—107, 1938.
4. Яценко—Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины, 1954.
5. Falck R. Über corrosive und destructive Holzzersetzung und ihre biologische Bedeutung. (Ber. d. d. bot. ges., 44(10). 1926.
6. Liese Walter und Margarete Hartmann-Fahnenbrock. Elektronen-microscopische Untersuchungen an verblauten Kiefernholz. Holzforschung, 7(4): 97—102, 1953.
7. Proctor Ph., Penetration of walls of wood cells by the hyphae of wood destroying fungi (Jale University school of Forestry), Bull. 47, 1—31, 1938.