

Министерство образования
Российской Федерации

Московский государственный университет леса

В.В. Коровин, Л.Л. Новицкая, Г.А. Курносков

**СТРУКТУРНЫЕ АНОМАЛИИ СТЕБЛЯ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

Учебное пособие

Издательство Московского государственного университета леса
Москва – 2001

УДК 581.44 : 581.824.1 : 581.14.32

6Л2 Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. –М.: МГУЛ, 2001. – 259 с.

В монографии приведены частные случаи аномальных морфолого–анатомических изменений стеблей древесных растений, в том числе приводящих к формированию хозяйственно-ценных декоративных древесин, и общие для неспецифических структурных изменений закономерности аномального роста. Изложенные в книге сведения могут представлять интерес для ботаников, лесоводов, древесиноведов, селекционеров, озеленителей населенных пунктов, преподавателей биологических дисциплин, научных работников, аспирантов.

Одобрено и рекомендовано к изданию в качестве учебного пособия редакционно-издательским советом института

Авторы: **Коровин Владимир Владимирович**, доктор биологических наук, профессор кафедры селекции, генетики и дендрологии МГУЛа;

Новицкая Людмила Людвиговна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского научного центра РАН;

Курносков Геннадий Анатольевич, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий кафедрой генетики, селекции и дендрологии МГУЛа

Кафедра селекции, генетики и дендрологии МГУЛ

ОТ АВТОРОВ

Предлагаемая книга "Структурные аномалии стебля древесных растений" написана для того, чтобы в какой-то мере объяснить интересующимся читателям, что за странные наросты образуются иногда на стволах и ветвях деревьев, каково происхождение напоминающих вороньи гнезда уплотнений в кронах старых сосен, что такое "карельская береза" и почему ее древесина так отличается от других, не карельских, берез. Знания в этой области распространены недостаточно. Довольно сказать, что иллюстрацией к статье "Кап" в Лесной энциклопедии, выпущенной в 1985 году издательством "Советская энциклопедия", служит фотография сувеля.

Кроме описания частных случаев аномальных морфологических изменений, авторы книги попытались выявить некоторые общие закономерности аномального роста стеблей, то есть стволов и ветвей, древесных растений, а также систематизировать наиболее распространенные структурные аномалии.

Книг такого рода в мировой научной литературе немного, скорее всего, она единственная, если не считать изданий немецких специалистов по анатомии растений начала прошлого века. Нам, разумеется, не удалось описать все существующие в природе морфологические аномальные изменения стебля, поэтому мы будем благодарны тем читателям, которые, помимо ожидаемых нами замечаний, пришлют в адрес кафедры селекции, генетики и дендрологии МГУЛа (Московского государственного университета леса) описания, фотографии и образцы других, не замеченных нами, структурных аномалий.

Мы чтим светлую память наших учителей – профессора Андрея Алексеевича Яценко–Хмелевского, члена–корреспондента РАН Вадима Николаевича Тихомирова, академика ВАСХНИЛ Александра Сергеевича Яблокова.

Авторы выражают глубокую признательность своим учителям и коллегам, без помощи которых эта книга не могла быть написана. Это относится к профессору кафедры высших растений МГУ им. М.В. Ломоносова Людмиле Ивановне Лотовой, профессору кафедры селекции, генетики и дендрологии МГУЛа Антонине Яковлевне Любавской, директору Музея древесины БИН, профессору Евгении Савельевне Чавчавадзе.

На развитие физиологического направления исследований, отразившегося в некоторых разделах данной книги, большое влияние оказали работы академика Андрея Львовича Курсанова и члена–корреспондента РАН Юрия Владимировича Гамалея.

Большой благодарности за высококвалифицированную помощь при проведении анатомо–цитологических исследований и подготовке иллюстративного материала заслуживает сотрудник Института леса КарНЦ РАН Федор Васильевич Кушнир.

1. ВВОДНАЯ ГЛАВА

Изучение строения ценных в хозяйственном отношении аномальных древесин (древесины карельской березы, древесины явора и клена маньчжурского с текстурой “птичий глаз”), капов березы пушистой, грецкого ореха, клена ясенелистного, прочих наплывов на стволах и ветвях паразитарного и непаразитарного происхождения, “ведьминых метел” и других аномалий в строении стволов и ветвей привело авторов к вопросу: случайны ли форма и внутреннее строение всех этих, столь разнообразных и многочисленных отклонений от нормы или аномальность их строения подчинена какой-то своей, пока неизвестной, закономерности?

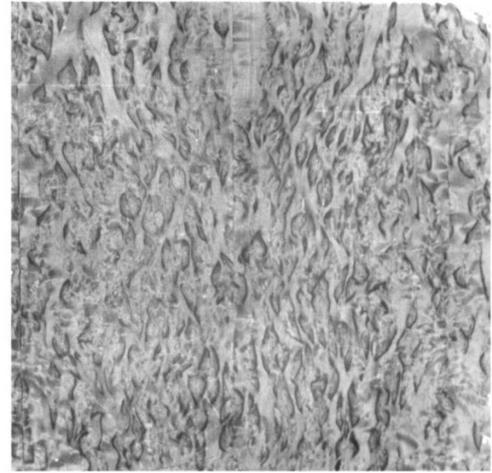
Ответ на этот вопрос возник после того, как сходство между “ведьмиными метлами” и капами вдруг представилось совершенно очевидным. Замеченное сходство состояло в том, что эти, с первого взгляда совершенно разные образования в строении своем безусловно подчиняются радикальной упорядоченности с единым центром симметрии. После этого нетрудно было заметить, что и многие другие частные случаи структурных аномалий в своей организации подчиняются такой же закономерности. Иногда эта закономерность видна невооруженным глазом, в других случаях для ее обнаружения нужен микроскоп.

Выявленная закономерность оказалась столь простой и очевидной, что некоторые коллеги заявили, будто авторы “ломаются в открытую дверь”, правда, все они соглашались с тем, что несмотря на очевидность, закономерность эту почему-то никто до сих пор не высказал. Вместе с тем, были и оппоненты, убежденные в том, что “этого не может быть”. В конечном счете, как бы то ни было, найденная закономерность нуждается в обстоятельном обсуждении, а по сему она должна быть продемонстрирована на примерах, обоснована и, насколько это возможно, “уложена в рамки” современных представлений о закономерностях в биологии. Перечисленные соображения и побудили нас к написанию данной книги.

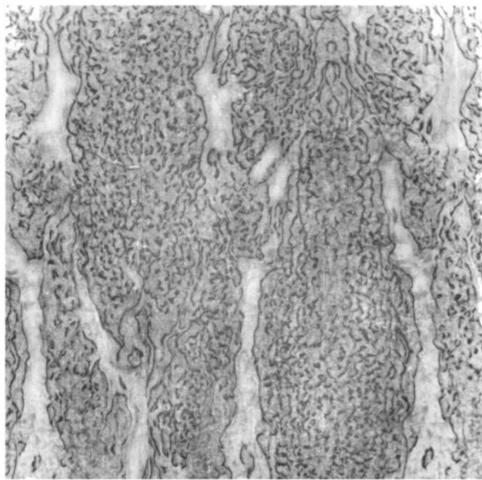
Помимо сказанного мы убеждены, что изучение особенностей аномального роста древесных растений важно, как для практики хозяйственной деятельности, так и для решения некоторых теоретических вопросов биологии. Всем, например, известно, как красива и каким высоким спросом пользуется древесина карельской березы, древесина березовых и ореховых капов, древесина явора и клена сахарного с текстурой “птичий глаз” (рис. 1–8). Капы многих видов древесных растений просто еще не рассмат-



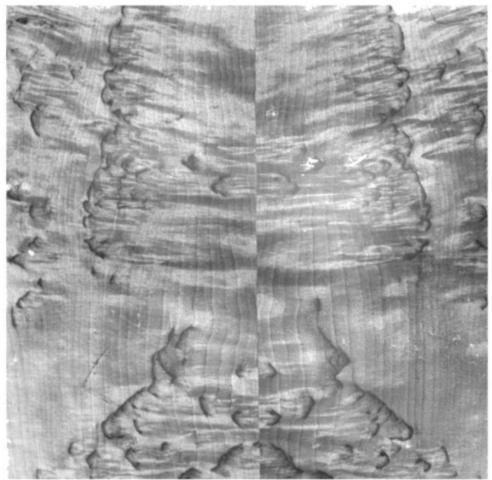
1



2



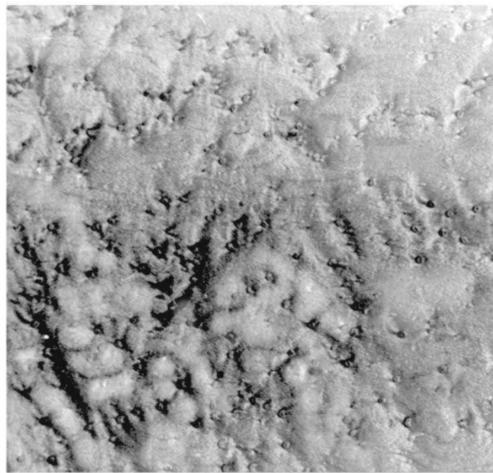
3



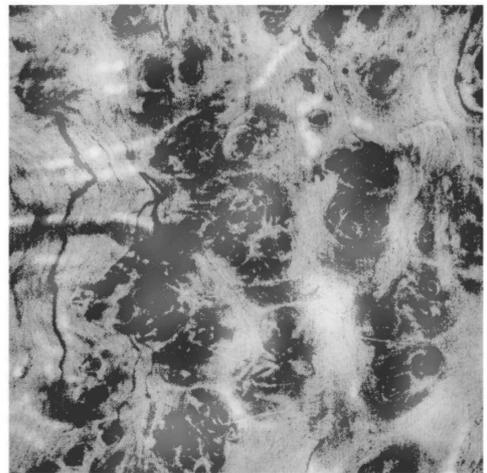
4

Рис. 1. Декоративный сосуд из отрезка ствола карельской березы

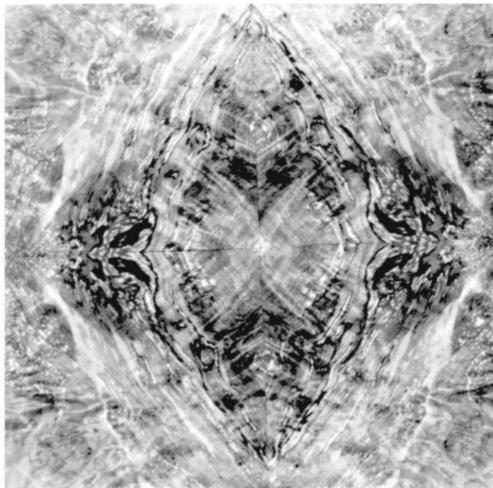
Рис. 2. Текстура древесины карельской березы: фрагменты облицовочного шпона



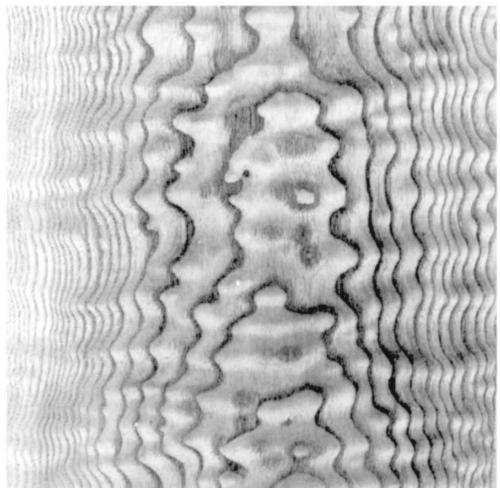
5



6



7



8

Рис. 5-8. Фрагменты облицовочного шпона из декоративной древесины: 5 - явор с текстурой древесины "птичий глаз"; 6 - кап березы пушистой; 7 - специально подобранный шпон из древесины капа дуба монгольского; 8 - волнистая текстура древесины ясеня маньчжурского

ривались как сырье для производства дорогой мебели и для произведений прикладного искусства. Множество других, часто неизученной природы, наростов на стволах и ветвях образованы необычной и весьма декоративной древесиной. Аномальная древесина, подобная древесине карельской березы и “птичьему глазу” иногда формируется у сосны обыкновенной, ольхи черной, яблони, у дальневосточных видов клена. Эти редко встречающиеся, но перспективные в хозяйственном отношении уклонения от нормы должны стать объектом селекции и искусственного разведения, благо, в этом отношении есть весьма удачный и обнадеживающий опыт.

Изучение аномальных образований на стволах и ветвях лесных древесных растений важно и с позиций фитопатологии. Наплывы и “ведьмины метлы” в некоторых древостоях столь часты и сильно выражены, что существенно влияют на товарность древесины и вызывают необходимость тщательного лесного санитарного надзора. Возбудители некоторых структурных аномалий хорошо известны, и для борьбы с ними применяются или разрабатываются соответствующие хозяйственные меры. Причины образования других остаются неизвестными. В некоторых случаях возбудители вообще не были выявлены и при высокой частоте встречаемости аномалий возникает предположение о существовании в данной местности геопатогенной ситуации, может быть небезопасной и для человека (например, неизвестной этиологии наплывы древесины на стволах и ветвях сосны обыкновенной и “ведьмины метлы” в ленточных борах Алтая).

Вообще изучение аномального роста у растений интересно во многих аспектах и должно принести множество значимых результатов как в науке, так и в хозяйственной практике. Важность научных изысканий в данном направлении очень подробно и обстоятельно изложена в публикациях Э.И. Слепяна (1973, 1968 а,б; 1975 и др.).

Частные проявления аномальных морфолого–анатомических изменений стебля древесных растений давно интересовали ботаников и фитопатологов (Гартиг, 1894; Küster, 1910; Bloch, 1941, 1945; Boyce, 1961 и многие др.). К настоящему времени в научной литературе накопились тысячи публикаций, посвященных аномальному росту растений, в том числе и древесных.

Структурные аномалии у растений неоднократно рассматривались в филогенетическом и морфогенетическом аспектах (Козо–Полянский, 1937; Тахтаджян, 1941, 1943, 1948; 1964, 1966; Harrison, 1952; Слепян, 1973, 1979). В свете большинства перечисленных работ отклонения от нормального строения объяснялись как проявление коррелятивных онтогенетических реверсий или (применительно к галлам) как результат сопряженной эволюции паразита и хозяина. Примеры же, рассматриваемые в данной работе, по нашим понятиям, представляют собой своеобразное направление развития, мало связанное с изменением формы растений в процессе эволюции.

Структурные аномальные образования на стеблях растений, в том числе и на стволах и ветвях древесных, неоднократно систематизировали,

придерживаясь разных принципов классификации (Küster, 1912, 1925, 1930; Стекмен, Харрар, 1959; Шемякин, 1961; Bloch, 1965). Некоторые из предложенных классификаций весьма обстоятельны и полны, основаны на анализе многочисленных и разнообразных случаев аномального роста и содержат подробные описания разных типов структурных изменений (Bloch, 1965). Однако, во всех классификациях, независимо от принятой системы, основное внимание уделено специфичности строения, разнообразию форм и анатомических особенностей.

В нашем исследовании специфические изменения отмечаются только при рассмотрении конкретных примеров. При обобщении результатов наблюдений мы пытались выявить наиболее общие, неспецифические, черты морфологических преобразований и определить их направленность. Главной задачей была не столько классификация, сколько выявление общих закономерностей структурных превращений при формировании аномальных древесин и возникновении внешних морфологических изменений стебля. Закономерности же морфолого–анатомических изменений стебля древесных растений при аномальном росте практически не изучены. В литературе гораздо больше внимания уделялось листьям и репродуктивной сфере, а объектом исследования чаще были травянистые растения (Рыжиков, 1941; Федоров, 1958; Минина, Третьякова, 1981 и др.). В излагаемой работе основным объектом исследования являются структурные (анатомо–морфологические) аномалии стебля (ствола, ветвей, побегов) древесных растений. В своей работе мы совсем не касались типичных опухолей, хотя их структурная организация и близка к таковой в рассматриваемых нами примерах (White, Millington, 1954). Причин тому несколько. В частности, эти новообразования более известны у травянистых растений, у древесных к настоящим опухолям можно отнести лишь опухоль Уайта, свойственную видам ели (Байдербек, 1981). В структурном отношении опухоли хорошо изучены. Этиология и патогенез этих новообразований весьма специфичны, что существенно отличает опухоли от рассматриваемых нами аномалий. Не рассматриваются в настоящей работе и структурные аномалии, сложившиеся в филогенезе некоторых таксонов. К таковым относятся плоские стебли некоторых лиан, стебли с секторальным ростом, с чередующимися ксилемой и флоэмой. Эти, возникшие в процессе приспособительной эволюции отклонения от типичной формы стебля, тоже хорошо изучены с позиций морфологии (Philipson, et al, 1971). Существует ряд исследований, посвященных микроструктурным аномалиям вторичной ксилемы некоторых древесных, преимущественно тропических, растений. Сюда относятся работы С. Карлквиста (Carlquist, 1966, 1975; 1978, 1983, 1984, 1984 a), Д. Вайета и П. Бэйеса (Viet, Vaas, 1984) и ряда других анатомов. Рассматриваемые ими особенности строения древесины, хоть и могут считаться заметным отклонением от нормы, но не являются аномальными в нашем понимании, так как являются устойчивыми видовыми признаками. Подобные случаи морфологических отклонений мы тоже не рассматриваем.

Приведенные нами конкретные структурные аномалии рассмотрены с неодинаковой детальностью и глубиной. Это вполне естественно, так как редко встречающиеся в природе и не представляющие никакого интереса с хозяйственной точки зрения аномальные образования, менее изучены и реже упоминаются в литературе. Наибольшее внимание уделено карельской березе, которую не только весьма основательно изучали, но и научились искусственно разводить. На примере карельской березы Л.Л. Новицкой удалось разрешить некоторые физиологические аспекты аномального роста, в частности, возникновения синдрома "ямчатости" стебля. Физиологические процессы, приводящие к возникновению других типов неспецифических структурных аномалий, к настоящему времени остались практически неизученными.

Далее, считаем необходимым определить некоторые часто упоминаемые понятия и термины применительно к нашему контексту. В изложении материала мы часто используем термин "аномалия", допускающий довольно широкое, выходящее за рамки биологии, толкование. Согласно Советскому энциклопедическому словарю (1980) аномалия – "отклонение от нормы, от общей закономерности, неправильность". Далее, в этом же словаре, аномалия как биологическое и медицинское понятие трактуется более конкретно – «структурные или функциональные отклонения организма, обусловленные нарушениями эмбрионального развития (тератогенез). Резко выраженные аномалии называются пороками развития, уродствами». Наше понимание аномалии соответствует первому, более общему, определению, так как многие из известных нам случаев аномального роста не связаны с нарушениями в эмбриогенезе. Мало применимо в контексте нашего изложения и понятие "уродство": во-первых, не всегда можно точно определить "резко" или "не резко" выражено то или иное структурное изменение; во-вторых, некоторые структурные аномалии могут иметь адаптивную ценность, что не соответствует понятию "уродство".

Вопросы терминологии применительно к структурным, преимущественно паразитарным, изменениям у растений весьма обстоятельно рассмотрены Э.И. Слепяном (1973). Патологические новообразования он делит на паразитарные тератоморфы (структурные уклонения, соответствующие уродствам) и галлы, при этом последние относит к аномалиям на том основании, что они не столь глубоко нарушают структуру органов или тканей, как первые. Э.И. Слепян выделяет и непаразитарные тератоморфы, относя к ним, в частности, капы.

Поступившись некоторыми частностями, можно было бы и принять подобную классификацию морфологических уклонений от нормы, правда, пришлось бы прибавить еще тератоморфы неизвестной этиологии. Однако, выступает еще одно несоответствие. К чему в этом случае отнести карельскую березу, аномальная древесина которой, по данным некоторых исследователей, служит систематическим признаком? Подобная же сложность возникает и с древесиной "птичий глаз" у кленов. Не вступая в полемику с упомянутым автором, следует отметить, что все рассматриваемые им мно-

гочисленные и очень разные тератоморфы и галлы вполне относятся и к аномалиям в широком смысле этого слова.

Принятый для дальнейшего изложения термин “аномалия” далеко не идеален и авторы сознают это. Помимо возможности очень широкого толкования он обладает еще и тем недостатком, что границы его применимости не всегда могут четко определяться. В философском плане норма и аномалия – диалектическое единство и переход одного в другое может быть весьма постепенным (Коровин, Курносов, 2000 а, б; 2001). Разумеется, для обсуждения более удобны крайние, а не среднее состояния изучаемого объекта.

По словам И.Г. Серебрякова (1963: 8–9) "... существование нормы представляет собой главное явление биологической организации. Однако, при действии очень специфических факторов (например, повреждение, облучение, кладка яиц насекомыми) проявляются резкие отклонения от нормального хода развития, обозначаемые термином "аномальный рост"". Исходя из приведенного высказывания, само понятие "норма" утрачивает определенность – норма может реализоваться только в “нормальных” условиях, а где тот предел, за которым нормальные условия перестают быть таковыми, а норма структурной организации переходит в аномалию? Очевидно, такие выражения, как “очень специфические факторы” и “резкие отклонения от нормального хода развития”, требуют уточнения, установления пределов применимости. В настоящей работе мы сделали попытку вывести “аномалию” из сферы условных понятий, по крайней мере, для некоторых конкретных случаев. В частности, для случаев неспецифического нарушения регуляции ростовых процессов.

Выражения – “неспецифическое нарушение ростовых корреляций (регуляции ростовых процессов)” и “структурное неспецифическое изменение” – в свою очередь требуют определения. Однако, сначала укажем, что под противоположным, специфическим, нарушением мы понимаем такие случаи, когда денормализующий агент нарушает существующую систему регуляции и вместо нее навязывает растению (метамеру, ограниченному участку образовательной ткани) иную, специфичную для данного денормализующего агента формообразовательную программу. Специфические нарушения формообразовательных процессов происходят, например, при образовании многих типов галлов. Строение галлов часто бывает столь специфичным, что по их виду можно безошибочно определять возбудителей.

Под неспецифическим нарушением регуляции ростовых процессов мы понимаем такую ситуацию (Коровин, Курносов, 2000 а), при которой деятельность образовательной ткани или ее ограниченного участка и течение процессов дифференциации нарушены воздействием какого-либо денормализующего агента. При этом вместо нарушенной нормальной (генетически детерминированной) системы регуляции ничего другого растению не предоставлено. Имеется в виду, что способность меристематических

клеток делиться сохраняется, нарушаются только формообразовательные процессы.

Неспецифические нарушения ростовых корреляций, казалось бы, должны приводить к непредсказуемым, случайным, морфологическим изменениям. С первого взгляда, если попытаться мысленно представить многообразие неспецифических структурных аномалий, может показаться, что так оно и есть. Однако, более внимательное рассмотрение приводит к выводу о том, что случайного в организации таких аномалий намного меньше, чем закономерного. Подробнее об этом в дальнейшем изложении.

2. ЧАСТНЫЕ СЛУЧАИ АНОМАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ

2.1. КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА

2.1.1. Общее описание

Первое упоминание о растении, названном К.Ф. Мерклиным карельской березой (*Betula carelica Merkl.*), встречается в описании лесных пород России у Фокеля (1766) (цит. по А.Я. Любавской, 1966). Позднее карельская береза была обнаружена в нескольких странах Европы и в каждой стране получила свое латинское название. В Швеции Б. Линдквист (Lindquist, 1951) назвал ее *Betula verrucosa f. gibbosa Lind.*; в Норвегии Т. Руден (Ruden, 1954) – *B. verrucosa Ehrh. f. maserica Ruden*; в Чехословакии Р. Свобода (Svoboda, 1969) – *B. verrucosa Ehrh. f. callosa Svob.*; в Польше К. Кравиарз (Krawiarz, 1972) – *B. pendula Roth. var. carelica (Mercl.) Hejtmanek* и т.д..

В отечественной литературе латинский эпитет карельской березы также не унифицирован, хотя в большинстве посвященных ей работ отмечается, что приоритет выделения карельской березы как формы березы повислой (*B. pendula Roth*) принадлежит Н.О. Соколову (1938, 1948), соответственно его авторство отражается и в латинских названиях: *B. verrucosa f. carelica Soc.* (Алексеева, 1962); *B. verrucosa Ehrh. var. carelica N. Sok.* (Яскина, 1969); *B. pendula Roth hort. carelica Soc.* (Ганюшкина, 1978). Иногда в работах приводят одновременно несколько полных латинских наименований карельской березы, например: *B. pendula var. carelica (Mercl.) Hamet–Ahti*; *B. pendula f. maserica Ruden*; *B. pendula f. carelica Sok.* (Новицкая, 2000). Авторство Н.О. Соколова признано и в финской ботанической литературе – *B. verrucosa f. carelica Sok.* (Saarnio, 1976; Raulo, Siren, 1978). Для того, чтобы более четко разграничить обычную березу повислую и карельскую березу, также используют следующие их латинские обозначения: *B. pendula var. pendula* и *B. pendula var. carelica* (Новицкая, 1997).

Во “Флоре СССР” (1936) карельская береза не упоминается.

А.Я. Любавская (1975 а) считает, что карельская береза представляет собой самостоятельный вид – *B. carelica Merkl.*. По ее исследованиям, К.Ф. Мерклин первым привел ботаническое описание этого растения. Учитывая последнее, для карельской березы следует принять латинский эпитет – *B. pendula Roth var. carelica Merkl.*

Ареал карельской березы занимает северо-западную часть бывшего СССР, включая Карелию и республику Беларусь. На востоке в ареал входят Костромская и Владимирская области. Южная граница проходит через Калужскую область, далее от Мозыря на запад к границе с Польшей (Любавская, 1966; Погиба, 1983, 1984). В Западной Европе, кроме Скандинавских стран (Lindquist, 1951; Etholen, 1978), карельская береза естественно произрастает в Чехии, Словакии, Германии, Польше (Соколов, 1948; Любавская, 1978; Pagan, Paganová, 1994). Этим регионом, видимо, и ограничивается ее естественное произрастание.

Будучи пластичной по требованиям к почвенно-климатическим факторам внешней среды (Евдокимов, 1978, 1983), карельская береза может успешно произрастать и далеко за пределами своего ареала, что наглядно показали работы по искусственному разведению этой древесной породы в Подмоскovie (Любавская, 1963, 1978; Любавская и др., 1992; Погиба, 1983, 1986, 1988; Погиба и др., 1983; Курносов, 1990, 1991, 1992; Шапкин и др., 1996; Царев и др., 2001); в Воронежской области (Косиченко и др. 1983); на Украине (Молотков, 1984); в Западной Сибири (Суходольский, 1970); в различных, в том числе и засушливых, районах Узбекистана (Яскина, 1969, 1977); в Киргизии (Яскина, 1977 а). Для многих районов лесными селекционерами составлены специальные методические указания по выращиванию карельской березы в лесных питомниках и на лесокультурных площадях (Бандер, 1964; Соколов, 1970; Любавская, 1966, 1970, 1978; Ермаков, 1970; Багаев, 1977; Махнев, 1965; Погиба, 1981; Евдокимов, Смирнов, 1983; Багаев и др., 1985).

По многочисленным литературным данным (Соколов, 1950, 1970; Багаев, 1973; Сакс, Бандер, 1975; Любавская, 1975, 1978; Евдокимов, 1978; Евдокимов, Смирнов, 1983; Погиба, 1983, 1984; Ермаков, 1986; Pagan, Paganová, 1994, Шапкин и др. 1996) и нашим наблюдениям (Любавская, Корвин, 1974) карельская береза не образует чистых насаждений и практически не встречается в высокополнотных древостоях. Обычно отдельные экземпляры этой породы или небольшие группы можно встретить в расстроенных низкополнотных березняках или на опушках. Чаще всего такие участки леса принадлежат сельскохозяйственным ведомствам и низкая полнота в них поддерживается бессистемными рубками. В граничащих с такими участками высокополнотных древостоях Гослесфонда нам не удалось обнаружить ни одного экземпляра карельской березы. Объясняется это низкой конкурентоспособностью этой аномальной формы березы повислой – при медленном росте она не выносит затенения. Впрочем, в литературе (Бандер, 1964; Погиба, 1984) имеются сведения, что карельская бе-

реза изредка может встречаться в древостоях с относительно высокой полнотой, достигая в этих случаях высоты 24–27 метров. Древостои, в которых обычно встречается карельская береза, могут очень различаться по составу. Обычно это березняки с примесью сосны, реже – с примесью осины, ели, иногда ольхи (Погиба, 1983).

Карельская береза из-за ее красивой древесины давно является объектом исследования. Библиография по этой породе насчитывает много сотен работ. В Финляндии был даже выпущен специальный библиографический справочник (Etholen, Nuuri, 1982). Эту березу научились размножать и выращивать. В ряде стран созданы промышленные плантации. Однако, до настоящего времени идет дискуссия о том, что такое карельская береза, какова природа узорчатости ее древесины и своеобразной формы ее ствола и кроны (Любавская, 1978; Коровин, 1987 б; Гроздова, 1991; Курносков, 1993 и др.). Такая постановка вопроса, точнее, второй половины вопроса, правомерна лишь в том случае, если ответ предполагает существование какого-то агента, стимулирующего проявление характерных признаков карельской березы. Если же допустить, что такого агента не существует и карельская береза суть таксономическая единица того или иного ранга, то вторая половина этого вопроса отпадает или переходит на уровень обсуждения различий между таксонами. У специалистов сложились две устоявшиеся точки зрения: 1) карельская береза – это поврежденная болезнетворным агентом береза повислая; 2) карельская береза – внутривидовая таксономическая единица березы повислой или даже самостоятельный вид.

Д. Атанасов (Atanasoff, 1967), сопоставляя взгляды Т. Хинтикка (Hintikka, 1922), Вайлиониса (Vailionis, 1935) и А.Я Любавской (1966), убежден в правоте двух первых, считавших карельскую березу явлением патологическим. Подтверждение такой точки зрения он находит в сходстве особенностей строения древесины карельской березы и древесины яблони (*Malus Mill.*), груши (*Pyrus L.*), сливы (*Prunus L.*) при заболевании пузырчатой и кратерным раком коры. Эти заболевания плодовых вызываются вирусной инфекцией и приводят к неспецифическим изменениям в строении древесины стволов и ветвей, известным в англоязычной литературе как “stem pitting” (ямчатость стебля). На основании этого сходства Д. Атанасов приходит к заключению о вирусной природе карельской березы. Он полагает, что береза вообще подвержена вирусной инфекции и изменения древесины, подобные “карелистости”, могут встречаться у березы повислой в пределах всего ее ареала. Надо сказать, что мы встречали в Подмосковье отдельные экземпляры березы повислой (на значительном расстоянии от известных нам культур карельской березы) с хорошо выраженной ямчатостью стебля в комлевой части ствола. Это изменение наблюдалось обычно у растений с толстой груботрещиноватой корой. Теория вирусного происхождения карельской березы нашла поддержку у латышских лесоводов (Сакс, Бандер, 1969, 1970, 1972, 1974, 1975). Свою точку зрения К. А. Сакс и В.Л Бандер излагают следующим образом. У кустовидных форм

карельской березы стволики одного и того же растения могут быть с узорчатой древесиной и с нормальной, прямослойной. Эта береза не образует чистых древостоев и не имеет определенного ареала. Растения имеют болезненный вид, замедленный прирост, у них постоянно отмирают лидирующие побеги. Формирование аномальной древесины в стволе в каком-то возрасте может прекращаться и после этого в течение многих лет образуется нормальная древесина. Наблюдаются и обратные случаи – после нескольких лет нормального роста начинает формироваться узорчатая древесина. Локальное ингибирование камбиальной активности в местах возникновения аномальных широких лучей при формировании узорчатой древесины нельзя не считать патологическим явлением. Такого рода соображения привели выше упомянутых авторов к постановке опыта по искусственному заражению березы повислой путем замачивания семян в соке карельской березы и специальными (авторы не объясняют, какими) методами прививки (Сакс, Бандер, 1970, 1974). Результаты опытов по заражению березы повислой предполагаемыми патогенными микроорганизмами проанализированы Э.А. Дрейманом (1974, 1975). Его наблюдения показали, что уже у двухлетних сеянцев, выращенных из зараженных семян березы повислой, в строении древесины наблюдаются изменения, свойственные карельской березе при формировании характерной узорчатой древесины. У четырехлетних растений, по данным автора, эти изменения были еще заметнее. Э.А. Дрейман приходит к выводу, что карельскую березу можно получать путем искусственного заражения березы повислой. Это подтвердили и некоторые другие латышские исследователи (Петерсон, Витола, 1971; Peterson et al., 1971). Однако, по данным П.И. Молоткова (1984), высадившего в 1973 году на лесокультурную площадь сеянцы березы повислой, выращенные из семян, замоченных в соке карельской березы в лаборатории проф. К.А. Сакса, к 1982 году ни одно из растений не имело признаков “карелистости”. Других работ, освещающих окончательные результаты опытов по искусственному заражению, мы не встречали.

По мнению Н.О. Соколова (1948) и А.С. Яблокова (1962) карельская береза – форма березы повислой, возникшая в процессе эволюции. А.С. Яблоковым (1962) была даже высказана точка зрения, согласно которой узорчатость древесины является адаптивным признаком, позволяющим березе быстрее заживлять раны и выживать в экстремальных условиях. Теорию естественноисторического происхождения карельской березы как таксономической единицы поддержали А.Я. Любавская (1966, 1970, 1978), Л.В. Яскина (1969), В.И. Ермаков (1970, 1979, 1986, 1991), А.П. Евдокимов (1978), Г.А. Курносков (1993) и ряд других исследователей.

По данным А.Я. Любавской (1975 а) и А.П. Евдокимова (1978) признаки “карелистости” контролируются одним рецессивным геном и расщепляются в потомстве по закону наследования простых моногенных признаков. В.И. Ермаков (1979) не согласен с этим, так как при скрещивании карельской березы с нормальной березой повислой в первом гибридном поколении получается около 50 % растений с признаками карельской бере-

зы, тогда как по законам расщепления признаков все дочерние растения в этом случае должны быть с признаками березы повислой, как доминантной (дикой) формы. В.И. Ермаков считает признаки карельской березы наследственными, но контролируемые более, чем одним геном. Большой вклад в изучение фенетики популяций карельской березы внесен работами С.П. Погиба (1983 а, б, 1984, 1986, 1996, 1997 и др.); М.Г. Романовского и др., (1987).

М.Г. Романовский (1986) предположил, что признаки “карелистости” контролируются полиаллельным геном, и составил для этого случая модель последовательно доминирующих аллелей. В разработанной модели замедленный рост имеют генотипы a_1a_1 ; a_1a_2 ; a_1a_3 ; среднюю быстроту роста – генотипы a_2a_2 ; a_2a_3 , и генотипы a_3a_3 – быстрорастущие. Далее условно принято, что сцепленные с быстротой роста гены узорчатости древесины представлены “+”, а неузорчатости – “0”, т.е. возможны два варианта сцепления $a^+ a^0$. Для районов распространения карельской березы характерно сцепление a^+_1 , в то время как a^0_1 встречается чрезвычайно редко. В остальной части ареала березы повислой аллель низкорослости встречается только в сочетании с нормальным строением древесины – a^0_1 . Автор полагает, что a_3 выступает по отношению к сцепленному с ним гену узорчатости в роли супрессора в сочетании a^+_3 . Гомозиготы по узорчатости гибнут, возможно, на эмбриональной стадии, т.е. теоретическая всхожесть при перекресте форм с узорчатой древесиной не может быть выше 75 %. Такой вывод автор подтвердил рядом экспериментов.

Многочисленные работы по гибридизации карельской березы (Любавская, 1966, 1970, 1978; Бандер, 1964; Ермаков, 1975, 1979; Погиба и др., 1982; Евдокимов, 1989; Курносов (1998); Царев и др., 2001 и др.) убедительно доказывают, что признаки этого растения наследуются в семенном потомстве. Вместе с тем доля растений с признаками карельской березы при одних и тех же вариантах опыления, скажем, береза повислая \times карельская береза, в опытах разных исследователей оказывается различной. Объяснить это, мы полагаем, можно двумя обстоятельствами. Во-первых, как показали исследования А.Я Любавской (1963), А.Я. Любавской и В.В. Коровина (1974), значительная часть растений с признаками карельской березы выпадает в посевных отделениях питомников, не выдерживая конкуренции с быстрорастущими экземплярами. Следовательно, на окончательный выход растений с узорчатой древесиной, помимо уже упомянутых факторов, влияет своеобразие приемов выращивания посадочного материала (Любавская, Курносов, 1993; Курносов, 1997). Во-вторых, “карелистость” – признак, скорее всего, полигенный. Весьма правдоподобно предположение В.И. Ермакова (1979), что своеобразный габитус карельской березы и ее аномальная древесина представляют собой совокупность признаков, большая часть которых обусловлена генетически. Вместе с тем известно, что в семенном потомстве карельской березы при любом варианте опыления появляются морфологически весьма различные особи – от высокоствольных деревьев без признаков узорчатости древесины до коротко-

ствольных и кустообразных растений с древесиной, насыщенной структурными аномалиями. Следовательно, можно допустить, что каждый экземпляр карельской березы генетически индивидуален по степени “карелистости”, а значит и распределение особей по этому признаку в семенном потомстве практически неповторимо.

Многokратно проведенные опытные и опытно–производственные работы по размножению карельской березы прививками показали, что такой метод размножения вполне приемлем и хозяйственно–ценные признаки, связанные с узорчатостью древесины, в большинстве случаев сохраняются у растений, выросших из “карельских” привоев (Бандер, 1964; Любавская, 1966, 1970, 1978; Ермаков, 1970). Правда, в опытах В.И. Ермакова (1970) не все прививки сохранили признаки “карелистости” и им сделан вывод о том, что процент наследования признаков карельской березы при размножении ее прививкой окончательно еще не установлен. В противоположность этому, по данным М.Г. Романовского (1986) коэффициент наследуемости в широком смысле (H^2) признаков карельской березы в вегетативном потомстве равен единице.

Проводившееся нами обследование прививок карельской березы на подвой березы повислой и пушистой (*B. pubescens Ehrh.*), сделанных под руководством проф. А.Я. Любавской, показало, что все прижившиеся растения были типичными карельскими березами. Заслуживает внимания и то обстоятельство, что все подвой продолжали формировать нормальную прямослойную древесину, то есть не “заразились карелистостью” от привоев.

Карельская береза как хозяйственно ценное и морфологически необычное растение привлекает внимание не только лесоводов и ботаников, но и специалистов других профилей. Цитогенетические исследования (Sarvas, 1958; Буторина, 1985) показали, что в популяциях карельской березы встречаются триплоидные растения. А.К. Буторина полагает, что характер соотношения клеток того или иного уровня ploидности и анеуплоидии является решающим фактором в определении особенностей роста и проявлении узорчатости древесины.

К интересным результатам привели физиолого–биохимические исследования карельской березы. Установлено (Kraviarz, 1972), что состав фенольных соединений в древесине, камбии и листьях этого растения существенно отличается от состава тех же соединений у березы повислой, в частности, карельская береза не содержит *d*-катехина. Активность пероксидазы в камбии карельской березы в 100 раз больше, чем у березы повислой, а более темная окраска древесины вызвана высокой активностью окислительных ферментов. Высокая концентрация в тканях этого растения абсцизовой кислоты и ингибиторов роста фенольной природы отмечена в работе Н.П. Чернобровкиной, В.И. Кефели и Р.П. Ивановой (1975). По данным Л.Г. Ганюшкиной (1978), у карельской березы по сравнению с березой повислой идет более активное накопление углеводов при меньшей продолжительности роста побегов и меньшей их длине. Высокий уровень

содержания углеводов, по мнению автора, связан с формированием паренхиматизированной древесины. Наиболее заметный вклад в изучение физиологических процессов, способствующих образованию аномальной древесины карельской березы, внесла Л.Л. Новицкая (1996, 1996 а, 1997, 1997 а и др.), показавшая, что структурные изменения в проводящей системе этого растения связаны с избытком сахарозы и со спецификой количественного отношения сахарозы и ауксина.

Рассматривалась карельская береза и с позиций таксации (Saarnio, 1976; Raulo, Siren, 1978). Проведены исследования по определению формы ствола, его сбежистости, по выходу деловых сортиментов, их сортности и прочим техническим и декоративным свойствам (Любавская, 1966, 1978; Курносов, 1993, 1994 и др.).

2.1.2. Внешняя морфология

По высоте и морфологическим особенностям стебля карельская береза может быть деревом второй величины, вырастающим до 25 метров, кустарником с высотой стволиков около 3 метров, стелящимся растением и всеми переходными формами между названными жизненными формами (рис. 9–16). Многие лесные селекционеры, изучавшие карельскую березу, увлекались классификацией этого бесконечного морфологического многообразия. Употребляемый при этом термин “форма” не соответствует внутривидовому таксономическому рангу, а применяется для характеристики групп растений, отличающихся от других наличием утолщений на стволе, формой кроны, характером ветвления, высотой, узорчатостью древесины или определенным сочетанием этих и других признаков.

Первым упорядочил полиморфность карельской березы Н.О. Соколов (1950), разделив все ее многообразие на три формы: кустообразную, короткоствольную и высокоствольную. В дальнейшем такое деление было принято многими исследователями (Бандер, 1964; Багаев, 1977; Raulo, Siren, 1978; Ермаков, 1979; Евдокимов, Смирнов, 1983; Косиченко и др. 1983). А.Я. Любавская (1966, 1978) выделила уже семь форм, учитывая при выделении этих морфологически различающихся групп растений наличие шаровидных утолщений на стволе и лировидное раздвоение главной оси. А.П. Евдокимов считает, что достаточно двух форм, различающихся характером поверхности ствола, – мелкобугорчатой и шаровидноутолщенной. Надо полагать, что разделение на подобные “формы” ничем не лимитировано и каждый исследователь волен выделять их по любому признаку и с любой степенью дробности.

Клиальная, непрерывная изменчивость внешних морфологических признаков карельской березы отмечается и в литературе (Сакс, Бандер, 1975; Saarnio, 1976). По нашим наблюдениям, наличие всех переходов между относительно высокоствольными и самыми низкоствольными группами растений не вызывает сомнений. Однако, среди так называемых куст-



9



10



11



12

Рис. 9-12. Растения, выращенные из одной партии семян карельской березы: 9 - экземпляр, не имеющий внешних признаков карельской березы; 10 - растение с аномально утолщенной нижней частью ствола, слева - экземпляр с горизонтально растущим стволом; 11 - короткоствольное растение с неравномерным утолщением ствола; 12 - экземпляр карельской березы, имеющей вид стелющегося кустарника, главная ось отсутствует



13



14



15



16

Рис. 13-16. Растения, выращенные из той же партии семян, что и изображенные на рис. 9-12: 13, 14 - низкоствольные экземпляры карельской березы, хорошо выражены местные утолщения стволов и ветвей; карельская береза с подавленным приростом в высоту и по диаметру так называемая "четвертая форма" по А.Я. Любавской (1978), внизу для масштаба пачка сигарет; 16 - фрагмент рис. 15: ветвление по типу "ведьминой метлы", в узлах - утолщения стебля с придаточными почками (мелкие ствольные капы)

тарниковых форм встречаются экземпляры, резко отличающиеся от других представителей карельской березы общим габитусом, характером ветвления (слабое апикальное доминирование, образование пучков побегов, подобных “ведьминым метлам”), размером и формой листовой пластинки. А.Я. Любавская (1978) и В.И. Ермаков (1979) отмечали полную стерильность таких растений. Это – безусловно дискретная, обособленная группа растений. Можно допустить, что представители этой группы выщепляются как рецессивные гомозиготы. Близкое к этому допущение просматривается и в работе М.Г. Романовского (1986). В семенном потомстве карельской березы при любом варианте скрещивания присутствуют высокие, типичные для березы повислой растения с прямослойной неузорчатой древесиной. Большинство исследователей считают их обычной березой повислой. В.И.Ермаков (1975, 1979, 1986) и А.Я. Любавская (1978, 1997) выделяют эту группу растений как неузорчатую форму карельской березы. Пока не ясно, что это на самом деле, но в семенном потомстве карельской березы эти растения выщепляются как дискретная группа.

На рис. 9–15 показаны одновозрастные растения, выращенные А.Я. Любавской из семян карельской березы (семена собраны в Белоруссии) на питомнике Московского лесотехнического института. Эта коллекция дает некоторое представление об изменчивости карельской березы по характеру ветвления, форме ствола и кроны. На рис. 9 – так называемая “пятая форма” карельской березы (по А.Я. Любавской, 1978), растение с высоким малосбежистым стволом, практически не отличающееся по внешним признакам от типичной березы повислой. А.Я. Любавская считает, что такие растения при свободном опылении дают в семенном потомстве определенный процент особей с признаками карельской березы, и что за счет таких быстрорастущих конкурентоспособных экземпляров генофонд карельской березы сохраняется и в сомкнутых древостоях. На рис. 10 – так называемая “высокоствольная” карельская береза. Это растение сохраняет главную ось, хотя его лидирующий побег все время меняется. Крона этой березы шаровидная в отличие от эллиптической на предыдущем снимке. Характерен утолщенный внизу и сильно сбежистый в средней и верхней частях ствол. Ветви толстые, раздваивающиеся. Слева на этом же снимке также довольно типичное для карельской березы стелющееся растение, пока еще никем не выделенное в “форму”. У таких растений роль лидера переходит к боковой ветви, которая сохраняет горизонтальное положение. Иногда подобные растения имеют несколько горизонтально расположенных стволов. В Калужской области, в Спас–Деминском районе, мы встречали экземпляры карельской березы с двумя–тремя горизонтальными стволами диаметром 18–22 см и длиной (о высоте ствола здесь говорить не приходится) от 3 до 5 метров. Эти стволы, часто искривленные в горизонтальной плоскости, простирались над землей на высоте 0,3–0,5 метров, некоторые имели хорошо выраженные округлые (булавовидные по А.Я. Любавской) утолщения, иногда этих утолщений было много и ствол напоминал громадные четки.

Короткоствольные формы карельской березы представлены на рис. 13 и 14. У таких деревьев еще можно выделить главную ось, хотя иногда и с трудом (рис.13). У березы на рис. 12 ее уже нет. Для растений с таким типом изменения ствола характерно аномальное утолщение нижней части стебля и беспорядочное, не подчиняющееся никакой закономерности, ветвление. Высота таких деревьев обычно не превышает 3,5 метров, крона редкая, близкая к шаровидной. Утолщенные участки стебля имеют аномальную мелкоузорчатую древесину. Древесина ветвей слабоузорчатая, с нечастыми включениями аномальных участков, иногда может быть и нормальной, прямослойной.

На рис. 15 – кустовидное растение так называемая "четвертая форма" по А.Я. Любавской (1978). Эта береза имеет тот же возраст, что и остальные, в том числе и показанная на рис. 9. Данный экземпляр отличается крайне замедленным ростом, диаметр стволиков у корневой шейки не превышает 3–3,5 см. Лидирующие побеги меняются ежегодно. В узлах побегов возникают скопления спящих почек (рис. 16), иногда стебель в зоне скопления почек шаровидно утолщается и образуются мелкие ствольные капы. В других случаях сближенные спящие почки одновременно дают побеги и формируются образования, напоминающие “ведьмины метлы”. У растения, изображаемого на рис. 15, как и у ему подобных, нетипичные для березы повислой короткие междоузлия и крупные кожистые листья. Очевидно, такие экземпляры, выщепляющиеся в семенном потомстве карельской березы, и наводят многих исследователей на мысль о патологической природе этого необычного растения.

2.1.3. Строение древесины

Основная отличительная особенность карельской березы, обратившая на себя внимание и деревообработчиков, и ботаников, – красивая древесина. Своеобразные темно–коричневые штрихи в сочетании с дающей блеск свилеватостью приводят к возникновению на обработанных поверхностях изделий из карельской березы неповторимого мраморовидного рисунка. Вполне естественно, что изучению такой древесины посвящены многие анатомические исследования.

В ранних работах Н.О. Соколова (1938, 1948, 1950) отмечены своеобразные изменения формы лучей и увеличение объема лучевой паренхимы при формировании аномальных участков в древесине карельской березы. Автор впервые отметил, что агрегация лучей, их расширение и приводят к образованию темно–коричневых включений, вызывающих эффект декоративности древесины.

Проведенные впоследствии более детальные анатомические исследования в основном подтвердили наблюдения Н.О. Соколова. Вместе с тем в ряде работ, не отрицающих факта аномальных изменений в строении лучей, утверждается, что образование темно–коричневых включений в дре-

весине карельской березы связано с вращением в древесину луба (Алексеева, 1962, 1964; Дрейман, 1974).

А.И. Алексеева (1962) приводит следующую картину вращаения луба. В отдельных участках камбия понижается активность делений в сторону древесины. На поверхности древесинного цилиндра образуются углубления, заполненные лубом. Деятельность клеток камбия, окружающих вершину конусного выроста луба, постепенно затухает и клетки камбия в этой зоне перестают функционировать. Одновременно соседние камбиальные клетки образуют раневую древесину, которая постепенно отделяет часть выроста луба, так как раневая древесина над конусным углублением смыкается. При этом раневая древесина заполняет и возникшее ранее углубление, а непрерывность камбиального слоя в этой зоне восстанавливается. Далее автор отмечает, что заросший в древесину луб состоит из лубяных волокон и небольших групп каменистых клеток. Крупных скоплений каменистых клеток, характерных для луба карельской березы, здесь нет.

По поводу приведенного описания предполагаемого вращаения луба в древесину считаем необходимым отметить, что лубяные волокна во второй флэме березы отсутствуют, но в прилегающей к камбию проводящей зоне флэмы обязательно присутствуют ситовидные элементы (Коровин, 1970), которых в так называемом вросшем лубе мы не обнаружили.

Э.А. Дрейман (1974) полагает, что образование аномальных участков древесины карельской березы может происходить с вращением луба и без такового. Он подчеркивает, что изменения в древесине связаны прежде всего с изменениями в деятельности камбия. Отмирание участков камбия на каком-то этапе формирования камбиальной зоны отмечается и этим, и предыдущим авторами.

Анатомическое изучение древесины карельской березы, проведенное Н.Е. Косиченко с соавторами (1983), показало, что вращаения луба при формировании аномальных зон не происходит. Установлено, что в определенных участках широких аномальных лучей оболочки клеток не древеснеют, некоторые из них способны превращаться в склереиды подобно клеткам лубяной паренхимы.

Л.А. Барильская (1978, 1978 а, 1979), исследовавшая древесину карельской березы с помощью светового и электронного микроскопов, допускает возможность вращаения клеток луба в древесину, но считает, что характерный рисунок древесины карельской березы создается не за счет вросших участков луба, которые занимают незначительный объем, а за счет аномального разрастания лучевой паренхимы. Встречающиеся в аномальных лучах склереиды она не относит к элементам флэмы, как предыдущие авторы.

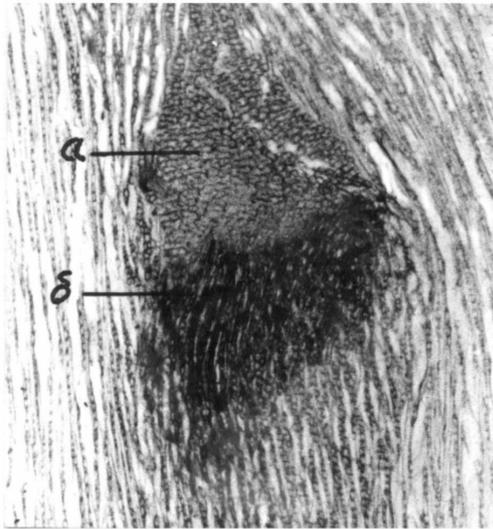
Цитологические исследования Л.А. Барильской раскрывают некоторые механизмы структурных перестроек в камбиальных инициалах при формировании аномальных участков древесины. В состоянии покоя цитологическая картина камбиальных инициалей карельской березы мало отличается от таковой у обычной березы повислой, разница лишь в том, что

в клетках камбия карельской березы больше танниноносных вакуолей, а в тилакоидах пластид наблюдается обильный осмиефильный осадок, предположительно, фенольной природы. Существенные различия наблюдаются в период активного деления и, главным образом, в лучевых инициалах. Клеточная перегородка закладывается не в средней части инициалей, а в разных зонах цитоплазмы, поэтому новые клетки существенно разнятся между собой размерами, формой и положением. Далее в публикациях сообщается, что перестройка в характере деления инициальных клеток камбия, состоящая в замене переклиналильных делений антиклинальными и поперечными, приводит к увеличению общей площади лучевых инициалей, что в свою очередь вызывает нарушение нормального соотношения лучевых и веретеновидных клеток камбия в определенных локальных зонах. Обращено внимание на связь увеличения числа клеток лучевой паренхимы с накоплением в вакуолярной системе этих клеток фенольных соединений. Л.А. Барильская считает накопление фенолов неспецифической реакцией на денормализацию развития. Образование же узорчатой древесины у карельской березы, по мнению автора, связано с перестройкой метаболизма, вызванной нарушением ферментативного обмена в системе камбиальных клеток. Трансформация сигналов, контролирующих этот процесс, осуществляется регуляторными механизмами, находящимися в верхушечных меристемах растения.

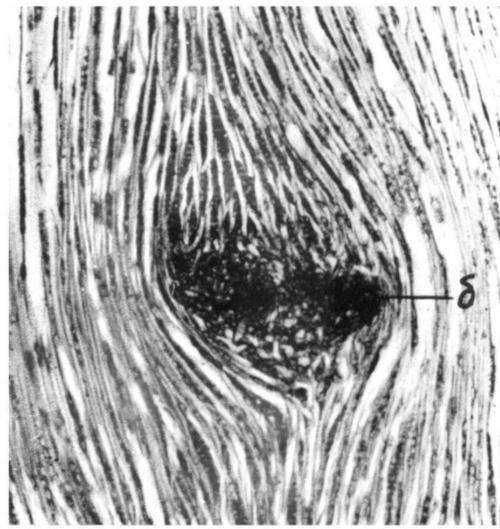
Результаты наших наблюдений (Коровин, 1984, 1987 а; Коровин, Зуихина, 1985), сопоставленные с литературными данными, позволили изложить последовательность структурных изменений в древесине карельской березы при формировании лучевых аномалий следующим образом.

Аномальные участки, создающие узорчатость древесины карельской березы, могут появляться во втором, третьем, четвертом годовых приростах древесины стебля или значительно позже, после того, как ствол достигнет значительного диаметра. Аномальные лучи довольно часто, хотя и не обязательно, бывают связаны с листовыми следами, что было отмечено Г.М. Курсиной, С.В. Щетинкиной и Н.И. Корчагиной (1984).

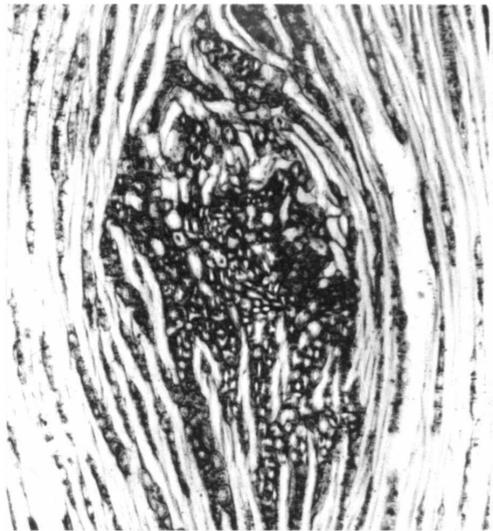
По нашим наблюдениям, при восстановлении непрерывности камбиального слоя в месте зарастания листового следа образуется зона, состоящая из широких лучей неправильной формы. Вся эта зона по мере прироста древесины преобразуется в широкий аномальный луч (рис. 17–19), который может со временем уменьшиться в размере и исчезнуть, но может и постепенно превратиться в аномальный участок древесины. В последнем случае в течение 2–3 лет такой аномальный луч, если его рассматривать в плоскости тангентального среза, постоянно меняет конфигурацию – может расширяться и сужаться, расчленяться волокнистыми трахеидами. Начиная с какого-то момента, обычно это наблюдается в конце годового прироста, луч резко расширяется, образуя центр быстро расширяющейся аномальной зоны.



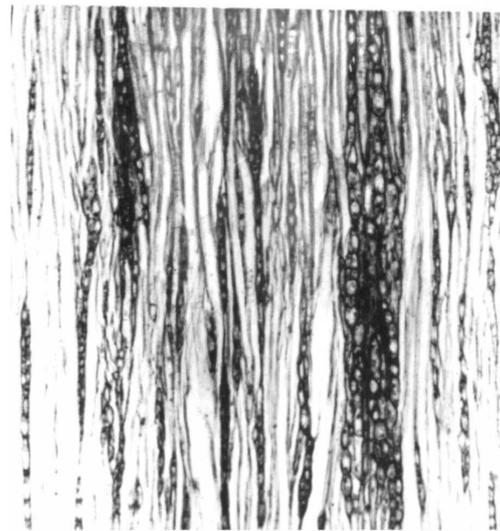
17



18



19



20

Рис. 17-20. Фрагменты из серии тангентальных срезов древесины карельской березы:
 17 - листовый след возле сердцевины, объектив 4х; 18 - листовый след в поздней древесине первого годичного прироста, объектив 4х; 19 - аномальный луч, формирующийся против заросшего листового следа, объектив 10х; 20 - начальные стадии формирования аномальных лучей, не связанных с листовыми следами, объектив 4х;
 а - сердцевина, б - листовый след

Однако, чаще аномальные участки древесины карельской березы в своем развитии не связаны с листовыми прорывами. В типичном случае возникновение и развитие аномальных зон и в первом, и в последующих годовых приростах происходит практически одинаково.

Первые изменения, приводящие к образованию аномальных зон, проявляются в нарушении строения отдельных лучей (разумеется, первые изменения происходят в камбиальной зоне). В пространственном размещении аномальных зон древесины карельской березы наблюдается некоторая упорядоченность. Если рассматривать освобожденную от коры поверхность ствола, то легко заметить, что аномальные зоны (характерные скобовидные углубления) в области развития аномалий распределены сравнительно равномерно, во всяком случае, в пределах какого-то участка ствола или ветви. У деревьев с хорошо выраженными четковидными утолщениями стебля максимальная насыщенность аномальными зонами наблюдается в самих утолщениях. В “перехватах”, то есть в неутолщенных участках стебля, аномальные зоны встречаются очень редко или совсем отсутствуют. Вообще, эффект декоративности древесины карельской березы создается ритмичностью, своеобразной упорядоченностью в расположении аномальных зон. У растений, не несущих четковидных или отдельных булавовидных утолщений, аномалии распределены сравнительно равномерно по всей утолщенной части ствола или ветви (у всех “форм” карельской березы часть ствола, несущая аномальные структурные изменения, обычно утолщена). Неутолщенными остаются вершина и ветви. Иногда утолщение, а следовательно, и наличие аномальных зон, распространяется и на скелетные ветви.

Итак, какой-то луч, которому суждено дать начало аномальному участку древесины, обычно в середине или в конце периода прироста древесины, вследствие нарушения ритма антиклинальных делений лучевых камбиальных инициалей быстро увеличивается в высоту и ширину (рис. 20). Клетки таких лучей, как правило, крупнее клеток нормальной лучевой паренхимы, однако, увеличение размеров лучей происходит, главным образом, за счет более интенсивного деления, а не увеличения размеров клеток. Обычно такие изменения происходят одновременно в нескольких соседних лучах. Увеличиваясь, эти лучи смыкаются, образуя один агрегатный луч (рис. 21, 22). Форма аномального луча в процессе прироста древесины постоянно меняется. Изменения эти весьма существенны даже в пределах одного годового слоя древесины. Изменяя свою форму, аномальный луч флуктуирует в размерах. После расширения аномальный луч обычно начинает расчленяться – внутри него появляются беспорядочно ориентированные изогнутые волокнистые трахеиды.

Часто встречающиеся, можно сказать типичные, очертания аномальных лучей в плоскости тангентального сечения показаны на рис. 23–24. Такие лучи могут в течение одного вегетационного периода превратиться в



Рис. 21-24. Аномальные лучи в древесине карельской березы: 21 - часть аномального луча, состоящего из изодиаметрических паренхимных клеток, тангентальный срез, объектив 10x; 22 - широкий луч и аномальное скопление паренхимы, в черный цвет окрашены гематоксилином живые паренхимные клетки, поперечный срез, объектив 4x; 23, 24 - типичный вид сформировавшихся аномальных лучей на тангентальных срезах, такие лучи состоят из паренхимных клеток и радиально ориентированных трахеид, объектив 10x

хорошо различимую невооруженным глазом аномальную зону древесины, но могут, меняя размеры и форму, проходить через несколько годичных приростов и только после этого дать начало заметным на макроструктурном уровне характерным для карельской березы аномалиям.

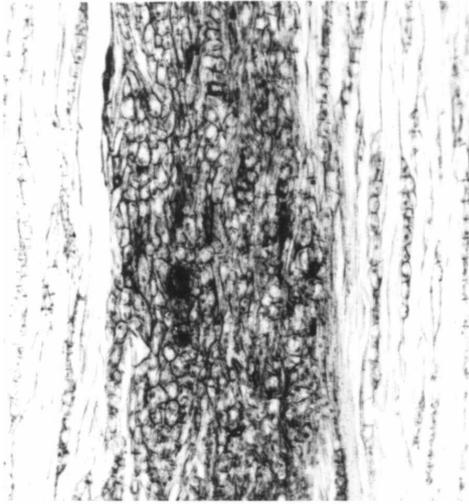
Часто на участке площадью 1 мм^2 (плоскость тангентального сечения камбиальной зоны) формируется несколько аномальных лучей. В зоне их формирования замедляется радиальный прирост древесины за счет уменьшения роста клеток растяжением в радиальном направлении. На поперечных срезах эта зона хорошо заметна по прогибу слоев клеток в сторону сердцевины. Наиболее резкое локальное ингибирование радиального прироста древесины происходит одновременно с формированием видимой невооруженным глазом аномалии.

Таким образом, аномальная зона образуется вследствие одновременного и быстрого расширения группы лучей с ранее возникшим широким аномальным лучом в центре. (Разумеется, эти процессы происходят в камбиальной зоне.) Лучи в центре формирующегося аномального участка древесины, расширяясь, сливаются, образуя скопление паренхимных клеток (рис. 25). Процесс дифференциации этих клеток также своеобразен. После деления они практически не увеличиваются в радиальном направлении, как это происходит с нормальной лучевой паренхимой, а остаются в этом измерении равными инициальным клеткам камбия.

Мы отмечали, что большинство исследователей, изучавших анатомию карельской березы, убеждены, что замедление прироста древесины в зоне формирования аномалий происходит вследствие ингибирования камбиальной активности и даже отмирания камбия. Наши наблюдения показали, что активность камбия в таких участках существенно не снижается, а местное уменьшение радиального прироста вызывается такими причинами, как отсутствие или резкое замедление роста растяжением и преимущественная дифференциация производных камбия в элементы флоэмы и запасающую паренхиму.

Наиболее существенное уменьшение радиального прироста в зоне развития аномалии происходит в фазе формирования скопления паренхимы. При нормальном росте большая доля прироста древесины формируется в результате увеличения диаметра клеток (особенно члеников сосудов) в процессе дифференциации. В аномальных зонах в период формирования скопления паренхимы никаких иных элементов, кроме изодиаметрических клеток паренхимы, не образуется, и радиальный прирост в центре аномальной зоны происходит только за счет периклиналильных делений камбиальных инициалей и их производных.

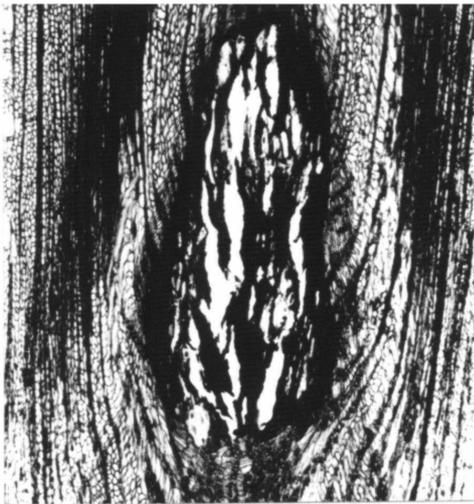
В результате рассмотренных изменений на поверхности древесинного цилиндра формируются углубления. У карельской березы эти углубления имеют форму скобок. “Дно” углублений до начала расчленения аномальной зоны состоит преимущественно из тонкостенных изодиаметрических клеток с живым, хорошо окрашивающимся цитологическими красителями протопластом (рис. 26). В ходе дальнейших структурных превра-



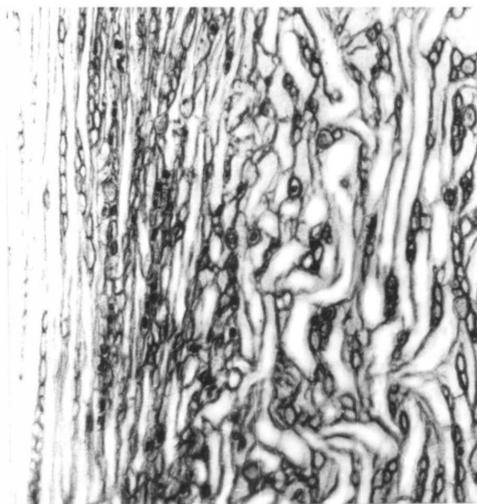
25



26



27



28

- Рис. 25. Скопление изодиаметрических клеток паренхимы в аномальном луче, начало новой дифференциации, объектив 10х
- Рис. 26. Паренхимная зона на краях "желобка" и зона нормализации в его середине, объектив 4х
- Рис. 27. Поперечный срез через аномальную зону, в центре оставшаяся недифференцированная паренхима (белые участки в центральной части снимка - артефакт, вызванный разрывом ткани), объектив 4х
- Рис. 28. Древесина, заполняющая "желобок", начало нормализации строения, объектив 10х

щений аномальной зоны часть этих клеток дифференцируется. Клетки, расположенные по периферии скопления паренхимы, формируют утолщенные лигнифицированные вторичные оболочки. Отдельные группы паренхимных клеток, преимущественно в центре аномальной зоны, превращаются в группы склереид, напоминающие аналогичные анатомические элементы в лубе березы. Со временем протопласты большей части паренхимных клеток в аномальной зоне оказываются насыщенными веществом бурой окраски. Судя по данным литературы (Krawiarz, 1972; Барильская, 1978, 1979; Курсина и др. 1984), это содержащие фенол соединения, которые и определяют цветовой рисунок древесины карельской березы. Лишь небольшая доля паренхимных клеток аномальной зоны не имеет видимых признаков дифференциации. Эти клетки, окруженные одревесневшими элементами вместе со склерифицированной паренхимой, и принимают за выросший в древесину луб.

После образования скопления паренхимных клеток аномальные зоны могут развиваться по-разному. Некоторые, сформировавшись в течение одного вегетационного периода, быстро локализуются, и в зоне их возникновения начинается процесс нормализации строения. В других случаях аномальный рост, при котором продолжают формироваться клетки изодиаметрической паренхимы, продолжается 2–4 года. В результате размеры “желобка” увеличиваются, и он приобретает вид глубокой, до 5 мм, щели. Край такого “желобка” составляет паренхима расширяющихся аномальных лучей (рис.26). На отполированных поперечных распилах стволов карельской березы эти аномальные зоны представляются в виде V-образных штрихов. Иногда аномальная паренхима продолжает формироваться лишь с одной стороны “желобка”, в то время, как с другой – начинается процесс нормализации строения.

Со стороны флоэмы углублению в поверхности древесинного цилиндра соответствует такой же формы вырост, в “гребне” которого формируются крупные скопления склереид. Причины склерификации клеток в аномальных зонах ствола карельской березы будут нами подробно рассмотрены при дальнейшем изложении.

В “нормальной” древесине карельской березы, между аномальными зонами, в сравнении с прямослойной древесиной типичной березы повислой значительно увеличена доля осевой паренхимы. В сосудах часто образуются тиллы, что совсем не свойственно древесине березы повислой, т.е. и так называемая “нормальная” древесина карельской березы в тех участках ствола, где развиваются аномальные зоны, не совсем нормальна.

Нормализация строения в зоне формирования аномального участка древесины происходит постепенно. Сначала среди однородных паренхимных клеток аномальной зоны появляются короткие, изогнутые, иногда с разветвленными концами сосудистые трахеиды. Число таких трахеид увеличивается, и они постепенно расчленяют паренхимную зону на отдельные группы клеток, дающие начало многочисленным лучам неправильной формы (рис. 28). В течение нескольких лет прироста древесины, запол-

няющей “желобки”, состоят из таких неправильных лучей и искривленных трахеид, сосуды отсутствуют. Значительно позднее среди таких морфологически аномальных анатомических элементов начинают дифференцироваться короткие, часто изогнутые, членики сосудов. Интересно, что перфорационные пластинки у таких сосудов иногда образуются на боковых стенках, а перфорации в отдельных случаях оказываются смешанными, сетчато–лестничными.

Постепенно скобковидный желобок на поверхности древесинного цилиндра нивелируется. В процессе дальнейшего прироста стволовой древесины на радиальном продолжении аномальной зоны в течение многих лет сохраняется свилеватое расположение осевых структурных элементов и неправильная форма лучей. Если в зоне заростающего желобка новые аномалии не возникают, анатомическая картина древесины полностью нормализуется. При частых последующих заложениях новых аномальных зон древесина становится крайне свилеватой с многочисленными коричневыми включениями скоплений аномальной паренхимы. Такая древесина имеет наибольшую хозяйственную ценность и свойственна низкоствольным “формам”, а также участкам стебля с утолщениями.

2.1.4. О возможных причинах и механизме формирования структурных аномалий стебля карельской березы

Ткани коры и древесины образуются, как известно, в результате деятельности камбия, поэтому вполне оправданным является мнение многих исследователей, что особенности структурных аномалий ствола карельской березы связаны с активностью этой латеральной меристемы.

Несмотря на многочисленные публикации, в которых рассматриваются различные аспекты формирования узорчатой древесины, ранее было предпринято лишь одно электронно–микроскопическое исследование тканей ствола карельской березы (Барильская, 1978 а, 1979). Основу его составляла цитологическая характеристика аномальной древесины и структурных отклонений в камбии в связи с ее образованием. В частности, было показано, что клетки камбия березы повислой и карельской березы имеют сходную ультраструктуру и испытывают однотипные преобразования в течение годовичного цикла. В то же время у карельской березы отдельные участки камбиального цилиндра претерпевают сильные видоизменения за счет быстрого увеличения числа лучевых инициалей.

Анализ имеющихся данных свидетельствует о том, что у карельской березы оказались практически не исследованы образование камбием флоэмы и соответственно ее структурные особенности, от которых, в свою очередь, может зависеть камбиальная активность. Ведь по флоэме осуществляется транспорт продуктов фотосинтеза к местам их потребления и, в частности, в камбиальную зону, являющуюся в период утолщения ствола одним из основных акцепторов ассимилятов. В связи с этим нами был про-

веден электронно–микроскопический анализ комплекса тканей флоэма – камбий – ксилема в аномальных участках вторичного проводящего цилиндра ствола карельской березы (Новицкая, 1997). Цель исследования заключалась в выявлении возможной взаимосвязи между структурно–функциональными особенностями проводящей флоэмы и деятельностью камбия.

Прежде чем перейти к рассмотрению экспериментального материала, очевидно, следует коротко остановиться на основных положениях, характеризующих структурные особенности флоэмы двудольных, к которым относятся представители сем. *Betulaceae*.

2.1.4.1. Общие черты структурно–функциональной организации вторичной флоэмы двудольных

Анатомия флоэмы двудольных

Согласно классификации К. Эсау (1969, 1980), клетки флоэмы образуют комплексную ткань. Флоэма вместе с ксилемой проходит по всему телу растения и по своему происхождению может быть первичной (возникает из прокамбия) или вторичной (образуется в результате деятельности камбия). Основная функция флоэмы заключается в транспорте продуктов фотосинтеза, образующихся в фотосинтезирующих органах, к потребляющим тканям. Благодаря высокому содержанию паренхимы, она является также запасующей тканью. Присутствие во флоэме механических элементов (волокон, склереид) обуславливает ее опорную функцию. У двудольных элементами флоэмы служат членики ситовидных трубок, которые, соединяясь, конец в конец, образуют ситовидные трубки. Они связаны с особыми паренхимными клетками, называемыми клетками-спутниками или сопровождающими клетками. Ситовидные трубки с сопровождающими клетками и вертикальные тяжи флоэмной паренхимы вместе составляют осевую (вертикальную) систему клеточных элементов, образуемую веретеновидными инициалами камбия. Она пересекается лучевой (поперечной или радиальной) системой, возникающей в результате активности лучевых инициалей. Главными компонентами лучевой системы являются паренхимные клетки лучей. Располагающиеся друг напротив друга флоэмный и ксилемный лучи возникают из общей группы лучевых камбиальных инициалей и в совокупности образуют радиальный луч. Лучевая и осевая паренхима флоэмы и ксилемы в целом представляют собой единую разветвленную паренхимную сеть, отдельные клетки которой объединены между собой посредством многочисленных пороплазмодесменных связей.

Некоторые ультраструктурные и биохимические аспекты транспорта ассимилятов

Приведенное ниже освещение вопросов, касающихся ультраструктуры флоэмы двудольных, дано на основании обзоров Ю.В. Гамалея (1980, 1981а, б) и R.F. Evert (1990). Биохимические аспекты транспорта ассимилятов рассматриваются в соответствии с работами А.Л. Курсанова (1976; 1982; 1984 а, б; 1989), которые проводились, в основном, на сахарной свекле (*Beta vulgaris L.*)

Транспорт продуктов фотосинтеза из листьев к потребляющим органам осуществляется у большинства растений на 90–95 % в форме сахарозы или реже – ее галактопроизводных олигосахаридов – рафинозы, стахиозы и вербаскозы (рис. 29).

Сахароза или α -D-глюкопиранозил(1→2)- β -D-фруктофуранозид представляет собой двойной гликозид. Она является нередуцирующимся сахаром, поскольку активные группы составляющих ее гексоз заблокированы (1→2) гликозидной связью. Данная связь характеризуется высокой отрицательной величиной свободной энергии ее гидролиза (– 6800 кал/моль), которая сопоставима с макроэргической связью АТФ (– 7300 кал/моль) и значительно превосходит гликозидные связи ди- и полисахаридов (– 3000 кал/моль) и фосфорных эфиров сахаров (от– 3000 до 4500 кал/моль) (рис. 30).

Наличие такой связи, с одной стороны, определяет место сахарозы на вершине энергетической пирамиды углеводного обмена у растений, с другой стороны, ограничивает возможность вовлечения сахарозы в метаболизм проводящих тканей. Последнее подкрепляется тем, что в ситовидных элементах флоэмы присутствует сильный репрессор инвертазы – фермента, под воздействием которого сахароза распадается на глюкозу и фруктозу. В результате сахароза на всем пути своего следования оказывается защищенной от гидролитического расщепления на гексозы и достигает потребляющих тканей без метаболизации и без потери свободной энергии гликозидной связи.

В группе олигосахаридов, представленных на рис. 29, сахароза исполняет роль локомотива, тянущего за собой один, два или три остатка D-галактозы, соединенных друг с другом α -1,6-гликозидной связью. По мере продвижения эти галактозные цепочки укорачиваются, так как составляющие их мономеры последовательно переносятся на другие акцепторы и служат для синтеза стенок новых клеток.

Передвижение ассимилятов из кроны к потребляющим зонам ствола происходит внутри ситовидных трубок в продольном направлении. Из трубки в трубку они попадают через систему ситовидных пор на поперечных ситовидных перегородках, отделяющих один членик ситовидной трубки от другого. Обеспечение продуктами фотосинтеза активно делящихся клеток камбиальной зоны, а также всех остальных клеток и тканей

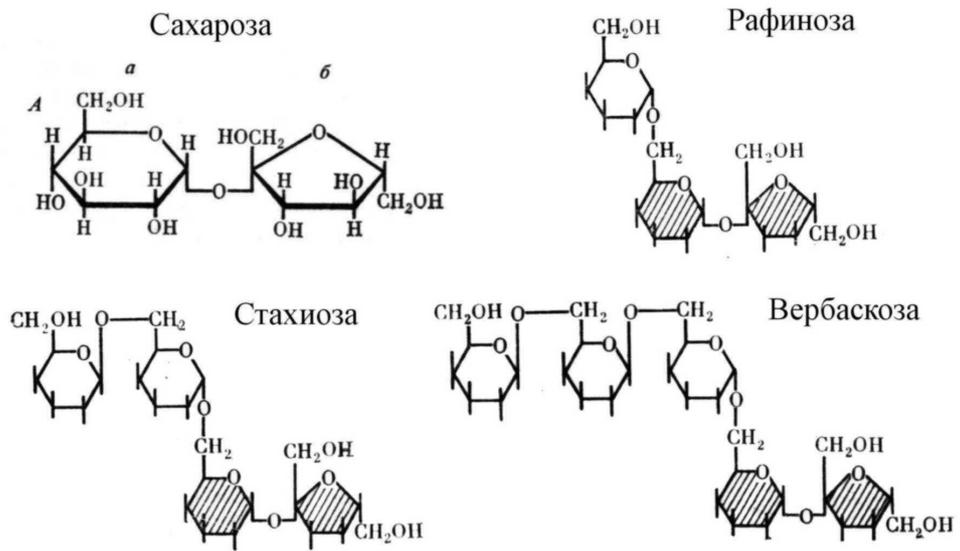


Рис. 29. Формулы сахарозы (а - глюкозный и б - фруктозный компоненты) и галактоолигосахаридов рафинозной группы (сахарозная часть молекулы заштрихована). По А.Л. Курсанову (1982)

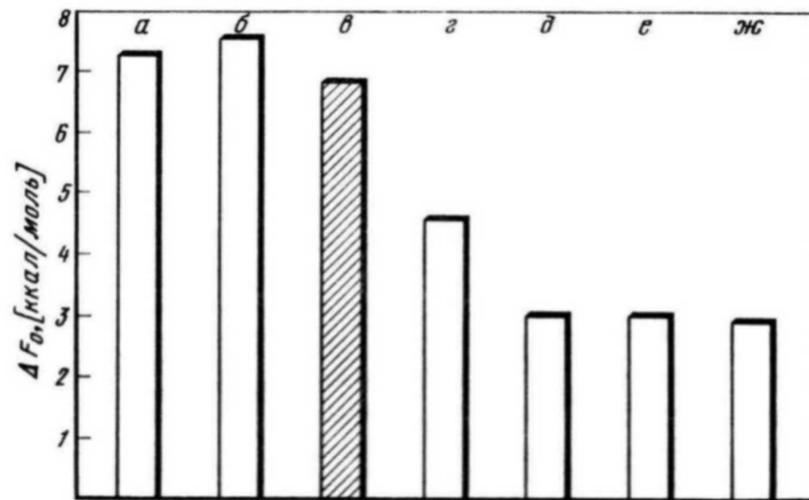


Рис. 30. Энергетический уровень эфирной связи у сахарозы по сравнению с другими эфирами гексоз: а - АТФ; б - УДФГ; в - сахароза; г - глюкозо - 1 - фосфат; д - мальтоза; е - лактоза; ж - каллоза. По А.Л. Курсанову (1982)

коры и древесины, осуществляется за счет латерального обмена между ситовидными элементами и другими клетками лептома. Такой обмен возможен благодаря наличию на боковых стенках ситовидных трубок большого количества ситовидных полей, представляющих собой совокупности ситовидных пор (рис. 31).

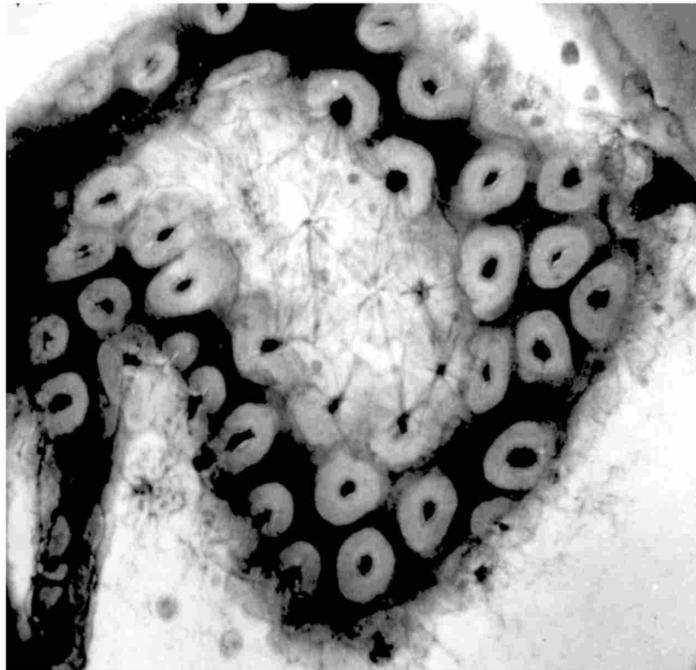
Ситовидные элементы содержат пластиды, аккумулирующие крахмал. Они имеют довольно примитивную структуру: их мембранная система ограничивается двойной оболочкой и несколькими внутренними ламеллами. Крахмал в пластидах ситовидных элементов представлен низкомолекулярной формой, имеющей множество α -1-6-связей. Число и величина крахмальных зерен в пластидах непостоянны, наиболее распространенная форма – большие скопления мелких зерен (рис. 32).

Запас крахмала в пластидах ситовидных элементов легко подвижен. В частности, при повреждениях флоэмы, вызывающих быстрое образование каллозы, крахмал исчезает из пластид, расходуясь, очевидно, на ее синтез. Это позволяет рассматривать амилопласты в ситовидных элементах как депо гликозильных остатков, которые используются в виде нуклеотиддифосфатсахаров для синтеза каллозы и целлюлозы. Кроме того, путем отложения и мобилизации крахмала амилопласты ситовидных трубок могут поддерживать на постоянном уровне концентрацию сахарозы в самих ситовидных элементах. Однако последняя функция является недостаточной и дополняется деятельностью паренхимных клеток проводящей флоэмы, содержащих иногда значительные количества резервной сахарозы.

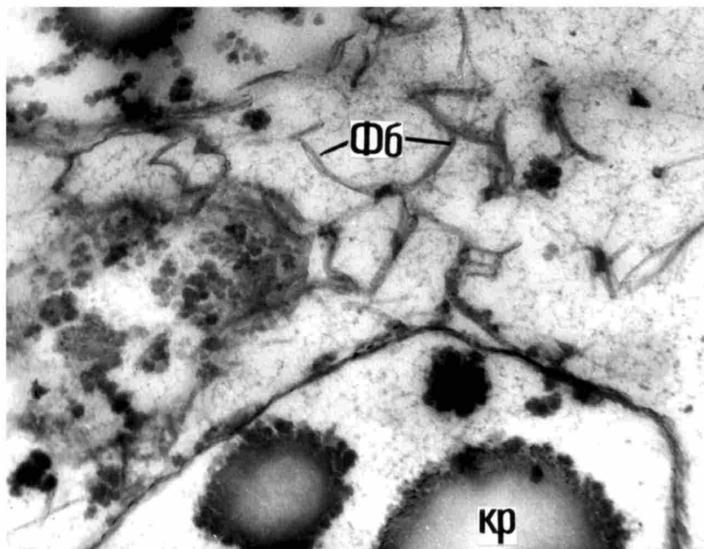
Характерной особенностью ситовидных трубок является наличие в них отдельных сгустков различной формы. Эти сгустки рассматривались первоначально как остатки разрушающейся цитоплазмы и их называли слизью.

Гистохимическими исследованиями установлено, что слизиной компонент ситовидных элементов представляет собой белок. Учитывая это для его обозначения в настоящее время используют термин "Флоэмный белок" или "Ф-белок", "Ф-белковое тело" (рис. 33).

Представления о характере функционирования флоэмного белка в целом пока являются гипотетическими. Подобным структурным белкам цитоплазмы, имеющим вид микротрубочек и микрофиламентов, обычно приписывается роль транспортных, сократительных или цитоскелетных элементов. По аналогии предполагается, что Ф-белковые фибриллы, содержащиеся внутри зрелых ситовидных элементов, ответственны за перемещение веществ во флоэме: они создают движущую силу для направленного тока растворов. Это предположение подтверждают данные биохимического анализа, которые показали, что в проводящих тканях растений присутствуют белки актомиозинового комплекса, аналогичные сократительным белкам мышц, а это, считает А.Л. Курсанов (198 4а), совместимо с идеей о проталкивании растворов метаболитов за счет перистальтических сокращений протеиновых нитей, заполняющих поры ситовидных трубок.



31



32

- Рис. 31. Фрагмент ситовидного поля на боковой стенке ситовидной трубки березы повислой. Видны нити Ф-белка, выходящие из отверстий ситовидных пор, окаймленных каллозой. Радиальный срез, 4000х
- Рис. 32. Ф-белок и крахмал в ситовидной трубке флоэмы березы. Тангентальный срез, 34000х

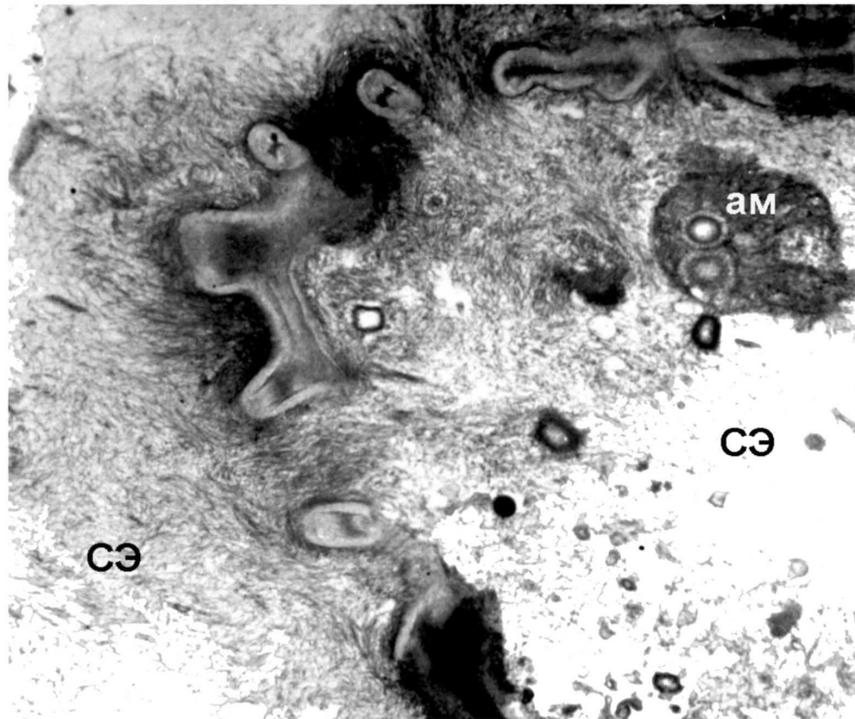


Рис. 33. Ситовидные поры, содержащие нити Ф-белка в зоне транспорта веществ во флоэме карельской березы. Поперечный срез, 4000х

В районах ситовидных пластинок имеет место более высокая концентрация белковых фибрилл (рис. 33). Считают, что существует определенная положительная корреляция между мощностью тока сахаров в конкретном участке флоэмной ткани и количеством Ф-белка в ситовидных элементах (Гамалей, 1973, 1981а).

2.1.4.2. Особенности дифференциации камбиальных производных при формировании проводящих элементов ксилемы и флоэмы карельской березы

Исследования проводили в сравнительном аспекте, поэтому объектами изучения являлись береза повислая с прямослойной древесиной и береза карельская с ярко выраженной узорчатой текстурой древесины.

В период исследований весенняя реактивация камбия в стволе изучаемых берез была отмечена во второй декаде мая. С анатомической точки зрения этот процесс подразделяется на два этапа: 1) увеличение радиальных размеров камбиальных клеток и 2) начало деления клеток (Эсау, 1969, 1980). Как и у многих рассеяннососудистых покрытосеменных (Evert, 1963; Zimmerman, Brown, 1971), у березы начало вегетации связано с дифференциацией в камбиальной зоне элементов флоэмы. Собственно камбиальные клетки в этот период еще неактивны, тогда как флоэмные элементы, непосредственно прилегающие к камбию и зимовавшие в недифференцированном состоянии, начинают вакуолизироваться и увеличиваться в объеме. Несколько позднее происходят первые периклиальные деления камбиальных инициалей.

Как показали наши наблюдения, большинство новых клеток у обеих берез откладывалось в сторону флоэмы. Интенсивное формирование ксилемы начиналось, когда уже имелось значительное количество дифференцированной флоэмы. В данном случае нельзя не согласиться с существующей точкой зрения (Zimmermann, Brown, 1971), что такая модель клеточных делений, очевидно, связана с необходимостью эффективной мобилизации и перераспределения питательных веществ, запасенных в коре, для обеспечения активных ростовых процессов после выхода дерева из состояния покоя.

Известно, что отделение коры от древесины обычно происходит по слоям молодых дифференцирующихся элементов, которые находятся на стадии интенсивного роста, сопровождающегося сильным растяжением тонких первичных оболочек, легко рвущихся при взятии образцов. Исходя из сказанного, понятно, почему в начале вегетации разрыв тканей у карельской и обычной берез проходил по материнским клеткам флоэмы. Позднее, с началом формирования годичного кольца, область разрыва перемещалась в сторону молодой ксилемы вблизи широкой в этот период камбиальной зоны, в которой ксилемные производные камбия претерпевали ряд последовательных периклиальных делений. Причем, чем интен-

сивнее происходило отложение новых слоев древесины, тем на большем расстоянии от камбия была линия разрыва.

Микроскопический анализ показал, что на протяжении всего периода исследования отделение коры от древесины у карельской и обычной березы проходило по-разному. У обычной березы, за исключением начала вегетации, имело место относительно ровное разделение тканей по молодым сильно оводненным элементам ксилемы. Иная картина наблюдалась у карельской березы. Здесь в период активной деятельности камбия зона разрыва была очень неровной: на поперечных срезах участки ствола, где разделение тканей прошло по глубоким слоям молодой дифференцирующейся ксилемы, довольно резко сменялись участками, где разрыву подверглись формирующиеся ситовидные трубки флоэмы. На световых срезах площадью примерно 4x4 мм иногда можно было встретить по 2–3 таких перехода. Наряду с этим были отмечены зоны частичного разделения тканей по флоэме, т.е. отделение коры от древесины прошло по молодой ксилеме, но с флоэмной стороны камбиальной зоны также обнаруживался слой клеток с разорванными оболочками. Приведенные данные позволили сделать предварительный вывод: в то время как у обычной березы высокая активность ростовых процессов наблюдалась исключительно со стороны ксилемной части камбиальной зоны, у карельской березы в некоторых участках ствола шло одновременное интенсивное формирование элементов как ксилемы, так и флоэмы.

Ультраструктурные исследования позволили подтвердить этот вывод. У обычной березы в зоне проводящей флоэмы можно было видеть 2–3 ряда ситовидных элементов, полости которых выглядели почти пустыми, за исключением редких крахмальных включений и фибриллярного материала в зоне ситовидных перегородок (рис. 34 а-г).

Первые являются специфическим крахмалом ситовидных трубок, представляющим собой плотные скопления мелких зерен; второй – флоэмным белком (Ф-белок), структурированным в виде микрофибрилл, ориентированных вдоль отверстий ситовидных пластинок. Особенности тонкой организации проводящих элементов указывали на то, что это зрелые ситовидные трубки, активно участвующие во флоэмном транспорте веществ. Сформированы они были, очевидно, в начале вегетационного периода. Флоэмная часть камбиальной зоны состояла из 2–3 слоев клеток, находящихся на первых этапах дифференциации. Таким образом, можно было заключить, что после переориентации камбиальной активности в сторону ксилемы, эта тенденция у обычной березы в течение периода исследования сохранялась.

На препаратах тканей карельской березы в некоторых случаях можно было наблюдать картину, аналогичную описанной выше для обычной березы. В то же время на других участках ствола состояние тканей было иным. Здесь во флоэме наряду со зрелыми ситовидными элементами было отмечено значительное количество молодых ситовидных трубок. Они были расположены между завершившими дифференциацию проводящими

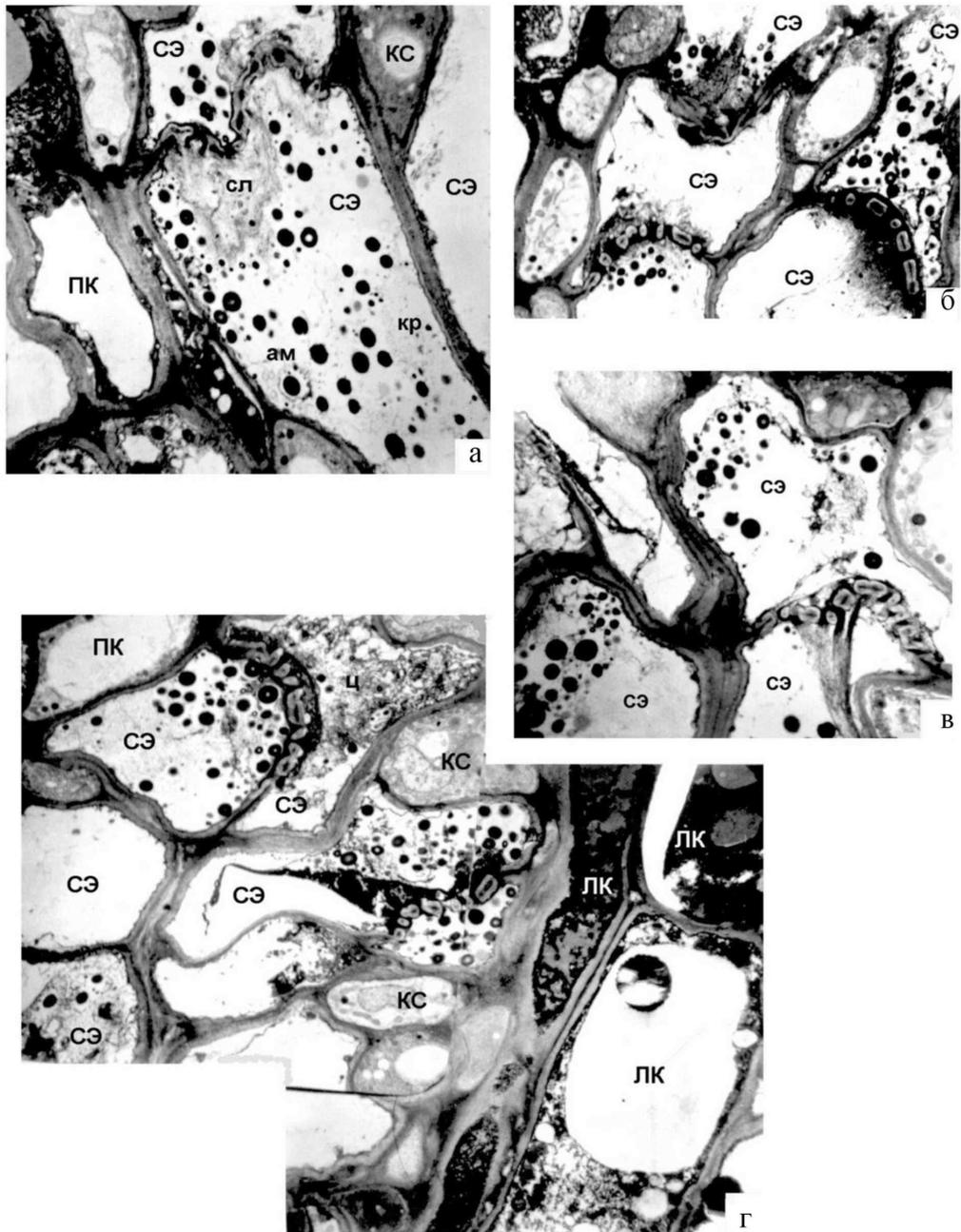


Рис. 34. Фрагменты проводящей флоэмы карельской березы в зонах ситовидных перегородок между соседними ситовидными трубками во время активной деятельности камбия в начале июня. Поперечные срезы, 1500х

элементами и камбиальной зоной. Согласно данным, приводимым в работах Ю.В.Гамалея (1973, 1981а), на их недавнее происхождение указывали: 1) промежуточные стадии деградации компонентов цитоплазмы; 2) наличие крупных Ф–белковых тел; 3) присутствие некоторого числа сохранившихся пластид; 4) содержание большого количества крахмала, часть которого продолжала оставаться внутри не утративших оболочки амилопластов (рис. 33, 35 а-г). В камбиальной зоне наблюдались слои новых ситовидных элементов, отражающие последовательные стадии их созревания.

Необходимо отметить, что на препаратах тканей карельской березы, на которых были обнаружены активное заложение и дифференциация проводящих элементов флоэмы, внутренний (обращенный к центру ствола) край среза в одних случаях проходил по увеличивающимся в объеме флоэмным производным камбия, в других – по формирующимся клеткам ксилемы. Основная масса последних находилась на стадии автолиза цитоплазматического содержимого, что соответствует максимальному растяжению клеток и переходу к формированию вторичной оболочки (Гамалей, 1972). Иногда на препаратах сохранялась ксилемная часть камбиальной зоны, но в то же время с ее флоэмной стороны четко выделялся слой клеток с разорванными оболочками и остатками протопластов. Таким образом, цитологические исследования подтвердили наш вывод о том, что в данных образцах происходила активная дифференциация как элементов ксилемы, так и элементов флоэмы.

*Аккумуляция углеводов в ситовидных трубках
проводящей флоэмы карельской березы*

Обобщая результаты электронно–микроскопического анализа, можно сделать вывод о том, что в стволе обычной березы в период активных ростовых процессов, связанных с образованием новых слоев ксилемы и флоэмы, имеет место образование некоторого количества крахмала в амилопластах ситовидных элементов. Причем, на срезах, сделанных из разных участков проводящей флоэмы всех зафиксированных в этот срок образцов коры обычной березы, мы наблюдали примерно одну и ту же картину, которая в достаточной мере отражена на вышеуказанных рисунках.

Обратимся теперь к микрофотографиям, характеризующим зону транспорта ассимилятов во флоэме карельской березы (рис. 34 а-г). Здесь можно встретить ситовидные трубки, содержание амилопластов в которых находится примерно на том же уровне, что и в ситовидных трубках обычной березы. В то же время на некоторых срезах, наряду с так называемыми типичными зонами транспорта, имеют место зоны, в которых полости проводящих элементов буквально "забиты" крахмалом.

Известно, что основной транспортной формой углеводов у березы повислой является сахароза. На протяжении большей части периода вегетации она является единственным сахаром березового флоэмного экссудата, и только осенью здесь появляются незначительные количества рафино-

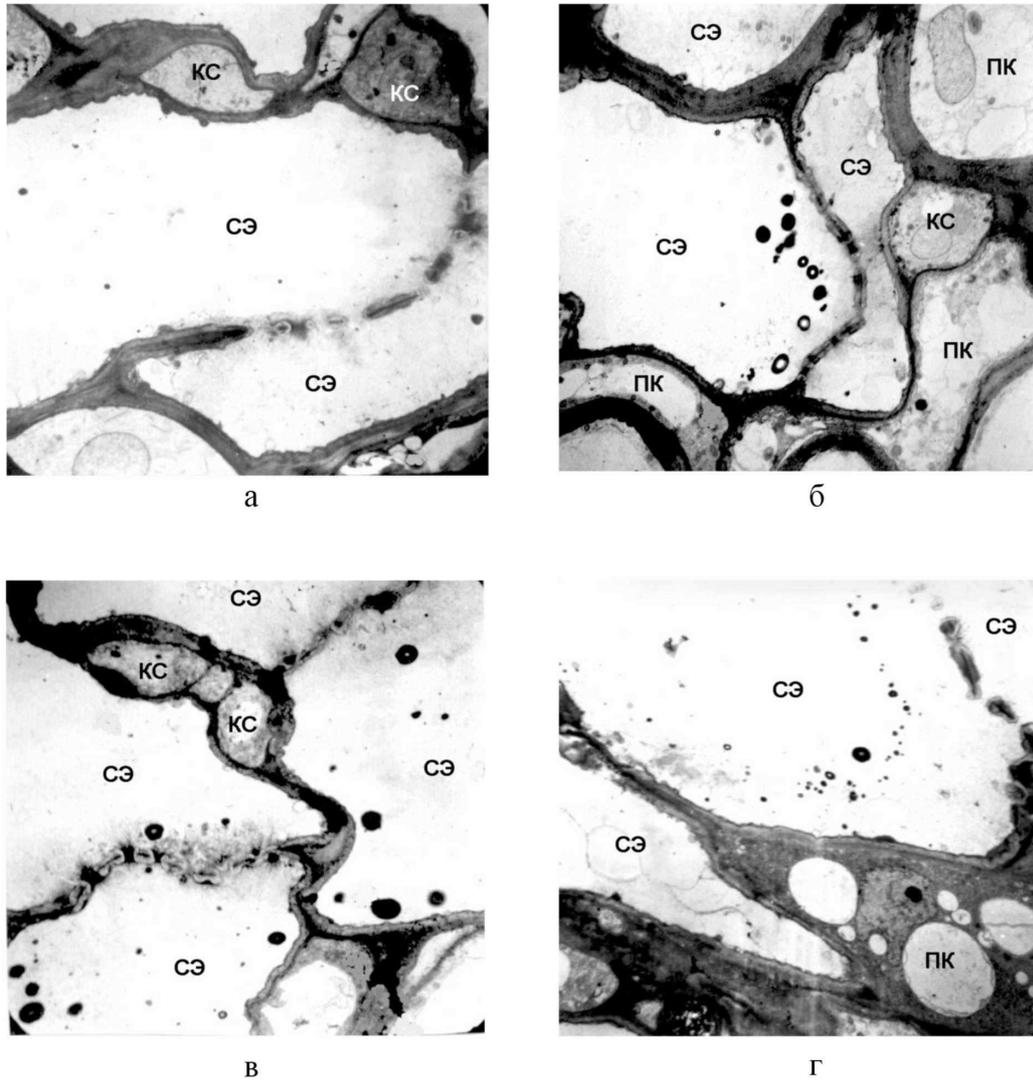


Рис. 35. Фрагменты проводящей флоэмы березы повислой в зонах ситовидных перегородок между соседними ситовидными трубками во время активной деятельности камбия. Поперечные срезы, 1500х

зы и стахиозы (Колесниченко, 1985) (табл. 1). Как указывалось ранее, одним из проявлений механизма поддержания концентрации сахарозы в проводящих путях на определенном уровне служит ее временное превращение в крахмал в амилопластах ситовидных элементов. Накопление значительных количеств крахмала в ситовидных трубках свидетельствует о появлении здесь избыточного количества сахарозы (Курсанов, 1976).

Т а б л и ц а 1

Состав сахаров флоэмного экссудата у березы повислой (%)
(по В.М.Колесниченко, 1985)

Вид	Август			Сентябрь		
	Сахароза	Рафиноза	Стахиоза	Сахароза	Рафиноза	Стахиоза
<i>Betula pendula</i> Roth	11,80	0	0	7,48	0,21	0,27

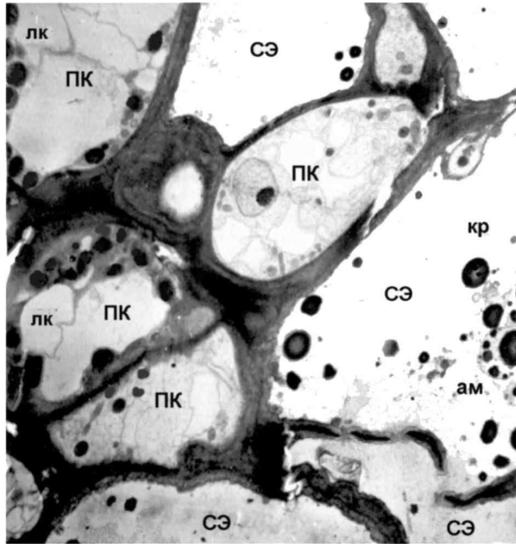
Таким образом, можно заключить, что в проводящей флоэме карельской березы имеют место участки, где создается достаточно высокий уровень транспортной сахарозы, часть которой вынужденно переводится в запасную форму углеводов в виде крахмала. Причины колебаний содержания сахарозы могут быть разными, однако, поскольку основным акцептором углеводов в период активной деятельности камбия является камбиальная зона, то скорее всего это служит сигналом того, что не вся имеющаяся в данном участке ствола сахароза способна метаболизироваться в процессе камбиальной деятельности.

Стабилизирующая функция амилопластов в таких случаях оказывается явно недостаточной. Она дополняется деятельностью паренхимных клеток проводящей флоэмы, содержащих иногда значительные количества резервной сахарозы (Курсанов, 1976).

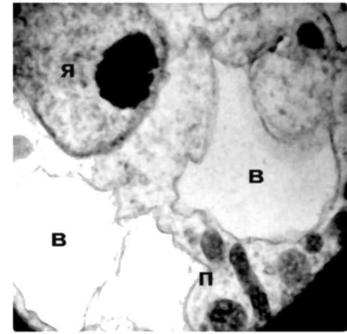
*Латеральный выход сахарозы в паренхимные клетки
лептома карельской березы*

Большой интерес с точки зрения регуляции транспорта веществ представляют клетки осевой паренхимы проводящей флоэмы, характеризующиеся определенной спецификой структурной организации (рис. 36-45).

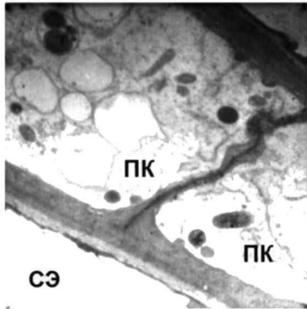
Наряду с клетками-спутниками (КС) или сопровождающими клетками они участвуют в процессах загрузки и разгрузки флоэмы, но в отличие от первых могут накапливать значительные количества ассимилятов. Как и КС они имеют много митохондрий, но цитоплазма их менее плотная и с меньшим числом рибосом. Степень вакуолизации этих клеток выше, чем у КС, а эндоплазматический ретикулум развит в меньшей степени. Плазмо-



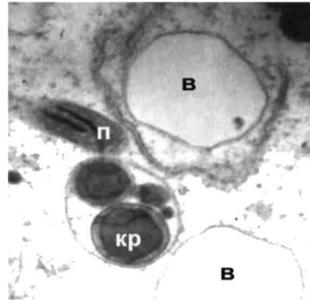
36



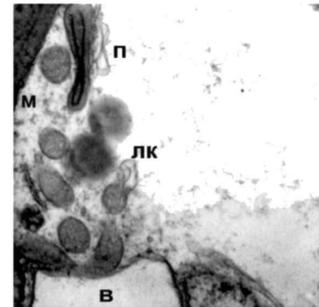
37



38



39



40

Рис. 36. Панорама клеток в зоне проводящей флоэмы карельской березы. Поперечный срез, 1500х

Рис. 37. Фрагмент рис. 36, 8000х

Рис. 38. Зона контакта двух молодых клеток осевой паренхимы в прикамбиальном слое флоэмы карельской березы. Радиальный срез, 4000

Рис. 39. Фрагмент рис. 38, 10000х

Рис. 40. Фрагмент клетки осевой паренхимы карельской березы в зоне активного транспорта. Поперечный срез, 10000х

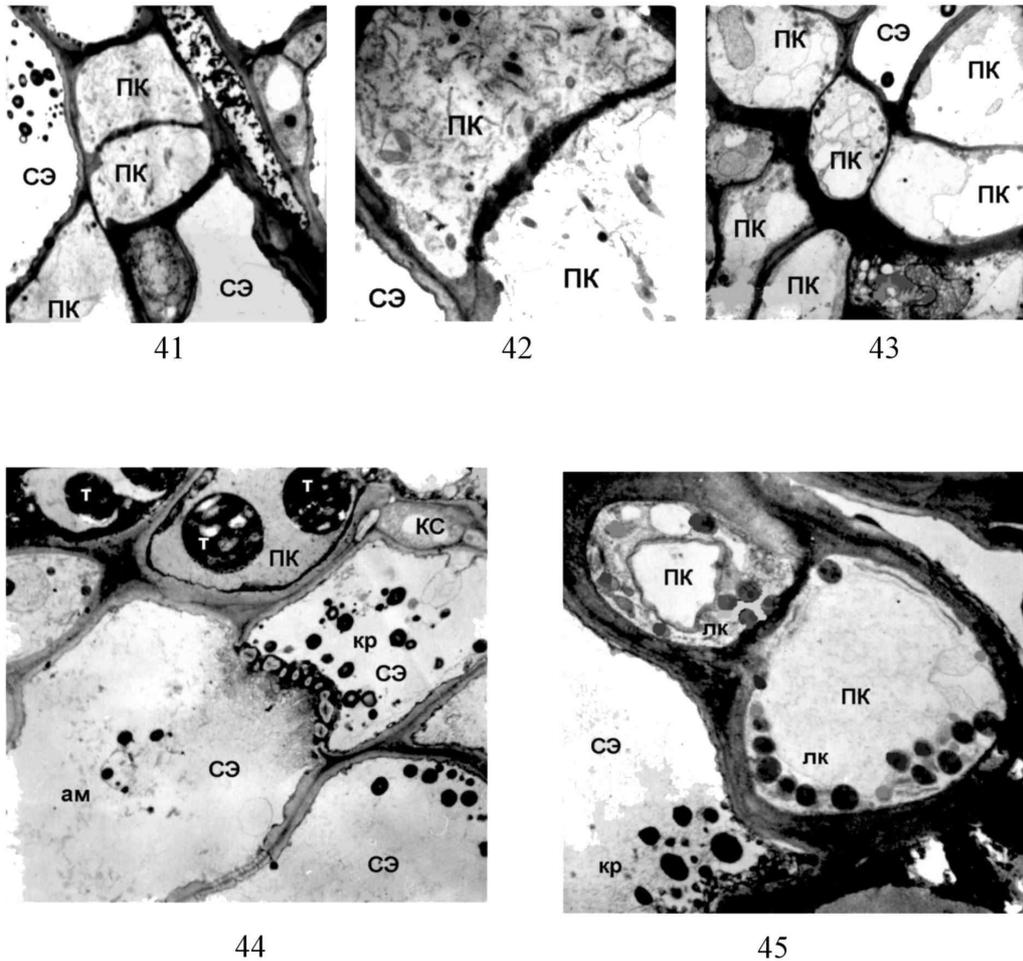


Рис. 41. Панорама клеток в зоне проводящей флоэмы березы повислой. Поперечный срез, 1500х

Рис. 42. Фрагмент рис. 41, 4000х

Рис. 43. Группа клеток осевой паренхимы в проводящей флоэме березы повислой. Поперечный срез, 1500х

Рис. 44. Фрагменты ситовидных трубок и танинсодержащих клеток осевой паренхимы в зоне проводящей флоэмы карельской березы. Поперечный срез, 1500х

Рис. 45. Клетки осевой паренхимы, накапливающие липиды, в зоне проводящей флоэмы карельской березы. Поперечный срез, 3000

десмы встречаются, но главным образом на стенках, общих с такими же паренхимными клетками (рис. 38) или с клетками–спутниками. Прямых симпластических контактов с ситовидными элементами нет, из чего следует, что связь с ними клетки осевой паренхимы поддерживают через клетки–спутники.

Пластиды клеток осевой паренхимы представляют из себя лейкопласты. Они невелики по размеру, имеют плотную строму и несколько разрозненных тилакоидов (рис. 37, 39, 40).

Отвлечение органических веществ из ситовидных элементов в латеральном направлении происходит обычно в той форме, которая характерна и для продольного транспорта у большинства растений, т.е. в виде сахарозы. Латеральный выход сахарозы из ситовидных трубок во время далекого транспорта представляет собой результат активной деятельности клеток лептома, что составляет один из регуляторных механизмов продольного транспорта в ситовидных трубках. Курсанов (1976) указывает, что абсорбируемые клетками паренхимы сахара прежде всего превращаются в них в крахмал, а также компартиментируются в вакуолях под защитой тонопласта. Таким образом, наличие в проводящей флоэме некоторого количества сахарозы, выведенной из непосредственного участия в транспорте, можно считать обычным явлением. Этот запас находится в состоянии обменного равновесия с сахарозой, движущейся по ситовидным трубкам. Роль запасных резервуаров при этом отводится вакуолям и пластидам клеток флоэмной паренхимы.

Изучение электронно–микроскопических препаратов показало, что в отличие от пластид ситовидных элементов пластиды клеток осевой паренхимы березы редко образуют крахмал в зоне проводящей флоэмы. Лишь иногда встречаются амилопласты с небольшими крахмальными зернами (рис. 39). Отсюда можно заключить, что единственной возможностью для временного лабильного аккумуляирования сахарозы в процессе регуляции ее концентрации в русле далекого транспорта является накапливание этого соединения в паренхимных клетках лептома под защитой тонопласта.

Из вышесказанного следует, что процесс накопления сахара должен вызывать определенные изменения в ультраструктуре запасяющих клеток. В первую очередь они связаны с вакуолизацией цитоплазмы. По форме и размерам вакуолей можно судить, находится ли паренхимная клетка в зоне активной разгрузки ситовидных элементов (вакуоли мелкие, неправильных очертаний – рис. 37, 38) или она уже в определенной мере выполняет функцию запасяющей клетки (вакуоли крупные, оттесняющие цитоплазму к периферии клетки – рис. 36, 43). Клетки с тем и другим типом вакуолизации были типичными для проводящей флоэмы и карельской, и обычной берез. В отличие от карельской березы во флоэме обычной мы обнаружили также клетки осевой паренхимы, не содержащие вакуолей (рис. 41, 42). Это, очевидно, свидетельствует о том, что в совокупном объеме имеющихся паренхимных клеток этой березы есть достаточный резерв для приема ассимилятов.

В зависимости от природы имеющихся в клетках ферментов избыток ассимилятов может откладываться в запас без существенного преобразования транспортной сахарозы, хотя чаще этот процесс сопровождается переработкой сахарозы в те или иные запасные соединения. Наши исследования показали, что в отличие от обычной березы, у которой в паренхимных клетках проводящей флоэмы в период активного роста почти не содержится запасных питательных веществ (рис. 34, 41–43), в паренхимных клетках проводящей флоэмы карельской березы накапливаются значительные количества липидов и фенолов – танинов, относящихся к группе гидролизуемых дубильных веществ (рис. 36, 44,45).

Существует биологический предел накопления сахара, т.е. максимальный уровень концентрации сахарозы в запасающем пространстве клеток, который имеет свое молекулярное выражение. Установлено, что в период активного протекания этого процесса в клетках корней сахарной свеклы прекращается образование крахмала и они начинают накапливать вещества липидной природы (Курсанов, 1976). Как известно, липиды являются одной из форм наиболее энергоемких питательных веществ, исходным материалом для образования которых могут быть продукты расщепления сахарозы (рис. 46).

Из схемы на рис. 46 видно, что синтез танинов также связан с сахарозой через определенные системы метаболических реакций. Таким образом, образование в клетках осевой паренхимы карельской березы значительных запасов липидных и таниновых отложений должно, очевидно, свидетельствовать о необходимости выведения из обмена избыточного количества сахарозы, которая, с одной стороны, уже не может накапливаться в вакуоли, а с другой, не успевает отводиться через клетки сердцевинных лучей с тем, чтобы использоваться на рост и поддержание жизнедеятельности остальных тканей ствола.

В связи с процессом накопления сахара представляет интерес электронно–плотный слой, выстилающий изнутри тонопласт некоторых клеток флоэмной паренхимы (рис. 45). В одних участках он проявляется в виде очень контрастных очертаний контура тонопласта, в других – как серая широкая лента по периметру вакуоли. У обычной березы вакуоли с такими утолщенными очертаниями были обнаружены в зоне непроводящей флоэмы (рис. 47). При этом сама по себе форма вакуолей свидетельствовала о том, что клетки, их содержащие, в общей системе транспорта находятся в зоне разгрузки ассимилятов.

У карельской березы основную массу зоны непроводящей флоэмы составляли содержащие крахмал клетки с крупными вакуолями, часто занимающими почти весь объем протопласта (рис. 48 А–Б); клетки с многочисленными липидными включениями (рис. 48 Б) и танинсодержащие клетки (рис. 48 Г).

У карельской березы вакуоли с утолщенными очертаниями тонопласта имели место в клетках осевой паренхимы в зоне проводящей флоэмы

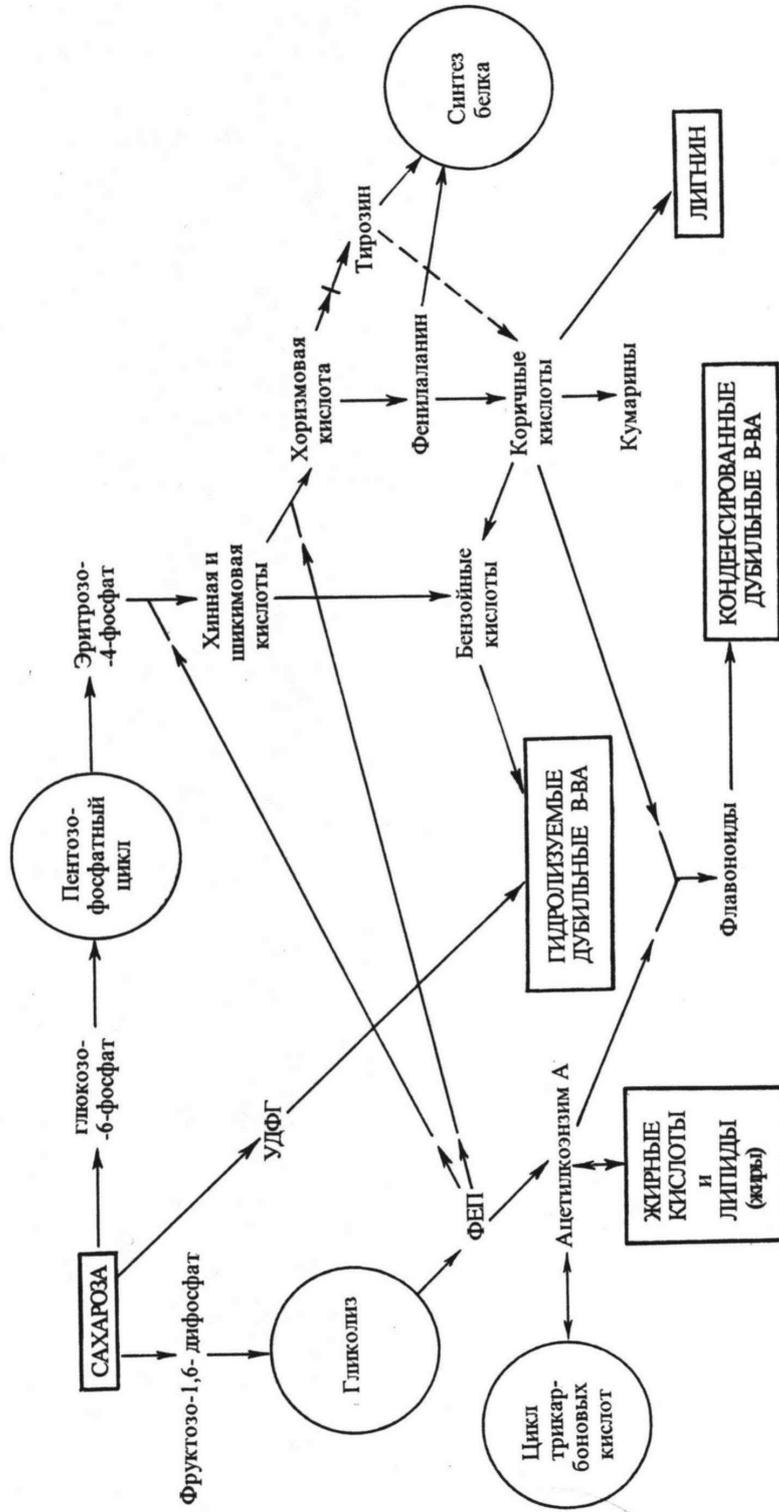


Рис. 46. Схема метаболизации сахарозы при биосинтезе фенольных соединений и жиров по А.Л. Курсанову (1974, 1993)

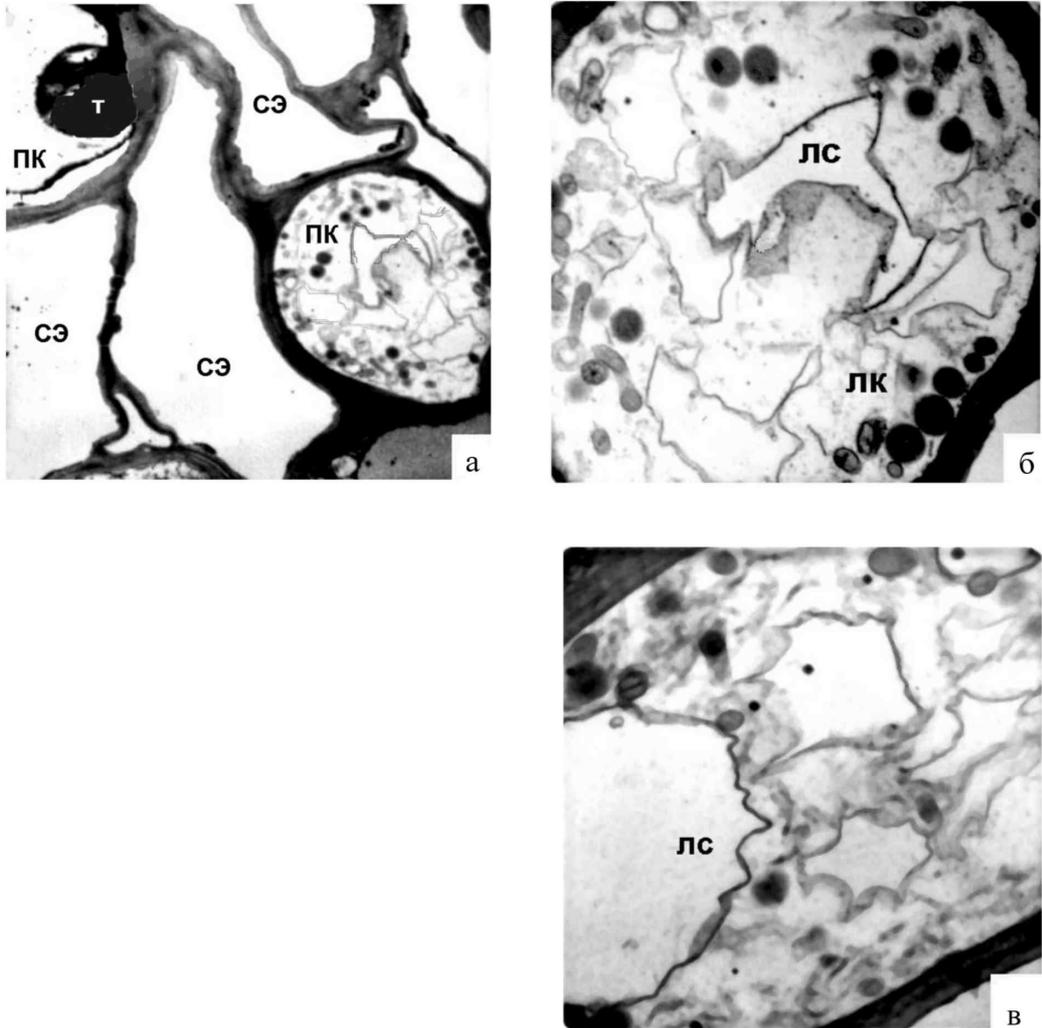


Рис. 47. Фрагменты клеток осевой паренхимы в зоне непроводящей флоэмы березы повислой. Поперечные срезы, б - фрагмент рис. а; а - 1500х; б - 4000х; в - 6000х

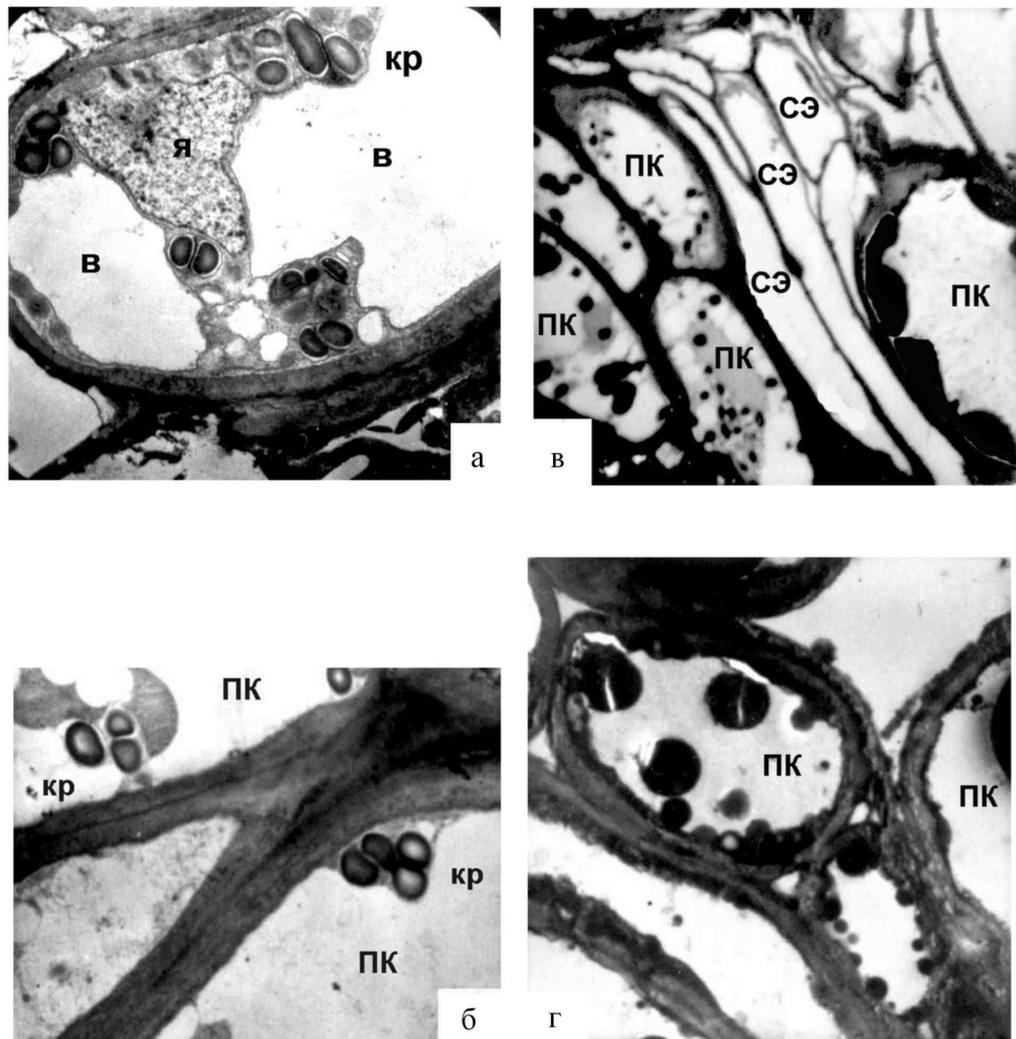


Рис. 48. Фрагменты клеток осевой паренхимы в зоне непроводящей флоэмы карельской березы: а, б - содержащие крахмал клетки с крупными вакуолями; в - клетки, накапливающие липиды; г - содержащие танин клетки. Поперечные срезы, а - 4000х; б - 3000х; в - 1500х; г - 2000х

(рис. 45). В этих же клетках в цитоплазме присутствовали крупные липидные включения округлой формы.

Ю.П. Болякина и В.П. Холодова (1974, 1977) обнаружили электронно-плотный слой на тонопласте клеток запасующей паренхимы зрелого корня сахарной свеклы в период, когда вакуоль удерживала большое количество сахарозы. Поскольку этот слой не выявлялся при фиксации перманганатом калия, но хорошо обнаруживался на препаратах образцов, фиксированных глутаральдегидом и OsO_4 , то было высказано предположение, что он имеет липидную природу. В дальнейшем было показано, что запасующая паренхима корня сахарной свеклы действительно характеризуется довольно специфичным липидным составом, не свойственным другим тканям этого растения (Цыдендамбаев, Верещагин, 1980). Предполагалось также, что липидный слой на тонопласте запасующих клеток корня сахарной свеклы, так или иначе, связан с компартментацией сахарозы в вакуоли (Болякина, Холодова, 1974). В своих рассуждениях авторы исходили из того, что при запасании значительных количеств сахарозы в клетке должны подключаться какие-то дополнительные механизмы для сохранения ее целостности в условиях высокого осмотического давления. С одной стороны, сдерживающим фактором в данном случае может служить толстая клеточная стенка, с другой стороны – плотный липидный слой, выстилающий изнутри тонопласт.

Приведенные данные позволяют предположить, что электронно-плотный слой на тонопласте паренхимных клеток флоэмы карельской березы также имеет липидную природу, и что в некоторых участках проводящей флоэмы карельской березы имеется стабильное превышение концентрации сахарозы выше какого-то уровня. В этих условиях часть паренхимных клеток превращается в типичную запасующую паренхиму, где создаются не лабильные отложения сахарозы, которые вскоре будут использованы на ростовые процессы или вернутся обратно в русло далекого транспорта, а, напротив, высокие концентрации этого дисахарида изолируются в крупной вакуоли для длительного хранения.

При обсуждении вопроса о выходе ассимилятов из ситовидных трубок, необходимо остановиться на некоторых особенностях их ультраструктуры, связанной с передвижением веществ и пропускной способностью системы ситовидных пор.

Основываясь на экспериментальном материале, частично представленном на рис. 35 А–Г, а также на данных литературы, можно заключить, что в проводящей флоэме карельской березы в зонах скопления больших количеств крахмала в ситовидных трубках идет интенсивный отток сахаров в латеральном направлении. Об этом свидетельствует высокая насыщенность ситовидных трубок Ф-белковым компонентом, причем его концентрация значительно повышается в области ситовидных пор на боковых стенках ситовидных элементов. Интересным и, судя по литературным данным, необычным явлением представляется наличие в некоторых ситовидных элементах длинных тяжей фибриллярного материала, которые явно

ориентируют передвижение веществ в нужном направлении (Рис. 35 А–Г). На рис. 35 Г видно, что в одном случае сгустки Ф–белка вытянуты длинными темными прядями, которые оттесняют амилопласты к той стенке ситовидного элемента, которая контактирует с сопровождающей клеткой. Последняя соседствует с паренхимной клеткой сердцевинного луча, куда, очевидно, и происходит "перекачка" ассимилятов. В двух других ситовидных элементах, находящихся в левом углу рисунка, перемещение углеводов также явно идет в направлении к сердцевинному лучу. Фибриллярный материал в полости ситовидной трубки, обращенной к лучу, распределен более или менее равномерно, что может быть связано с тем, что "перекачка" веществ в лучевые клетки идет через две сопровождающие клетки, расположенные симметрично относительно данной ситовидной трубки.

Накопление сахара и рост

Известны два типа латеральных отвлечений ассимилятов из проводящих путей их далекого транспорта – обратимое и необратимое. В первом случае ассимиляты образуют промежуточный запас в клетках лептома, откуда легко обмениваются с содержимым ситовидных элементов. Во втором, они используются окружающими тканями и не возвращаются в русло далекого транспорта (Курсанов, 1976).

Размер радиального выхода сахарозы за пределы проводящей флоэмы в большой степени определяется физиологическим состоянием потребляющих тканей. Иногда в клетках флоэмной паренхимы древесных растений может происходить значительная аккумуляция углеводов. Обычно называют следующие причины этого явления. Например, ослабление активности потребляющих меристем, в частности, камбия, а также то, что сама флоэма в данный период выполняет функцию запасующей ткани, т.е. в системе целого растения играет роль акцептора ассимилятов. Последнее в наиболее ярком виде проявляется при осеннем оттоке сахаров из кроны в ствол, а затем в корни древесного растения.

Ранее, на основании анализа литературных данных нами был сделан вывод о том, что в процессе формирования узорчатой древесины деятельность камбия карельской березы не ослабевает. Это касается и веретеновидных и лучевых инициалей. Вместе с тем, вследствие возрастания частоты антиклинальных делений изменяется соотношение веретеновидных и лучевых инициалей в сторону значительного увеличения числа последних. Это приводит к резкому увеличению размеров лучей и числа составляющих их клеток. Происходит активизация клеточных делений в ранее сформированных слоях коры, что также приводит к увеличению числа паренхимных клеток. Паренхима заполняется запасными веществами. Все это вместе взятое свидетельствует о том, что в данный период ткани ствола карельской березы являются мощной потребляющей зоной, где поступающие ассимиляты, с одной стороны, расходуются на ростовые процессы, связанные с формированием, наряду с элементами ксилемы и флоэмы,

большого числа паренхимных клеток, а с другой – откладываются в запас в этих самых паренхимных клетках.

Невольно встает вопрос о соотношении процессов роста и отложения веществ в запас или, точнее, учитывая поступление ассимилятов в виде сахарозы, – о соотношении роста и накопления сахара.

Ассимиляты транспортируются в растении к местам потребления. Наиболее активными потребителями у древесных растений в период активной деятельности камбия являются камбиальная зона и кора, вернее ее паренхимные клетки, играющие роль вместилища ассимилятов. Достигнув зоны потребления, сахароза и другие подвижные продукты, транспортирующиеся по флоэме, вновь выходят из проводящих клеток и перемещаются в клетки потребляющих тканей.

Исследования, проведенные в лаборатории А.Л. Курсанова показали, что два процесса – рост и запасание питательных веществ – тесно сопряжены между собой и оба приводят к увеличению органической массы ткани (Курсанов, 1976; Курсанов, Павлинова, 1967). Более того, было установлено, что процессы роста и накопления сахара не вступают в непосредственные конкурентные отношения, хотя оба они осуществляются за счет общего источника пластических веществ. Напротив, интенсивное накопление становится возможным лишь на фоне ростовых процессов и, наоборот, искусственное торможение роста сопровождается торможением способности запасующих клеток накапливать сахар. Такой контроль за запасанием веществ со стороны ростовых процессов осуществляется, очевидно, через систему ауксинов и цитокининов, которые накапливаются в растущих клетках и вызывают усиленный приток к ним ассимилятов.

Исследование процессов метаболизма сахарозы в корне сахарной свеклы позволило выявить, что до 70 % сахарозы, поступающей в корень из листьев, аккумулируется в клетках запасующей паренхимы, в то время как остальная часть, примерно 30 %, распределяется между биосинтезом и дыханием (рис. 49) (Курсанов, 1976; Павлинова, 1976; Павлинова, Холодова, 1985; Курсанов и др., 1989). Использование сахарозы начинается с ее расщепления, которое на ранних стадиях развития корня происходит при участии инвертазы, а позднее – сахарозосинтазы:



УДФ – уридиндифосфат, УДФГ – уридиндифосфат–глюкоза.

Дальнейшие пути метаболизма дисахарида представлены на рис.49. Необходимо подчеркнуть, что данный цикл превращений сахарозы характерен для клеток, у которых большая часть притекающей сахарозы откладывается в запас в неизменном состоянии. Несколько иная картина наблюдается в клетках растений, накапливающих крахмал (Huber, Akazawa, 1986). Здесь происходит дегградация почти всей притекающей сахарозы через УДФГ до глюкозо–1–фосфата и УТФ и далее до триозофосфатов. Последние проникают через мембраны амилопластов и там включаются в синтез крахмала.

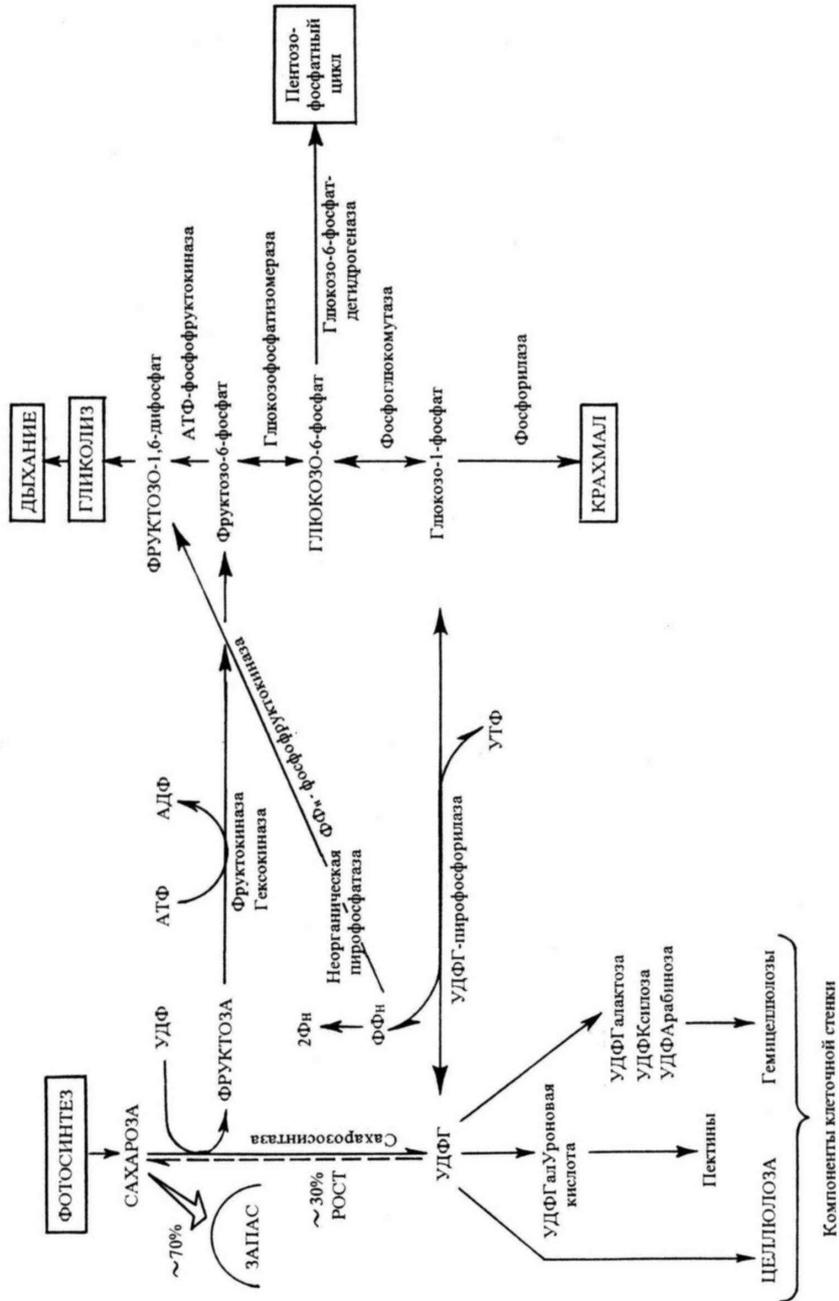


Рис. 49. Пути метаболизации сахарозы в органе-акцепторе по А.Л. Курсанову (1976), О.А. Павлиновой (1976), О.А. Павлиновой и В.П. Холодовой (1985), А.Л. Курсанову и др. (1989)

Следует отметить, что в системе реакций, определяющих пути метаболизации сахарозы, есть наиболее важные или ключевые реакции, носящие регуляторный характер. В первую очередь к ним относится образование фруктозо-1,6-дифосфата, поскольку связанные с ним ферменты определяют альтернативу между синтезом полисахаридов клеточной стенки (т.е. ростом) и использованием сахарозы для энергетических целей и вторичных синтезов (рис. 46, 49).

Необходимо иметь в виду, что корень сахарной свеклы является высокоспециализированным органом, метаболизм паренхимных клеток которого ориентирован на накопление сахарозы. Что касается коры березы, то, как можно было видеть ранее (рис. 36, 44, 45–48), ее паренхимные клетки отличаются разнообразием откладываемых в запас веществ. Это могут быть сахароза, крахмал, липиды и танины. Тот или иной путь метаболизации сахарозы, очевидно, зависит от имеющихся (или активных) в клетке ферментных систем. Можно предположить, что подключение тех или иных ферментных систем определяется количеством поступающего в клетку субстрата, в данном случае сахарозы. Так, например, уже указывалось, что при интенсивном накоплении сахара прекращается образование крахмала и образуются вещества липидной природы. Точно также известно, что клетки, содержащие большое количество танинов, обнаруживают незначительное образование крахмала. И, наоборот, в клетках с большим количеством крахмальных зерен встречается очень мало таниновых включений (Wardrop, Cronshaw, 1962; Эсау, 1969; Chafe, Durzan, 1973).

Итак, изучение ультраструктуры паренхимных клеток проводящей и непроводящей флоэмы карельской и обычной берез в период активной деятельности камбия показало, что структурные преобразования многих из них свидетельствуют об интенсивных процессах накопления запасных питательных веществ. Кора в этот период выполняет функцию запасующей ткани, в которой одна часть ассимилятов откладывается в виде запасного вещества, а другая – используется на построение новых запасующих клеток. У обычной березы массовое образование запасующей паренхимы происходит в дилатационной зоне, у карельской березы паренхима разрастается практически по всей толще коры.

В связи с ростом и запасанием веществ представляет интерес образование склереидных комплексов в коре. Подробно этот вопрос рассматривается в соответствующем разделе. Здесь только отметим, что у обычной березы формирование крупных скоплений склереид наблюдается в дилатационной зоне коры, у карельской березы – по всей ее толще, начиная с прикамбиальной зоны. В случае образования склереид рост происходит в результате деления и последующего сильного увеличения объема дочерних паренхимных клеток, сопровождаемого отложением очень толстой слоистой оболочки, которая затем одревесневает. С точки зрения запасания веществ мы склонны рассматривать образование толстых многослойных оболочек склереид как тупиковый путь выведения из обмена избытка питательных веществ. Это оказывается очень актуальным в проводящей

флоэме карельской березы, локальные зоны которой, как мы видели, могут быть буквально забиты сахарозой, крахмалом и липидами. Здесь, очевидно, с большой остротой встает проблема освобождения проводящих путей от избытка ассимилятов, которая может быть решена в результате подключения интенсивных ростовых процессов непосредственно в самой проводящей флоэме. Коль скоро у обычной березы утилизация метаболитов в ходе отложения мощных целлюлозных оболочек имеет место в зоне непроводящей флоэмы и в более периферических слоях коры, то можно ожидать, что в проводящей флоэме карельской березы при наличии в ней избыточного количества запасных питательных веществ будут наблюдаться те же самые процессы.

*Возможные причины аккумуляции больших количеств углеводов
в проводящей флоэме ствола карельской березы*

Не вызывает сомнения тот факт, что зоны наибольшей аккумуляции углеводов сосредоточены в тех участках ствола карельской березы, которые характеризуются наибольшей степенью свилеватости проводящих комплексов. Значительные отклонения от правильной вертикальной ориентации проводящих элементов, а также довольно сложные их переплетения, вносят свои коррективы в нисходящий ток продуктов фотосинтеза и не могут не сказаться на скорости передвижения веществ в этих зонах. Здесь неизбежно будут возникать "заторы" на пути следования ассимилятов, для разгрузки которых необходим интенсивный латеральный отток сахаров в другие клетки лептома, а также за пределы проводящей флоэмы. Очевидно, эти процессы мы и наблюдали на наших препаратах.

На основании обзора литературы можно заключить, что появление свилеватости проводящих элементов стебля тесно связано с образованием широких агрегатных лучей и с общим повышением степени паренхиматизации проводящих тканей. Паренхимные клетки в стволе – это резервуары для запасаания веществ. Поэтому причиной образования большого количества паренхимы, очевидно, является поступление большого количества ассимилятов. Встает вопрос – почему в стволе карельской березы накапливается большое количество ассимилятов? Для ответа на него следует подробно остановиться на ключевых моментах их синтеза и транспорта в растении.

2.1.4.3. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно–акцепторные отношения у растений

За последнее десятилетие на основании обобщения большого количества данных из разных областей биологии была создана новая, так называемая клеточно–сетевая концепция структурной организации растений

(Гамалей, 1994, 1996, 1997 а,б, 1998; Гамалей, Пахомова, 2000). Среди ее важных и поистине революционных положений здесь отметим только два:

- 1) эндоплазматическая сеть не поделена на отдельные клетки, как это считали ранее, а образует единую эндоплазматическую сеть растения (эндопласт);
- 2) хлоропласты и митохондрии находятся внутри этой сети, мембраны которой образуют наружную мембрану органелл (рис. 50).

Таким образом, выходящие из хлоропластов триозофосфаты оказываются в пространстве между мембраной пластиды и мембраной эндоплазматической сети (ЭС). Очевидно, здесь же эти продукты фотосинтеза вовлекаются в первичный синтез сахарозы. Образующаяся сахароза или сразу экспортируется по каналам ЭС или временно аккумулируется в ее расширениях – вакуолях, образуя резервный пул, с помощью которого регулируется концентрационный градиент транспортной сахарозы.

Способы загрузки флоэмы

В течение достаточно длительного времени считалось, что поступление сахарозы (ассимилятов) из клеток мезофилла во флоэмные окончания тонких жилок листа осуществляется через плазмодесмы, т.е. симпластно. Затем А.Л. Курсановым с сотрудниками было показано, что до поступления в проводящие элементы синтезируемая в клетках мезофилла сахароза может выходить во внеклеточное пространство (апопласт), откуда она поглощается специфичной энергозависимой системой активного мембранного транспорта (Курсанов, Бровченко, 1961; Kursanov, Brovchenko, 1970; Приступа, 1969, 1979; Туркина, Соколова, 1972). Дискуссия между сторонниками симпластного и апопластного способов загрузки флоэмы нашла свое решение в работах Ю.В. Гамалея, который на основании изучения структуры терминальной флоэмы листа (специализированный отдел флоэмы, находящийся в контакте с фотосинтетической тканью и обеспечивающий загрузку флоэмы ассимилятами) большого числа растений, принадлежащих к разным систематическим группам, разработал концепцию двухканального ближнего транспорта ассимилятов (Гамалей, 1974, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996, 1998, 2000; Gamalei, 1989, 1991; Гамалей, Пахомова, 1983 а,б, 1984, 2000; Gamalei et al., 1994, 2000).

Оказалось, что все многообразие флоэмных терминалей можно разделить на два основных типа: открытый и закрытый. Открытый тип подразумевает открытую относительно мезофилла флоэму, имеющую множественные симпластические связи между клетками–спутниками и ситовидными трубками; закрытый – закрытую флоэму, имеющую единичные плазмодесмы на стенках клеток-спутников, обращенных к мезофиллу (число их на 2–3 порядка ниже, чем в открытой флоэме). Два типа флоэмных терминалей отражают два возможных пути загрузки флоэмы – по симпласту и по апопласту соответственно (рис. 51).

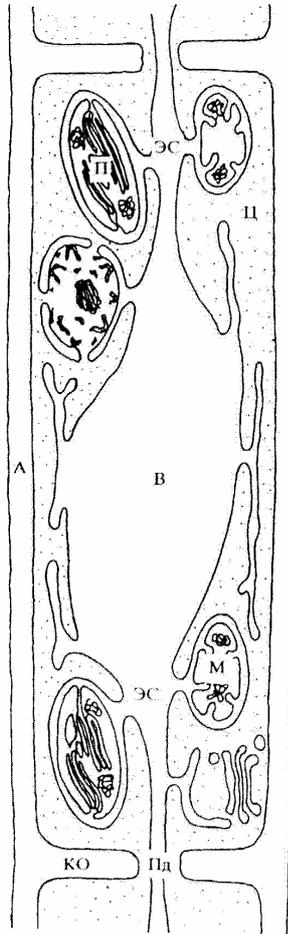


Рис. 50. Взаимное расположение цитоплазматического континнума, поделенного на клетки, межклеточной эндоплазматической сети и органелл, самовоспроизводящихся внутри сети (Гамалей, 1977): А - апопласт; В - вакуоль; КО - клеточная оболочка; М - митохондрия; П - пластида; Пд - плазмодесма; Ц - цитоплазма; ЭС - эндоплазматическая сеть

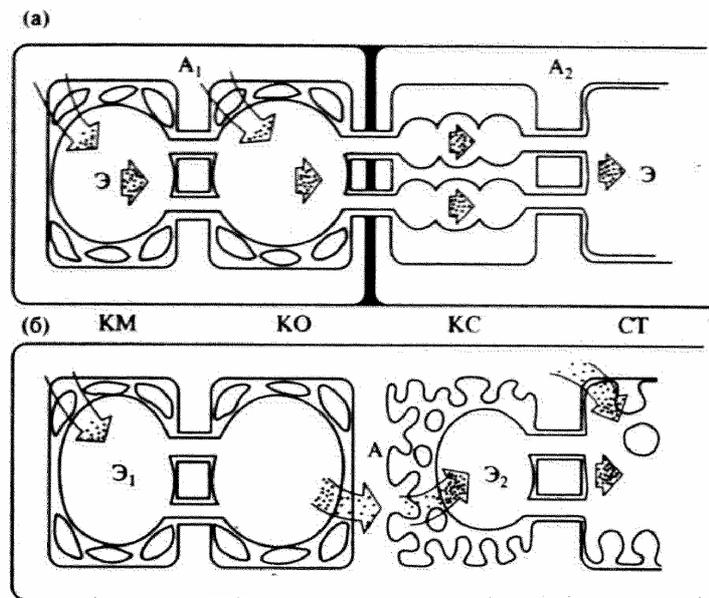


Рис. 51. Схема организации транспортных сетей в паренхиме листа "симпластных" (а) и "апопластных" (б) растений (Гамалей, 1998): Э - эндопласт; А - апопласт. Номерными индексами обозначена последовательность их доменов в мезофилле и флоэме. КМ - клетки мезофилла; КО - клетки обкладки; КС - клетки-спутницы; СТ - ситовидные трубки. Стрелками показаны направления движения воды и продуктов фотосинтеза

Сопоставление литературных данных (Zimmermann, Ziegler, 1975) о составе флоэмного экссудата у разных растений с присущим им типом флоэмных терминалей позволило установить (Гамалей, 1984), что каждая из систем ближнего транспорта имеет специфический набор транспортируемых веществ. Так, транспортные сахара открытой флоэмы на 80–90 % представлены олигосахаридами рафинозного ряда; транспортная форма ассимилятов, специфичная для закрытой флоэмы – сахароза, прочие сахара, если и встречаются, то в следовых количествах. Была показана высокая таксономическая и экологическая специфичность открытой и закрытой флоэмы. Так, открытая флоэма характерна, главным образом, для тропических древесных форм, а закрытая – для сезонных форм умеренных и высоких широт. Столь четкое разделение объясняется высокой чувствительностью оттока ассимилятов по симпласту к температурам ниже 10–15 °С: при 10–15 °С симпластическая загрузка начинает подавляться, при 2–4 °С она полностью останавливается.

Некоторые аспекты приведенных выше положений в последнее время были подтверждены и в той или иной мере расширены исследованиями других отечественных и зарубежных авторов (Wimmers, Turgeon, 1991; Luwe et al., 1993; Turgeon et al., 1993; Баташев, Гамалей, 1996, 2000; Сюткина, Гамалей, 1996, 2000; Баташев, 1997 и др.).

Используя представленные здесь литературные данные относительно способов загрузки флоэмы, обратимся к нашему объекту исследования. Ранее мы указывали, что в течение почти всего периода вегетации у березы повислой сахароза является единственным сахаром флоэмного экссудата, и только в сентябре здесь появляются небольшие количества раффинозы и стахиозы. Это дает нам основание предположить, что загрузка флоэмных окончаний в тонких жилках листа этого древесного растения осуществляется, главным образом, через апопласт, симпластный способ загрузки флоэмы играет в данном случае незначительную роль.

Абсорбция сахарозы из межклеточного пространства листа проводящими тканями жилок, получившая название "загрузки", происходит против значительного (50–100–кратного) градиента ее концентрации, что требует энергии (Курсанов, 1984 а). Загрузочный механизм расположен на мембранах сопровождающих и паренхимных клеток, тесно прижатых к ситовидным элементам флоэмных окончаний. Он приводится в действие при участии фермента АТФазы, который появляется на плазмалемме сопровождающих и передаточных клеток только в листьях, созревших для экспорта ассимилятов. Мощность этого механизма столь значительна, что в проводящих тканях листа уже на старте транспортного пути концентрация сахарозы достигает 0,4–0,6 моля. Аккумулируемая сопровождающими или передаточными клетками сахароза поступает в ситовидные элементы уже симпластно, по градиенту концентрации через имеющиеся там плазмодесмы.

Приведенные выше данные имеют, как отмечает А.Л. Курсанов (1984 а) большое значение для физиологии и селекции растений. Это значение он иллюстрирует на примере сахарной свеклы, у которой более 150

лет безрезультатно искали способности накопления сахара в корне, полагая, что там осуществляется не только накопление сахарозы до концентрации 0,45 моля, но и синтез этого дисахарида. Согласно же приведенным выше современным представлениям, сахароза синтезируется в зеленых клетках листа и концентрируется до 0,4–0,6 моля еще в его тонких жилках; в корне происходит лишь ее отложение в вакуоли запасающих клеток. Исходя из этого вывода серьезно изменился взгляд на физиологию накопления сахара в корне сахарной свеклы. Поиски селекционерами сахаристых форм этого растения были переориентированы на изучение функциональных потенциалов листового аппарата, а не корня.

2.1.4.4. Способность ассимиляционного аппарата и тканей коры накапливать сахара у форм березы повислой, отличающихся по текстуре древесины

Изучение обобщенной схемы транспорта ассимилятов в растении побудило нас исследовать способности листового аппарата карельской березы к накоплению сахара.

Проведенные нами микроскопические исследования показали, что древесина безузорчатых особей карельской березы, несмотря на отсутствие ярко выраженного рисунка, часто имеет некоторые черты строения, позволяющие рассматривать ее как промежуточный вариант между обычной древесиной березы повислой и узорчатой древесиной карельской березы. С обычной березой ее сближает упорядоченное вертикально–тяжевое расположение проводящих элементов, а с березой карельской – преобладание широких 4–5–рядных сердцевинных лучей и общее повышение степени паренхиматизации тканей. Как известно, лучевая и осевая паренхима представляют собой совокупность клеток запасающей паренхимы и их высокое содержание так или иначе должно быть связано с притоком в стембель большого количества ассимилятов.

Исследования проводили в сравнительном аспекте, используя в качестве объектов для отбора образцов тканей растения обычной березы повислой и карельской березы с узорчатой и безузорчатой древесиной ствола. На рис. 52, 53 приведены результаты определения количественного содержания сахаров в листьях, побегах, коре ветвей и ствола трех названных форм березы. Определяли суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы, поскольку сахароза вне специализированных транспортных каналов подвергается гидролизу с превращением в глюкозу и фруктозу.

Оказалось, что листья узорчатых растений карельской березы отличаются значительно более высокой способностью накапливать сахара по сравнению с другими исследованными группами берез. Особенно это проявляется до первых чисел июля. С точки зрения прохождения фенофаз данный отрезок времени в наших условиях соответствует интенсивному

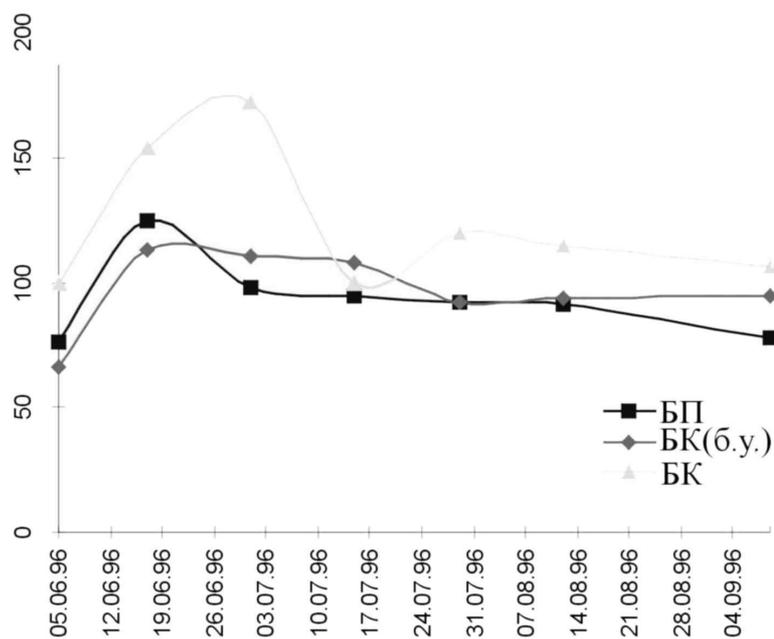


Рис. 52. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в листьях разных форм березы повислой (мг абс. сух. в-ва)

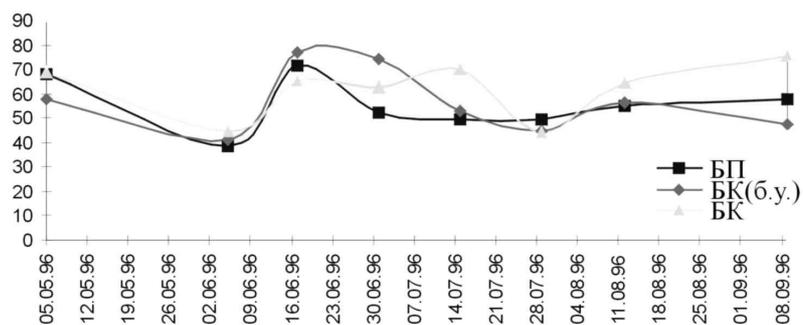


Рис. 53. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в побегах разных форм березы повислой (мг абс. сух. в-ва): БП - береза повислая; БК (б.у.) - карельская береза с безузорчатой древесиной ствола; БК - карельская береза

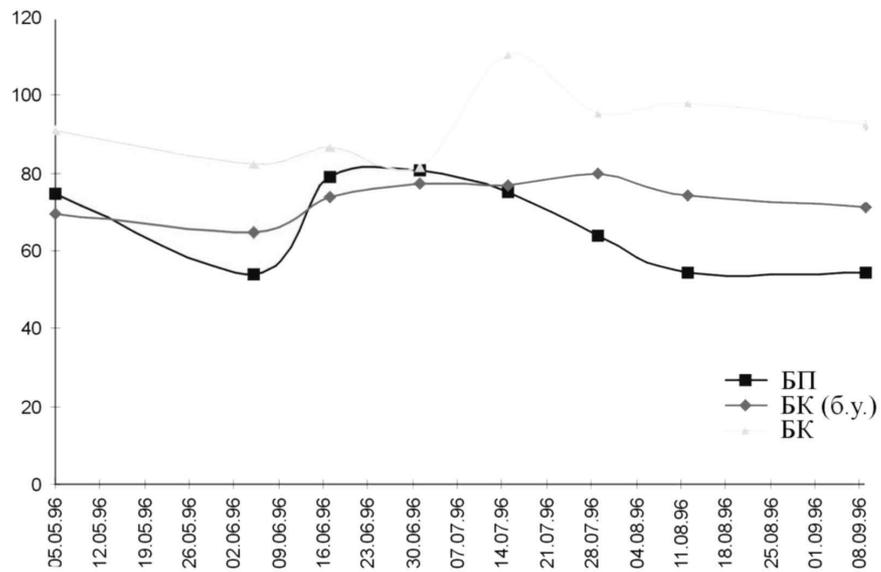


Рис. 54. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в коре разных форм березы повислой (мг/г абс. сух. в-ва)

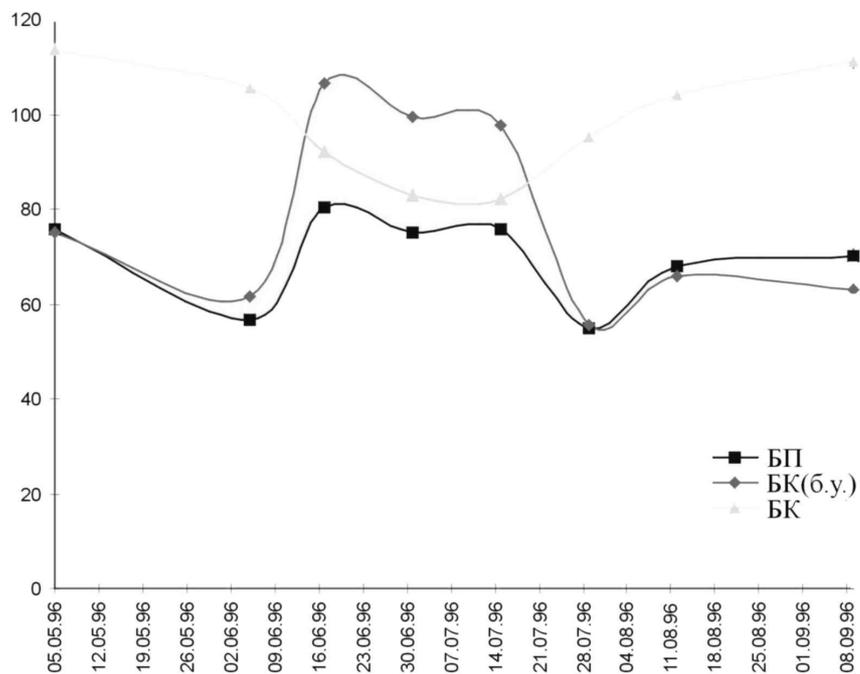


Рис. 55. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в коре ветвей разных форм березы повислой (мг/г абс. сух. в-ва); обозначения те же, что и на рис. 52-53

росту листовой пластинки березы, окончательного своего размера она обычно достигает во второй декаде июля (Николаева, Новицкая, 1998).

Установлено (Jones, Eagles, 1962), что в онтогенезе каждого листа существует три этапа: 1) когда в него импортируются продукты фотосинтеза, что обычно продолжается до тех пор, пока молодой лист не достигнет $1/3$ окончательной толщины; 2) когда еще продолжается импорт ассимилятов, но вместе с тем начинается уже и отток собственных продуктов фотосинтеза, что продолжается примерно до того времени, когда молодой лист достигнет половины окончательного размера и 3) когда импорт практически прекращается и происходит лишь экспорт продуктов фотосинтеза. Таким образом, высокое содержание сахаров в листьях узорчатых растений карельской березы в июне отражает их способность накапливать сахара, поскольку экспорт ассимилятов из листьев начинается только к концу этого срока. Позднее, в середине июля, этот показатель резко падает и становится примерно таким же как у двух других форм березы – в это время начинается интенсивный отток ассимилятов в ствол. К концу июля, когда ростовые процессы в стволе замедляются, содержание сахаров в листьях узорчатой карельской березы опять оказывается выше, чем у обычной березы и безузорчатой карельской березы. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в листьях двух последних берез было примерно одинаковым на протяжении всего вегетационного периода.

Количественный анализ сахаров в побегах исследованных растений не выявил их существенных различий. Это вполне понятно, так как побег представляет собой молодой растущий орган, в котором, с одной стороны, ассимиляты активно используются на рост самого побега, с другой – проходят «транзитом» в являющиеся мощными акцепторами ткани осевых органов, обладающих вторичным ростом. Тем не менее, в сентябре перед опадением листьев побеги узорчатых растений накапливают сахаров несколько больше, чем побеги других берез.

По содержанию сахаров в коре ветвей узорчатая карельская береза опять отличается от двух других форм. Более высокий уровень сахаров в коре ветвей этой березы в мае, т.е. в начале роста дерева, очевидно, является следствием более высокого уровня запасания веществ в тканях коры с прошлого вегетационного периода. Активное накопление сахаров в коре ветвей узорчатых растений, начиная со второй половины июля, подтверждает этот вывод.

Большой интерес представляют данные по суммарному содержанию глюкозы, фруктозы и сахарозы в коре ствола трех групп берез. Как можно видеть на рис. 55, у обычной березы и безузорчатой березы карельской, несмотря на существенные количественные различия в июне и июле, наблюдается явная синхронность в изменении содержания сахаров в течение вегетационного периода. Узорчатая карельская береза характеризуется очень высоким уровнем содержания сахаров в начале и конце вегетации и относительным «провалом» в период активной камбиальной деятельности.

Рассмотрим представленные на рис. 52–55 данные с точки зрения взаимосвязи между содержанием сахаров в листьях и тканях коры и морфогенезом проводящих тканей трех исследованных форм березы.

Повышенные способности листового аппарата узорчатых растений карельской березы к накоплению сахара, по-видимому, могут быть причиной более высокого, по сравнению с другими березами, уровня содержания сахаров в тканях осевых органов этого растения. Содержание сахаров в коре ветвей и ствола подтверждает высказанное нами предположение о взаимосвязи между уровнем сахарозы в тканях и морфогенезом проводящих тканей. У карельской березы проявление узорчатости древесины обычно имеет место в стволе ниже скелетных ветвей первого порядка. У последних узорчатость наблюдается редко, однако структурные аномалии все же имеются. Морфологически они выражаются в виде одиночных бороздчатых углублений на поверхности древесинного цилиндра. Таким образом, уровень сахаров в коре ветвей узорчатых растений карельской березы коррелирует с начальными этапами формирования структурных аномалий вторичного проводящего цилиндра. В коре ствола этой березы содержание сахаров в начале вегетации очень высокое. Судя по началу оттока сахарозы из листьев в конце июня – начале июля и по резкому повышению содержания сахаров в коре ствола в этот период у двух других берез, у узорчатых растений карельской березы уровень сахарозы в стволе также должен был бы сильно повыситься. Однако, этот уровень, очевидно, уже превышает пределы накопления сахара отдельными клетками. В результате изменяется деятельность камбия и сахароза начинает расходоваться на интенсивное образование клеток запасующей паренхимы, синтез крахмала, липидов и танинов, образование крупных склереид с очень толстыми лигнифицированными целлюлозными оболочками. Поэтому общий уровень сахаров в коре ствола узорчатых растений карельской березы в этот период понижается. К концу вегетации он снова возрастает, что наряду с потенциальными листьями накапливать сахара, создает предпосылки для аномального морфогенеза проводящих тканей в следующем году.

В завершение рассмотрения данных физиолого-биохимического анализа следует отметить, что безузорчатая карельская береза, несмотря на то, что уровень сахаров в ее тканях довольно близок к обычной березе, все же часто занимает промежуточное положение по этому показателю между обычной березой и узорчатой карельской березой. Особенно высокими способностями накапливать сахара обладают ткани коры ствола безузорчатой березы. Это, на наш взгляд, свидетельствует о потенциальных способностях безузорчатой карельской березы при определенных условиях к образованию узорчатой древесины ствола.

2.1.4.5. Регуляторная роль сахарозы

Предыдущий материал продемонстрировал, что сахароза, являющаяся конечным продуктом фотосинтетических превращений, а также синтезированные на ее основе олигосахариды, служат основной транспортной формой углеводов, универсальной для всех растений. В потребляющих клетках сахароза является основным субстратом метаболических превращений углеводов. Вместе взятое это позволяет предположить, что данному дисахариду должна принадлежать важная роль в регуляции жизнедеятельности растительного организма.

В экспериментах, проведенных на культурах каллюса, было показано, что определенное сочетание ауксина и сахарозы способствует дифференциации проводящих элементов. Впервые это было продемонстрировано на каллюсе *Syringa vulgaris* L. (Wetmore, Sorokin, 1955; Wetmore, Rier, 1963; Wetmore et al., 1964). Соотношение ксилемы и флоэмы во многом определялось концентрацией сахарозы: при низких концентрациях дисахарида преобладало образование ксилемы, высокие концентрации способствовали образованию флоэмы; средние концентрации вызывали образование и ксилемы, и флоэмы обычно с камбием между ними. В цифровом выражении это выглядело следующим образом. Сочетание 0,1 мг/л–1 ИУК с 1,5-2,5 % сахарозой благоприятствовало закладке главным образом трахеид. Повышение сахарозы до 4,5-5,0 % при той же концентрации ИУК приводило к усиленной закладке ситовидных элементов. Формирование и тех и других элементов проводящих тканей проходило при 2,5-3,5 % сахарозе (Wetmore, Rier, 1963; Wetmore et al., 1964).

Дальнейшие исследования показали, что хотя в некоторых случаях трахеальные элементы могут развиваться и при отсутствии сахарозы, она все же сильно увеличивает количество образовавшихся, вплоть до определенной концентрации, по-видимому, около 2 % (цифра сильно варьирует у разных видов), выше которой сахароза начинает ингибировать образование трахеид (Beslow, Rier, 1969; Warren Wilson et al., 1982). Ситовидные трубки могут не образовываться при концентрациях сахарозы 1 % и менее, но постепенно увеличивать образование при концентрациях вплоть до приблизительно 4 % (Wetmore, Rier, 1963; Fadia, Mehta, 1973). Таким образом, оптимальная концентрация сахарозы для индукции ситовидных трубок значительно выше, чем для формирования трахеальных элементов.

Было также установлено, что после достижения определенного уровня, дальнейшее повышение концентрации сахарозы приводит к общему подавлению дифференциации ксилемы и флоэмы (Sachs, 1981a). Помимо угнетающего действия на закладку вторичных проводящих тканей, высокие концентрации сахарозы оказывают ингибирующее влияние и на деятельность камбия (Brown, 1974; Судачкова, 1977; Sachs, 1981; Warren Wilson, 1984). В то же время приток сахарозы стимулирует рост запасющих тканей (Курсанов, Павлинова, 1967; Курсанов, 1976), основу которых, как известно, составляют паренхимные клетки.

Все это вместе взятое дает основание считать, что сахароза, в отличие от других сахаров, обладает сильным морфогенетическим эффектом. Поэтому с недавних пор ее стали рассматривать как гормоноподобное вещество, принадлежащее к группе веществ-морфогенов (Warren Wilson, 1984). Последние десять лет этот вопрос широко обсуждается в литературе, и морфогенетическая роль сахарозы получает все большее экспериментальное подтверждение (Гамалей, 1990; Sung et al., 1993; Yang, Sheen, 1994; Nauch, Magel, 1998).

Согласно идее позиционного контроля (Wolpert, 1970), действие веществ-морфогенов осуществляется через градиенты их концентраций, создающих так называемые морфогенетические поля, в пределах которых они координируют рост и дифференциацию клеток и тканей. К настоящему времени у растений как морфогены были идентифицированы ауксин, сахароза и цитокинин (Fosket, 1980; Mitchison 1980; Warren Wilson, 1978, 1980, 1984; Sachs, 1981a).

J. Warren Wilson (1984) считает, что деятельность камбия и дифференциация его производных зависят от взаимодействия как минимум двух морфогенов – сахарозы и ауксина, имеющих противоположно направленный радиальный градиент.

Концентрация сахарозы в соке ситовидных трубок составляет обычно 10-25 %. В камбии и дифференцирующихся производных происходит ее интенсивная метаболизация. В результате по ширине камбия создается высокий концентрационный градиент сахарозы: 10-25 % в ситовидных трубках и менее 1 % (часто едва обнаруживаемые) в сосудах ксилемы (Warren Wilson, 1978).

Синтез ауксина в растении происходит в молодых распускающихся листьях (Jacobs, 1979; Allen, Baber, 1980; и др.). Весной из раскрывающихся почек ауксин транспортируется базипетально, индуцируя по мере своего продвижения деления инициалей камбия в осевых органах (Kramer, Kozlowski, 1979; Wareing, Phillips, 1981). Ауксин синтезируется также в молодой ксилеме в период автолизиса, сопровождающих дифференциацию клеток (Sheldrake, Northcote, 1968). Из ксилемы он может транспортироваться радиально в камбий и флоэму (Zamski, Wareing, 1974). Путь дальнего транспорта эндогенного ауксина проходит по камбию и дифференцирующейся ксилеме (Morris, Kadir, 1972; Morris, 1977; Jacobs, 1979). Что касается концентраций ауксина в камбиальной зоне в целом, то они характеризуются градиентом с прогрессивно снижающимися концентрациями в камбии и флоэме (Warren Wilson, 1978). Этот градиент является очень высоким с разницей концентраций от 2 до 10-кратной при расстоянии менее миллиметра (Sheldrake, 1971; Savidge, Wareing, 1981). На рис. 56 приведена обобщенная схема регуляции камбиальной активности посредством градиентов концентрации ауксина и сахарозы.

Известно (Либберт, 1976), что ауксин может переходить в связанное состояние через образование сложноэфирных связей с низкомолекулярными метаболитами, например глюкозой. Образование таких комплексов обычно имеет место в запасяющих тканях. Таким образом, продукты расщепления сахарозы участвуют в переводе ауксина в связанное состояние.

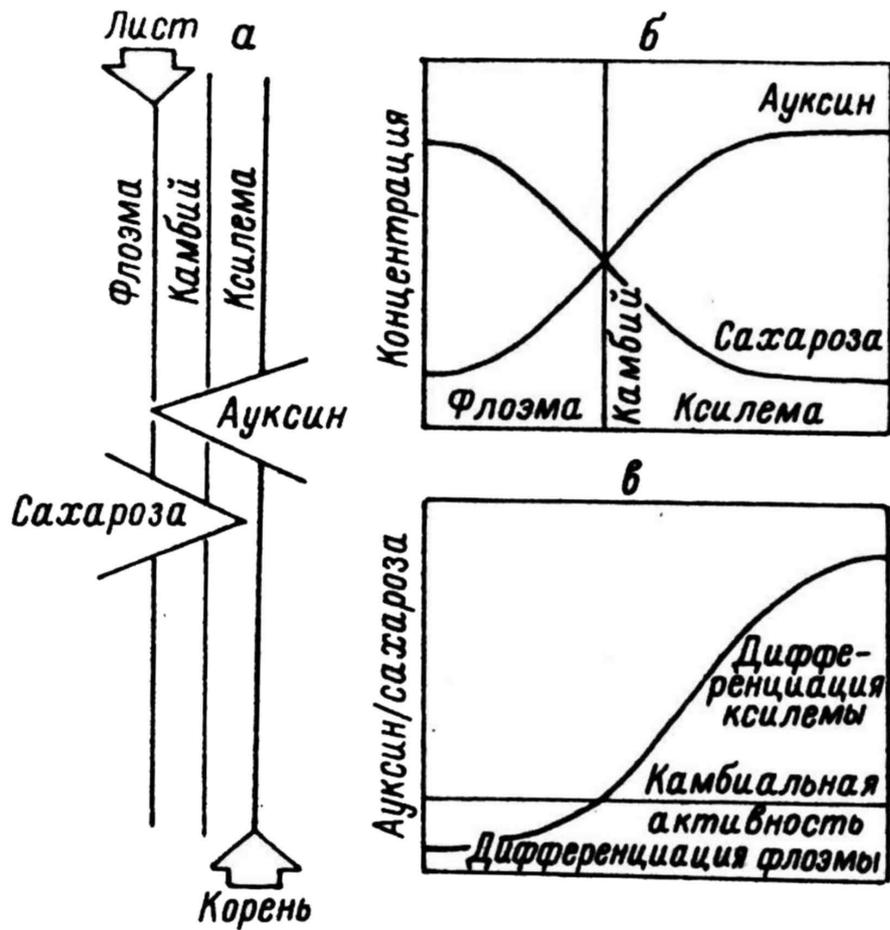


Рис. 56. Регуляция активности камбия через состав экссудатов флоэмы и ксилемы (Гамалей, 1990 по Warren, Wilson, 1984): а - направление радиальных градиентов концентрации ауксина и сахарозы в зоне камбия; б, в - влияние градиентов ауксина и сахарозы на камбиальную активность и дифференциацию вторичных проводящих тканей

Результаты наших исследований и данные литературы позволяют предположить, что отклонения в деятельности камбия и дифференциации камбиальных производных у карельской березы контролируются, главным образом, колебанием содержания сахарозы в проводящей флоэме. Ауксин при этом является необходимым, но не определяющим фактором. Такой подход принципиально отличается от распространенной точки зрения, согласно которой аномальный морфогенез вторичного проводящего цилиндра этого древесного растения индуцируется высоким уровнем ауксина в тканях.

На основе обобщения приведенных в настоящей главе данных построена модель регуляторных взаимоотношений флоэмы, камбия и ксилемы в ходе формирования тканей ствола карельской березы (Новицкая, 2000). Ее основу составляют следующие положения:

I. Базипетальный транспорт ауксина от распускающихся почек и молодых листьев индуцирует деления инициалей камбия.

II. В начале вегетационного периода, когда продукты фотосинтетической деятельности листьев направлены на формирование кроны, концентрация сахарозы во флоэме ствола относительно низкая. Соотношение сахароза/ауксин благоприятствует образованию элементов ксилемы. При автолизе содержимого материнских клеток ксилемы происходит синтез ауксина, который еще более усиливает меристематическую активность ксилемных производных камбия. В результате по окружности камбия формируется прирост ксилемы.

III. После завершения формирования ассимиляционного аппарата отток сахарозы из листьев усиливается. Это ведет к повышению ее содержания во флоэме. В тех участках ствола, где содержание сахарозы достигает довольно высокого уровня возможны три варианта направленности морфогенеза:

1. Концентрация дисахарида имеет величины, благоприятствующие образованию как трахеид, так и ситовидных элементов. Здесь идет формирование и ксилемы, и флоэмы. Повышение содержания сахарозы через образующуюся при ее расщеплении глюкозу способствует переходу части молекул ауксина в связанное состояние. В результате снижается активность делений ксилемных производных камбия – в годичном кольце образуется легкий прогиб.

2. Концентрация сахарозы стимулирует образование только ситовидных элементов – прогиб годичного кольца усиливается.

3. Концентрация сахарозы превышает некий критический уровень. В результате формирование проводящих элементов подавляется, происходит заложение широких аномальных лубо–древесинных лучей; формируется килевидное углубление коры в древесину, наблюдается склерификация клеток паренхимы. Наряду с этим усиливается переход ауксина в связанное состояние. Возникают разнонаправленные градиенты концентраций ауксина, что нарушает его строго полярный транспорт. Последнее является

причиной нарушения осевой ориентации прозенхимных элементов, появляется свилеватость проводящих тканей.

Предложенная модель регуляции морфогенеза вторичных проводящих тканей карельской березы включает нормальное развитие тканей и характерные для этого растения типы их отклонений от нормы. Эти отклонения относятся к так называемому синдрому «ямчатости стебля», широко распространенному среди древесных растений. Модель, видимо, может быть распространена на все случаи его проявления.

2.1.5. Роль склерификации клеток флоэмы в формировании признаков карельской березы

"Формы березы", различающиеся по строению коры

По внешним признакам коры береза повислая отличается большим разнообразием. Н.Е. Косиченко с соавторами (1980) насчитывает более двадцати так называемых "форм". В классификации подобного рода часто присутствует элемент субъективизма и возможное число "форм" оказывается практически неограниченным. Считается, что морфологические особенности коры генетически обусловлены и ее структурные признаки могут быть диагностическими для оценки генетического разнообразия популяций древесных растений (Яблоков, 1962; Мамаев, 1975; и др.). Разумеется, внешний вид коры определяется ее анатомической структурой. По морфологическим признакам и гистологическому составу коры ствольной части взрослых деревьев березы повислой объективно можно выделить две большие группы: 1 – растения, у которых в нижней части ствола сохраняется кольцевая перидерма, и 2 – растения с чешуйчатой коркой (Коровин, 1970 а; Коровин, Рожко, 1972; Косиченко и др., 1980). Морфологические особенности коры в значительной степени определяются характером расположения в ней механических элементов, которые в коре березы представлены склереидами или каменистыми клетками.

У всех пробковых (с кольцевой перидермой) форм березы тесно сближенные, неширокие (150–200 мкм) группы склереид образуют тангентальные полосы, пересекаемые лубяными лучами и по радиусу ствола равномерно чередующиеся с прослойками лубяной паренхимы (Косиченко и др., 1980). У грубокорых (с чешуйчатой коркой) форм склереиды собраны в крупные (0,5 – 1,0 мкм) беспорядочно расположенные группы, удаленные друг от друга на значительное расстояние. Структура механической ткани тонкокорых форм переходная, т.е. тангентальные полосы склереид на отдельных участках ствола сменяются группами не строго ориентированных склереид. У всех перечисленных форм в первый год функционирования луба склереиды не образуются. Дифференциация их происходит в непроводящем лубе на 2–3–й и в последующие годы его жизнедеятельности, когда ситовидные трубки утрачивают свою проводящую функцию.

В пределах вида *B. pendula* наряду с деревьями, обладающими прямослойной текстурой древесины, встречаются особи, древесина которых характеризуется аномальным строением и ярко выраженной узорчатостью. Сюда относится так называемая "ледяная береза" и "пламенная береза" с красивой волнистой древесиной, обладающей на отполированных поверхностях своеобразным блеском (Ромедер, Шенбах, 1962; Wagenführ, 1966 и др.); многочисленные, клинально меняющиеся "формы" грубокорой березы (Коновалов, 1983, 1984) с волнистой в разной степени декоративной древесиной. К этой же категории можно отнести и карельскую березу, рассматривая ее как форму березы повислой. Особи с обычной и узорчатой древесиной помимо различий в анатомическом строении этой ткани имеют существенные структурные особенности коры, одна из которых заключается в расположении механических элементов в тканях луба. Так, у карельской березы в зонах развития структурных аномалий в конусовидные углубления на поверхности последнего годичного слоя древесины со стороны луба вдаются крупные скопления каменистых клеток. Между ксилемой и склерифицированным лубом остается лишь тонкий слой камбиальной зоны.

В.В. Коровин и С.П. Зуихина (1985, 1989 а, б), С.П. Зуихина, В.В. Коровин (1983), В.В. Коровин (1987 а, б) провели сравнительный анатомический анализ ряда аномальных древесин. В результате этих исследований у березы карельской, клена-явора с текстурой "птичий глаз" и своеобразной "бугорчатой" древесиной, клена маньчжурского, клена остролистного, имеющих рисунок древесины подобный "птичьему глазу", ольхи серой с аномальной декоративной древесиной, капов березы пушистой и ореха грецкого, сувелей березы повислой, наплывов на стволах сосны обыкновенной и пр. были выявлены общие черты строения аномалий, особенно на начальных стадиях их формирования. Во всех перечисленных случаях возникновение аномальных структур связывалось с расширением сердцевинных лучей и их интенсивной склерификацией, захватывающей все прилегающие к лучу структурные элементы прикамбиальной зоны флоэмы. Таким образом, можно заключить, что изменение характера склерификации луба, по-видимому, тесно коррелирует с образованием структурных аномалий древесины, придающим ей в некоторых случаях ценные декоративные качества.

Склерификация клеток основной ткани при нормальном росте

"Причинные взаимосвязи, выявляющиеся в процессе образования склерид – чрезвычайно интересная проблема для исследователя, изучающего гистогенез" (Эсау, 1969: с.201). Несмотря на большое количество работ в этом направлении (Foard, 1958,1959; Al-Talib, Torrey, 1961; Rao, Singarayur, 1968; Rao, 1969; Rao, Vaz, 1970; и др.), поставленная задача до сих пор окончательно не решена. Принимая во внимание обсуждаемые в

данной главе вопросы, можно заключить, что она имеет значение и с точки зрения познания механизма образования аномальных древесин.

Известно, что для понимания сути тех или иных морфогенетических преобразований, имеющих место в ходе индивидуального развития организма, испытанным приемом служит моделирование этих преобразований в эксперименте. В данном случае мы воспользовались методом механического повреждения ткани для сравнительного изучения склерификации при нормальном росте и при регенерации (Новицкая, 1998).

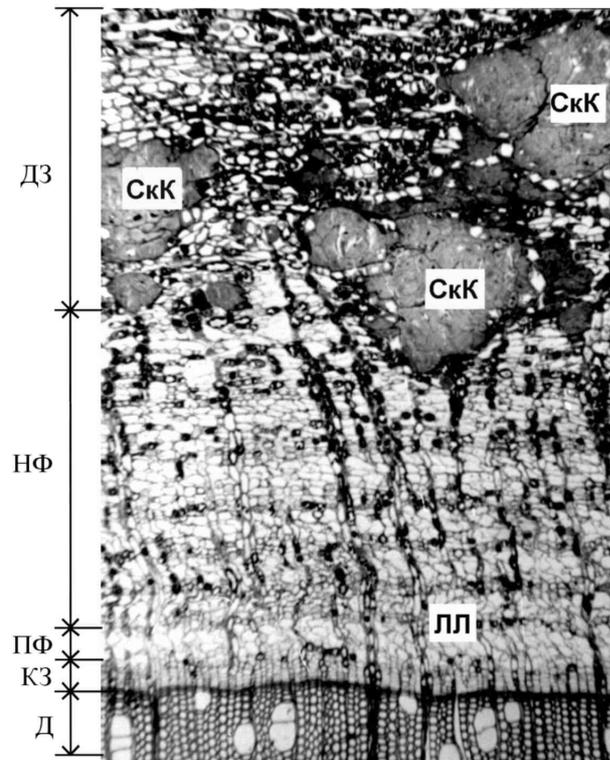
Типичная береза повислая была представлена бронзовокорой формой, относящейся к группе берез с кольцевой перидермой. Экземпляры карельской березы характеризовались наличием на стволах шаровидных утолщений, обладающих большой плотностью рисунка древесины, и зон так называемых перетяжек (участки стволов между утолщениями), имеющих слабо выраженную узорчатость.

На рис. 57 представлен поперечный срез коры бронзовокорой формы березы повислой. Феллема этой березы отличается мелкоклеточностью и незначительной толщиной (0,2–0,3 мм). Ширина проводящей флоэмы равна годовому приросту и составляет 0,2–0,3 мм. В проводящей флоэме хорошо развиты ситовидные трубки. Их ряды перемежаются рядами клеток вертикальной (осевой) паренхимы, однако четкой слоистости во флоэме нет. Лучи в лубе обычно 1–3-рядные, извилистые, составляющие их клетки вытянуты в радиальном направлении. Механических элементов в проводящем лубе нет.

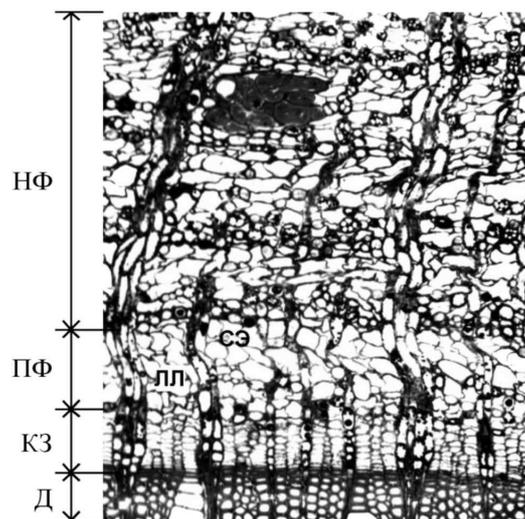
Наиболее достоверным показателем прекращения функции проведения веществ во флоэме считается более или менее сильное сдавливание или разрушение ситовидных элементов. Клетки–спутницы и паренхимные клетки также несколько сплющиваются в радиальном направлении. В непроводящей флоэме березы повислой наблюдается склерификация клеток осевой паренхимы (рис. 58). Это происходит обычно на 2–4-й год после их образования. Склерейды располагаются группами; одиночные клетки обычно не встречаются. Клетки лучей в непроводящей флоэме не склерифицируются, напротив, при встрече со скоплениями каменистых клеток лучи их огибают.

В дилатационной зоне (рис. 57). склерификации подвергаются клетки как осевой, так и лучевой паренхимы. Во вторичном лубе бронзовокорой формы березы дилатационная зона составляет почти половину ширины всего луба. Каменистые клетки здесь образуют крупные скопления, вытянутые в тангентальном направлении (рис. 59). Скопления склерейд располагаются близко друг к другу, и каждое насчитывает до нескольких десятков клеток. Склерейды относятся к типу брахисклерейд и макросклерейд. Они имеют сильно утолщенную (8–12 мкм), слоистую, лигнифицированную вторичную оболочку, снабженную простыми, часто ветвистыми порами (рис. 60, 61).

Отличительными чертами коры карельской березы, являются ее толщина (превышает обычный для березы показатель в 4–6 раз), связанная

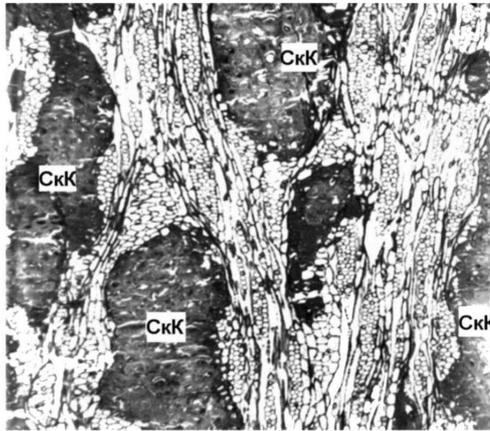


57

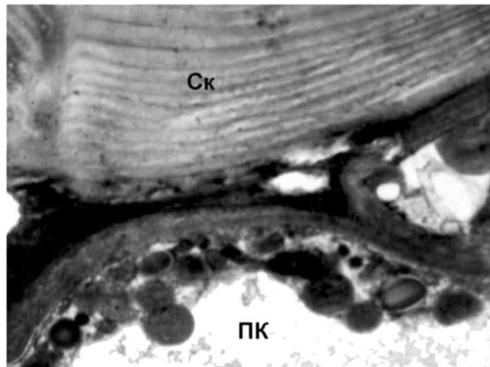


58

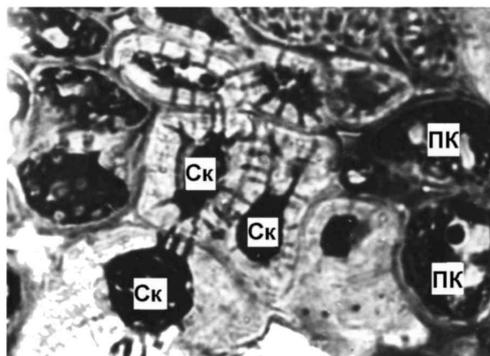
Рис. 57. Поперечный срез коры березы повислой
(фиксация - середина ноября), 3,2x10x
Рис. 58. Тоже, что и на рис. 57, 10x10x



59



60



61

Рис. 59. Тангентальный срез коры березы повислой. 3,2x10x

Рис. 60. Фрагмент слоистой оболочки склереиды. 4000x

Рис. 61. Поры в оболочках склереид. 40x10x

с сильным разрастанием паренхимной ткани в лубе и более периферических слоях коры, и образование большого количества склереид на всей площади ее поперечного сечения. Особый интерес представляют группы склереид в непосредственной близости от камбия. Они могут возникать в результате склерификации клеток широких агрегатных лучей, располагаясь в центре килевидного углубления коры в древесину (рис. 62), или формируются из ситовидных элементов и клеток осевой паренхимы проводящей флоэмы на вогнутых участках годичного кольца. В обоих случаях от камбия их отделяет лишь несколько рядов клеток. В лубе же типичной березы повислой (Лотова, 2000) склереиды образуются из тяжелой паренхимы.

2.1.5.1. Склерификация клеток флоэмы в эксперименте

Регенерация коры березы повислой в условиях эксперимента

Особенности регенерации коры наблюдали на искусственно поврежденных участках поверхности ствола. Повреждения наносили в разные сроки активного функционирования камбия. Несколько сроков проведения эксперимента дали возможность к концу вегетационного периода получить материал, характеризующий разные стадии восстановительных процессов в очаге поранения. Повреждение заключалось в вырезании небольших участков коры. Ствол в зоне поранения обматывали водонепроницаемой липкой лентой для предохранения тканей от высыхания. Для контроля брали образцы коры с противоположной от повреждения части ствола.

Восстановление поврежденного участка ствола происходило через образование раневого каллюса. Заложение в нем камбия характеризовалось появлением зоны меристематической активности в виде слоя периклиально делящихся клеток (рис. 63, 64), наружные из которых дифференцировались в элементы флоэмы, а внутренние – в элементы ксилемы (рис. 65).

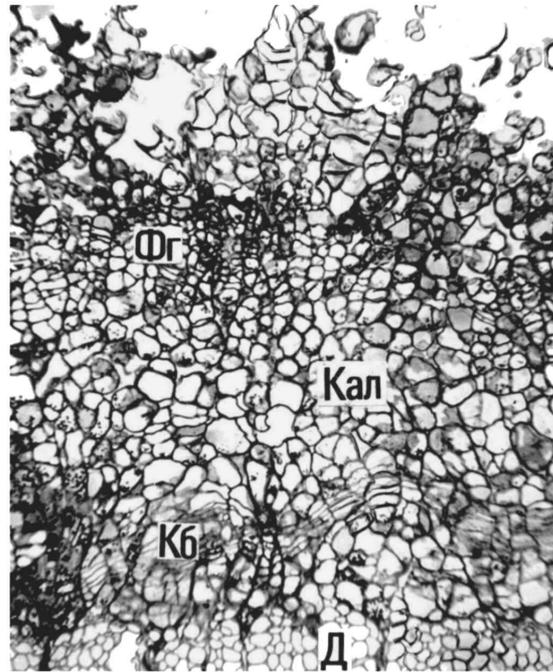
Появление склереид отмечено с внешней стороны зоны, характеризующейся первыми признаками активизации клеточных делений. В данном случае склерификации подвергались обычно клетки каллюсной паренхимы, непосредственно примыкающие к камбиальной зоне или находящиеся на некотором расстоянии от нее (рис. 66).

В процессе дальнейшей деятельности уже сформированного камбия наличие склереид в прикамбиальной зоне может быть связано со склерификацией как флоэмных производных камбия, так и клеток каллюсной паренхимы, примыкающих к ним (рис. 67). Причем, судя по размерам склереид и их взаимному расположению, паренхимные клетки перед дифференциацией в склереиды делятся антиклинальными и периклиальными перегородками. Склереиды располагаются, как правило, группами. Число клеток в таких склереимных агрегатах колеблется от 8–10 до нескольких десятков.

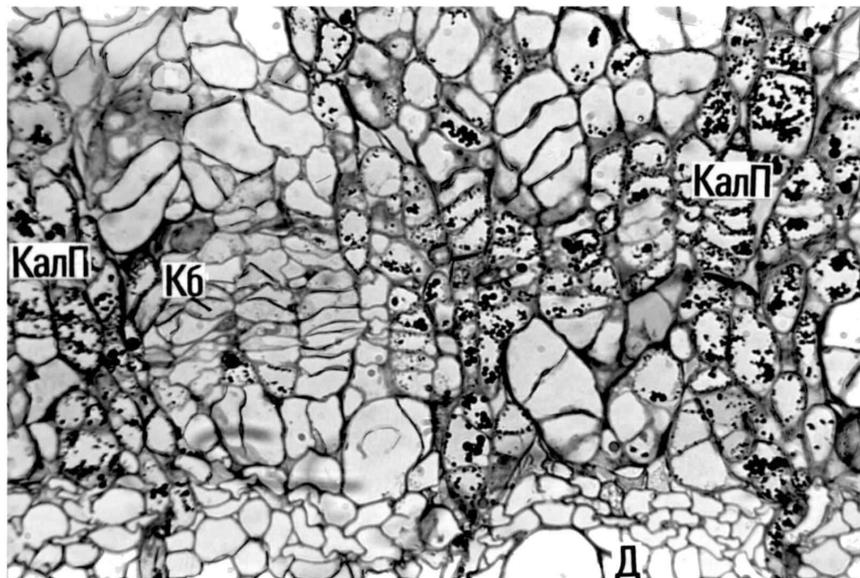
На первых этапах заложения и деятельности раневого камбия клетки сердцевинных лучей обычно не склерифицируются (рис. 66, 67), в то время



Рис. 62. Поперечный срез коры карельской березы в зоне килевидного углубления в древесине. При взятии образца произошел разрыв по камбию, поэтому в нижней части микрофотографии древесина отсутствует



63



64

Рис. 63. Поперечный срез каллюса на двадцать третьи сутки после поранения. В периферических слоях видна зона заложения феллогена, а в нижних - камбия. Поперечный срез, 10x8x

Рис. 64. Зона заложения камбия. Двадцать третьи сутки после поранения. Поперечный срез, 25x8x

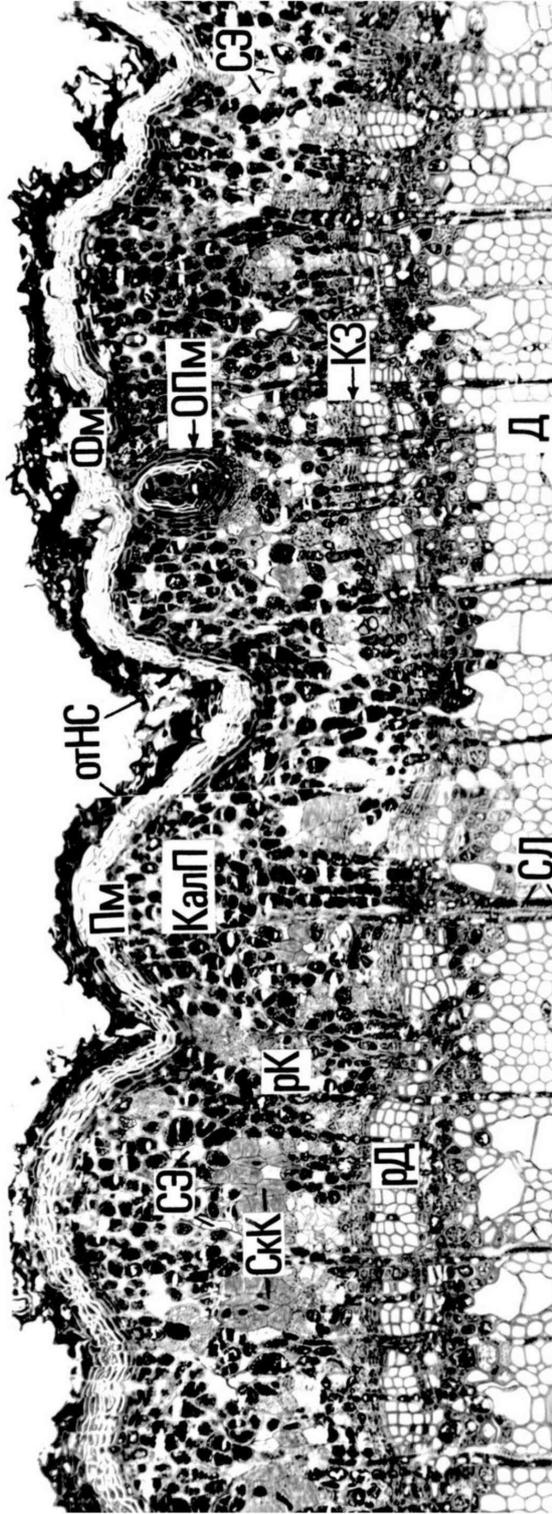
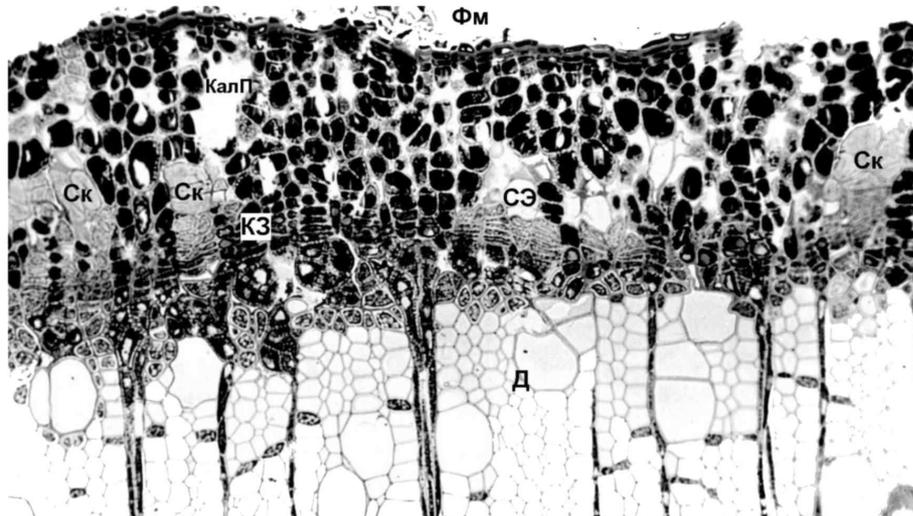
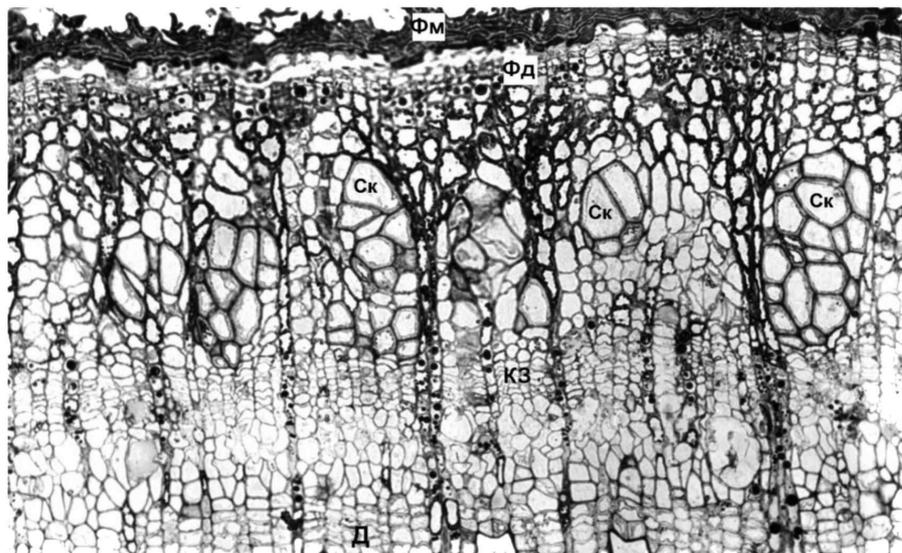


Рис. 65. Поперечный срез тканей, сформированных в очаге поранения в процессе заживления раны (0,3 см от края поврежденного участка). Повреждение нанесено 15 июля, фиксация - 30 августа. Поперечный срез, 10x10x



66



67

Рис. 66. Формирование склереид с внешней стороны раневого камбия (начало опыта 16 июля, фиксация образцов 14 сентября). 10x10x

Рис. 67. Склерификация флоэмных производных раневого камбия (начало опыта 3 июля, фиксация образцов 31 июля). 10x10x

как в зоне дифференциации ситовидных элементов и клеток вертикальной паренхимы этот процесс протекает активно (рис. 67). По мере нормализации деятельности раневого камбия, т.е. при увеличении количества флоэмных и ксилемных его производных, характер распределения склеренхимных элементов во флоэме видоизменяется – центры склерификации смещаются к широким агрегатным лучам.

В процессе деятельности веретенновидных инициалей камбия происходит отложение новых элементов флоэмы – ситовидных трубок с сопровождающими клетками и клеток осевой паренхимы. Они отодвигают ранее образованные группы склереид наружу, поэтому на определенном этапе заживления раны склереиды в прикамбиальной зоне можно обнаружить лишь в области широких лучей. В дальнейшем происходит расчленение агрегатных лучей; их ширина более или менее стабилизируется и составляет от 1 до 4 клеток, образующие их клетки сохраняют типичные для паренхимы оболочки и протопласт. Таким образом, зона склерификации флоэмных элементов отодвигается от камбия к более периферическим слоям коры, а между ней и камбием располагается проводящая флоэма (рис. 68). На тангентальных срезах видно, что в средних слоях раневой коры скопления склереид распределяются более или менее равномерно по всей площади раневого "окошка" – поврежденного при проведении опыта участка (рис. 69).

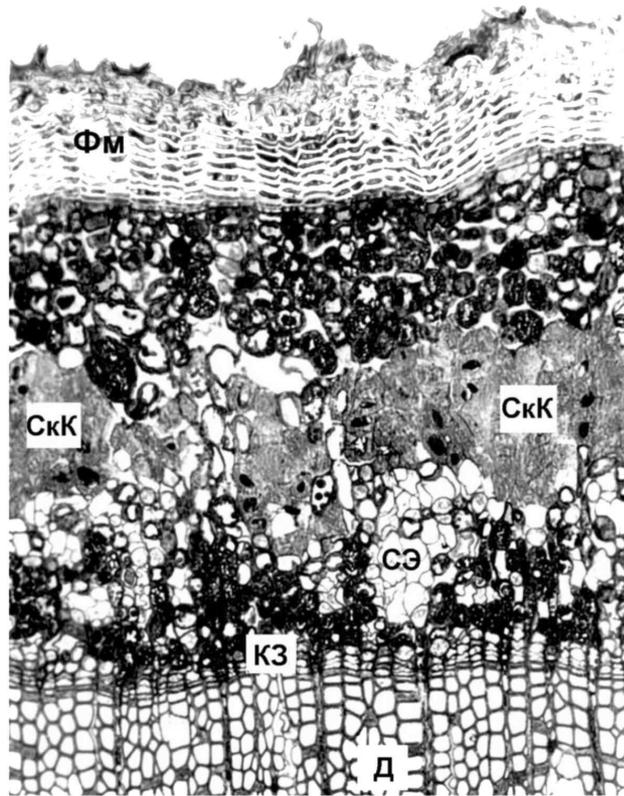
Во всех рассмотренных случаях в очаге поранения немаловажным фактом являлось то, что обычно интенсивное формирование склереид происходило в конце вегетационного периода, перед прекращением роста. Об этом свидетельствует сравнительный анализ срезов, сделанных из регенерационных тканей разных сроков фиксации. Особенно наглядно это видно на образцах, характеризующих начальные этапы заложения раневого камбия. В одном случае, при нанесении повреждения в конце июня и фиксации в середине июля (рис. 63–64) склереиды в раневом каллусе не обнаруживаются, в другом случае, при нанесении повреждения в начале августа и фиксации в конце того же месяца, рядом с зоной заложения камбия видны полностью сформированные склереиды (рис. 66).

Реакция березы повислой на кольцевание и передавливание ствола

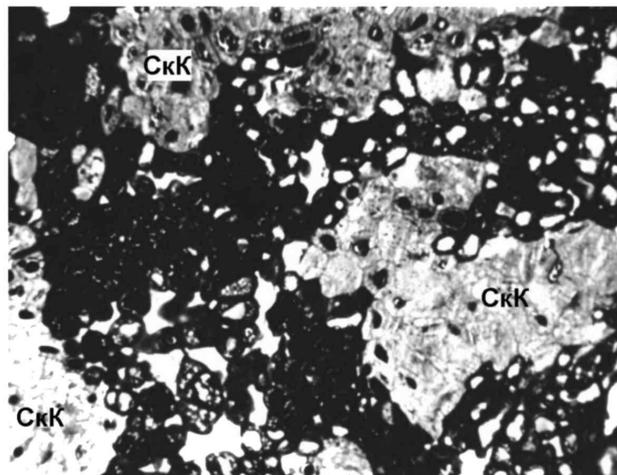
Для полного прекращения передвижения веществ по флоэме на высоте 1,3 м от земли удаляли кольцо коры шириной 2 см до камбия. Раневую поверхность зачищали ножом, удаляя и камбий, чтобы предотвратить образование каллуса и последующую регенерацию.

Опыт по передавливанию ствола был также направлен на нарушение флоэмного транспорта ассимилятов. Ствол растения перетягивали проволокой с помощью плоскогубцев на 1,3 м от земли.

Микроскопический анализ контрольных образцов, отобранных на 30 см выше окольцованной или перетянутой (пережатой) зоны ствола, и тканей, взятых непосредственно над кольцом и перетяжкой, показал их значительные



68



69

- Рис. 68. Формирование зоны проводящей флоэмы (начало опыта 1 июня, фиксация образцов 16 сентября). Поперечный срез, 10x10x
- Рис. 69. Тангентальный срез через среднюю зону восстановившейся коры (начало опыта 1 июня, фиксация образцов 16 сентября). 10x10x

морфологические различия. В контроле строение тканей полностью соответствовало строению коры березы, рассмотренному ранее (рис. 57–59).

На рис. 70 представлен поперечный срез образца коры из зоны, расположенной непосредственно над окольцовой частью ствола опытных деревьев. Здесь произошла склерификация клеток проводящей флоэмы. Склерейды образовали мощный слой по окружности ствола. Отдельные очаги склерификации возникали и выше кольца (рис. 72).

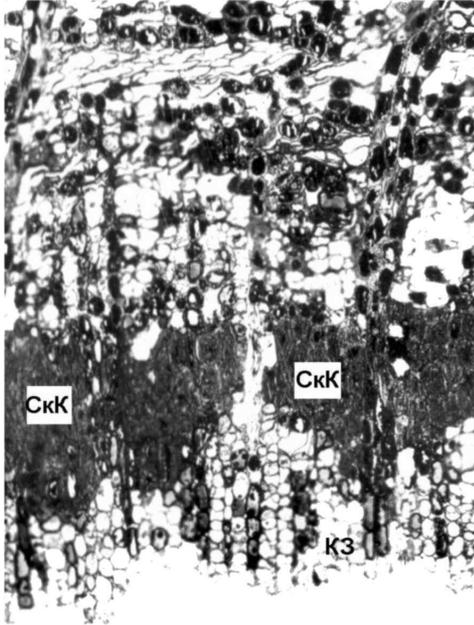
Важной особенностью тканей, расположенных над кольцом, является переориентация дифференцировки клеток в сторону усиленной паренхиматизации. Этот процесс затрагивает практически все камбиальные производные и клетки самого камбия, которые превращаются в клетки запаасающей паренхимы. Таким образом, в прилегающих к кольцу участках ствола происходит постепенное затухание камбиальной активности, сопровождающееся глубоким перерождением клеток камбиальной зоны.

В отличие от окольцованных деревьев над перетяжками затухания камбиальной активности не наблюдалось. Напротив, непосредственно над и под передавленной частью ствола формировался наплыв тканей (рис. 71). Кора в этих зонах была в 2–3 раза толще по сравнению с соседними участками. Древесина характеризовалась явной свилеватостью проводящих элементов, и ее прирост тоже значительно превышал этот показатель в других участках ствола. Следует отметить формирование очагов склеренхимы в прикамбиальной зоне флоэмы. Склерейды обычно имели большое сходство с теми, которые представлены на рис. 72.

Опыты по трансплантации коры березы повислой

Использовали прием так называемой ауто трансплантации ("само на себя"), когда участок коры вырезали, отделяли от древесины и вставляли в другое "окошко" на том же дереве. Вставленную кору плотно прижимали к стволу, делая обмотку мест пересадки. Цель эксперимента – вызвать нарушение флоэмного транспорта веществ в пересаженном участке коры.

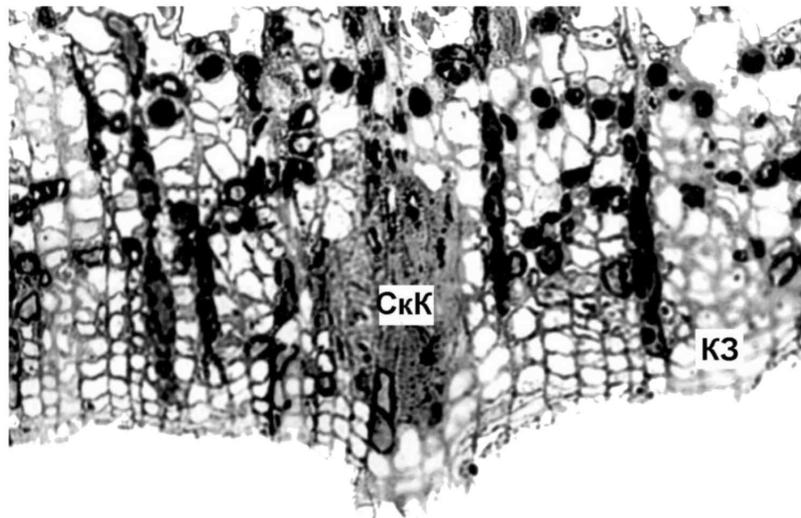
Анатомический анализ показал, что при вырезании участков коры разделение тканей происходило по материнским клеткам ксилемы. Срастание тканей осуществлялось через образование тонкой каллюсной прослойки, в формировании которой в основном принимали участие клетки лучей как со стороны древесины, так и со стороны коры. После этого "пересаженный" камбий возобновлял свою активность и начинал формировать новые слои ксилемы и флоэмы. На поперечных срезах тканей, сделанных через месяц после пересадки, обращают на себя внимание очаги склерификации флоэмы в непосредственной близости от камбия (рис. 73). Склерификации подвергались паренхимные клетки флоэмной части широких лучей, а также граничащие с ними ситовидные элементы и клетки осевой паренхимы.



70



71



72

Рис. 70. Поперечный срез коры непосредственно над окольцованной зоной (начало опыта 10 июня, фиксация образцов 5 августа). 3,2x10x

Рис. 71. Образование наплыва в зоне перетяжки ствола

Рис. 72. Поперечный срез коры на высоте 10 см над окольцованной зоной ствола (начало опыта 10 июня, фиксация образцов 5 августа). 3,2x10x

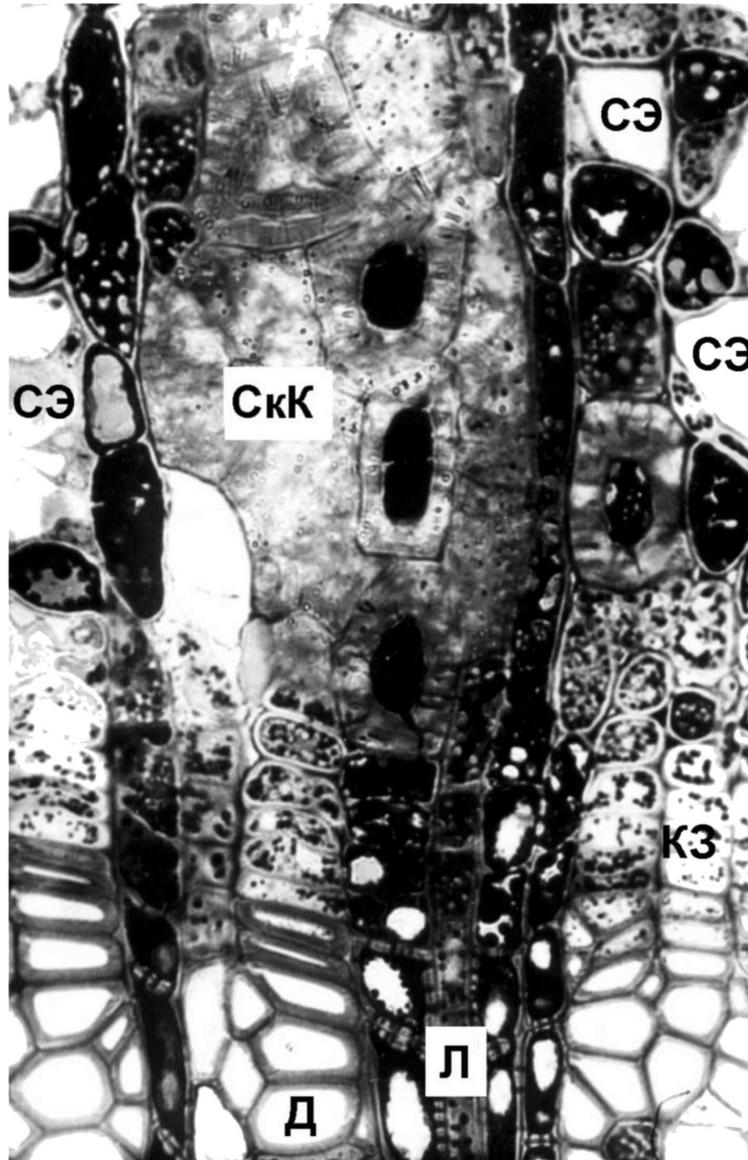


Рис. 73. Склерификация прикамбиальной зоны флоэмы в опыте по аутотрансплантации коры (начало опыта 3 июня, фиксация образцов ткани 14 сентября). Поперечный срез, 40x10x

Факторы, контролирующие процесс дифференциации склереид

Причины склерификации паренхимы, сопутствующей некоторым проявлениям аномального роста, до сих пор точно не установлены. Тем не менее еще Р. Блох (Bloch, 1941) на основании появления каменистых клеток вблизи раневых тканей предположил, что они развиваются в ответ на некоторые физиологические нарушения. Так, в частности, в коре превращение многих паренхимных клеток в склереиды происходит по причине старения.

Позже были предприняты попытки выявить конкретные факторы, лежащие в основе различных случаев склерификации растительных тканей. В этой связи большое значение имело установление факторов, или полностью ингибирующих развитие склереид, или изменяющих схему их распределения. Д. Форд (Foard, 1959) отмечал, что превосходным материалом в данном случае являются склеренхимные идиобласты, встречающиеся в листьях некоторых высших растений. В хирургических экспериментах на интактных незрелых листьях камелии японской (*Camellia japonica*) он продемонстрировал влияние поранения на схему распределения склереид. Пятьдесят молодых листьев были надрезаны по определенной схеме, и в каждом случае склереиды формировались вдоль границ надразов. Повреждение листьев фагреи душистой (*Fagraea fragrans*) (Rao, 1969; Rao, Vaz, 1970) также вызвало изменения в развитии склереид. С одной стороны, оно оказало ингибирующее действие на дифференциацию астросклереид, типичных для листовой пластинки данного вида: общее их количество на единицу площади заметно уменьшилось. С другой стороны, некоторые из клеток, появившихся в результате деятельности раневой меристемы и соседствующих с поверхностью повреждения, развивались в брахисклереиды с очень толстыми лигнифицированными оболочками. Был сделан вывод о том, что на дифференциацию склереид оказывают влияние раневые гормоны, накапливающиеся вблизи зоны поранения (Rao, 1969).

Существует ряд работ, в которых высказывается предположение о связи процессов склерификации с нарушением баланса ростовых веществ. Из них выделяются исследования, проведенные на видах лжетсуги (*Pseudotsuga*), при которых обработка ауксином понижала частоту образования склереид в развивающихся листьях, причем высокие концентрации ауксина могли полностью ингибировать процессы склерификации (Al-Talib, Torrey, 1961). Подобные результаты были получены и на других видах растений. В листьях фагреи душистой концентрации ИУК 0,50 и 0,25 % вызывали полное ингибирование склерификации, тогда как при 0,125 % ИУК формирование склереид не подавлялось, но была отмечена структурная изменчивость оболочек склеренхимных клеток – они оставались тонкими и неодревесневшими (Rao, Singarayar, 1968). Наблюдаемое распределение склереид в листьях вдоль интактного побега лжетсуги свидетельствовало о том, что высокие концентрации ауксина в самых молодых терми-

нальных листьях связаны с низким уровнем заложения склереид, а низкие концентрации ауксина в старых базальных листьях ведут к более частому их появлению (Al-Talib, Torrey, 1961). На основании приведенных данных можно предположить, что гормональный фактор, особенно ауксин, играет важную роль в определении места и времени развития склереидных инициалей.

На возможное значение ауксина в процессах склерификации указывают В.В.Коровин (1970 б) и С.П.Зуихина (1976). Согласно В.В. Коровину (1970 б), изучавшему строение березовых капов, в тех участках луба, где концентрация ростовых веществ должна быть повышенной, склерификация ткани очень слабая. С.П. Зуихина (1976) связывает формирование больших скоплений склереид в зоне замедления деятельности камбия у клена явора с вероятным понижением концентрации ростовых веществ в этих зонах; она отмечает, что у клена белого в центре аномалии "птичий глаз" деятельность камбия сильно ослаблена и концентрация ауксинов, видимо, очень низкая. Это, вероятно, и вызывает такую интенсивную склерификацию лучевых клеток еще в камбиальной зоне. Во всяком случае одновременно с образованием аномального луча камбий в зоне дифференциации сокращает число периклиналильных делений в сторону ксилемы. В результате на поверхности древесного цилиндра образуется углубление, в которое из луба входит аномальная группа склереид. По той же схеме, по мнению С.П. Зуихиной, происходит образование склереид в прикамбиальной зоне флэзмы и у березы карельской.

Ростовые вещества несомненно играют важную роль в процессах роста и дифференциации, и, как мы видели, в специальной литературе имеется немало тому подтверждений. Однако на процессы склерификации, по-видимому, оказывают влияние и другие соединения.

Например, Д. Форд (Foard, 1958) в экспериментах по культивированию листьев камелии японской показал, что дифференциация склереид ингибируется высокой концентрацией сахарозы в питательной среде. Эксперимент проводился в двух направлениях. В одном случае использовалась простая жидкая питательная среда, состоящая только из сахарозы и минеральных солей. Листья, культивировавшиеся в среде, содержащей 8 и 16 % сахарозы, имели намного меньше зрелых склереид по сравнению с листьями, росшими при более низких концентрациях сахара (2 и 4 %). Для проверки идеи о том, что этот результат может быть вызван осмотическим эффектом, во втором случае в среду с 2 %-й сахарозой добавляли различные количества маннитола так, чтобы общая молярность раствора соответствовала 4, 8 и 16 % сахарозы. Развитие склереид в листьях на этих сахарозо-маннитоловых смесях было очень сходным с обнаруженным у листьев, растущих на чистой сахарозе. Автор сделал вывод о том, что ингибирование склерификации вызвано высоким осмотическим давлением раствора, однако не исключил и биохимического влияния сахарозы на развитие склереид.

Обобщая имеющиеся сведения, можно предположить, что для дифференциации склереид необходимо сочетание двух факторов, а именно, низкие концентрации ауксина (менее 0,125 %) и сравнительно высокие концентрации сахарозы (2-4 %).

Данный подход хорошо согласуется с современными представлениями о том, что направленность дифференциации клеток и тканей растительного организма может определяться специфическими концентрациями неспецифически действующих веществ (Либберт, 1976). Такие вещества получили название морфогенов. Участки организма, в которых градиенты концентраций веществ–морфогенов координируют дифференциацию его клеток и тканей, обозначают как морфогенетические поля. К настоящему времени у растений как морфогены идентифицированы ауксин, сахароза и цитокинин. На основе литературных данных также было показано, что для дифференциации проводящих элементов ксилемы и флоэмы необходимо определенное сочетание ауксина и сахарозы. Оптимальная концентрация сахарозы для индукции ситовидных трубок выше, чем для трахеальных элементов. Высокие градиенты концентраций ауксина и сахарозы через камбий способствуют закладке с одной его стороны проводящих элементов ксилемы, а с другой – флоэмы.

Концентрации сахарозы, индуцирующие образование склереид (2-4 %), совпадают с оптимумом для дифференциации ситовидных элементов. Таким образом, если принимать во внимание только этот фактор, то следует ожидать, что заложение склереид в камбиальной зоне флоэмы должно быть достаточно обычным явлением, как и заложение здесь самих ситовидных элементов. Так ли это на самом деле?

Закономерности распределения склереид в коре древесных растений

У растений, кора которых характеризуется наличием склереид, они чаще всего образуются в зоне непроводящей флоэмы (Эсау, 1969; и др.). В данном случае речь идет о так называемой вторичной склерификации, когда склереиды возникают в результате склерификации вначале обычных паренхимных клеток (Лотова, 2000). В то же время в литературе отмечается, что у некоторых растений дифференциация склереид может происходить непосредственно из производных камбия (Яценко-Хмелевский, 1961; Эсау, 1969; Лотова, 2000 и др.). Имеется в виду не аномальный морфогенез, как у карельской березы или явора, а видоспецифичное появление склереид среди волокон твердого луба.

Такой тип склерификации флоэмы был подробно изучен И. Рот (Roth, 1981), которая исследовала анатомические особенности коры 48 семейств тропических растений. Она отмечает, что образование склереид твердого луба по сравнению с волокнами значительно задерживается. Обычно они появляются среди волокон у внутренней границы непроводящей флоэмы. Образование склереид внутри проводящей ткани описывает-

ся в виде исключительных случаев, причем обнаруживаются они здесь только у ее внешней границы.

Основной морфологической особенностью склереид, отличающей их от паренхимных клеток, является толстая слоистая оболочка. Следовательно, их появление в слоях твердого луба у внешней границы проводящей флоэмы свидетельствует о том, что детерминированные как будущие склереиды камбиальные производные какое-то время ничем не отличаются от обычных паренхимных клеток и лишь в периферических слоях проводящей ткани приобретают типичные признаки склереид. С другой стороны, насколько детерминированной является дифференциация камбиальной производной в склереиду, если в ходе дифференцировки она проходит стадию обычной паренхимной клетки? Не является ли это еще одним случаем вторичной склерификации, только более ранней, по сравнению с той, которая имеет место в непроводящей флоэме? Как бы то ни было, все приведенные примеры свидетельствуют о том, что заложение каменистых клеток во флоэме происходит в тех ее слоях, которые, во-первых, достаточно удалены от камбиальной зоны, следовательно, находятся на значительном расстоянии от мест транспорта и синтеза ауксина и, во-вторых, удалены (непроводящая флоэма) или отграничены (твердый луб) от транспортных путей сахарозы. Это еще раз подтверждает предположение о том, что дифференциация склереид происходит в зонах ствола, где содержание ауксина довольно низкое, а содержание сахарозы находится на относительно высоком уровне (2-4 %). Такое соотношение должно, очевидно, соответствовать запасующим тканям в период накопления запасных питательных веществ. К таковым как раз и относится тяжевая паренхима в непроводящей флоэме и лучевая паренхима в дилатационной зоне коры. Следовательно, появление здесь склереид вполне обосновано.

По поводу возможности склерификации клеток в непосредственной близости от камбия можно отметить следующее. Во флоэмной части камбиальной зоны многих растений концентрация сахарозы, по-видимому, удовлетворяет требованиям, необходимым для заложения склереид, но концентрация здесь ауксина является, напротив, слишком высокой. В прикамбиальной зоне флоэмы отрицательную роль начинает играть слишком высокая концентрация сахарозы в функционирующих ситовидных трубках (10-25 %). Отсюда можно заключить, что появление склереид в нетипичных для этого местах, например, в прикамбиальной зоне флоэмы некоторых растений, должно служить показателем снижения здесь до "склереидного" оптимума уровней обоих вышеназванных веществ.

Рассмотрим с данных позиций разные типы склерификации тканей коры березы. У березы, как и у большинства растений, основной транспортной формой углеводов является сахароза. На протяжении большей части периода вегетации она является единственным сахаром березового флоэмного экссудата (Колесниченко, 1985). Наиболее высокая ее концентрация приходится на ситовидные трубки проводящей флоэмы, соответственно, в норме у березы в проводящей флоэме склереиды не образуются.

Этот процесс наблюдается в непроводящей флоэме, где концентрация сахарозы значительно ниже. Понижается в данном направлении и концентрация ауксина, максимум ее приходится на зону дифференциации ксилемы с градиентами к прогрессивно снижающимся концентрациям в камбии и флоэме (Warren, Wilson, 1978). Таким образом, в зоне непроводящей флоэмы градиенты концентраций двух основных веществ—морфогенов достигают величин, которые индуцируют склерификацию клеток вертикальной (осевой) паренхимы.

Используя ту же аргументацию, можно объяснить, почему на данном этапе склерифицируется именно осевая, а не лучевая паренхима. Известно, что по клеткам сердцевинных лучей осуществляется транспорт ассимилятов как в ксилему, так и в наружные слои коры. Следовательно, в этих клетках концентрация сахарозы должна быть выше, чем в окружающих тканях. По мере удаления от проводящей флоэмы и приближения к дилатационной зоне концентрация сахарозы в связи с дальностью радиального транспорта понижается и, как следствие в зоне дилатации лучей наблюдается склерификация лучевой паренхимы.

Такой подход не противоречит изложенной выше измененной схеме склерификации паренхимных элементов, которая наблюдается при регенерации участков коры березы. Так, например, склерификация каллюсной паренхимы вблизи формирующегося камбия происходит при отсутствии проводящих элементов в окружающих тканях, а склерификация первых флоэмных камбиальных производных происходит, когда проводящие элементы, окружающие склереиды, характеризуются аномальным строением, еще не образуют единую проводящую систему, и, следовательно, не участвуют в транспорте сахарозы. По мере нормализации деятельности восстановленного камбия количество ситовидных трубок постепенно увеличивается, и они подключаются к общей системе транспорта пластических веществ. Соответственно, склерификации флоэмной паренхимы в этих зонах уже не происходит, при этом ранее сформированные склереиды отодвигаются наружу. В прикамбиальной зоне флоэмы склереиды теперь встречаются только в центре широких лучей, протянувшихся от бывшей раневой поверхности древесины через древесину, отложенную восстановленным камбием, до заново сформированной коры (рис. 67). С чем это может быть связано?

Широкие аномальные лучи осуществляют радиальный транспорт ассимилятов. Об их специализации свидетельствует характер расположения пор в оболочках клеток: наибольшее количество поровых каналов располагается на тангентальных клеточных стенках, что и обеспечивает преимущественный транспорт веществ в радиальном направлении. Однако такая ориентация пор создает определенные трудности для перемещения веществ в центр луча. Наконец, широкий луч разделяет на значительное расстояние элементы вертикальной проводящей системы. В результате находящиеся ближе к его центру клетки оказываются удаленными от путей вертикального и горизонтального транспорта веществ, и здесь должен

создаваться сильный перепад концентраций сахарозы и ауксина в сторону их понижения. Это, очевидно, и является причиной формирования в центре аномального луча каменистых клеток.

Формирование склереид само по себе может служить причиной снижения в определенных участках ствола уровня сахарозы. Обычно склереиды представляют собой очень крупные клетки, почти весь объем которых занимает толстая слоистая оболочка. Образование таких клеток связано со значительным увеличением объема, а их обмен веществ направлен на отложение мощной клеточной стенки. Это невозможно без притока метаболитов к месту формирования склереиды и их временного запасаения. Известно, что вещество клеточных стенок имеет углеводную природу, а углеводы поступают к местам их потребления, в основном, в виде сахарозы. Очевидно, склереида какое-то время функционирует как запасающая паренхимная клетка, использующая избыток продуктов расщепления сахарозы (глюкоза + фруктоза) и иные формы соединений, предшественницей которых является сахароза, на формирование клеточной оболочки. Исходя из этого можно заключить, что размеры, количество и локализация склереид в той или иной зоне коры ствола древесного растения связаны с необходимостью выведения избыточного количества поступающих ассимилятов из обмена. Этот избыток может возникнуть из-за лимитированных возможностей камбиального роста и ограниченного объема запасающей паренхимы. В подтверждение этому можно привести тот факт, что образование склереид, по нашим наблюдениям, приобретает массовый характер в период затухания камбиальной активности и осеннего оттока ассимилятов из кроны.

Данные рассуждения находятся в соответствии с результатами наших экспериментов по кольцеванию и перетягиванию ствола березы. Над окольцованной и пережатой зонами ствола скапливается избыток пластических веществ. В первом случае это происходит в связи с невозможностью их дальнейшего транспорта из-за удаления слоя проводящих тканей. Во втором – передавливание проводящих тканей препятствует нормальной транспортировке веществ в нижележащие зоны ствола. И в том и в другом случае избыток пластических веществ используется на образование крупных склереидных комплексов.

В опытах по аутотрансплантации коры формирование склереид в прикамбиальной зоне флоэмы пересаженных участков, очевидно, также связано с нарушением транспорта ассимилятов. Срастание тканей в зоне пересадки осуществляется через образование прослойки каллюса между поверхностями древесины и пересаженной коры. Необходимые для этого вещества поступают по клеткам древесинных лучей. После этого камбий возобновляет свою активность, откладываются новые слои флоэмы и ксилемы. Однако в связи с перерезанием ориентированных вдоль оси ствола прозенхимных элементов флоэмы пересаженный участок коры еще длительное время остается вне общей системы транспорта ассимилятов. Снабжение тканей коры необходимыми для роста веществами продолжает

осуществляться по паренхимным клеткам лучей. Отток неиспользованных на ростовые процессы веществ здесь затруднен, следовательно, возникают зоны их избытка. С этим, очевидно, и связана склерификация паренхимных клеток крупных лучей (рис. 72).

Попытаемся теперь с тех же позиций объяснить структурные особенности коры карельской березы:

- разрастание паренхимы является свидетельством необходимости увеличения объема запасающей ткани;
- увеличение объема запасающей ткани возможно только при притоке больших количеств ассимилятов;
- одной из причин появления избытка ассимилятов может быть их неравномерное распределение; в коре карельской березы оно может быть связано со свилеватостью проводящих тканей;
- свилеватость проводящих тканей вызывает нарушение транспорта сахарозы, в результате чего в одних участках проводящей флоэмы создается ее избыток, а в других – относительный недостаток; это создает оптимальный для дифференциации склереид градиент концентраций;
- дифференциация склереид в некоторых участках прикамбиальной зоны флоэмы, очевидно, связана также с понижением здесь уровня ауксина;
- формирование крупных толстостенных склереид способствует "утилизации" скапливающихся в близлежащих областях избыточных количеств сахарозы;
- структурные особенности коры карельской березы являются, по-видимому, следствием выработанной в пределах нормы реакции способности к созданию дополнительных резервуаров для хранения большого количества поступающих сюда продуктов фотосинтеза (обильное разрастание паренхимы), а также выведению некоторой их части из обмена (отложение толстых оболочек каменистых клеток);
- исходя из сходства морфогенетических преобразований флоэмы на первых этапах формирования многих типов аномальных древесин, очевидно, можно говорить о неспецифичности наблюдаемых модификаций.

На основании изложенного в данной главе материала можно высказать несколько обобщающих положений.

Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола карельской березы происходит в результате нарушений деятельности камбия и дифференциации его производных. Действие расстраивающих камбиальную деятельность факторов проявляется через структурно-функциональные нарушения в русле флоэмного транспорта, которые вызывают неравномерное распределение ассимилятов и создание локальных зон их избытка и недостатка.

Сахароза, являющаяся основной транспортной формой ассимилятов большинства древесных растений, обладает сильным морфогенетическим эффектом. Колебания ее концентрации в проводящей флоэме карельской березы оказывают влияние на интенсивность делений камбиальных инициалей и направленность дифференциации его производных.

Появление зон избыточного содержания сахарозы в проводящей флоэме карельской березы является причиной ямчатости стебля. Ритмические углубления годичного кольца при развитии синдрома «ямчатости стебля» не связаны с ослаблением деятельности камбия, а вызваны локальной переориентацией дифференциации производных камбия в сторону формирования структурных элементов флоэмы или лучевой паренхимы, в зависимости от местной ситуации, определяемой количеством поступающих ассимилятов.

Развитие широких сердцевинных лучей и формирование паренхимных прослоек при образовании аномальной древесины карельской березы вызвано необходимостью усиления латерального оттока и запасания накапливающегося в этих зонах излишка ассимилятов.

Формирование толстостенных каменистых клеток (склереид), образующихся при аномальном морфогенезе вторичного проводящего цилиндра в прикамбиальной зоне флоэмы, представляет собой способ выведения излишка ассимилятов из общего обмена.

2.2. ЯМЧАТОСТЬ СТЕБЛЯ

2.2.1. Общие положения

Особенности строения древесины и луба карельской березы, как это видно из предыдущего изложения, 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 (Atanasoff, 1967; Pettersons et al., 1971; Петерсон, Витола, 1971). Иногда причины во-

все 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) камбия. 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, Nyland, 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.

2.2.2. 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 (рис. 74-77). 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 одному из авторов этих строк, интересовавшемуся данным вопросом, удалось зафиксировать 5-7 случаев возникновения таких наплывов на сосне обыкновенной, то в ленточных борах Алтая (Тополинский, Степо-Михайловский 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



74



75



76



77

Рис. 74. Наплыв с ямчатой древесиной на стволе сосны обыкновенной

Рис. 75. Наплыв, показанный на рис. 74, без коры

Рис. 76. Увеличенный участок напыла без коры. Видна своеобразная ямчатость
окоренной поверхности напыла

Рис. 77. Мелкие наплывы на ветви сосны обыкновенной

чаще “ведьмины метлы” встречаются на деревьях без наплывов. Подробнее о “ведьминых метлах” в посвященном им разделе.

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 находилось, когда его вершина (верхушечная почка) была на высоте ныне видимого наплыва.

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

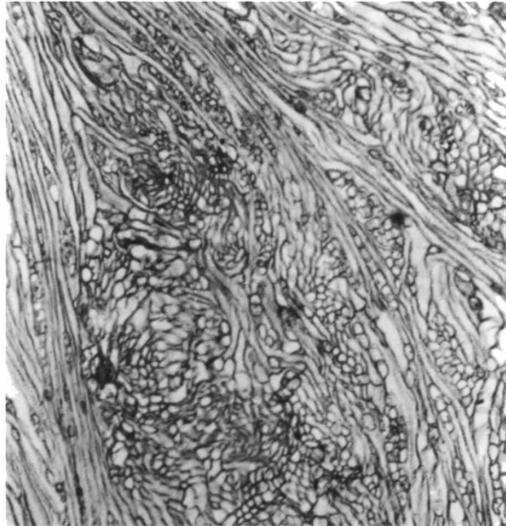
патологического процесса приводит к образованию "ведьминой метлы", более медленное его течение – к тому, что измененные, но сохранившие способность делиться клетки верхушечной меристемы успевают дифференцироваться в прокамбий, затем в камбий и только после этого начинают проявляться признаки аномального роста. Причем наплывы далеко не всегда начинают интенсивно расти в первые годы, т.е. при формировании первых годовичных 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 денормализовывалась 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 сердцевинной зону возникновения наплыва, показал, что некоторые лучи в месте их "выхода" из сердцевины уже аномально расширены.

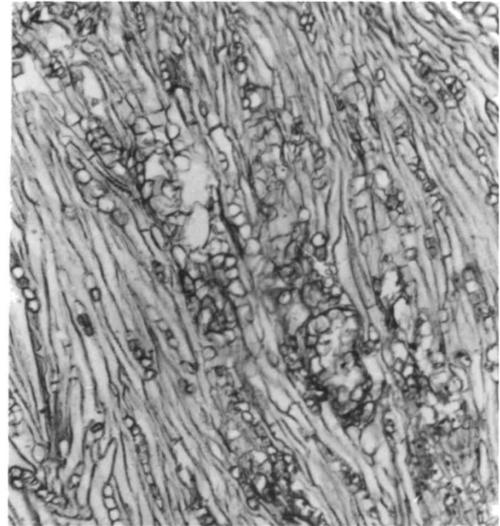
Интересно, что и сердцевина в этой зоне имеет обычно нетипичную для сосны обыкновенной форму. Часть первичных аномальных лучей во втором, третьем и т.д. годовичных приростах нормализуется. Одновременно рядом могут возникать новые аномальные лучи. Некоторые лучи, расширяясь, меняют структурную организацию и превращаются в подобие следа ветви. Радиальное продолжение зоны, занимаемой таким лучом, в дальнейшем может почти нормализоваться, однако, следы изменений все-таки сохраняются. Через некоторый промежуток времени, обычно после частичной нормализации, аномальная зона древесины начинает расширяться, в ней возникают обширные участки недифференцированной паренхимы, в большинстве случаев превращающиеся в патологические смоляные ходы; трахеиды сильно искривляются – формируется типичная для ямчатости стебля структурно организованная древесина (рис. 78-81).

Примечательно, что некоторые трахеальные элементы в аномальных зонах имеют хорошо выраженные спиральные утолщения вторичной оболочки (рис. 81, 82), не свойственные нормальной взрослой древесине сосны обыкновенной. Такие утолщения встречаются у сосны только в первичной ксилеме. Подобные изменения, равно как и образование паренхимных прослоек, свидетельствуют о глубоком нарушении процессов дифференциации элементов вторичной ксилемы.

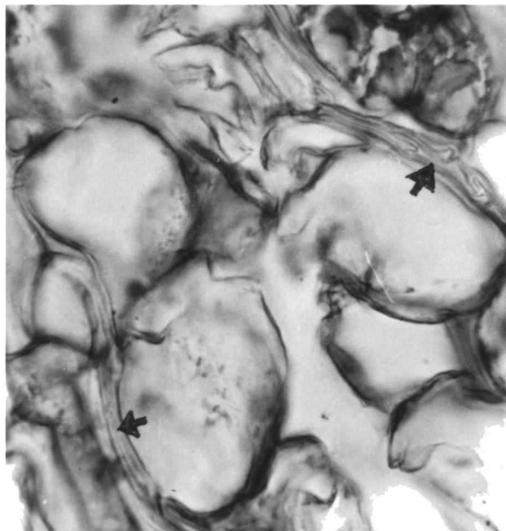
Время существования аномальной зоны в виде радиального продолжения одного аномального луча или небольшой сближенной группы таких



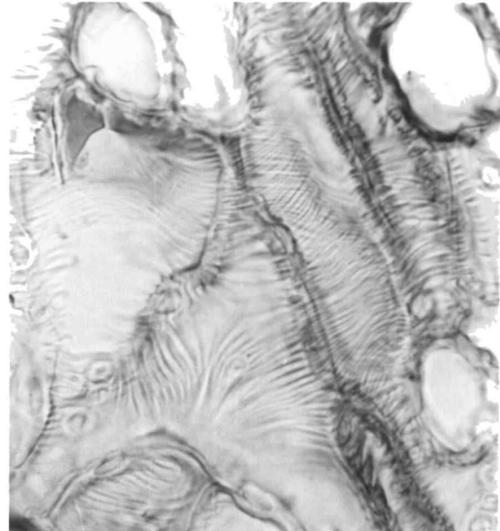
78



79

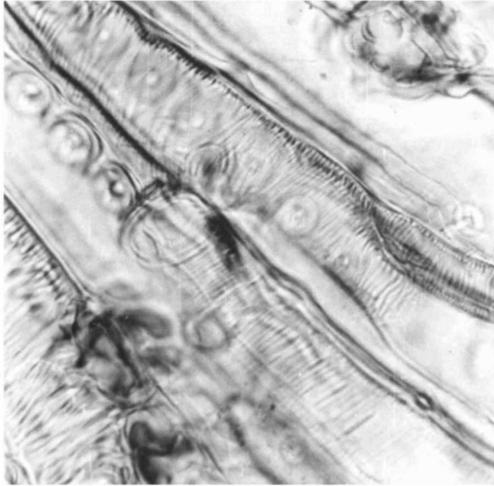


80

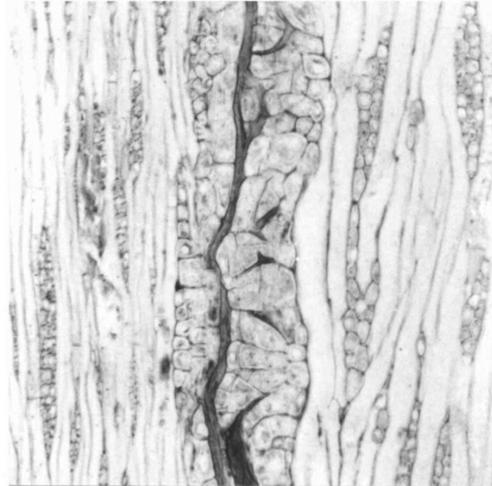


81

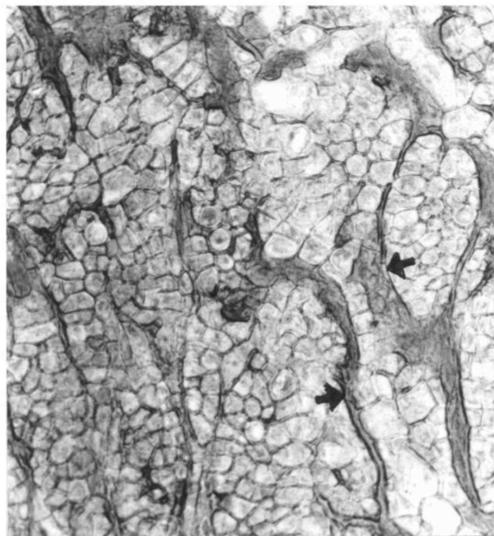
Рис. 78-81. Аномальная древесина наплыва на стволе сосны обыкновенной, тангентальные срезы: 78 - скопление крупных аномальных лучей, объектив 4х; 79 - частичная нормализация строения древесины после образования крупного аномального луча, объектив 4х; 80 - живые паренхимные клетки в аномальном луче, стрелками показаны включения прозрачного смолообразного вещества, объектив 40х; 81 - спиральные утолщения оболочек трахеид, возникающих внутри аномальных лучей в процессе нормализации строения, объектив 40х



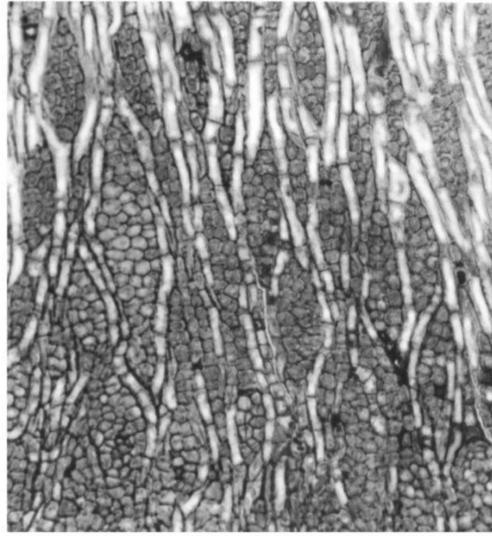
82



83



84



85

Рис. 82. Аномальная древесина наплыва сосны обыкновенной. Трахеиды с окаймленными порами и спиральными утолщениями вторичных оболочек, объектив, 40х

Рис. 83-85. Аномальная древесина грубокорой березы повислой. Стрелками показаны включения смолообразного прозрачного вещества, объектив 10х: 83 - одна из начальных стадий формирования аномального луча; 84 - межклетники в широком аномальном луче; 85 - паренхиматизированный участок древесины, видна агрегация широких лучей

лучей в каждом случае может быть разным. Иногда явно выраженный наплыв может сформироваться в первых годовичных приростах древесины или же может проявиться в виде внешнего морфологического изменения спустя много лет после инициации первичного анатомического изменения. Зон инициации наплывов на одном побеге может быть несколько. В случае образования круговых наплывов – наплывов, охватывающих всю окружность ствола, – первичные изменения возникают, вероятно, по всей окружности побега (очевидно в этом случае основные изменения происходят в нижней части конуса нарастания или в прокамбии). По мере роста дерева могут формироваться новые наплывы, иногда, как мы уже отмечали, они образуются и на ветвях разного порядка.

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 (рис. 78-79). Замедление радиального прироста в месте развития аномалии, как и у карельской березы, происходит вследствие замедленного роста растяжением после периклинальных делений.

Паренхимные клетки в аномальной зоне долго остаются недифференцированными. В дальнейшем, при дифференциации, их оболочки утолщаются и одревесневают. Вслед за этим, обычно в том же вегетационном периоде, в зоне аномальных лучевых инициалей начинается частичная нормализация строения. При этом вследствие соответствующих изменений, происходящих в камбиальной зоне, в массе паренхимных клеток начинают появляться короткие изогнутые трахеиды. Далее группы таких трахеид расчлениают аномальную зону на несколько изолированных участков, внутри которых тоже появляются изогнутые короткие трахеиды (рис. 30). Однако полной нормализации строения древесины в наплывах сосны не происходит. Среди одревесневших трахеид, а также лигнифицированных и потерявших протопласт паренхимных элементов сохраняются группы живых клеток. Эти клетки, объединенные в однорядные и многорядные лучи неправильной формы, в течение длительного времени сохраняют живой протопласт с хорошо заметным ядром, а их оболочки, хотя и утолщенные, не содержат лигнина. Вблизи зоны нормализации возникают новые аномальные участки. Трахеиды, искривляясь, огибают их, усиливая впечатление общей беспорядочности во внутренней организации наплыва.

Местами крупные скопления живых клеток имеют настолько неопределенную форму, что их трудно назвать даже аномальными лучами. Некоторые клетки в таких скоплениях тонкостенные (рис. 80), а их диаметр превышает диаметр клеток лучевой паренхимы в 3–4 раза. В целом, рассматриваемые группы недифференцированных клеток, окруженные одревесневшими элементами, напоминают участки так называемого “вросшего луба” карельской березы.

В больших скоплениях недревесневшей паренхимы обращают на себя внимание своеобразные межклеточные включения, состоящие из прозрачного коричневатого вещества, и как бы оконтуривающие отдельные клетки или их группы (рис. 80, 83, 84), можно допустить, что эти включения содержат смолу.

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 в 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 воздействия. 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 борных 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.

2.2.3. Ямчатость стебля у березы повислой

В Московской области мы обнаружили несколько экземпляров березы 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 грубодорых экземпляров березы повислой проявляются в образовании аномально расширяющихся, а затем агрегирующихся, лучей. На тангентальных срезах группы этих лучей располагаются в виде вертикальных цепочек.

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 широ-

кие аномальные лучи (рис. 84-84). Отдельные короткие межклетники возникают и внутри аномальных лучей, последние в этом случае не имеют определенной ориентации (рис. 84).

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 (рис. 84-85). Довольно сходная картина структурных преобразований наблюдается и в древесине карельской березы.

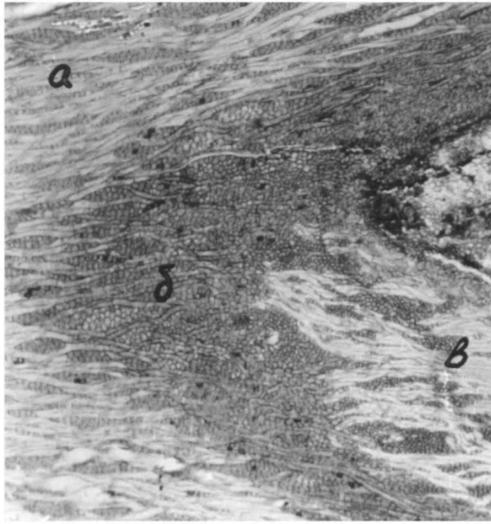
Вслед за формированием аномальной паренхимной зоны происходят структурные изменения, связанные, как и у карельской березы, с нормализацией строения. В камбии, по краям аномальной зоны, продолжается процесс расширения и агрегации лучей. Одновременно в центре этой зоны начинают дифференцироваться укороченные 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.

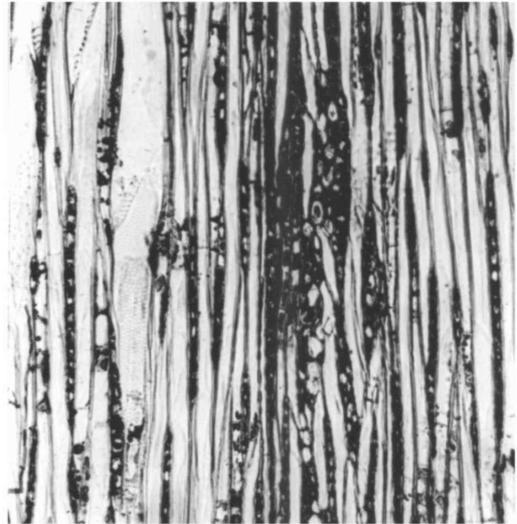
2.2.4. Ямчатость стебля у ольхи серой

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. Кора у таких растений гладкая. Местных утолщений ствола или каких-либо иных внешних морфологических изменений у деревьев с ямчатой древесиной мы не обнаружили.



86



87



88



89

Рис. 86. Тангентальный срез древесины грубокорой формы березы повислой: а - нормальная древесина; б - зона скопления недифференцированной паренхимы; в - зона нормализации строения. Объектив 4х

Рис. 87. Ольха серая. Начальный этап формирования аномального участка древесины. Тангентальный срез, объектив 10х

Рис. 88. Сформировавшаяся аномальная зона в древесине ольхи серой. Тангентальный срез, объектив 10х

Рис. 89. Окоренная поверхность древесины с бугорчатым рельефом у явора

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.

Для анатомических исследований ямчатой древесины ольхи серой мы располагали образцами из Костромской области, выпиленными из ствола диаметром 6 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 (рис. 87-88). Такие изменения, затрагивающие вначале несколько близлежащих лучей, в пределах одного годового 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 (рис. 88).

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 периклинальных 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 на рис. 87 и 88.

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 на-

правлены к ней под острым углом. Сосуды в аномальных зонах ямчатой древесины не дифференцируются.

Возникшее на поверхности древесинного цилиндра углубление может сохраняться в течение многих лет и все это время на дне “желобка” формируется сильно паренхиматизированная мелкоклеточная древесина, не содержащая сосудов. Нормализация строения, начавшись в центре аномальной зоны, постепенно распространяется на боковые поверхности “желобка”. Дольше всего аномальный рост сохраняется в верхнем и нижнем окончаниях углубления. В этих зонах в течение нескольких лет продолжается расширение и слияние соседних лучей, что и способствует удлинению характерных для “ямчатого стебля” ольхи продолговатых углублений.

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 инициалей. Следствием этой дедифференциации является расширение лучей и образование в древесине паренхиматизированных участков. Такие изменения обычно оказываются временными и вслед за ними начинается в той или иной мере выраженная нормализация строения древесины, как результат частичного или полного восстановления нормальной структуры камбия.

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.

2.3. "БУГОРЧАТАЯ" ДРЕВЕСИНА ЯВОРА

В лесах Северного Кавказа, на территории Апшеронского леспромпхоза 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 скобообразные углубления, ориентированные вдоль волокон, огибающих основания конических выростов (рис. 89).

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 склереид 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 годичного 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 (рис. 90). Постепенно число волокон либриформа в аномальной зоне увеличивается. Волокна расчлениют 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 (рис. 91-93).

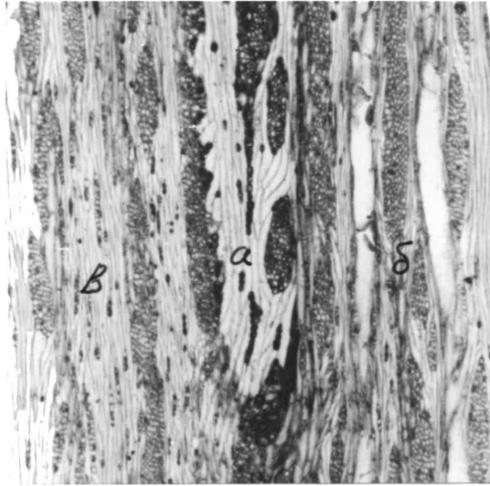
2.4. ВИДЫ КЛЕНА (*ACER L.*) С ТЕКСТУРОЙ ДРЕВЕСИНЫ ТИПА "ПТИЧИЙ ГЛАЗ"

2.4.1. Общее описание

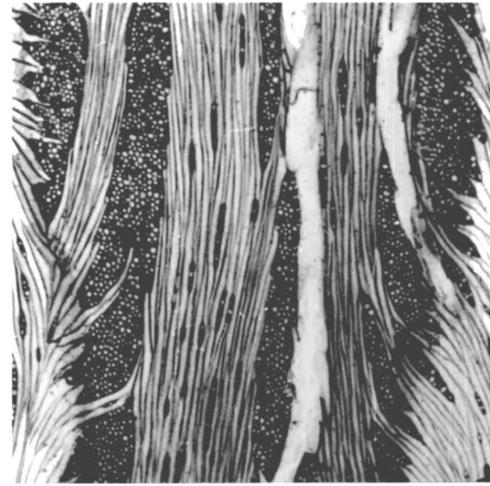
Коммерческое название древесины "птичий глаз" возникло в русском языке, вероятно, как перевод с немецкого – "Vogelaugenahorn" (Wagenführ, 1966). Такое же по смыслу название имеет эта древесина и в английском языке – "Bird-Eye" (Holmberg, 1933; Richter, 1934).

Текстура древесины "птичий глаз" (рис. 5) 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.

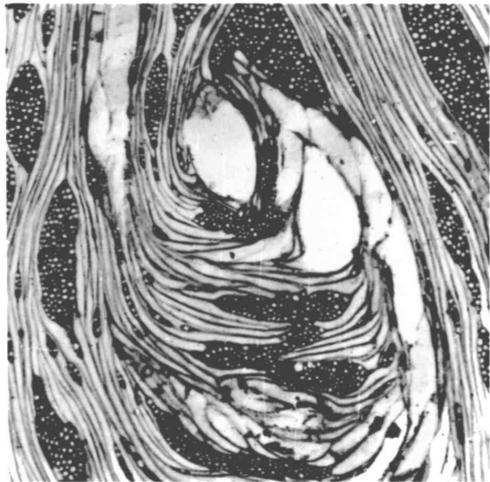
Высокие декоративные свойства этой древесины, а следовательно и ее хозяйственная значимость, привлекли внимание ботаников и лесоводов. Л.Х. Холмберг (Holmberg, 1933) в *Journal of Forestry* изложил свои соображения о причинах формирования текстуры древесины "птичий глаз" у клена сахарного (*Acer saccharum 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 пря-



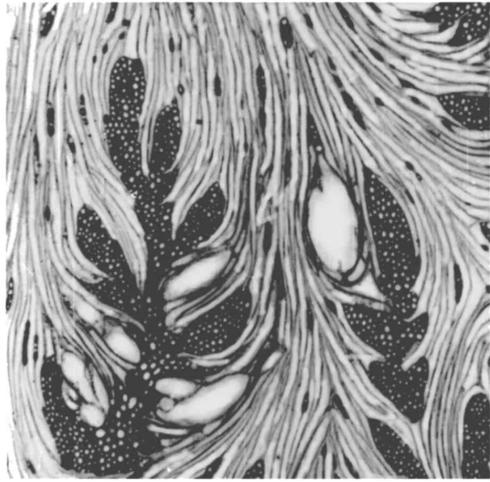
90



91



92



93

Рис. 90-93. Строение бугорчатой древесины явора. Тангентальные срезы, объектив 4х
 Рис. 90. а - "дно" скобообразного углубления (аномальный луч); б - нормальная
 древесина; в - зона нормализации строения
 Рис. 91-93. Форма и расположение лучей в древесине конических выростов

мослойной 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. В это время можно было встретить лишь отдельные упоминания об этом явлении (Лапиров-Скобло, 1959; Wagenführ, 1966) или никак не аргументированные толкования его природы (Ромедер, Шенбах, 1962; Яблоков, 1962). Сведения о более детальных исследованиях этой аномалии появляются в литературе в семидесятых годах. В древесиноведческой работе Х.О. Билса и Т.К. Девиса (Beals, Devis, 1977) отмечено, что "птичий глаз" клена сахарного – часто наблюдаемое явление, причем, характерный рисунок древесины распространен в стволе неравномерно. В процессе лущения заготовок (приготовление облицовочного шпона) этот рисунок может исчезать и вновь появляться в других участках заготовки. При раскалывании такой древесины на тангентальных поверхностях видна ярко выраженная "коническая зубчатость". Величина конусов и соответствующих им углублений широко варьирует, но редко бывает меньше 1,5 мм. Аномальные зоны распространяются по радиусу на несколько годичных приростов. Зоны депрессии (углубления) возникают вследствие местного ингибирования камбия. Упомянутые авторы, ссылаясь на неопубликованные работы и устные сообщения, отмечают, что текстура "птичий глаз" встречается также в древесине ясеня, ореха, березы и других пород.

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. Частота встречаемости углублений в нижней части ствола – 0,5 штук на 1 см², в средней части – 0,3 и в верхней – 0,2 на 1 см². Им отмечено, что в комлевой части стволов текстуре "птичий глаз" сопутствует хорошо выраженная свилеватость, усиливающая на обработанных поверхностях древесины эффект декоративности. Автором изучены физико-механические свойства древесины явора и показано, что узорчатая древесина по некоторым техническим характеристикам достоверно отличается от прямослойной.

Проведенные исследования пока не позволяют с достаточной уверенностью объяснить 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.

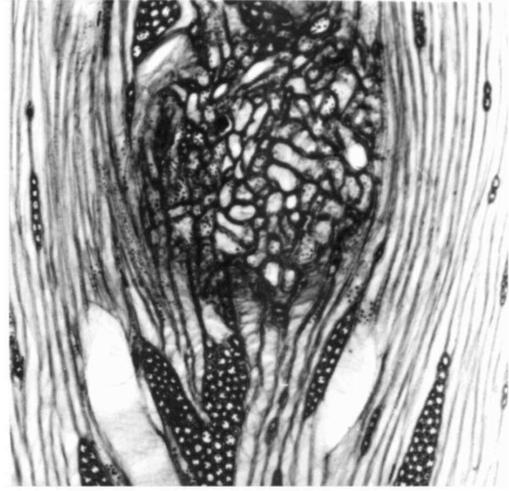
Детальное обследование древостоев с участием явора в Карпатах и на Северном Кавказе показало, что запасы древесины с текстурой "птичий глаз" в наших лесах незначительны, на грани исчезновения, поэтому необходимы срочные меры по охране и искусственному разведению явора с этим хозяйственно ценным признаком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

2.4.2. Строение древесины

Анатомические исследования древесины явора с текстурой древесины "птичий глаз" показали, что, несмотря на некоторое своеобразие, про-



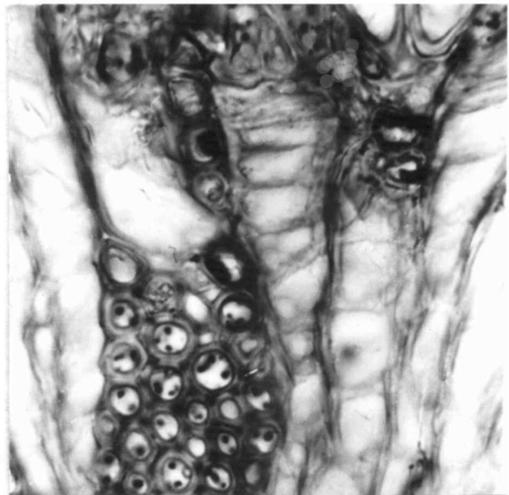
94



95



96



97

- Рис. 94. Характерные углубления на поверхности коры у явора с хорошо выраженной текстурой древесины "птичий глаз"
- Рис. 95-96. Этапы расширения аномального луча, состоящего из лучевой паренхимы и прозенхимных клеток. Тангентальные срезы, объектив 40х
- Рис. 97. Фрагмент рис. 95. Нелигнифицированные стенки прозенхимных клеток. Превращение лучевой паренхимы в либриформ в процессе дифференциации. Объектив 40х

цесс 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 (рис. 97). 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 (рис. 95-96).

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 (Новицкая, 1997, 1998), 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 элементы проводящей ткани.

В результате структурных изменений ограниченного участка меристематической ткани в древесине формируется аномальный луч, состоящий из живых паренхимных клеток и прозенхимных элементов, теряющих протопласт (рис. 95). 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 периклинальных делений на месте возникших в луче прозенхимных клеток могут появиться паренхимные, а вместо участка паренхимных могут сформироваться клетки, внешне сходные с либриформом (рис. 97).

В месте образования аномального луча или группы аномальных лучей замедляется прирост древесины, возникает ямчатость стебля. В отличие от рассмотренных ранее случаев, углубления на поверхности древе-

синного 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 форму, близкую к веретеновидной.

После образования паренхимной прослойки аномальный луч в процессе дальнейшего радиального прироста уменьшается или расчленяется на несколько мелких аномальных лучей (рис. 98). По мере увеличения поверхности ствола дочерние аномальные лучи обычно расходятся и сами становятся центрами аномальных участков древесины (рис. 99).

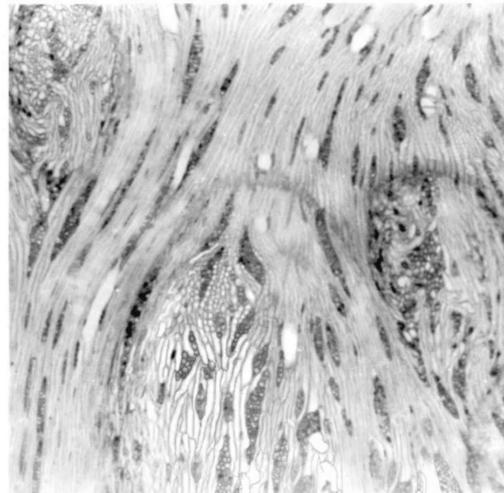
Нормализация строения в зоне радиального продолжения структурной аномалии обычно не бывает полной. Аномальные лучи после расчленения их прозенхимными элементами распадаются на мелкие лучи неправильной формы. Волокнистые элементы своим расположением образуют на тангентальных срезах всевозможные спирали 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 (рис. 97). 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 аномального роста.

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 (рис. 100). На анатомическом уровне эти различия не столь существенны (Коровин и др., 1985).



98



99



100



101

Рис. 98-101. Строение древесины кленов с текстурой "птичий глаз": 98 - явор, аномальный луч, расчлененный прозенхимными элементами, объектив 10х; 99 - явор, группа аномальных участков древесины, возникшая в результате расщепления одного аномального луча, объектив 4х; 100 - макроструктура своеобразного "птичьего глаза" у клена Траутфеттера на Северном Кавказе (негатив С.В. Шувалова); 101 - Аномальный луч в древесине клена маньчжурского, два центра структурных аномалий внутри одного широкого луча, объектив 10х

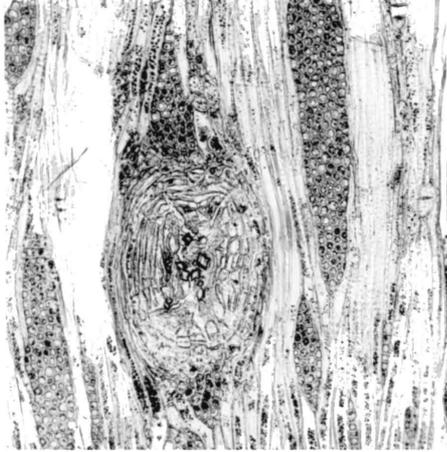
Зная, что текстура древесины типа “птичий глаз” может формироваться, по крайней мере, у трех видов клена, включая североамериканский клен сахарный, мы предположили, что такая же древесина может быть обнаружена и у некоторых других представителей этого рода. Предпринятые поиски увенчались успехом. Сначала 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. platanooides 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.

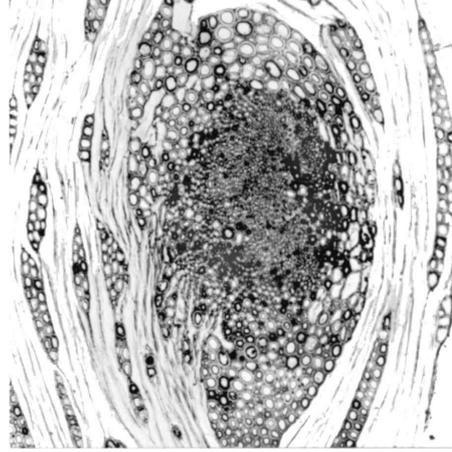
Дальневосточный “птичий глаз” своеобразен и анатомическим строением. Аномальные зоны в древесине явора, как было отмечено, формируются в процессе разрастания луча или объединения нескольких соседних расширяющихся лучей. У клена маньчжурского аномальные зоны занимают обычно лишь часть одного луча (рис. 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 (рис. 102-105).

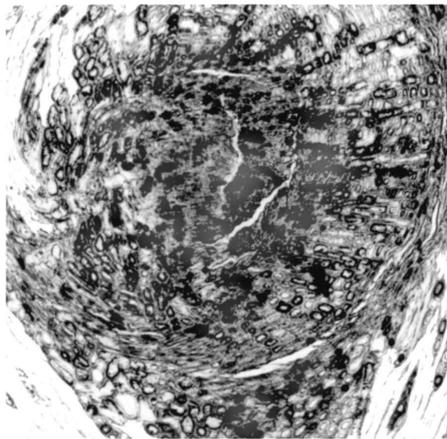
Аномальная древесина клена остролистного по макроструктурным признакам отличается от ранее описанных. В древесине остролистного клена зоны замедленного прироста крупнее, чем у явора и расположены неравномерно, на большом удалении друг от друга. Анатомическая картина возникновения и развития аномальных зон древесины вплоть до образования паренхиматизированного участка внутри широкого луча близко соответствует аналогичным изменениям у явора (рис. 103). 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.



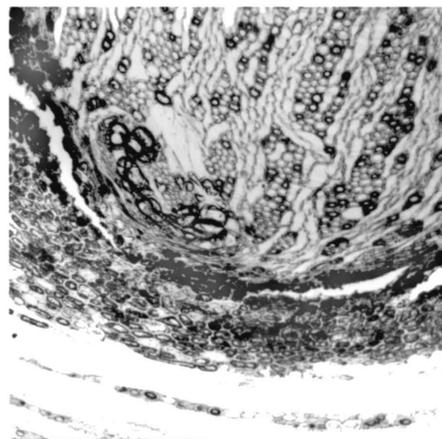
102



103



104



105

Рис. 102. Аномальный луч в древесине клена маньчжурского, напоминающий поперечный разрез ветви. Тангентальный срез, объектив 10х

Рис. 103-105. Тангентальные срезы, объектив 4х. Последовательные изменения аномального луча в древесине клена остролистного, луч превращается в подобие следа ветви

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 (рис. 104) 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 беседе с одним из авторов этой книги.

3. ОБЗОР ИЗМЕНЕНИЙ В СТРОЕНИИ ДРЕВЕСИНЫ, СВЯЗАННЫХ С ЛУЧЕВЫМИ АНОМАЛИЯМИ

3.1. СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Рассмотренные в предыдущей главе частные случаи образования аномальных древесин по макроструктурным признакам связаны с появлением на поверхности древесинного цилиндра локальных зон замедленного прироста, т.е. связаны с синдромом ямчатости стебля. Ямчатость, по нашим наблюдениям, может ассоциироваться с местным аномальным разрастанием, увеличением диаметра, ствола или ветви, как это наблюдается у некоторых форм карельской березы, у сосны обыкновенной при образовании наплывов, у некоторых видов древесных растений при несовместимых прививках в месте контакта подвоя и привоя. Ямчатости может сопутствовать и незначительное увеличение диаметра ствола, которое нельзя считать аномальным, например, утолщение комлевой части ствола некоторых грубых форм березы повислой. Вместе с тем наблюдаются случаи, когда ямчатость ассоциируется и с обратным явлением – некоторым замедлением радиального прироста, например, у кленов явора и сахарного с текстурой древесины "птичий глаз". Таким образом, местное замедление радиального прироста древесины при синдроме "ямчатости стебля" у древесных растений не всегда сопровождается аномальным увеличением диаметра стебля, хотя в большинстве случаев такая связь существует. Других

особенностей внешней морфологии, коррелирующих с ямчатостью стебля, мы не выявили.

Синдром ямчатости стебля во всех случаях его проявления сопровождается вполне определенными изменениями в строении древесины. Сопоставляя результаты наших исследований с данными литературы, нетрудно заметить, что основные микроструктурные изменения сводятся к нарушению строения лучей или, может быть, к определенному направлению их преобразования, сопровождающегося локальным замедлением радиального прироста древесины (Коровин, Курносков, 2000 в).

Сравнивая древесину карельской березы, наплывов на стволах и ветвях сосны обыкновенной, древесину грубокорой березы повислой в комлевой части ствола, ямчатую древесину ольхи серой, бугорчатую древесину явора, древесину с текстурой "птичий глаз" четырех видов клена, включая североамериканский клен сахарный, ямчатые участки стволов ореха грецкого и некоторых плодовых деревьев в зоне контакта компонентов несовместимых прививок, древесину некоторых цитрусовых с ямчатостью, вызываемой вирусной инфекцией, и другие проявления ямчатости стебля, для которых в литературе имеются данные об анатомических изменениях, мы можем выделить ряд принципиальных общих черт формирования и строения аномальной древесины, проявляющихся независимо от вида растения и самих денормализующих, вызывающих эти изменения, факторов.

В каждом рассмотренном нами или взятом из литературы примере формирование аномальных участков древесины начинается с соответствующих изменений в камбиальной зоне.

Первым признаком развития аномалии, распознаваемым с помощью светового микроскопа, является нарушение в строении лучей. Один луч или группа соседних лучей в процессе радиального прироста быстро увеличиваются в тангентальной плоскости. При этом среди составляющих расширяющиеся лучи паренхимных клеток появляются прозенхимные элементы, не имеющие протопласта. Ориентация каждой включенной в луч прозенхимной клетки с первого взгляда представляется случайной, однако, изучение серий срезов показало, что прозенхимные элементы аномальных лучей в своей пространственной организации подчинены лучу, а не осевым структурным элементам стебля. При этом следует отметить, что аномальность в строении луча менее заметна на поперечных и радиальных срезах, нежели на тангентальных. Объясняется это тем, что анатомические изменения при аномальном приросте древесины происходят главным образом за счет нарушений ориентации ложнопоперечных перегородок, а также частоты антиклинальных делений. Характер периклинальных делений при этом остается практически неизменным.

Частные случаи развития ямчатости могут различаться по форме аномальных лучей, их размерам, протяженности в радиальном направлении, однако, всегда на каком-то этапе радиального прироста аномальный луч превращается в скопление живых паренхимных клеток, напоминающее очаг меристематической ткани. В течение определенного времени эта

паренхима остается недифференцированной. Иногда такая прослойка паренхимы формируется в течение целого вегетационного периода, например, у карельской березы. В дальнейшем паренхима в аномальной зоне может так или иначе дифференцироваться: меняется окраска и оптическая плотность протопласта, отдельные клетки могут увеличиваться в размерах, а их стенки одревесневать; некоторые клетки склерифицируются. У карельской березы, у грубокорой березы повислой отдельные участки живой тонкостенной паренхимы в аномальных зонах остаются недифференцированными. В массе таких недифференцированных клеток встречаются одиночные склереиды или небольшие скопления склереид. Подобные группы клеток иногда принимают за вросший в древесину луб (Алексеева, 1962 б, 1964; Дрейман, 1974 б).

Превращение аномального луча в паренхимную прослойку во всех случаях проявления ямчатости стебля является кульминационным пунктом развития локальной аномальной зоны. В процессе дальнейшего радиального прироста древесины стебля структурная организация аномальной зоны постепенно нормализуется, при этом аномальный луч расчленяется трахеальными элементами на множество мелких, относительно нормальных, лучей, или же исходный большой аномальный луч расчленяется на несколько (два-три) производных аномальных луча, каждый из которых развивается далее по выше описанной схеме. Иногда в зоне радиального продолжения аномального луча дифференцируются структуры, в той или иной степени напоминающие следы ветви.

Наши наблюдения показали, что локальное замедление радиального прироста при синдроме ямчатости стебля происходит не за счет сокращения числа периклиналильных делений в камбии и, тем более, не за счет его отмирания, как полагают некоторые исследователи (Алексеева, 1964; Дрейман, 1974 а, б), а вследствие меньшего растяжения в радиальном направлении производных камбиальных инициалей.

В процессе нормализации строения «ямка» на поверхности древесинного цилиндра нивелируется далеко не сразу, так как в зоне, являющейся продолжением аномального луча, рост растяжением постепенно достигает нормального уровня, но не превышает его. Членики сосудов, больше, чем другие элементы древесины увеличивающие свой диаметр в процессе дифференциации, полностью отсутствуют в аномальных лучах и появляются последними в процессе нормализации строения древесины.

Таким образом, отбрасывая детали и частности, характеризующие конкретные аномальные древесины, морфологическую картину развития синдрома ямчатости стебля можно описать следующим образом.

Нарушение ритма и направления антиклиналильных делений в локальном участке камбиальной зоны приводит к ряду последовательных изменений в строении древесины – возникает аномальный луч, включающий на первых этапах аномального изменения трахеальные элементы. В процессе дальнейшего радиального прироста древесины стебля аномальный луч расширяется и превращается в прослойку паренхимы. Далее, также в ходе

радиального прироста в аномальной зоне или начинается нормализация строения, или же расширившийся аномальный луч расщепляется на два и более дочерних (рис. 106).

Наши наблюдения и анализ данных литературы показали, что такая последовательность структурных изменений справедлива для любого случая проявления ямчатости стебля. Описанная последовательность анатомических нарушений приводит в конечном счете к образованию обособленного участка древесины, отличающейся от нормальной строением и ориентацией клеток, все структурные элементы аномального участка в пространственном отношении подчинены не оси стебля, как это наблюдается при нормальном строении, а проявляют относительную упорядоченность вокруг собственной оси, проходящей через центр аномального луча. Иными словами, в аномальных участках древесины, возникающих при развитии синдрома ямчатости стебля, анатомические элементы подчиняются собственной, радиальной относительно оси стебля, пространственной организации.

В некоторых случаях радиальная организация структурных элементов достигает высокой степени собственной внутренней упорядоченности. Довольно ярко это проявляется в древесине типа "птичий глаз" у кленов остролистного и маньчжурского, у которых аномальные зоны на радиальных срезах имеют вид следа ветви.

Аномальные участки, пространственно организованные вокруг собственной оси, развиваются в известной степени независимо от основной, нормальной, части ствола или ветви. Начиная с момента возникновения, аномальные зоны сначала расширяются в радиальном направлении относительно собственной оси, затем, в ходе увеличения диаметра стебля, могут несколько сужаться и вновь расширяться. На определенном этапе развития аномальные участки способны разветвляться. Часть ответвлений со временем исчезают, приобретая нормальное строение, другие – продолжают развитие подобно исходному.

Характерной и весьма существенной, с нашей точки зрения, особенностью аномальных участков древесины является их способность на определенном этапе развития превращаться в скопление недифференцированной паренхимной ткани. Очевидно, камбиальная зона, формирующая аномальный участок древесины, представляет собой в это время нечто подобное меристематическому очагу, формирующему придаточный орган. При образовании придаточных почек у капов березы (Коровин, 1970) очаги меристематической ткани, возникая в камбиальной зоне, пролиферируют затем в сторону флоэмы. Флоэма же в месте заложения придаточной почки практически не содержит механических элементов. При ямчатости стебля во флоэме против аномального луча обычно образуется крупное скопление склерейд (Любавская, 1975 а; Зуихина, 1975; Коровин, Зуихина, 1985; Новицкая, 1997, 1998, 2000) – склерифицируются практически все элементы проводящего луба, включая клетки флоэмных лучей.

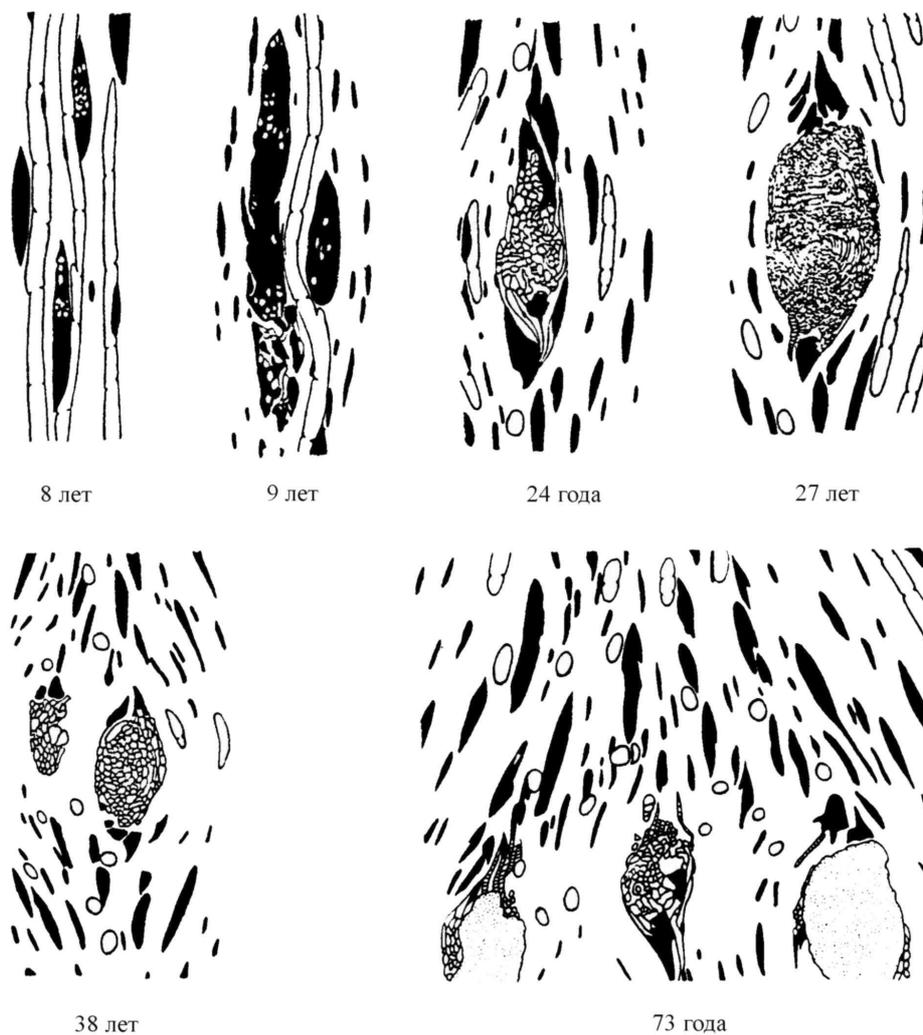


Рис. 106. Фрагменты из серии тангентальных срезов древесины явора с текстурой "птичий глаз". Показанные здесь изменения в строении лучей характерны для многих случаев проявления синдрома ямчатости стебля

Образованию придаточной почки, как и образованию паренхимной прослойки при ямчатости стебля, предшествует возникновение аномального луча. Однако, при заложении придаточной почки камбий в зоне ее формирования образует конический вырост древесины, на вершине которого и располагается почка; при развитии же синдрома ямчатости стебля формированию аномального луча сопутствует локальное замедление радиального прироста древесины. На поверхности древесинного цилиндра появляется углубление, в котором со стороны флоэмы располагается скопление склереид.

Наши наблюдения показали (Коровин, 1970), что во флоэме капов, в зоне возникающих придаточных почек склереиды практически отсутствуют. В случае же ямчатости стебля во флоэме против аномального луча ткани интенсивно склерифицируются. Логично допустить, что возникающие при развитии аномальных лучей скопления мелких паренхимных клеток, сходных по данным световой микроскопии с клетками апикальной меристемы побега, при синдроме ямчатости стебля не превращаются в действующие очаги меристемы из-за низкой концентрации ауксинов. Возникновение группы однородных мелких изодиаметрических клеток в камбиальной зоне можно считать начальным этапом формирования очага меристематической ткани. При синдроме ямчатости стебля дальнейшего развития этот очаг не получает, поэтому против аномального луча развивается не придаточный орган, а углубление на поверхности древесинного цилиндра.

Таким образом, относительная автономность аномальных зон, возникающих при развитии ямчатости стебля, проявляется разносторонне: аномальные участки отличаются от окружающей их нормальной древесины замедленным приростом, своеобразным строением клеток, наличием собственных организующих осей, кроме того, в аномальных участках прослеживается тенденция к заложению собственной образовательной ткани, правда, эта тенденция до конца не реализуется.

Заканчивая рассмотрение анатомических изменений, возникающих в древесине при развитии синдрома ямчатости стебля, мы приходим к выводу, что независимо от факторов, вызывающих денормализацию строения, и от видовых особенностей растений, нарушение строения во всех случаях происходит примерно по одной схеме. Аномально меняющийся луч служит своеобразной организующей осью. Вокруг этой оси формируется расширяющаяся в тангентальной плоскости и меняющаяся в ходе радиального прироста ствола и временами разветвляющаяся аномальная структура с собственной организацией, подчиненной аномально измененному лучу. Эти структурные неспецифические изменения мы предлагаем называть «лучевыми аномалиями».

Можно допустить, что филогенетические корни этой неспецифической структурной реакции уходят к утраченным современными растениями морфологическим признакам, например, связанным с расположением или с характером ветвления. Вместе с тем, весьма вероятно, что эти своеобразные структурные аномалии, в онтогенетических превращениях которых можно усмотреть тенденцию к образованию придаточных орга-

нов, могут и не быть явлением атавистическим – предрасположенность к образованию придаточных органов может стимулироваться непосредственным воздействием каких-то денормализующих начал. Так, сигналом к образованию придаточных почек может служить не только утрата какой-то части кроны, но и другие факторы, влияющие на регуляцию ростовых процессов.

В заключение данного раздела следует добавить, что структурные неспецифические реакции древесных растений на самые различные денормализующие факторы не отличаются разнообразием. Одной из наиболее неспецифических, а следовательно, часто встречающихся ответных реакций, и является морфологическое проявление синдрома ямчатости стебля.

3.2. НАРУШЕНИЕ РЕГУЛЯЦИИ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ

Изучение структурных изменений ткани вполне естественно приводит к вопросу о причинах этих изменений. В некоторых случаях, в том числе и среди упоминавшихся ранее, причины появления ямчатости стебля известны. Так, ямчатость стебля цитрусовых и некоторых других древесных плодовых растений может вызываться вирусом тристезы или *VSP* (вирус ямчатости стебля); известно также, что ямчатая поверхность стебля возникает под воздействием генетических механизмов несовместимости тканей при “зобоватости” стволов, возникающей в зоне несовместимых прививок у яблони, грецкого ореха, некоторых хвойных. Во многих других случаях причина возникновения ямчатости остается неизвестной, как, например, у ольхи, у кленов с древесиной “птичий глаз”; не известно, что такое карельская береза. Очевидно и пути передачи информации от денормализующего начала во многих случаях различны. Однако, мы полагаем, что все пути в конечном счете приводят к системе, контролирующей процессы роста и дифференциации.

Не проводя специальных физиологических исследований, мы предприняли попытку объяснить результаты анатомических наблюдений с позиций физиологии, опираясь на соответствующие авторитетные источники.

Первыми возникают два взаимно связанных вопроса: какие нарушения регуляции ростовых процессов приводят к образованию аномальных лучей, и чем контролируется частота и относительная равномерность их распределения по поверхности древесинного цилиндра в участке стебля с аномальным строением? Можно сказать заранее, что для однозначного ответа на эти вопросы сведений о регуляции камбиальной активности пока недостаточно. Запасы знаний в этой области позволяют лишь предполагать направление изменений физиологических и биохимических процессов.

Установлено, что начало деятельности камбия и поддержание его в состоянии активности контролируется ауксинами, синтезирующимися в апексах побегов. Скорость синтеза и транспортировки ауксинов, а также направленность их регуливающей рост и дифференциацию функции, модифицируют другие регуляторы роста – гибберелины, абсцизовая кислота

и этилен (Wareing et al., 1964; Jacobs, McCready, 1967; Tomaszewsky, 1978; Jacobs, 1984; Matthys, Scott, 1984). Образующийся в апикальных меристемах корней фитогормон – цитокинин, передвигаясь по стеблю акропетально, наряду с ауксинами принимает участие в регуляции деятельности камбия. Взаимодействие передвигающихся базипетально ауксинов сдвигающимися навстречу цитокининами определяет статус боковых ветвей и корней (Matthys, Scott, 1984; Wareing, Phillips, 1981), осуществляя так называемое апикальное доминирование.

Показано, что ростовые вещества, в частности абсцизовая и гибберелловая кислоты, способны ингибировать и даже изменять процесс транскрипции, т.е. активно влиять на РНК (Domes, Northcote, 1985), и таким путем, вероятно, оказывать воздействие на течение некоторых формообразовательных процессов.

Здесь же следует добавить, что общепринятые представления о регуляции камбиальной активности ростовыми веществами отражают лишь определенный этап исследований. Дальнейшее изучение этого вопроса может внести существенные поправки. Например, работами Р.А.Сейвиджа и П.Ф.Варинга (Savidge, Wareing, 1984) показано, что максимальная концентрация ИУК в камбиальной зоне ствола, хвое и апексах побегов *Pinus contorta* наблюдается в середине лета, а не в период активации роста побегов. Весенняя реактивация камбия начиналась за несколько недель до распускания почек и никак не совпадала с повышением концентрации ИУК. Кроме того, авторы не наблюдали ни акропетальной, ни базипетальной прогрессии в реактивации камбия.

Разумеется, отдельные наблюдения еще недостаточны для полного отрицания сложившихся представлений, поэтому наши дальнейшие рассуждения будут основываться на наиболее распространенной точке зрения.

Учитывая основные положения из учения о регуляции ростовых процессов, можно предположить, что ритм и интенсивность деления камбиальных инициалей в каждой конкретной точке камбиальной зоны определяются сигналами, поступающими из апикальных меристем. В таком случае при формировании аномальных древесин к определенным лучевым инициалам, расположенным в камбии с определенной упорядоченностью, поступает искаженная информация, преодолевающая в крупных деревьях громадные расстояния и никак не влияя в процессе транспортировки на нормально дифференцирующиеся ткани. Известно, например, что равномерно расположенные по поверхности древесинного цилиндра аномальные зоны у явора с текстурой древесины "птичий глаз" образуются в нижней и средней частях ствола. В верхней же части и на ветвях аномальные зоны древесины практически не встречаются (это в основном относится и к карельской березе). Стало быть, искаженная информация, никак не меняясь и не влияя на ткани ветвей и верхней части ствола, достигает строго определенных участков камбиальной зоны в нижней части ствола и вызывает там образование аномальных лучей. Совершенно очевидно, что такое предположение следует признать, по крайней мере, мало вероятным.

В добавление к высказанному следует учесть еще одно обстоятельство. В морфологически нормальной древесине структурные элементы расположены не случайно, а с определенной упорядоченностью, иногда очень строгой, например, клетки вазицентрической паренхимы. Вряд ли можно допустить, что последовательность образования того или иного структурного элемента из каждой материнской клетки ксилемы в любом участке ствола или ветви строго контролируется апексом верхушечного побега.

Вместе с тем радиальный прирост ствольной древесины лесных древесных растений отличается равномерностью как по окружности ствола, так и по всей высоте дерева. Равномерность прироста обеспечивает формирование близкой к цилиндрической форме ствола у деревьев, произрастающих в высокополнотных сомкнутых древостоях. Величина радиального годичного прироста ствольной древесины достоверно больше средней лишь в верхней части ствола молодых, интенсивно растущих, деревьев и в комлевой части старых растений с замедленным приростом массы ствольной древесины. Наблюдающееся при нормальном росте незначительное варьирование величины годичного прироста в пределах одного годичного слоя происходит главным образом за счет изменения диаметра осевых структурных элементов, но не за счет увеличения или уменьшения их числа в радиальном ряду. Эта закономерность хорошо прослеживается в древесине хвойных. Существенное изменение числа клеток в радиальном ряду трахеид наблюдается лишь в некоторых случаях, например, при частичном выпадении годичных колец под влиянием неблагоприятных факторов среды.

Равномерность формирования радиального прироста по всей поверхности древесинного цилиндра говорит о строгой организованности частоты и ритма периклиналильных делений камбиальных инициалей в любом участке ствола. Очевидно, такая организованность камбия в любой точке стебля древесного растения может объясняться координирующим действием апикальных меристем, апикальным доминированием.

Таким образом, напрашивается вывод, что периклиналильные деления камбиальных инициалей в любом участке стебля древесного растения подчинены регулирующему влиянию апикальных меристем, антиклиналильные же деления подвержены влиянию дополнительной регулирующей системы.

Относительная независимость от апикального доминирования наблюдается и в процессе дифференциации производных камбия. Относительная потому, что единому для всего стебля организующему началу подчинены важнейшие сезонные изменения в структуре годичного слоя древесины, например, образование поздней древесины, при котором наблюдается общее для всего стебля изменение характера дифференциации или образование у соответствующих видов кольца сосудов в ранней древесине и так далее.

Независимость дифференциации производных камбиальных инициалей проявляется в том, что каждый участок формирующейся древесины имеет свою последовательность образования тех или иных структурных

элементов. Особенно явно это проявляется у покрытосеменных, у которых одна и та же веретеновидная инициаль в определенной последовательности, свойственной только данной конкретной зоне, дает начало членам сосудов, клеткам тяжелой паренхимы, сосудистым трахеидам, волокнам либриформа. Мы полагаем, что апикальные меристемы не могут осуществлять контроль, обеспечивающий последовательность дифференциации всех материнских клеток ксилемы, необходимую для поддержания нормального анатомического строения древесины.

Очевидно также, что частота антиклинальных делений и направление закладывающихся в процессе деления перегородок в каждом участке камбия тоже относительно независимы от регулирующего влияния апикальных меристем. Относительно потому, что увеличение поверхности ствола или ветви, происходящее вследствие антиклинальных делений, связано прямой функциональной зависимостью с величиной радиального прироста, а следовательно, с частотой периклинальных делений. Независимо же потому, что необходимость возникновения нового луча или превращения лучевой инициали в веретеновидную в каждом конкретном участке камбия определяется только местной ситуацией, но не общим состоянием растения.

Исходя из высказанных соображений, мы пришли к убеждению, что механизм образования аномальных лучей и серия последовательных анатомических изменений древесины, свойственных синдрому ямчатости стебля, можно объяснить лишь с позиций, поддерживающих представление об относительной независимости процессов дифференциации производных камбия и антиклинальных делений инициалей от влияния общих для стебля растения организующих начал.

Изложенные соображения об относительной независимости ростовых процессов, связанных с камбиальной активностью, от апикального доминирования мы не считаем совершенно оригинальными. Аналогичные мысли высказаны некоторыми физиологами. П.Ф. Варинг и Д. Филлипс (Wareing, Phillips, 1981) полагают, что дифференциация камбиальных производных детерминируется возможностями самих клеток, а не какими-то внешними агентами вроде гормонов, хотя последние, особенно ИУК и гибберелины, необходимы для деления в камбии и последующей дифференциации производных. Д.Филипсон и П.Коутс (Philipson, Coutts, 1980), не отрицая теорию гормонального контроля, считают, что камбиальная активность регулируется более широким спектром факторов.

Проведенные нами анатомические исследования и анализ данных литературы дают основание считать, что структурные изменения древесины при ямчатости стебля возникают вследствие местного нарушения контроля антиклинальных делений и дифференциации производных камбия. Контроль периклинальных делений при этом практически не нарушается, во всяком случае, частота деления камбиальных инициалей в зоне развития аномального участка не отличается от частоты делений в нормальной зоне, прилегающей к аномальному участку.

Какие же именно нарушения регуляции ростовых процессов приводят к возникновению ямчатости стебля? Результаты некоторых исследований позволяют строить более или менее обоснованные предположения о некоторой направленности гормональных нарушений при аномальном росте.

Идея о решающей роли нарушения баланса ростовых веществ при формировании аномальной древесины карельской березы находит свое развитие в работах Воронежской школы анатомов (Косиченко, Щетинкин, 1982, 1987а, б; Косиченко и др., 1983; Щетинкин, Косиченко, 1983, 1988, 1992; Щетинкин, 1985, 1988). В частности, они обратили внимание на то, что аномальные лучи возникают по окружности стебля карельской березы не в любом месте, а лишь там, где они непосредственно примыкают к листовым следам побега. На этом основании высказывается предположение, что их образование связано с ростовыми веществами, синтезируемыми в листьях стебля и побегов растения. Об этом же, по мнению авторов, свидетельствует и то, что далее вниз по стеблю аномальные лучи и зоны наиболее активного образования древесины приурочены к местам слияния проводящих путей растительного организма (побег–ветвь, ветвь–ствол), по которым как раз и осуществляется транспорт фитогормонов. Заложение дополнительных лучей в стволах взрослых деревьев происходит уже в связи с распределением фитогормонов, в частности ауксина, и ингибиторов в зоне проводящей флоэмы и по кольцу камбия. Более того, высказывается предположение, что по тем или иным гистологическим изменениям в этих зонах можно судить о путях перемещения ростовых веществ, вызывающих аномалии структуры древесины. Локальные метаморфозы клеток древесины также связаны с периодом естественной перестройки гормонального обмена растений и приурочены к местам формирования ранней и поздней древесины. Нарушением гормонального обмена, считают авторы, объясняется изменение активности не только лучевых, но и веретенных инициалей, которые в межаномальных зонах формируют более или менее широкие годичные слои древесины. Высказывается предположение, что та же причина лежит в основе формирования ложных годичных слоев древесины, связанного с временным, один–два раза за вегетационный период, прекращением деятельности камбия. Следует отметить, что в доказательство своих предположений авторы приводят положительные результаты экспериментов по индукции формирования аномалий древесины путем инъекций в камбий гетероауксина, а также данные количественного определения гетероауксина, показавшие его более высокое (в 1.8 раза) содержание в местах утолщений и наплывов ствола карельской березы (Щетинкин, 1988).

Рядом опытов (Philipson, Coutts, 1980) показано, что в древесине сеянцев *Picea sitchensis* лучи претерпевали существенные изменения под воздействием цитокинина (бензил-аминопурина). Если в нормальной древесине лучевая паренхима составляет 6% объема, то после искусственного добавления цитокинина доля лучевой паренхимы возросла до 31%. Искусственное добавление индоллил-уксусной кислоты вместе с гетероауксином

и той же кислоты с бензил-аминопурином давало значительно меньшее прибавление доли лучевой паренхимы. Авторами работы установлено, что под действием цитокинина меняется не только объем лучевой паренхимы, но и форма лучей в плоскости тангентального среза. Лучи становятся веретеновидными, многорядными. Кстати, именно эти наблюдения привели Д. Филлипсона и М. Коутса, к мысли о том, что камбиальная активность регулируется не только апикальными меристемами, но более широким спектром факторов.

Таким образом, имеются прямые указания, что повышение концентрации цитокинина вызывает в некоторых случаях образование аномальных лучей. Следует, однако, учесть, что в опытах упомянутых исследователей ланолиновая паста с ростовыми веществами накладывалась на декапитированные стебли, то есть при этом невольно нарушалось апикальное доминирование и, скорее всего, столь существенные изменения лучей были результатом двойного денормализующего воздействия: избыток цитокинина повлиял на лучевую паренхиму при снятии апикального доминирования. Кстати сказать, в этой же работе отмечено, что сочетание ИУК + БАП дало наименьшее изменение процента лучевой паренхимы.

Ряд других наблюдений может служить косвенным подтверждением данных о влиянии цитокинина на изменения лучевой паренхимы при ослабленном апикальном доминировании. Известно, что у крупных деревьев с возрастом апикальное доминирование ослабевает. Это отмечено, в частности, у явора (Wareing, Phillips, 1981). Естественно, заметнее всего это нарушение должно проявляться в нижних участках ствола, наиболее удаленных от апикальных меристем и корней, и кроны. Если допустить, что в камбии комлевой части ствола ауксинов меньше, чем в выше расположенных участках стебля, а цитокининов из-за близости к корневой системе соответственно больше, то нетрудно объяснить, почему аномалии типа "птичий глаз" возникают обычно только у взрослых деревьев и преимущественно в нижней части ствола. Примечательно, что в нижней части ствола образуется и бугорчатая древесина у явора, и ямчатая древесина у грубокорой березы повислой, и ямчатая древесина ольхи серой. В комлевых участках ствола обычно наблюдаются и другие, не рассматриваемые здесь, отклонения от нормального строения древесины, связанные с лучевыми аномалиями. О повышенной встречаемости структурных аномалий древесины в нижних участках ствола имеются многочисленные сведения в древесиноведческой литературе (Перельгин, 1957; Уголев, 2001 и др.).

В литературе имеются указания на то, что изменение размеров лучей происходит под влиянием этилена. Так, наложение этилена в виде повязки с этрелом (2-хлорэтилфосфиновая кислота, синтетический регулятор роста) приводило к укрупнению лучей у *Pinus radiata* (Barker, 1979), *P.halepensis* (Yamamoto, Kozlowski, 1987a) и *Acer platanoides* (Yamamoto, Kozlowski, 1987b). R.A.Savidge (1988) высказал обобщающее мнение о том, что этилен, очевидно, является основным контролирующим фактором при увеличении размеров лучей.

Поскольку укрупнение лучей связано с превращением веретеновидных инициалей в лучевые по краям существующих лучей то, считают S.Lev-Yadun и R.Aloni (1992, 1995), именно эти морфогенетические реакции, по видимому, и контролирует этилен. С другой стороны, предположили они, этилен также может быть сигналом и для инициации новых лучей.

Этилен представляет собой класс фитогормонов, оказывающий на рост ингибирующее действие. Известно взаимодействие этилена с ауксином: ИУК, особенно в большой концентрации, стимулирует биосинтез этилена, этилен, в свою очередь, задерживает как биосинтез, так и транспорт ИУК. Такие отношения гормонов способствуют поддержанию концентрации ИУК в определенных пределах (Libbert, 1974). Нарушение полярного транспорта ауксина вызывает его радиальный поток, который, по мнению S.Lev-Yadun и R.Aloni (1992, 1995), стимулирует интенсивное образование и увеличение лучей.

Вопросы регуляции формы лучей детально освещены в работах T.Sachs (1981 a,b, 1984).

Полярный транспорт ауксина и его специфическое действие на пластическую растяжимость клеточной стенки определяют вытянутую форму проводящих элементов и их взаимное расположение в виде вертикально вытянутых тяжей. В индукции дифференциации проводящих элементов ауксин принимает участие наряду с другими факторами, но он является единственным фактором, детерминирующим их ориентацию. Ориентация проводящих элементов отражает направление потока ауксина на клеточном уровне.

Таким образом, проводящие элементы являются своего рода индикатором ориентации потока ауксина. В норме, когда транспорт ауксина имеет направление «побег – корень», проводящие элементы приобретают вытянутую форму, образуя вертикальные тяжи расположенных друг за другом клеток. При нарушении транспорта ауксина ориентация прозенхимных элементов в пространстве отображает изменения в направлении его потока.

Если вернуться к вопросу образования лучей, то по аналогии с проводящими элементами R.A.Savidge и J.L.Farrar (1984) предположили, что веретеновидная, т.е. продольно-удлиненная форма лучей возникает в ответ на полярный транспорт ауксина. S.Lev-Yadun и R.Aloni (1991 b) пришли к такому же выводу на основе экспериментов, в которых в результате нарушения аксиального потока ауксина форма лучей сильно изменялась в зависимости от изменения ориентации потока. Вместе с тем они считают, что этилен влияет на размер существующих и заложение новых лучей через его известное (Mattoo, Aharoni, 1988) негативное влияние на полярный транспорт ауксина.

Рассматривая роль фитогормонов в индукции заложения и регуляции размеров и формы лучей необходимо иметь в виду, что некоторые из них, в частности ауксин, обладают сильным аттрагирующим действием, притягивая ассимиляты. Ассимиляты поступают к потребляющим их тка-

ням и органам в основном в виде сахарозы. Согласно последним данным сахараза обладает сильным морфогенетическим эффектом, благодаря чему ее причисляют к гормоноподобным веществам. На возможное значение избыточного содержания сахарозы и взаимосвязи между уровнем содержания сахарозы и ауксина в тканях при формировании структурных аномалий ствола карельской березы указывается в работах Л.Л.Новицкой (1996 а, б, 1997, 1998, 2000), подробно рассмотренных в разделе 2.1.4 настоящей книги. В связи с предметом обсуждения представляется интересным тот факт, что среди древесных растений наиболее высокое содержание сахарозы характерно для сока березы и клена (Филиппович, 1999), т.е. именно тех двух древесных пород, у отдельных видов и форм которых часто наблюдается ямчатость стебля.

При описании анатомических изменений, сопутствующих лучевым аномалиям, мы неоднократно подчеркивали, что аномальные лучи в своем развитии проявляют тенденцию к превращению в скопление мелкоклеточной паренхимы, морфологически сходной с тканью конуса нарастания верхушки побега. Было также высказано предположение, что образование скопления паренхимы в камбиальной зоне по существу начальная стадия заложения меристематического очага. В связи с этим возникает вопрос, какие регуляторные механизмы вызывают паренхиматизацию? И далее – что мешает скоплению мелкоклеточной паренхимы в камбиальной зоне превратиться в действующий очаг меристематической ткани?

Причины паренхиматизации тканей, по нашему убеждению, лежат не только в физиологических явлениях, вызывающих структурные аномальные изменения, но и в общей тенденции тканей высших растений утрачивать функциональную специализацию и превращаться в недифференцированную паренхиму под воздействием любого денормализующего начала, если только последнее не имеет направленного формообразовательного влияния.

Синонимом паренхиматизации во многих случаях можно назвать нарушение дифференциации. Паренхиматизация древесины может происходить за счет образования скоплений тяжелой паренхимы, за счет увеличения размеров лучей и их доли в древесине и, наконец, за счет паренхиматизированных зон, состоящих из мелких изодиаметрических клеток. Последний тип паренхиматизации следует рассматривать как крайнюю степень дедифференциации.

Можно привести множество примеров паренхиматизации, происходящей под воздействием самых разных факторов: образование каллюсов при заживлении механических повреждений и морозобойных трещин, пролиферация паренхимной ткани при воздействии гербицидами и искусственными регуляторами роста, образование опухолей, галлов, начальные стадии заложения придаточных органов и так далее.

Таким образом, паренхиматизация древесины вследствие нарушения дифференциации – неспецифический ответ на разнообразные воздействия, неспецифически нарушающие регуляцию ростовых процессов.образова-

ние аномальных лучей мы рассматриваем как один из частных случаев такой ответной реакции.

Ответ на вторую часть вопроса: "Что приводит к нормализации строения после образования скопления паренхимы в аномальном луче?", из-за отсутствия экспериментального материала также может носить лишь характер предположения.

Если принять, что скопление паренхимы, возникающее при формировании аномального луча, представляет собой определенный этап в образовании очага меристематической ткани, а паренхимные клетки очага приобретают не только морфологическое, но и функциональное сходство с клетками апикальной меристемы побега, то можно допустить, что эти клетки способны синтезировать ауксины. В этом случае следовало бы ожидать, что из меристематического очага сформируется конус нарастания придаточной почки. Однако, практически этого не происходит. Скопление паренхимы формируется в течение короткого времени, затем в процессе дальнейшего прироста, в этой зоне дифференцируются сравнительно нормальные лучи и прозенхимные элементы. Что меняет, казалось бы, явно наметившуюся тенденцию?

В работе У.П. Джейкоба и Д.Б. Морроу (Jacobe, Morrow, 1957) сказано, что для образования прозенхимного элемента из паренхимной клетки в процессе регенерации необходимо в 14 раз больше ауксина, чем для дифференциации такой же клетки при нормальном росте. Если это положение верно, то перед нормализацией строения в аномальном скоплении паренхимы концентрация ауксинов должна быть значительно выше, чем в окружающей нормальной части камбия. В данном случае мы имеем опять-таки косвенное подтверждение тому, что возникающая в камбиальной зоне аномальной паренхимы способна синтезировать или накапливать ауксины.

Так что же мешает превращению аномального скопления паренхимы в настоящий очаг меристематической ткани? Вероятнее всего – апикальное доминирование, лимитирующее развитие боковых побегов. Несмотря на ослабление апикального доминирования с возрастом, у старых деревьев этот фактор все-таки продолжает контролировать многие ростовые процессы, в том числе и ритм периклиналильных делений. Надо полагать, что система, лимитирующая периклиналильные деления, и служит фактором, не допускающим пролиферации паренхимной ткани в аномальных зонах.

Итак, картина развития аномального участка древесины при синдроме ямчатости стебля в физиологическом аспекте представляется нам следующим образом. Местное, точечное, нарушение баланса регулирующих рост веществ в каком-то участке камбиальной зоны вызывает образование аномально расширяющегося луча. При этом, мы полагаем, основную роль играет сам факт нарушения регуляции, а не специфика воздействия. Расширение луча завершается возникновением в камбиальной зоне скопления мелких изодиаметрических клеток. Обладая некоторыми свойствами апикальной меристемы, аномальное скопление паренхимных клеток приобретает способность синтезировать ауксины. Фактор апикального доминиро-

вания, лимитирующий радиальную пролиферацию образовательных тканей, ограничивает периклиальные деления в аномальной зоне и препятствует дальнейшему развитию меристематического очага. Накопившиеся в аномальной зоне ауксины расходуются в процессе нормализации строения.

Теперь остается высказать наши соображения по поводу ранее поставленных вопросов: как контролируется частота и относительная регулярность распределения аномальных, "ямчатых", участков по поверхности древесинного цилиндра?

В случае развития ямчатости стебля под влиянием патогенных организмов, распределение зон депрессии по поверхности древесинного цилиндра представляется случайным, но далеко не всегда равномерным. Очевидно, в этих случаях распределение аномальных зон зависит, главным образом, от степени зараженности растения и характера рассредоточения патогена. При ямчатости, возникающей под влиянием фактора несовместимости тканей, распределение зон депрессии более равномерно. Распределение же аномальных участков на поверхности древесинного цилиндра карельской березы, явора или сахарного клена иногда представляется совершенно правильным, т.е. соседние аномальные зоны удалены друг от друга на расстояния, которые можно считать практически равными (что особенно хорошо видно на лущеном шпоне).

Детальное гистологическое исследование вторичной ксилемы ряда видов показало, что близость или непосредственный контакт с лучами имеет определенное значение для выживания веретенovidных инициалей в камбии (Bannan, 1951, 1953, 1965; Evert, 1961). Веретенovidные инициали, которые контактировали с лучами, оставались в камбии, тогда как не имеющие этого контакта в большинстве своем элиминировали. На основе этого наблюдения Н. Ziegler (1964) предположил, что поскольку снабжение камбия происходит через лучи, то должна существовать эффективная feedback регуляторная система, обеспечивающая равномерное распределение лучей.

По мнению E. Bünning (1952, 1965), E. Bünning, Sagromsky (1948) равномерное распределение лучей можно объяснить их ингибирующим действием друг на друга. При этом новые лучи могут появляться только тогда, когда тангентальный рост камбия приводит к появлению безлучевых зон.

Экспериментальная проверка гипотезы E. Bünning была выполнена A. Carmi, T. Sachs и A. Fahn (1972). Для изучения дифференциации лучей авторы использовали прием частичного кольцевания, при котором по окружности ствола вырезается полоса коры с оставлением узкой перемычки, соединяющей ткани над и под окольцованной зоной. Поскольку рост в этом случае ограничивается узким мостиком тканей, здесь происходит увеличение камбиальной активности, но нет условий для увеличения расстояния между существующими лучами. Результатом эксперимента явилось увеличение внутри связующей перемычки размеров уже существующих лучей и заложение новых лучей. Полученные данные легли в основу предположения, что лучи являются каналами проведения

предположения, что лучи являются каналами проведения стимулов развития, которые перемещаются между флоэмой и дифференцирующейся ксилемой, и, что оставление узкого мостика тканей приводит к появлению избытка стимула, который вызывает образование новых и увеличение размеров старых каналов для его проведения (Carmi et al., 1972).

Таким образом, было доказано, что гипотеза о существовании вокруг лучей зоны ингибирования, в которой подавляется образование новых лучей (Bünning, 1952, 1965), является неверной. Ей противоречит и тот факт, что лучи часто объединяются как в вертикальном, так и латеральном направлении, их слияние представляет собой обычное явление при образовании агрегатных лучей. Многочисленные примеры этого были приведены ранее при рассмотрении особенностей строения конкретных аномальных древесин, они могут быть дополнены и другими литературными источниками (Krawczynszyn, 1971, 1972; Philipson et al., 1971; Pyszynski, 1972).

В настоящее время признанной является точка зрения, согласно которой строение и распределение лучей объясняется радиальными потоками между флоэмой и ксилемой (Ziegler, 1964; Carmi et al., 1972; Sachs, 1981 a,b; Lev-Yadun, 1998; Lev-Yadun, Aloni, 1991, 1992, 1993, 1995).

Заклучая наш экскурс в область физиологии растений, мы можем сказать, что, если приведенные нами теоретические построения и не являются достаточными для окончательного объяснения механизма аномальных структурных изменений, наблюдаемых в древесине, то они, по крайней мере, могут быть полезными при планировании исследований, направленных на дальнейшее изучение закономерностей аномального роста.

4. РОЛЬ ЛУЧЕЙ В ЗАЖИВЛЕНИИ ПОВРЕЖДЕНИЙ СТЕБЛЯ И ДРУГИХ СЛУЧАЯХ ФОРМИРОВАНИЯ АНОМАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ДРЕВЕСИНЫ

По мнению Р.Блоха (Bloch, 1965) генетическая информация растений содержит программу "нормального" или "типичного" развития и одновременно – программу роста при регенерации. Очевидно, так оно и есть, ибо только наличием генетических предпосылок к нормализации строения после любого рода воздействий, денормализующих структуру ткани или органа, можно объяснить неспецифичность, единую направленность, ответных реакций на различные по характеру повреждения.

В литературе об аномальном росте и регенерации эти явления представляются в той или иной мере связанными (Кренке, 1950; Bloch, 1941, 1952, 1953, 1965), правда, не все авторы усматривают в процессах регенерации черты аномального развития (Dore, 1965). R. Bloch (1965) считает, что определенные отклонения от нормы могут включать в себя феномен регенерации, но чаще, по его мнению, элементы регенерации представляют собой временные отклонения от нормального роста. Во множестве дру-

гих случаев аномальные изменения бывают более глубокими и выражаются в существенных перестройках структуры тканей или органов. Правда, далее в этой же работе сказано, что у растений граница между нормальным и аномальным весьма неопределенна, и в этом смысле “далеко зашедшие” аномалии могут рассматриваться как необходимое, генетически детерминированное, изменение в новой аномальной ситуации. Кстати, стоя на такой позиции, карельскую березу, как и явор с древесиной “птичий глаз”, вполне можно рассматривать как проявление внутривидовой изменчивости.

Разумеется, мы далеки от отождествления понятий “аномальный рост” и “регенерация”, тем более, что регенерация – явление, способствующее восстановлению нормы. И тем не менее, общие для многих случаев аномального роста структурные неспецифические изменения отражают фенотипически ту часть генетической “программы” растения, которая контролирует рост в процессе регенерации.

Как мы уже говорили, аномальные лучи, преобразующиеся в ходе радиального прироста стебля в подобия очагов меристематической ткани, напоминают меристематические очаги, возникающие при заложении придаточных почек на стеблях древесных растений, например, при восстановлении части утраченной кроны. В дальнейшем мы опишем случаи проявления аномальных изменений, близких к изменениям при регенерации, на примерах целого растения или его частей, а в данном разделе, исходя из высказанных представлений и основываясь в основном на литературных сведениях, рассмотрим особенности анатомических перестроек, происходящих в древесине ствола и ветвей в результате различных повреждений.

Реакция древесных растений на механические повреждения давно интересовала фитопатологов, древесиноведов и ботаников. Р. Гартиг (1894), детально изучивший процесс зарастания затесок, обрезанных сучьев, погрызов стволов млекопитающими животными, поранений при подсочке и т.п., рассмотрел этот вопрос с позиций анатомии растений. Он обратил внимание на то, что наибольшей способностью к регенерации обладает камбиальная зона и паренхима древесинных лучей. В его наблюдениях на обнажившейся вследствие повреждения поверхности древесинного цилиндра в период активного роста, после частичного высыхания раны, веретеновидные клетки камбия прекращали деления, лучевые же инициали сохраняли активность. Создалось впечатление, “будто сердцевинные лучи выросли из древесины” (Гартиг, 1894: 178). При неглубоком механическом повреждении, если камбиальная зона на поверхности раны частично сохраняется, и при достаточной влажности внешней среды, зона повреждения, по данным Р. Гартига, покрывается сначала каллюсной тканью, в толще которой вновь дифференцируется камбий, и рана полностью зарастает. В образовании каллюсной ткани активное участие принимают клетки лучевой паренхимы. При недостаточной влажности или в случае глубокого повреждения каллус в виде валика образуется лишь по краю раны. Если рана небольшая – края валика смыкаются и зона повреждения зарастает полностью.

Формирование каллуса и раневой древесины при механических повреждениях стволов и ветвей детально изучено Е. Кюстером (Küster, 1925). Он отмечал, что клетки камбия в зоне повреждения делятся беспорядочно: после серии периклинальных делений следуют многократные мультипликативные деления со случайно ориентированными перегородками. Каллюсная ткань разрастается в основном за счет мультипликативных (антиклинальных) делений. Помимо камбия в образовании каллюсного наплыва принимают участие паренхимные клетки древесины, преимущественно лучевая паренхима. Каллюсные наплывы не имеют определенной формы, их конфигурация зависит от характера раны.

Гомогенность раневого каллуса сохраняется ограниченное время, вскоре в нем дифференцируется лучевая паренхима и короткие трахеальные элементы, собранные сначала в гидроцитные группы. Вблизи гидроцитных групп начинает дифференцироваться раневой камбий, отдельные участки которого постепенно смыкаются не только один с другим, но и с камбием на границе поврежденного участка. После этого формируется раневая древесина.

Расположение элементов в раневой древесине, их форма и относительное содержание паренхимных и прозенхимных клеток существенно отличаются от этих же показателей в нормальной древесине. Преобладают паренхимные элементы и короткие изогнутые трахеиды. Сосуды обычно отсутствуют. По данным Е. Кюстера, первые сосуды в раневой древесине могут возникать из лучевых инициалей раневого камбия. В процессе дальнейшего роста раневой древесины направление клеточных перегородок при антиклинальных делениях постепенно упорядочивается, уменьшается доля участия паренхимных элементов и строение древесины нормализуется.

Р.Блох (Bloch, 1941, 1952, 1965) рассматривает зарастание механических повреждений с анатомо-физиологических и морфогенетических позиций. В частности, он отмечает, что физиологические и структурные изменения вблизи раны приводят к дегенерации и некрозу поврежденных участков ткани, что в свою очередь оказывает формообразующее влияние на соседние с поврежденными клетки. Комплекс изменившихся внешних и внутренних условий вызывает образование меристем и последующую дифференциацию. Дедифференциация клеток при нормальном развитии – явление не частое. Однако, по мнению автора, она играет очень важную роль при заложении феллогена, аномальном утолщении стебля и при регенерации. При развитии раневой реакции дедифференциация элементов происходит под влиянием “раневых гормонов”, вероятно, под их воздействием живые дифференцированные клетки переходят в ювенильное состояние. В опытах с искусственными поранениями показано, что толстостенные лигнифицированные паренхимные клетки утрачивают лигнин, становятся тонкостенными и эмбриональными, способными многократно делиться. Таким образом, сохранившие протопласт дифференцированные клетки высших растений обладают высокими ростовыми потенциалами и

способны переходить в меристематическое состояние при нарушении ростовых корреляций.

Обобщая данные литературы о прививках, Р. Блох (Bloch, 1952) обращает внимание на то, что каллюсная ткань может образовываться не только из камбия, но и из других структурных элементов стебля, в частности, из одревесневших живых клеток древесины и в первую очередь из клеток лучевой паренхимы.

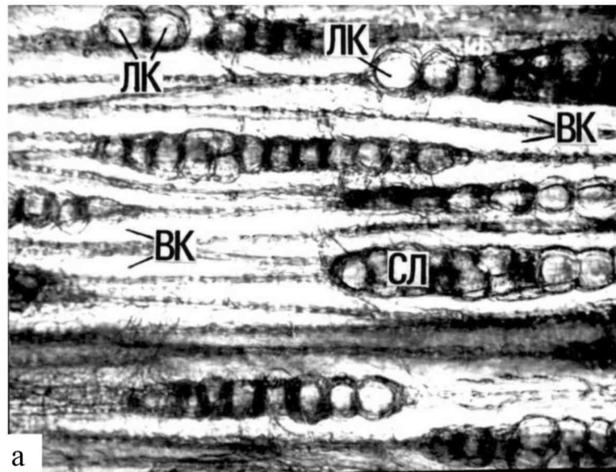
Приведем примеры восстановления механически поврежденных участков стебля из наших наблюдений.

Была изучена регенерация коры у березы повислой (Новицкая, 1987; Novitskaya, 1998 a, b). Эксперименты проводили на 15–20-летних растениях в период активного функционирования камбия. На стволе на высоте 1,3 м. от земли делали четыре глубоких, проникающих в древесину надреза в виде квадрата со стороной 2,0–3,0 см. Пинцетом осторожно удаляли вырезанный участок коры и плотно обматывали ствол в зоне поранения водонепроницаемой липкой лентой. Таким образом, обнаженные ткани ствола предохраняли от высыхания.

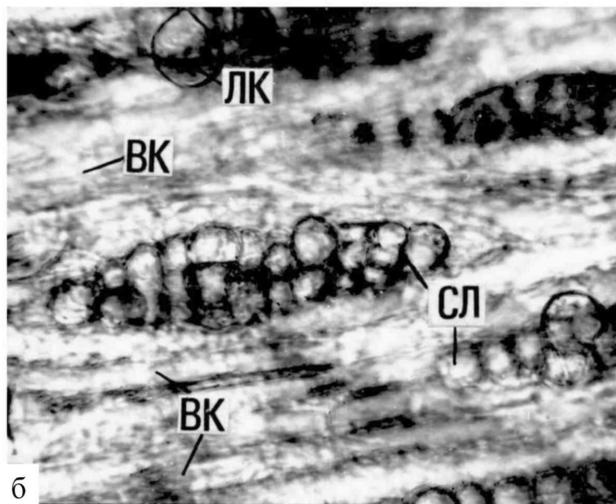
Изучение обнаженных поверхностей показало, что разделение тканей коры и древесины произошло по зоне материнских клеток ксилемы и, следовательно, камбий оказался удаленным вместе с корой.

В течение первых двух суток после поранения на раневой поверхности древесины не наблюдается никаких морфологических изменений. Очевидно, в течение этого промежутка времени происходила глубокая внутриклеточная перестройка, связанная с дедифференциацией клеток и подготовкой их к пролиферации. Первые признаки активности клеток были обнаружены приблизительно через 52–59 ч после удаления коры. При рассмотрении поперечных и тангентальных срезов (рис. 107–108) было установлено, что клетки сердцевинных лучей, которые у березы повислой обычно от одной до трех клеток шириной, начинают сильно увеличиваться в размерах и вырастают над поверхностью древесины. Эти клетки имеют округлую или продолговатую форму, тонкую оболочку и прозрачное цитоплазматическое содержимое; ядра находятся в центральной части протопласта. Одновременно с разрастанием лучевых производных камбия происходят определенные изменения и с веретенновидными клетками, находящимися на обнаженной поверхности древесины.

Следовательно, по времени появления морфологических изменений лучевых и веретенновидных ксилемных производных камбия различий практически не отмечается – у тех и других они наблюдаются через 52–59 часов после нанесения повреждения. Однако необходимо отметить, что видоизменения указанных клеток поначалу осуществляются разными путями. Лучевые производные разрастаются над раневой поверхностью древесины без предварительных делений, тогда как веретенновидные клетки в это время делятся поперечными и антиклинальными перегородками. Лишь после этого начинается разрастание и выпячивание их над раневой поверхностью древесины.

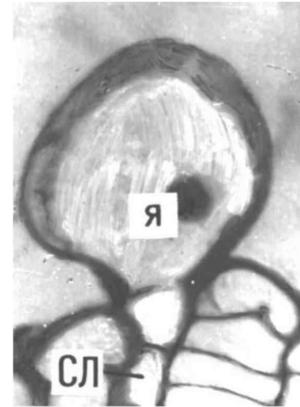


а



б

107



108

Рис. 107. Раневая поверхность древесины после удаления коры. Нефиксированный материал, 10x10x: а - через 54 часа, б - через 59 часов

Рис. 108. Разрастание лучевой производной камбия над раневой поверхностью древесины через 59 часов после удаления коры. Поперечный срез, 10x10x

Необходимость предварительных делений веретеновидных производных камбия можно объяснить, по-видимому, их сильной морфологической специализацией, которая препятствует непосредственному вовлечению этих клеток в процесс образования каллюса.

Описанное разрастание клеток над раневой поверхностью древесины можно рассматривать как образование первичного каллюса, характерной особенностью клеток которого является их очень крупный размер по сравнению с теми клетками, от которых они происходят. Эта фаза заканчивается примерно через 6 суток после удаления коры. Дальнейшее увеличение толщины каллюсного слоя в раневой впадине осуществляется путем активных клеточных делений.

Изучение нарастания каллюса показало, что основная масса клеток появляется в результате активной пролиферации клеток первичного каллюса, образованных лучевыми производными камбия. Участие клеток, возникших из веретеновидных камбиальных производных, незначительно.

На первых этапах образования каллюса деление клеток происходит большей частью неорганизованно, во всех направлениях, в результате заложения периклинальных, антиклинальных и поперечных клеточных перегородок. Вначале клетки располагаются довольно свободно, но увеличение их числа ведет к уплотнению в результате обоюдного давления. В это время в каллюсе начинают выявляться более или менее правильно ориентированные ряды периклинально делящихся клеток.

Наиболее интенсивное нарастание толщины каллюсного слоя наблюдается в течение седьмых – четырнадцатых суток после поранения. За первые четверо суток этого промежутка времени толщина каллюсного слоя увеличивается почти вдвое (рис. 109).

Такая же закономерность в нарастании каллюса наблюдается и на одиннадцатые – четырнадцатые сутки после удаления коры. На этом в основном рост каллюсного слоя в раневой впадине заканчивается, дальнейшее его увеличение становится незначительным. По нашим данным, окончательная толщина этого слоя устанавливается приблизительно на восемнадцатые сутки после поранения и средняя его толщина на поверхности древесины составляет примерно 1,0–1,2 мм. Однако, это не означает прекращения делений каллюсных клеток, которые еще наблюдаются внутри каллюса и ведут к его дальнейшему уплотнению.

При проведении подобных исследований необходимо иметь в виду, что данные по срокам развития каллюса следует рассматривать как ориентировочные, поскольку интенсивность ростовых процессов в очаге поранения находятся в большой зависимости от многих факторов – влияния внешней среды, индивидуальных особенностей дерева, а также постоянно меняющихся в течение периода вегетации физиолого–биохимических процессов, происходящих в дереве.

Как известно, любое повреждение, наносимое растению, вызывает ответную реакцию организма как целостной системы. Очаг поранения становится аттрагирующим (потребляющим) центром, к которому идет уси-

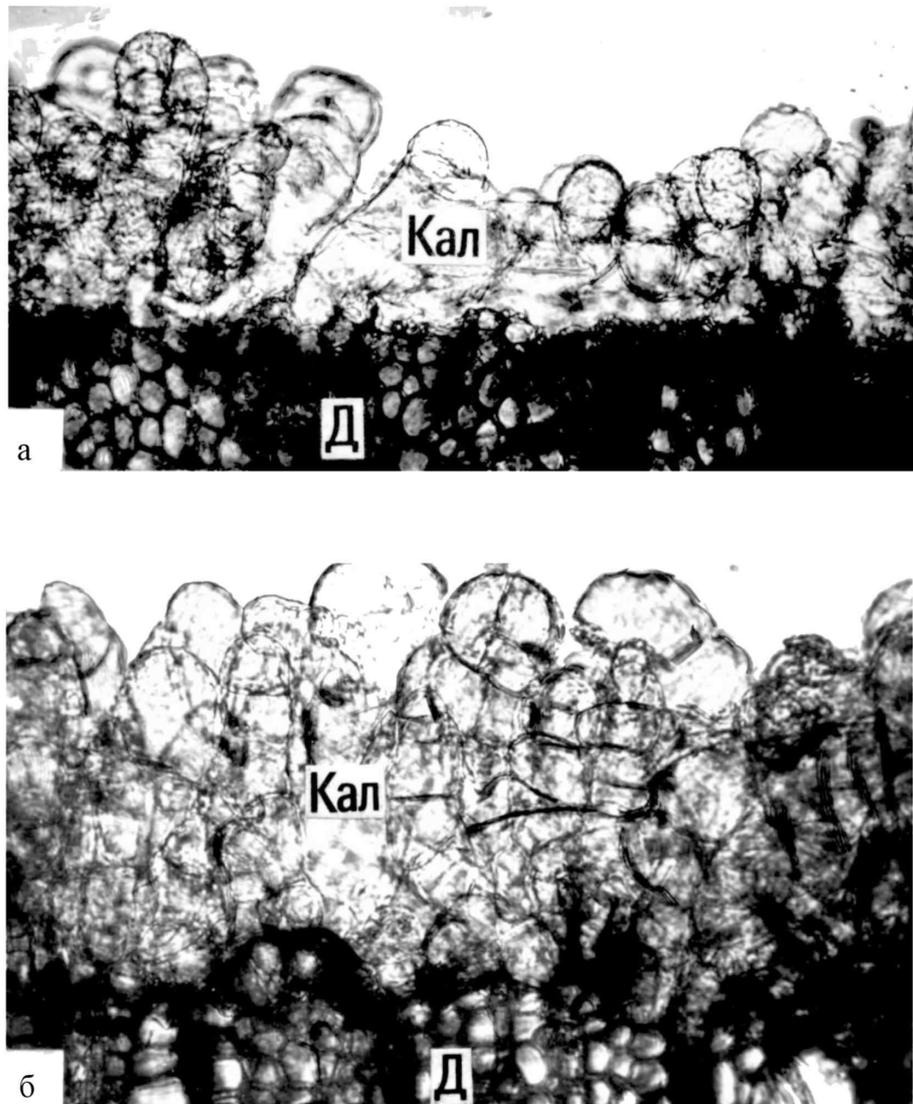


Рис. 109. Слой каллюсных клеток на раневой поверхности древесины.
Нефиксированный материал, поперечный срез, 10x10x: а - седьмые сутки
после поранения; б - десятые сутки после поранения

ленный приток питательных веществ и фитогормонов. Однако, вопреки ожиданиям, это не создает условий для неограниченного роста каллюсной ткани на раневой поверхности. Толщина такого слоя на поверхности раны довольно строго детерминирована вследствие заложения в нем гистогенных зон и слоев.

Основной причиной нарастания ограниченного слоя каллюса в раневой впадине является заложение в нем латеральных меристем (феллогена и камбия), которые в очаге поранения начинают формирование тканей коры и древесины.

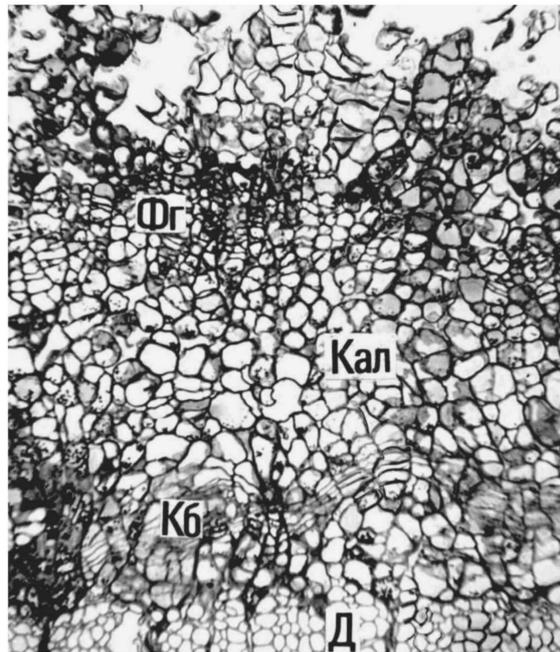
Зона заложения феллогена проходит немного ниже поверхности каллюса, наружные клетки которого защищают феллоген от высыхания (рис. 110). Камбий закладывается в нижних слоях каллюса – на несколько слоев клеток выше раневой поверхности древесины (рис. 110–111).

На основании изучения серии срезов, сделанных на разном расстоянии от краев раны, было установлено, что заложение латеральных меристем в раневом каллюсе начинается по периферии очага поранения и постепенно распространяется в центростремительном направлении. Однако, поскольку по краям раны каллюс находится в непосредственном контакте с неповрежденными и нормально функционирующими тканями ствола, то, очевидно, при регенерации меристем дедифференцировка каллюсных клеток и возвращение их к меристематическому недифференцированному состоянию происходит путем гомеогенетической индукции со стороны уже существующих инициалей феллогена и камбия. Этот процесс продолжается вплоть до восстановления целостности меристем в зоне поранения.

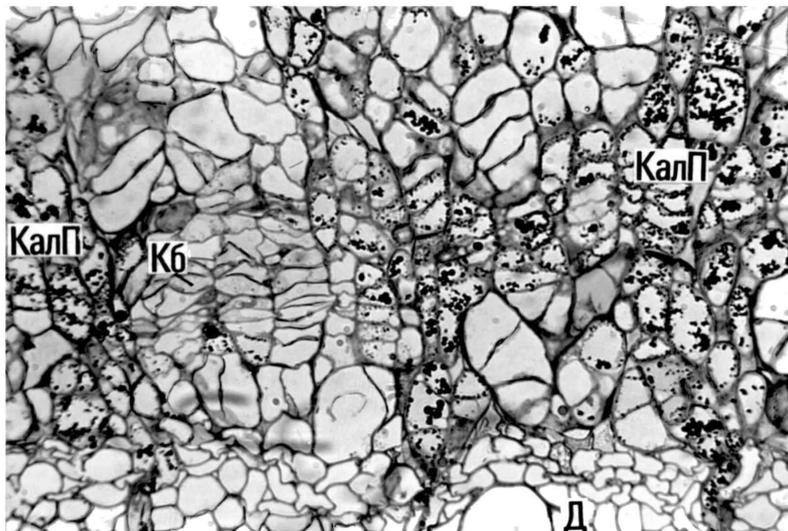
Распространяются феллоген и камбий в раневом каллюсе от краев раны к центру по типу закрывающейся диафрагмы. Так как центростремительное "продвижение" меристем в каллюсе занимает определенный промежуток времени, то перед смыканием их в центре раневой впадины, по ее периферии уже активно функционируют ранее сформированные феллоген и камбий. Материал, взятый на разном расстоянии от краев раны, дает возможность наблюдать как дифференциацию меристем, так и результаты их активности.

На срезах, сделанных в средней части раневого окошка (рис. 112), видно, что в раневой впадине уже имеется развитый слой раневой перидермы, а заложение камбия находится на самых ранних этапах. Следовательно, феллоген дифференцируется значительно быстрее по сравнению с камбием. Быстрое его заложение является, по-видимому, адаптивным свойством, поскольку развитие защитных покровных тканей играет решающую роль в дальнейшей дифференцировке и нормальной жизнедеятельности всех нижележащих тканей.

Между поверхностным слоем перидермы и зоной заложения камбия каллюсная ткань неоднородна, составляющие ее клетки сильно различаются по своему содержанию (рис. 65). Большинство из них – это темноокрашенные клетки, внутренняя полость которых занята одной или несколькими крупными таниноносными вакуолями. Эти клетки можно отнести



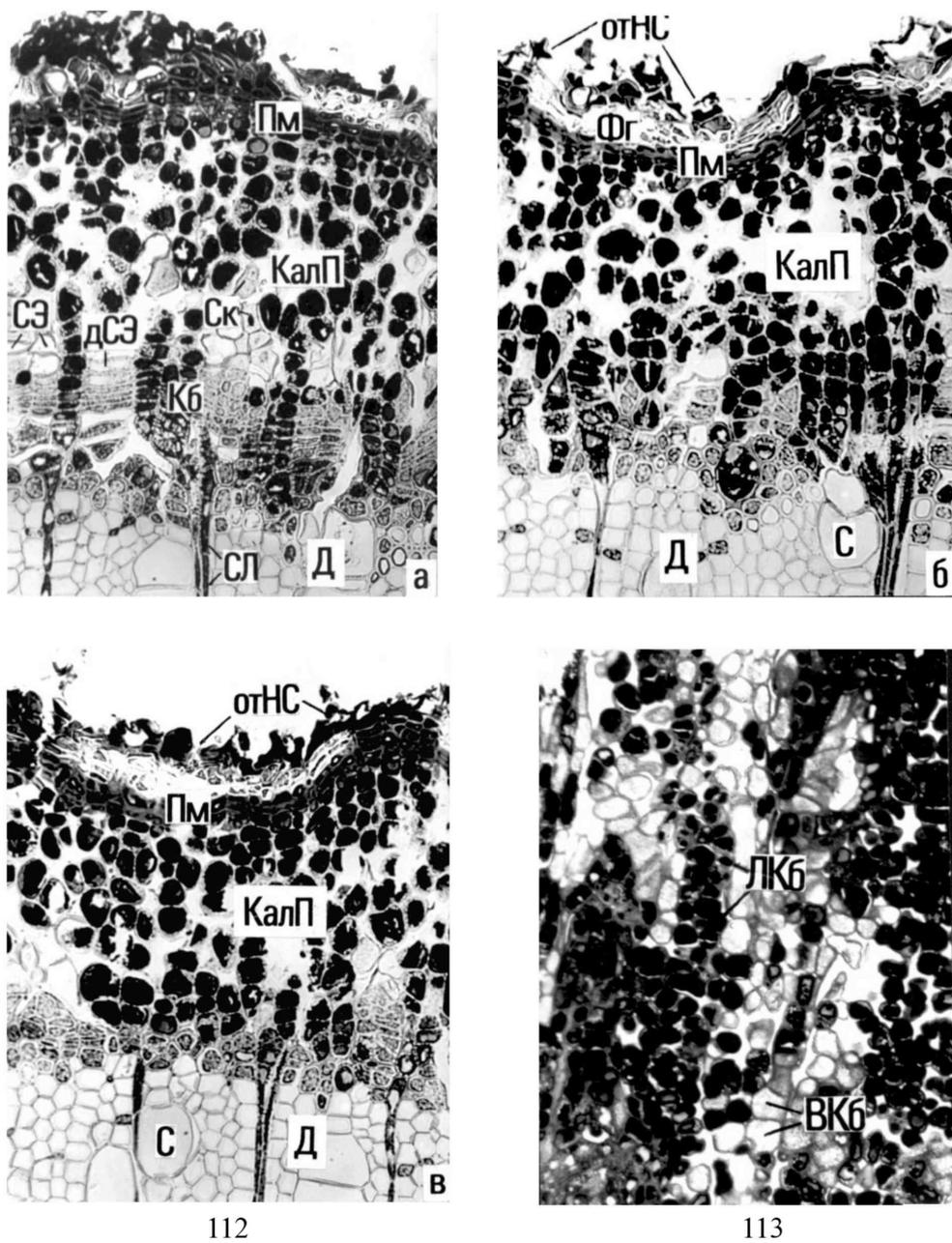
110



111

Рис. 110. Поперечный срез каллуса на двадцать третьи сутки после поранения.
Вверху видна зона заложения феллогена, внизу - камбия. 10x8x

Рис. 111. Зона заложения камбия. двадцать третьи сутки после поранения. Поперечный срез, 25x8x



112

113

Рис. 112. Поперечные срезы каллюса на расстоянии 0,7 (а), 0,9 (б) и 1,1 см (в) от края раневой впадины. Начало опыта 15 июля, фиксация образцов 30 августа, 10x10x

Рис. 113. Тангентальный срез каллюса в зоне заложения раневого камбия. 10x10x

дифференцированной каллюсной паренхиме. Среди них располагаются клетки двух типов: одни из них светлые с большим количеством крахмала, равномерно рассеянным по всему объему клетки, другие с тонкими оболочками, прозрачные, внутренняя полость их кажется почти пустой, что, по-видимому, объясняется большой оводненностью. Поскольку эти клетки располагаются обычно в непосредственной близости друг от друга, мы попытались классифицировать их как ситовидные элементы с сопровождающими клетками. Проведенный электронно-микроскопический анализ подтвердил правильность данного предположения (Новицкая, 1987).

Еще A.S.Crafts (1934), изучая место срастания прививки между двумя видами *Nicotiana*, пришел к выводу, что местоположение раневого камбия в каллюсной ткани детерминировано расположением флоэмных и ксилемных элементов, дифференцированных в каллюсе до появления камбия. Зона заложения камбия проходит между уже имеющимися ситовидными и трахеальными элементами. В нашем случае зона заложения раневого камбия была отмечена в самых нижних слоях каллюсной ткани. Таким образом, и здесь на местонахождение раневого камбия оказывает детерминирующее воздействие расположение ксилемы (раневого края древесины) и флоэмы (островки флоэмы в средней зоне каллюса).

На начальных этапах деятельности раневого камбия (рис. 113) установлено сильное нарушение соотношения его веретеновидных и лучевых инициалей в сторону значительного увеличения количества последних. Для инициалей лучевого камбия характерно темное окрашивание и наличие одной центральной или нескольких крупных таниноносных вакуолей. Инициали васкулярного камбия, по сравнению с лучевыми, имеют более светлую окраску. Они содержат мелкие вакуоли, в которых отложения танина находятся в виде дискретных плотных скоплений неопределенной формы. На поперечных срезах хорошо видна волнистость камбиальной зоны (рис. 65). Поэтому при рассмотрении тангентальных срезов (рис. 113) в поле зрения попадают лишь отдельные тяжи камбия.

Производные инициалей васкулярного камбия дифференцируются в элементы проводящей системы – флоэмы и ксилемы. Начальные этапы активности раневого камбия характеризуются преимущественным отложением производных в сторону флоэмы (рис. 112, 65). По мере нормализации его деятельности соотношение меняется в сторону ксилемы.

Проводящие ткани ствола березы повислой, образованные в результате деятельности раневого камбия, характеризуются некоторыми особенностями анатомического строения.

Микроскопический анализ показал, что древесину в области зарастающей раны на поперечном сечении можно разделить на три зоны (рис. 114):

нижнюю зону, имеющую обычное для древесины березы строение и сформированную до поранения в результате деятельности неповрежденного камбия;

среднюю разделительную зону, характеризующуюся подавляющим преобладанием паренхимных элементов над всеми остальными;

периферическую зону, расположенную между слоем паренхимы и восстановленным камбием и сформированную полностью в результате деятельности последнего.

Средняя и периферическая зоны были сформированы после поранения. Изучение поперечных, радиальных и тангентальных сечений средней разделительной зоны позволило установить происхождение составляющих ее паренхимных элементов. Часть из них произошла от веретенovidных материнских клеток ксилемы, оказавшихся после удаления коры на поверхности или вблизи ее (рис. 115). В результате изменившихся условий окружающей среды основная масса веретенovidных элементов дифференцировалась в клетки древесинной паренхимы (рис. 116). В формировании слоя паренхимы приняли участие гипертрофированные клетки сердцевинных лучей и клетки раневой каллюсной ткани. Последние были образованы путем пролиферации лучевых материнских клеток ксилемы на первых этапах заживления раны. Впоследствии они были отделены от остальной массы каллюса восстановленным камбием и его ксилемными производными.

Толщина слоя паренхимы колеблется от 0,1 до 0,3 мм. На поперечном сечении нижняя и верхняя границы слоя имеют неровные очертания, причем четко провести контур верхней границы иногда бывает довольно трудно, так как здесь имеются различные по величине выступы, постепенно переходящие в одно- или многорядные лучи древесины периферической зоны (рис. 114, 117).

Между слоем скопления паренхимы и камбием находится зона послераневого прироста древесины (периферическая зона). При относительно нормальном количестве древесинных волокон соотношение структурных элементов этой зоны по сравнению с нормальной древесиной заметно изменяется в сторону усиления степени паренхиматизации и уменьшения числа сосудов. В то же время необходимо отметить, что по мере нарастания новых слоев раневой древесины и, следовательно, по мере удаления от зоны скопления паренхимы, количество паренхимных элементов в ней уменьшается, а сосудов, наоборот, возрастает.

Большой интерес представляют тангентальные срезы раневой древесины, так как именно здесь в наиболее ярко выраженной форме проявляется специфический аномальный характер расположения ее структурных элементов (рис. 118, 119). В отличие от древесины неповрежденной части ствола с характерной для нее упорядоченной вертикально-тяжевой ориентацией волокнистых элементов и члеников сосудов раневая древесина обладает нерегулярным свилеватым строением. Ее осевые элементы имеют неправильную изогнутую форму и вследствие неупорядоченного расположения образуют на тангентальном срезе причудливый волнистый узор (рис. 119 а). Возникающая свилеватость свидетельствует о том, что клетки восстановленного камбия, образующие раневую древесину, отличаются своей ориентацией от клеток камбия неповрежденной части ствола. Уменьшение более чем в два раза длины волокнистых элементов и члени-

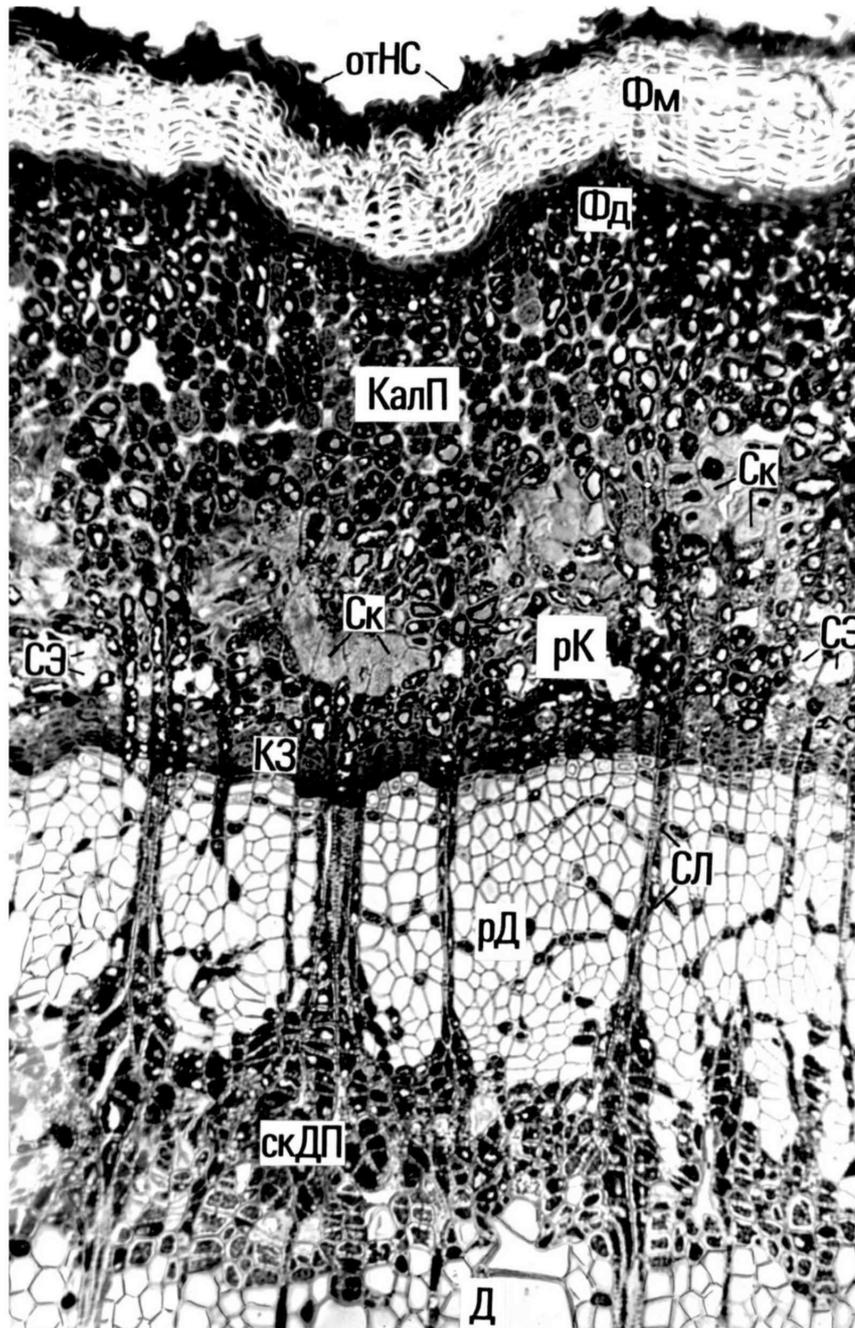
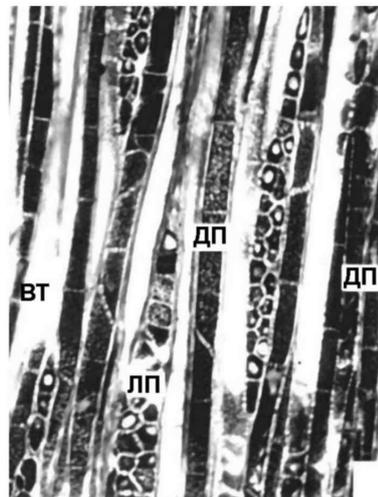


Рис. 114. Ткани, сформированные в очаге поранения в течение двух месяцев после удаления коры. Образец взят в 1,0 см от края раневого углубления. Начало опыта 30 июня, фиксация образцов 30 августа. Поперечный срез, 10x10x



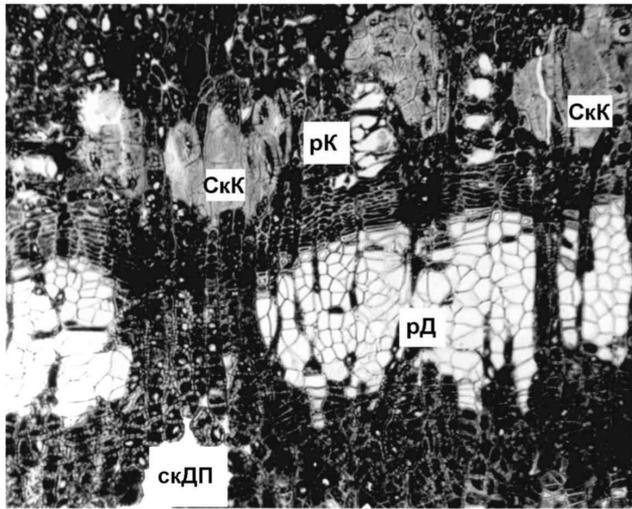
115



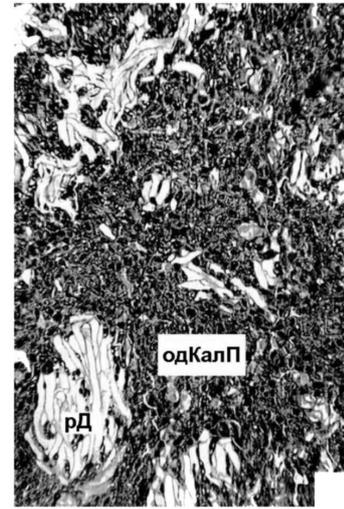
116

Рис. 115. Скопление паренхимы в зоне бывшей раневой поверхности. Поперечный срез, 40x10x

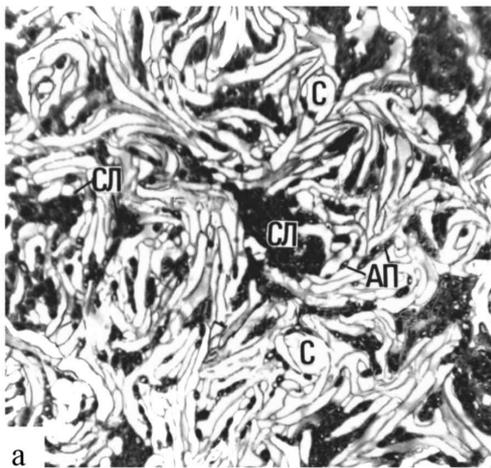
Рис. 116. Веретеновидные материнские клетки ксилемы на бывшей раневой поверхности, дифференцированные в древесинную тяжевую паренхиму. Тангентальный срез, 40x10x



117

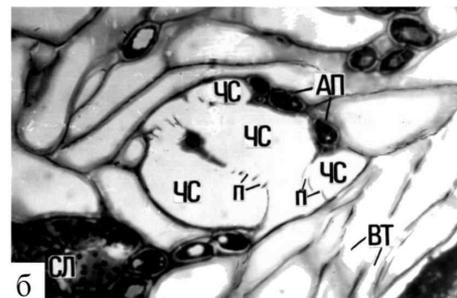


118



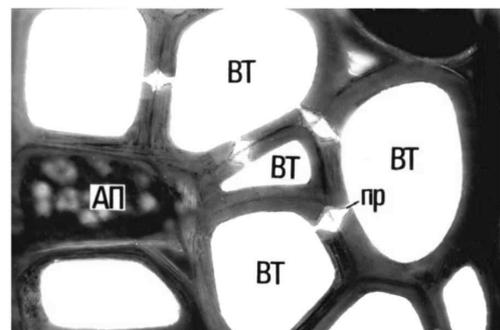
a

119



б

119



120

Рис. 117. Поперечный срез через зону раневой древесины. 10x10x

Рис. 118. Тангентальный срез древесины, образованной раневым камбием на первых этапах его деятельности. 10x10x

Рис. 119. Тангентальные срезы раневой древесины: а - 10x10x; б - 40x10x

Рис. 120. Окаймленные поры в оболочках волокнистых трахеид раневой древесины. Поперечный срез, 40x10x

ков сосудов этой аномальной древесины говорит о значительном сокращении длины веретеновидных инициалей восстановленного камбия.

Помимо изогнутой формы (угол изгиба многих волокон равен или даже превышает 90°) и укороченных размеров для волокон и сосудов раневой древесины характерны и другие типы структурных модификаций. Из-за нарушения обычной вертикальной ориентации сосудов просветы многих из них имеют на тангентальных срезах округлые очертания (рис. 119 б). По размеру они мало отличаются от окружающих волокнистых элементов. Перфорационные пластинки в связи с малыми размерами члеников сосудов часто располагаются близко друг к другу и имеют по 2–4 лестничные перфорации.

Окончания некоторых волокон вместо заостренных могут быть округлыми, тупыми, иногда раздвоенными. Если у волокнистых трахеид нормальной древесины березы поры в поперечной плоскости сечения встречаются редко, то у некоторых волокнистых трахеид послераневой древесины на поперечных срезах насчитывается по 3–4 окаймленные поры (рис. 120). Это, по-видимому, свидетельствует об активном участии волокнистых элементов в проведении водного потока, что хорошо согласуется со значительным уменьшением здесь числа сосудов и их аномальным строением.

В зоне послераневого прироста древесины существенно возрастает доля лучевой паренхимы, причем сердцевинные лучи, по сравнению с нормальной древесиной, обладают рядом структурных особенностей. На поперечном сечении ширина лучей варьирует от 1 до 10 и более клеток (рис. 114, 117). Лучи гетерогенные, образованы лежащими, квадратными и стоячими паренхимными клетками. Типы встречающихся лучей можно также охарактеризовать как одно–трехрядные, сближенные, агрегатные и широкие. Однако такое подразделение является довольно условным и более или менее четко прослеживается на поперечных срезах, тогда как на тангентальном сечении эти лучи представляют собой скопления лучевой паренхимы неправильной формы, которые сложным образом анастомозируют между собой (рис. 119 а). Высота однорядных лучей от 3 до 10 клеток, наиболее часто встречаются лучи высотой в 3–5 клеток. На поперечном срезе лучи линейные, в тангентальной плоскости сечения узкие лучи изогнутые, обычно четковидные.

На последовательных тангентальных срезах участков раневой древесины (рис. 118, 119) по мере отложения все новых слоев ксилемы было отмечено изменение соотношения между паренхимными и механическими элементами раневой древесины в сторону увеличения количества последних.

Таким образом, в результате микроскопического анализа древесины березы повислой, сформированной в раневом углублении в процессе заращения раны, было установлено, что, как и древесина неповрежденной зоны ствола, она состоит из волокнистых трахеид, сосудов и клеток паренхимы. В то же время наблюдаются явные аномалии в строении, размерах, количественном соотношении и взаимном расположении ксилемных эле-

ментов. Наиболее характерны для раневой древесины укороченные размеры и изогнутая форма волокнистых трахеид, наличие в их оболочках большого числа окаймленных пор, редкая встречаемость сосудов и их аномальное строение. Необходимо также отметить усиление степени паренхиматизации раневой древесины за счет крупных скоплений паренхимных клеток различной формы и размеров, с одной стороны, а с другой – увеличения количества лучевой паренхимы. Для всех паренхимных элементов раневой древесины характерно высокое содержание танинов.

Многие структурные аномалии, обнаруженные нами в раневой древесине березы повислой, характерны для узорчатой древесины березы карельской (Соколов, 1948; Яковлев, 1949; Алексеева, 1962 а, б, 1964; Барильская, 1978; Любавская, 1978; Коровин, Зуихина, 1985 и др.). В частности, можно провести аналогию между микроскопическим строением аномальных скоплений паренхимных клеток в древесине карельской березы и крупными скоплениями паренхимы в нижних слоях раневой древесины. Строение узорчатой свилеватой древесины карельской березы также имеет большое сходство с раневой древесиной березы повислой, образованной в результате деятельности раневого камбия. Очевидно, в механизме формирования той и другой древесины имеется много общего.

Ранее мы отмечали, что у березы карельской углубления коры в древесину заполнены клетками паренхимы. Следует заметить, что по особенностям структурной организации эти клетки практически ничем не отличаются от клеток каллюсной паренхимы, в толще которых идет заложение раневого камбия. Можно ожидать, что на определенном этапе развития таких углублений в средних слоях паренхимы происходит заложение инициалей камбия. В таком случае древесина, откладываемая вновь образованным камбием, будет обладать теми же самыми признаками, что и раневая древесина в наших экспериментах на березе повислой, т.е. хаотичным расположением структурных элементов, обуславливающим ее свилеватость. Более того, эта древесина будет отсекал нижележащие слои паренхимы, которые, одревесневая, приобретают вид типичных паренхимных включений, придающих рисунку древесины карельской березы столь характерный вид.

В качестве еще одного примера восстановления поврежденного участка ствола можно привести срастание тканей привоя и подвоя при проведении прививок.

На рис. 121 и 122 показан поперечный срез участка древесины рядом с местом соединения подвоя (береза повислая) с привоем (карельская береза). На снимке виден заполненный каллюсом разрыв, прошедший по камбиальной зоне. Каллюсная ткань образовывалась одновременно с двух сторон от разрыва – со стороны древесины и со стороны луба. Позднее слои каллюса сомкнулись, образовав единую массу. Эта ткань, как видно на рис. 122, состоит из клеток неправильной формы, хотя в целом их можно назвать изодиаметрическими. Большинство клеток каллюса возникли из дедифференцировавшихся клеток лучевой паренхимы. Камбий в этом слу-

чае не закладывался вновь, а восстановился из той его части, которая сохранилась на отделившейся коре. Из камбия и паренхимных клеток древесины образовывались морфологически одинаковые клетки каллюса. При образовании каллюса практически одинаково расширялись лучи, сформированные сохранившейся частью камбиальной зоны, и лучи древесины. Дезорганизация камбия и нарушение метаболического состояния древесинной паренхимы привело к образованию однородной каллюсной ткани.

Анатомические изменения при зарастании механических поврежденных стебля мало отличаются от изменений, происходящих в стволе древесных растений после повреждений молнией или низкими температурами.

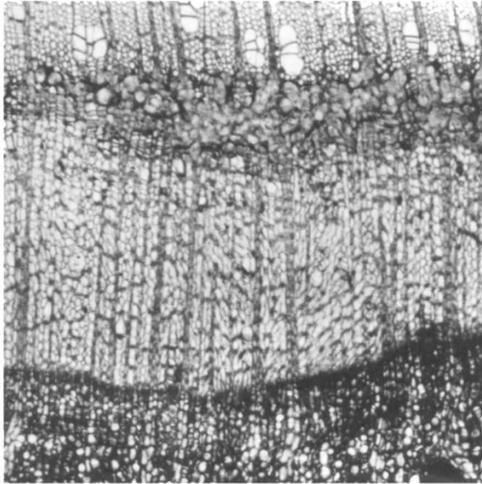
Повреждение низкими температурами – явление общее для хвойных и лиственных пород в Средней полосе, где мороз может полностью или частично дезорганизовать камбий. При частичном повреждении образуются так называемые морозобойные кольца. При сильном, обычно одностороннем промерзании, развивается характерное изменение, называемое "морозобойным раком" (Boyce, 1961; Zalasky, 1975).

Структура морозобойных колец в стволовой древесине и последовательность анатомических изменений при их формировании подробно описаны в ботанической и лесоводственной литературе (Rhoads, 1923; Hemenway, 1926; Harris, 1934; Tingley, 1936; Glerum, 1975; Kozlowski, 1979). На поперечных шлифах ствола следы повреждения морозом видны как пятна, полосы или целые кольца, вписанные в годовые приросты древесины. Морозобойные участки и кольца возникают вследствие аномальной деятельности камбия, формирующего расширяющиеся лучи. Клетки лучей смыкаются, и в древесине образуется прослойка, состоящая из тонкостенных паренхимных клеток, сохраняющих в течение нескольких лет живой протопласт с большим количеством запасных продуктов фотосинтеза. Иногда содержимое аномальной паренхимы окрашено в коричневый цвет.

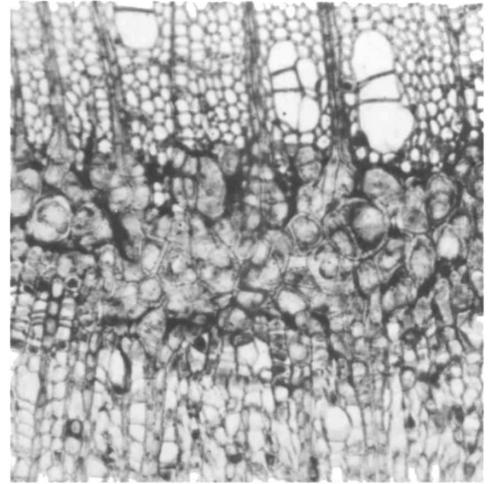
При слабом повреждении расширяющиеся лучи могут не смыкаться, между ними в этом случае продолжают дифференцироваться осевые элементы.

Морозобойные кольца образуются, как правило, в ранней древесине годового прироста, к концу вегетационного периода структура годового кольца обычно нормализуется. Известны случаи, когда в ранней древесине вновь возникают прослойки аномальной древесины, хотя метеорологические условия прошедшей зимы и не могли стимулировать их образование (Tingley, 1936).

"Морозобойный рак", по данным Г. Заласки (Zalasky, 1975), развивается с одной стороны ствола, распространяясь по вертикали. Поврежденный участок заболони отмирает, приобретая своеобразную пигментацию. Со временем поврежденная зона оконтуривается наплывом раневой древесины. Годовые приросты наплыва состоят из аномальной древесины, образованной пролиферирующей лучевой паренхимой. Возни-



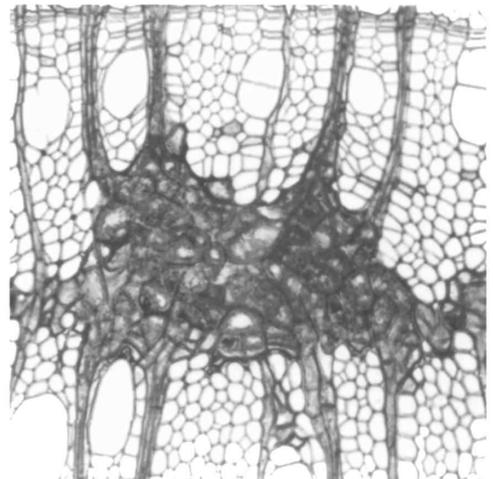
121



122



123



124

Рис. 121. Зона срастания компонентов прививки карельской березы (снизу) на березу повислую (сверху от зоны срастания). Объектив 10х

Рис. 122. Увеличенный фрагмент рис. 121. Каллюсная ткань, образованная пролиферирующей лучевой паренхимой. Объектив 40х

Рис. 123. Ребристые образования, сформировавшиеся вдоль следа от молнии на стволе березы пушистой

Рис. 124. Так называемое "сердцевинное повторение" в древесине березы повислой. Объектив 10х

кающие в результате деления лучевой паренхимы клетки имеют неправильную форму, тонкостенны, их протопласт окрашен в коричневый цвет.

При дальнейшем росте среди однородных клеток каллюсной ткани появляются толстостенные склерифицированные элементы и начинают дифференцироваться трахеиды. Первые прозенхимные клетки имеют неправильную форму, окончания их разветвленные. Впоследствии строение структурных элементов регенерирующей древесины постепенно нормализуется.

В процессе зарастания морозобойных повреждений раневая древесина может образовывать на стволах крупные наплывы типа сувелей.

По нашим наблюдениям и данным литературы (Воусе, 1923, 1961), процесс зарастания на стволах следов молнии в микроструктурном отношении характеризуется теми же изменениями, которые наблюдаются в тканях стволов при зарастании "морозобойного рака" или механических повреждений.

Попадание молнии в дерево может привести к различным последствиям. Нам приходилось встречать деревья, превращенные молнией буквально в большой "пучок мочала". Иногда прошедший по стволу разряд раскалывает дерево пополам с вершины до комля или вызывает отщеп вдоль какого-то сектора ствола. Если дерево не засыхает, то зарастание отщепи или трещины происходит точно так же, как и при механическом повреждении. Однако, случаи столь сильных повреждений довольно редки. Чаще всего молния, не вызывая видимых разрушений, проходит по наиболее влажной зоне ствола, т.е. по камбию и лубу, оставляя узкий и длинный ожог.

На первых этапах зарастания ствола после попадания молнии в заболонной части древесины и камбиальной зоне, по границе поврежденного участка, происходит дедифференциация живых клеток, латеральное разрастание лучей и формирование каллюсного наплыва. После заложения раневого камбия начинает формироваться древесина с гребневидной поверхностью. Гребни раневой древесины часто смыкаются над местом повреждения и иногда срастаются.

Раневая древесина, возникающая при повреждении ствола молнией, в структурном отношении, по нашим наблюдениям, отличается от нормальной более интенсивным приростом, меньшей долей сосудов и повышенным содержанием лучевой паренхимы.

Древесинные лучи принимают участие в локализации и иного рода повреждений. Широко распространенным пороком деловой древесины березы и ольхи являются "сердцевинные повторения", представляющие собой, по мнению древесиноведов, заполненные паренхимной тканью ходы личинок мухи *Dendromyza betulae* Kong. и *Agromyza carbonaria* Zett (Перельгин, 1957). На радиальных разрезах древесины они имеют вид коричневых штрихов, на тангентальных – форму петель. Эти аномалии чаще встречаются в ранней древесине у границы годовичных приростов. Частота встречаемости сердцевинных повторений уменьшается от сердцевины

ствола к его поверхности и от комля к вершине. Очевидно, молодые растения больше подвергаются этому повреждению.

К.М. Бэт (Bhat, 1980) изучал варьирование доли лучевой паренхимы в древесине березы повислой и березы пушистой в связи с образованием сердцевинных повторений. По его данным, ткань этих включений представляет собой скопление пролиферированных клеток флоэмы. Правда, автор здесь же отмечает, что вследствие делений лучевых инициалей в древесине образуется каллюсообразная ткань – результат повреждения личинкой мухи. Отмечает также, что в зоне образования этих аномалий резко возрастает доля лучевой паренхимы, лучи аномально расширяются и агрегируются.

По нашим наблюдениям, аномальная паренхимная прослойка сердцевинных повторений возникает вследствие зарастания полости, проеденной личинкой, клетками, дифференцирующимися из производных камбиальных лучевых инициалей. Об этом можно судить по лучам, расширяющимся при "входе" и "выходе" из аномальной зоны (рис. 124). В образовании этих аномальных структур, вероятно, принимают участие и клетки осевой паренхимы, которые под действием раневых метаболитов или веществ, выделяемых насекомым, также, как и клетки лучей, дедифференцируются и приобретают способность делиться.

Из приведенного краткого обзора примеров аномального роста, связанного с регенерацией или заживлением повреждений стебля древесных растений, можно сделать вывод, что лучевым инициалам камбия свойственна пластичность, способность к быстрой дедифференциации.

Наименее детерминированными (узкоспециализированными) в структурном и функциональном отношении элементами древесины оказываются лучи, их пластичность обеспечивает успешность заживления разных повреждений стебля.

Как показывают многочисленные наблюдения, лучевые инициали больше, чем веретеновидные, способны отвечать изменениями структуры на разные денормализующие воздействия. При этом, если дедифференцированные, делящиеся клетки лучевой паренхимы приобретают свойства клеток меристематических, то дедифференцированные лучевые инициали в некоторых случаях аномального роста способны возвращаться из состояния производных к состоянию основных меристем. Существование тенденции к такой трансформации обсуждалось нами при рассмотрении синдрома ямчатости стебля. Имеются примеры, когда эта тенденция полностью реализуется, например, при формировании зачатков придаточных органов.

Обобщив результаты наших наблюдений и данные литературы, мы пришли к убеждению, что лучи помимо функций запасаения и радиального проведения участвующих в метаболизме растения веществ, выполняют также функции, обеспечивающие разные формы регенерации. Особенно это важно для древесных растений, характеризующихся преобладанием в стволе и ветвях высокоспециализированных вторичных тканей. Если у

травянистых растений и у однолетних побегов древесных способностью к пролиферации, обеспечивающей восстановление тканей и органов, обладают в большой степени первичные ткани – сердцевина и первичная кора, то у деревьев и кустарников при повреждении стебля (ствола и ветвей) в этом участвует, главным образом, лучевая паренхима.

Пластичность и реактивность паренхимных клеток лучей объясняет также их неперенное участие во многих аномальных преобразованиях древесины. В одной из публикаций (Зуихина, Коровин, 1983), мы отметили, что у кленов, древесина которых характеризуется широкими и изменчивыми по форме и размерам лучами, часто возникают разнообразные аномалии в строении древесины, в том числе многие явно непаразитарного происхождения. Очевидно, генетическая предрасположенность к формированию аномальной древесины как-то связана с особенностями строения лучей.

В порядке дополнительного подтверждения высказанных соображений приведем несколько примеров из известных работ М.В. Беннена (Bannan, 1941, 1942, 1944, 1950). В исследованных образцах ствольной древесины представителей *Thuja*, *Juniperus*, *Libocedrus*, *Chamaecyparis* отдельные лучи имели нетипичное строение. На сериях тангентальных срезов были подробно изучены анатомические изменения при возникновении лучевых аномалий.

Установлено, что аномальные лучи в древесине стволов и ветвей распространены неравномерно, но встречаются довольно часто, особенно в основании ствола и в участках древесины, расположенных ниже места отхождения ветвей, где их может быть до 100 на 1 см². Во внутренних годичных приростах ствола аномальные лучи встречаются чаще, в наружных слоях старых деревьев они не обнаружены.

При образовании аномальных лучей происходит ряд последовательных анатомических изменений (рис. 125 и 126). Близко к центру ствола аномальные лучи морфологически почти не отличаются от нормальных. По мере радиального прироста древесины клетки аномальных лучей увеличиваются в размерах, между ними появляются включенные трахеиды (но не лучевые трахеиды, свойственные нормальным лучам некоторых хвойных). Далее развитие отдельных аномальных лучей может происходить по-разному. Последующие изменения могут быть незначительными и аномальный луч будет отличаться от типичных лучей лишь большими размерами клеток.

При других вариантах развития аномальные лучи быстро становятся многорядными и существенно увеличиваются в высоту. Вертикальное и латеральное разрастание приводит к образованию больших лучей, состоящих из неправильной формы трахеид и разных по величине паренхимных клеток.

Многие аномальные лучи, достигнув предельных размеров, расчлениваются трахеидами на более мелкие, которые в свою очередь в процессе дальнейшего прироста древесины распадаются на нормальные или сравнительно нормальные структурные элементы. Иногда развитие аномальных

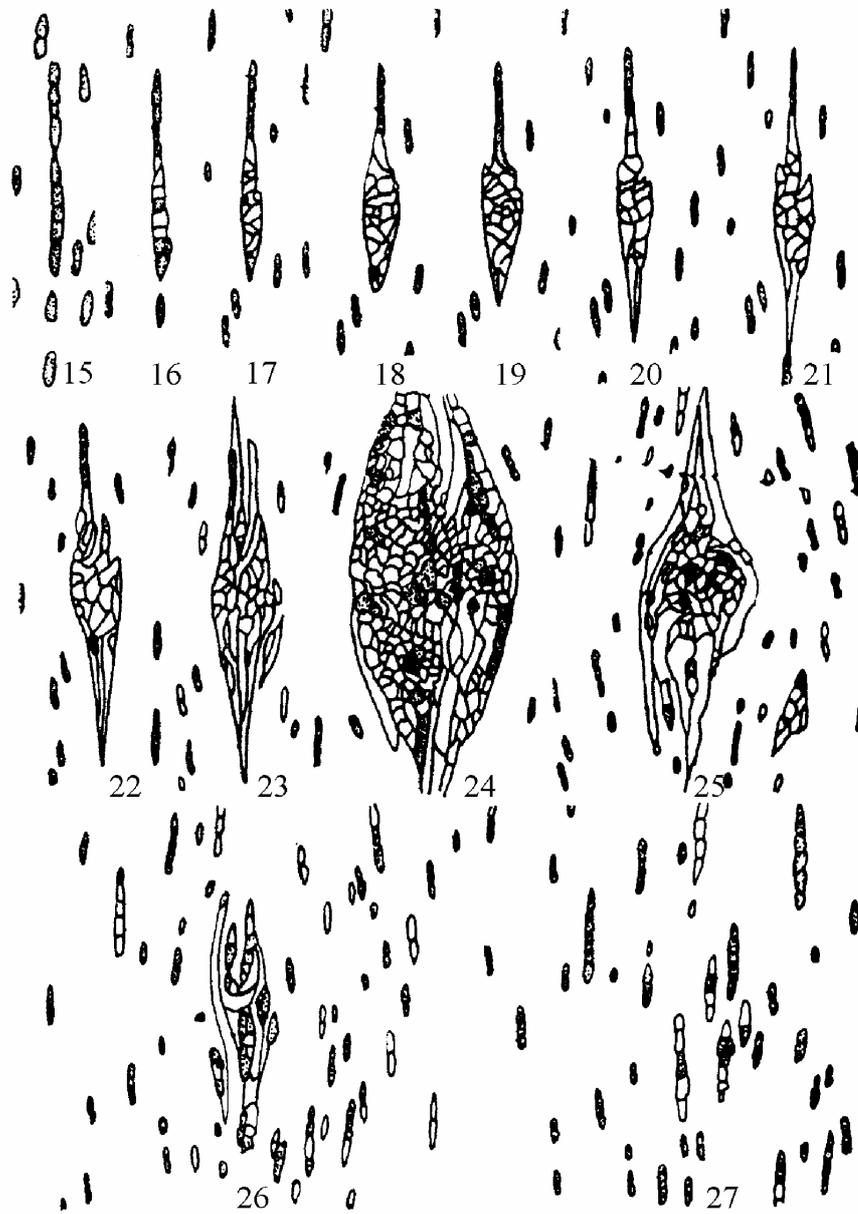


Рис. 125. Превращения аномального луча в древесине кипарисовика Лоусона (*Chamaecyparis lawsoniana*) на серии тангентальных срезов. По М.В. Беннону (Bannan, 1950)

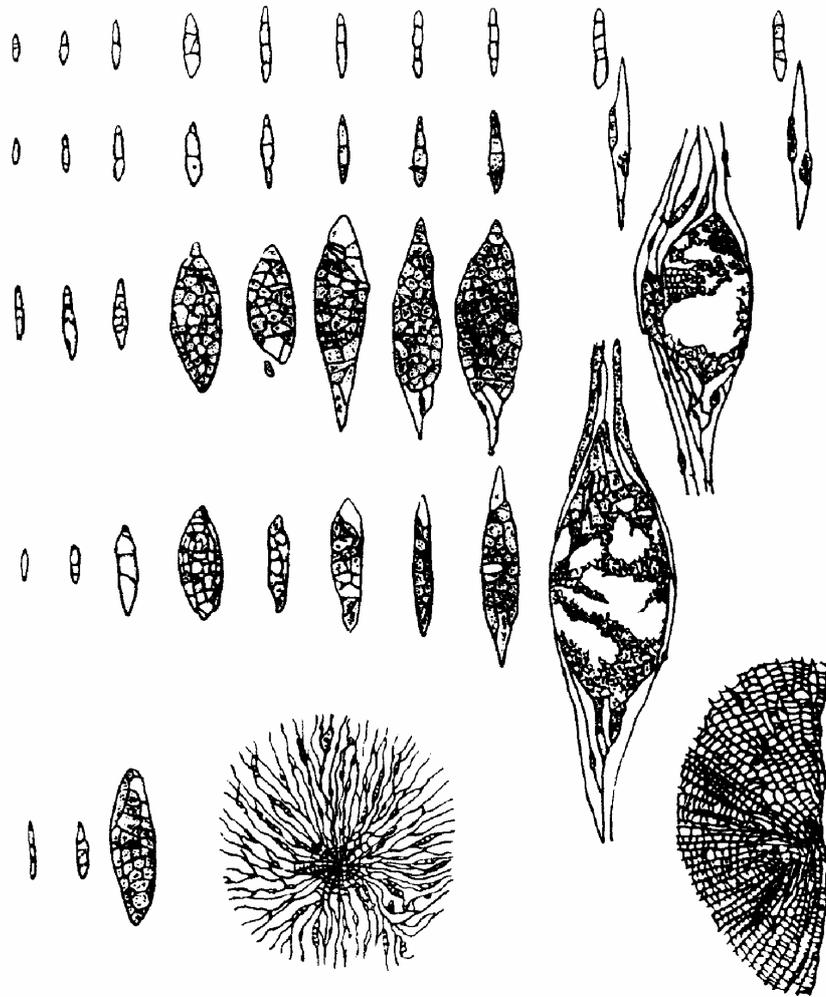


Рис. 126. Пять серий тангентальных срезов, демонстрирующих изменения в строении лучей в древесине туи западной (*Thuja occidentalis*). В нижней серии аномальный луч превращается в подобие следа ветви. По М.В. Беннону (Bannan, 1941)

лучей завершается формированием весьма своеобразных анатомических структур (рис. 126). В таких случаях многорядный луч шириной около 100 мкм быстро приобретет вид разреза ветви без сердцевины. Эта картина наблюдается в нескольких радиальных слоях клеток. В ходе дальнейшего радиального прироста на участке, являющемся продолжением аномального луча, трахеиды меняют ориентацию на осевую, скопление паренхимы превращается в нормальные лучи. После нескольких периклиальных делений строение древесины в данной зоне нормализуется. М.В. Беннен (Bannan, 1950) считает, что такой звездообразный луч можно рассматривать как часть образования, дающего начало придаточной почке. Однако, полного ее развития по каким-то причинам не происходит.

Превращающиеся в звездообразные фигуры аномальные лучи обычно встречаются у кипарисовика. В нижней части стволов часто возникают небольшие округлые выросты, выступающие над поверхностью ствола на 1–2 см. Образование выростов связано с развитием аномальных лучей. Такого же типа аномальные лучи формируются у туи и можжевельника, у которых появление аномальных лучей связано с заложением придаточных корней.

М.В. Беннен объясняет развитие аномальных лучей формированием очагов меристематической ткани и образованием придаточных органов, однако, возможность такого преобразования аномальных лучей не всегда реализуется. Мы высказали эту же мысль относительно аномальных лучей, возникающих при развитии ямчатости стебля.

В связи с тем, что у растений грань между морфологическими проявлениями нормы и аномалии нечеткая, и незначительные структурные аномалии, по словам Р.Блоха (Bloch, 1965), могут появляться очень часто под влиянием постоянно меняющихся факторов внешней среды, следует ожидать, что аномальные лучи должны периодически возникать в древесине многих растений. Появление аномальных лучей среди прочих отклонений от нормального строения древесины тем более вероятно, что лучи, как мы выяснили, являются наиболее подвижными, пластичными элементами древесины.

В связи со сказанным, обнаружение аномальных лучей в случайно взятых образцах древесины осины (*Populus tremula*) не были для нас неожиданными. Аномальные лучи были сравнительно мелкими, содержали трахеальные элементы и принципиально не отличались от аналогичных структур, описанных нами при рассмотрении ямчатости стебля, а также в работах М.В. Беннена.

Таким образом, образование аномальных лучей сопутствует не только аномальным изменениям в древесине, но является, по-видимому, нормальным структурным преобразованием в процессе регенерации. Появление аномальных лучей, не ведущее к дальнейшей пролиферации лучевой паренхимы, видимо, следует рассматривать как неспецифическую структурную реакцию на изменения в регуляции камбиальной активности.

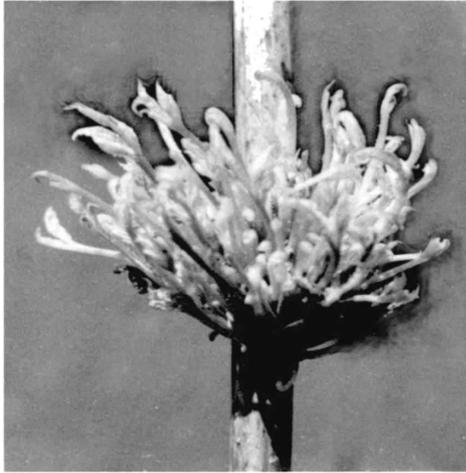
5. ЧАСТНЫЕ СЛУЧАИ АНОМАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ СТЕБЛЯ И ЕГО ЧАСТЕЙ

5.1. “ВЕДЬМИНЫ МЕТЛЫ”

По предлагаемой Р. Блохом (Bloch, 1965) терминологии “ведьмины метлы” представляют собой тип органоидного галла с аномальным ветвлением или с образованием скопления ветвей вследствие развития быстро созревающих многочисленных почек. По этой же терминологии “ведьмины метлы” должны быть отнесены к тератомам (монстроидам) типа прозоплазматических галлов, определяемым как аномальные по форме, числу и положению органы. Д.С. Бойс (Boyce, 1961) считает “ведьмины метлы” общим для древесных растений заболеванием. В ряде работ (Ванин, 1955; Носков, Негруцкий, 1956; Buckland, Kuijt, 1957; Boyce, 1961; Waxman, 1975) представлены большие списки видов, у представителей которых были встречены эти тератомы. Данные литературы и наши наблюдения позволяют предполагать, что “ведьмины метлы” при определенных обстоятельствах могут возникать у любого древесного растения. Известны эти образования у однолетних и многолетних трав (Зотова, Ковалевский, 1970; Гените, Станюлис, 1975). Подобные “ведьминым метлам” тератомы образуются в корневой системе и называются “волосистостью корней” (Boyce, 1961; Grant et al, 1942).

В литературе, посвященной “ведьминым метлам”, широко обсуждается вопрос о причинах их возникновения. Анализируя многочисленные сведения, легко прийти к выводу, что “ведьмины метлы” представляют собой одну из распространенных неспецифических реакций на разнообразные денормализующие внешние и внутренние воздействия. Известно, например, что эти тератомы возникают при заражении древесных растений карликовой омелой, паразитическими или эпифитными грибами, при воздействии разных вирусов, микоплазменных организмов, насекомых, клещей, при механических повреждениях (Dodge, 1931, 1934; Гурьянова, 1966; Гените, Станюлис, 1975; Waxman, 1975; Hama, 1982; Tinnin, Knutson, 1985). “Ведьмины метлы” – одно из часто возникающих аномальных изменений стебля при воздействии химических мутагенов и рентгеновского облучения (Туровцев, 1975), при избытке или недостатке микроэлементов в почве (Зотова, Ковалевский, 1970). Мы наблюдали массовое образование “ведьминых метел” на малине обыкновенной (*Rubus idaeus*) при химическом уходе за лесом с применением гербицида нитосорг (рис. 127).

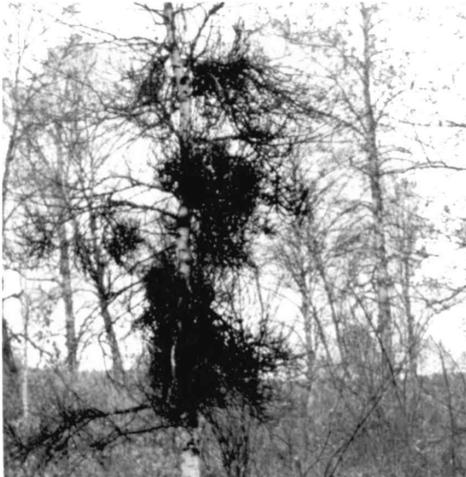
В некоторых случаях причины образования “ведьминых метел” неизвестны. Полевые и лабораторные исследования образцов “ведьминых метел” псевдотсуги (*Pseudotsuga menziesii*), предпринятые для выявления возбудителей, не привели к положительным результатам (Buckland, Kuijt, 1957), но дали основание для предположений, что причиной возникновения тератом является соматическая мутация в клетках апикальных мери-



127



128



129



130

Рис. 127. "Ведьмина метла" на малине обыкновенной, возникшая под воздействием гербицида Нитосорг

Рис. 128. Засохшая "ведьмина метла" на пихте сибирской (*Abies sibirica*)

Рис. 129. "Ведьмины метлы" на березе пушистой

Рис. 130. "Ведьмина метла" на ели европейской (*Picea abies*)

стем побегов. Анализ семенного потомства "ведьминых метел" привел исследователей к убеждению о генетической природе некоторых типов "ведьминых метел" (Liese, 1933; Hintikka, 1933; Tubeuf, 1933; Носков, Негруцкий, 1956).

Убедительные доказательства наследуемости признаков "ведьминой метлы" приведены в работах С. Вэксман (Waxman, 1969, 1975). Она установила, что на "метлах" хвойных растений могут закладываться только женские стробилы, что исключает самоопыление в пределах "ведьминой метлы". Всхожесть гибридных семян оказалась высокой. Анализ первого гибридного потомства (свободное опыление) показал, что признаки "метлы" контролируются одним доминантным геном.

По внешним морфологическим признакам "ведьмины метлы" паразитарного происхождения и непаразитарные существенно различаются (Grant et al., 1942; Rhoads, 1945; Носков, Негруцкий, 1956; Bucland, Kuijt, 1957; Waxman, 1975). "Метлы" паразитарного происхождения по сравнению с мутантными более рыхлые, они состоят обычно из вертикально ориентированных недолговечных побегов с короткими хлорозными листьями, репродуктивные органы не образуются. Непаразитарные или мутантные "метлы" выделяются в кронах деревьев компактным расположением коротких побегов и темно-зеленым цветом листьев. Они обычно долговечны и иногда образуют семена. Мутантные метлы размножаются прививками, привои сохраняют характерную для "метел" шарообразную компактную крону. Исследованиями С. Вэксман (Waxman, 1975) установлено, что прививки "ведьминых метел" известны с 1894 года и что с помощью этого приема выведены многие карликовые декоративные древесные растения.

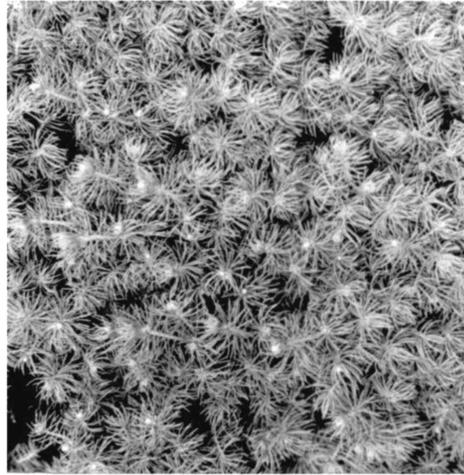
Укороченные побеги и характер ветвления карликовых декоративных форм ели европейской (*Picea abies*) и ели канадской (*P. glauca*) в Главном ботаническом саду АН СССР (рис. 131-132) дают основание предполагать, что и эти, и подобные им формы других видов древесных растений были получены размножением и окультуриванием "ведьминых метел".

В большинстве публикаций, касающихся строения "ведьминых метел", отмечено, что они развиваются вследствие интенсивного ветвления или как результат пролиферации многочисленных придаточных почек (Stewart, 1917; Ванин, 1955; Boyce, 1961; Bloch, 1965; Полякова, 1977; Tinin, Knutson, 1985), например у малины (рис. 68). Однако, формирование этих тератом не всегда связано с увеличением числа почек, а следовательно и побегов. Так, установлено, что у лжетсуги укорочение междоузлий и хвои в большей степени определяет форму "метел", чем интенсивное ветвление (Buckland, Kuijt, 1957).

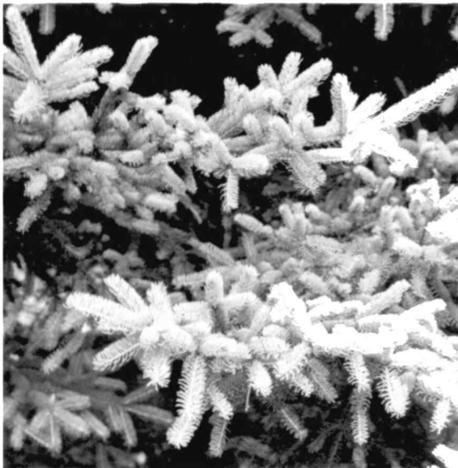
Анализ растений, выращенных из семян, сформировавшихся на побегах "ведьминой метлы" сосны обыкновенной (Носков, Негруцкий, 1956), показал, что по числу побегов мутовки "метел" и мутовки одновозрастных нормальных растений достоверно не различаются, но прирост в высоту и длина боковых побегов у "метел" в три раза меньше, чем у контрольных



131



132



133



134

Рис. 131-134. Ель канадская в Главном ботаническом саду РАН: 131 - декоративная конусовидная форма ели; 132 - участок кроны конусовидной формы, демонстрирующий характер ветвления; 133 - характер ветвления типичной формы ели канадской; 134 - часть ветви растения конусовидной формы с удаленной хвоей, демонстрирующая ветвление по типу "ведьминой метлы"

растений. Очевидно, интенсивность ветвления при образовании "ведьминых метел" или видоспецифична, или зависит от фактора, стимулирующего их образование.

Упомянутые в данном разделе авторы статей едины во мнении, что одна из наиболее существенных черт строения "ведьминых метел" состоит в отсутствии лидирующих побегов. По данным Д.К. Букланда и Д.Кьюйта (1957) на лжетсуге у "метел" хорошо развиты терминальные почки. По нашим наблюдениям у "ведьминых метел" на ели европейской, сосне обыкновенной, березе пушистой, пихте сибирской, сосне пицундской (*Pinus pityusa*) терминальные почки закладываются, но обычно не дают прироста побегов. Не образует побегов и большая часть боковых почек. При реактивации верхушечного роста вместо лидирующего побега с мутовкой боковых, возникают два-три, редко – четыре одинаковых по скорости роста коротких побега. У паразитарных "метел", например, на пихте сибирской, побеги могут быть лишь незначительно укороченными или по длине почти равными среднему приросту боковых ветвей (рис. 128). Довольно длинные побеги возникают у некоторых типов "метел" на березе пушистой (рис. 129). Вместе с тем, у паразитарных метел бывают и очень короткие побеги, формирующие компактную крону (рис. 130).

Таким образом, укорочение побегов при формировании "ведьминых метел" – явление частое, но не обязательное. Обязательным признаком всех типов "метел" является только отсутствие лидирующих побегов.

Наблюдения в природе и анализ данных литературы привели нас к убеждению, что понятие "ведьмины метлы", также как и понятие "ямчатость стебля", отражают лишь направление структурных изменений, но не характер заболевания или генотипического изменения. Объединяемые общими или часто встречающимися морфологическими признаками "ведьмины метлы" по существу могут быть совершенно разными в этиологическом и симптоматическом отношении.

Помимо рассмотренных паразитарных (кстати, весьма видоспецифичных) и непаразитарных "метел", встречаются тератомы, развивающиеся по типу "ведьминой метлы", но в значительной мере утратившие признаки стебля. Примером могут служить своеобразные аномальные образования туевика долотовидного (*Thujaopsis dolabrata*), вызываемые грибом *Caecoma deformans* (Berk. et Br.), описанные Т. Гама (Гама, 1982). Развитие гриба стимулирует образование на побегах ниже места прикрепления хвои мелких придаточных почек, пролиферация которых приводит к возникновению выростов стебля, напоминающих гвоздь со шляпкой. В "шляпке" созревают споры. После спороношения на первоначально возникшем выросте из таких же придаточных почек вырастают новые аномальные побеги в виде "гвоздей" со "шляпками". Таким же путем формируются выросты третьего и последующих порядков – т.е. развивается образование подобное "ведьминой метле".

В рассмотренных примерах наибольший интерес, с нашей точки зрения, представляет не различие разных по происхождению "ведьминых ме-

тел", так как здесь мы встречаемся с внешними проявлениями разнообразных заболеваний, а постоянно встречаемое удивительное сходство. Все "ведьмины метлы", независимо от вида растения-хозяина и характера денормализующего начала, проявляют общую тенденцию к бесконтрольному атипичному ветвлению и подавлению роста главной оси.

Единая направленность структурных изменений в ответ на разные воздействия, по-видимому, объясняется тем, что денормализующие агенты так или иначе нарушают систему, контролирующую построение видоспецифичной дифференцированной структуры стебля. Токсины патогенных организмов, прочие токсические вещества, поступающие из внешней среды, метаболиты мутантных клеток по разным каналам воздействуют на регуляцию ростовых процессов, в первую очередь нарушая апикальное доминирование. В результате этого нарушения главная ось теряется, подавляется рост растяжением, репрессируется часть боковых почек. При нормальном росте на ветвях из боковых почек возникает меньше побегов, чем на главном стебле. В "ведьминой метле" все ветви в этом отношении равноценны.

Несколько замечаний по терминологии. Очевидно, не всякую "метлу" можно назвать органоидным галлом, как это предлагается Р. Блохом (Bloch, 1965). Галлами, по часто встречаемым определениям (Bloch, 1965; Лесная энциклопедия, 1985), называют патологические новообразования на органах растений, формирующиеся в результате выделения токсинов разными видами возбудителей или механическими повреждениями. Такому пониманию галлов в значительной степени соответствуют "метлы" паразитарного происхождения. Например, образование "ведьминых метел" у пихты сибирской стимулирует *Melampsorella cerastii* (Mart.) Winter. Ткани метлы служат субстратом для гриба, на хвое образуются эцидии и созревают споры. Что же касается метел, возникающих в результате соматических мутаций, то понятие "галлы" к ним не применимо. Растения с такого рода "метлами", видимо, можно считать химерами, а "корнесобственные" метлы – карликовыми формами. В результате мы хотим еще раз подчеркнуть, что "ведьмины метлы" – не симптом конкретного заболевания, а широко распространенная структурная неспецифическая реакция.

С необыкновенно высокой частотой встречаемости "ведьминых метел" мы встретились в ленточных борах Алтая, о чем уже упоминали в главе, посвященной своеобразным наплывам на стволах и ветвях сосны обыкновенной. Частота возникновения "ведьминых метел" на обследованной нами территории была несколько ниже, чем наплывов, однако тоже необыкновенно велика и несопоставима со встречаемостью этих новообразований в других пройденных нами в течение многих лет сосновых древостоях. Существенно, с нашей точки зрения, и то, что в сосняках Европейской части России "ведьмины метлы" довольно часты в спелых и перестойных, особенно подверженных антропогенным воздействиям насаждениях, но практически не встречаются в молодых и средневозрастных. В

ленточных борах мы встречали эти аномалии у сосны всех возрастных групп, включая подрост.

Сопоставляя наши наблюдения с многочисленными данными литературы, мы пришли к убеждению, что по внешним морфологическим признакам "ведьмины метлы" сосны обыкновенной в ленточных борах Алтая больше соответствуют мутантным новообразованиям, нежели паразитарным. Они характеризуются густой темно-зеленой хвоей, компактным сложением, долговечностью. Большинство "метел" имеют короткие междоузлия, лидирующие побеги отсутствуют. Растения, несущие такие новообразования представляют собой химеры, состоящие из дикого и мутантного фенотипов, при этом "метла" может быть представлена отдельной ветвью или составлять значительную часть кроны. Кроме того, в Пограничном и Шадринском лесничествах Тополинского лесхоза мы встречали не химерные, а целиком мутантные деревья – так называемые "корнесобственные" "ведьмины метлы", выросшие, надо полагать, из семян "ведьминых метел", что также говорит о мутантной природе этих структурных аномалий.

Одновременно мы обратили внимание на то, что некоторые растения с "метлами" проявляют тенденцию к расхимериванию. "Метлы" в этих случаях теряют равноценность побегов, один из них становится лидирующим и "метла" теряет компактность, морфологически удлиняется, сохраняя при этом некоторые типичные для этой структурной аномалии признаки – густое охвоение и очень темный цвет хвои. Этими признаками характеризуются и некоторые "метлы" в кроне, и так называемые корнесобственные "ведьмины метлы". Однако, большинство "метел" устойчиво сохраняют свои признаки в течение десятилетий, столетия и более.

Допущение мутантного происхождения "метел" в ленточных борах Алтая не снимает вопроса об агенте, стимулирующем возникновение этого новообразования, ибо какой-то фактор должен служить причиной столь частого возникновения одинаковых соматических мутаций.

Заканчивая данный раздел, мы приходим к выводу, что аномальный рост по типу "ведьминой метлы" наблюдается в тех случаях, когда денормализующие агенты неспецифически нарушают апикальное доминирование. Если это нарушение затрагивает апекс главной или боковых осей взрослого растения – возникает локальная "ведьмина метла", если оно происходит в апикальной меристеме зародыша – формируется карликовое растение или "корнесобственная" "ведьмина метла".

Наиболее характерной морфологической особенностью всех типов "ведьминых метел" является подавление роста главной оси, которая заменяется системой побегов, имеющих "лучистую" (по В.Н. Любименко, 1923), радиальную симметрию.

5.2. КАПЫ

Капы – это гипертрофированные участки стебля древесных растений, образование которых связано с развитием многочисленных спящих почек (рис. 135–138).

Упоминания об изделиях из березовых капов встречаются в рукописных материалах начала XVIII века. По-видимому, это название произошло от древнерусского слова "кап" – голова (Перминова, 1984). М.В. Пономарев (1962) допускает, что слово "кап" применительно к наплывам древесины является сокращением от латинского *capitis* – голова. Изучение литературы, посвященной наскальным рисункам и расшифровке клинописей, позволило М.В. Пономареву прийти к выводу, что капы сыграли существенную роль в появлении первобытной культовой скульптуры, первой посуды, самой ранней архитектуры.

Ботаники, лесоводы и специалисты по древесиноведению долгое время не придавали особого значения различиям между типичными капами, сувелями и иного рода наплывами древесины, называя все их капами. Не случайно в Лесной энциклопедии (1985) иллюстрацией к статье "Кап" служит фотография березового сувеля.

В англоязычной научной литературе примерно та же ситуация, там тоже встречаются два названия капа: "burl" (Stone, Cornwell, 1968; Beals, Davis, 1977) и "lignotuber" (Chattaway, 1958; Carr et al., 1982; Lacey, 1983). С. Джеймс (James, 1984) предложила называть наплывы, образование которых связано с развитием спящих почек, "lignotubers" (впервые это название предложено австралийскими ботаниками), а сувели, т.е. наплывы древесины без почек, и прочие неклассифицированные наросты на стволах и ветвях деревьев – "burls".

Первые научные публикации, посвященные капам, появились в Австралии. Это работы Л.Р. Кер (Kerr, 1925) и К.Р. Картер (Carter, 1929) о наплывах на стеблях эвкалиптов (*Eucalyptus*) (цит. по М.М. Chattaway, 1958). Начиная с конца 30-х годов XX века, изучением биологии капов и образующих их лесных древесных растений активно занимались отечественные лесоводы, лесные селекционеры и ботаники (Красовский, Соколов, Соснин, 1938; Соколов, 1939, 1940, 1940 а, 1941; Печникова, 1940; Баранова, 1952, 1960; Пасечник, 1960; Казарцев, 1962; Косоуров, 1962; Козьмин, 1962, 1963, 1964, 1965 а, б, 1968, 1969, 1970, 1974; Козьмин, Вылегжанин, 1970; Багаев, 1963 а, б, 1964, 1965; Махнев, 1965 а, б, в, г, 1966; Коровин, 1970 б, 1971, 1974, 1975; Зуихина и др., 1984; Коровин и др., 1986; Коровин, Курносков, 2000 б; Романовский, 1981 а, б, 1982 а, б). Изучению причин образования капов посвящен также ряд работ учеников академика А.С. Яблокова в Чехословакии (Miler, Jakuszewski, 1967; Vaclav et al., 1969; Vaclav, 1976).

В Австралии, где, как и в нашей стране, изучению капов уделялось большое внимание, в *Australian Journal of Botany* и ряде других изданий



135



136



137



138

Рис. 135. Заготовленный для производства подарочных изделий прикорневой кап березы пушистой в Башкирии

Рис. 136. Стволовые капы на робинии лжеакация (*Robinia pseudoacacia*) в городских посадках Краснодара (негатив С.В. Шувалова)

Рис. 137. Прикорневые капы березы пушистой из Башкирии (доставлены Булатом Шакировым), образовавшиеся на порослевых стволиках, выросших на сгнившем "материнском" прикорневом капе

Рис. 138. Прикорневой кап ореха грецкого в урочище Кара-Алма Южной Киргизии. На прикорневом капе образовались "дочерние" порослевые растения

было опубликовано множество статей, в которых вопросы образования капов рассматриваются с самых различных позиций, включая филогенетические аспекты (Bamber, Mullette, 1978 a, b; Mullette, Bamber, 1978; Carr et al., 1982; Lacey et al., 1982, Johnston, Lacey, 1983; Carr et al., 1984; Lacey, Jahnke, 1984; Jahnke, Carr, 1984 a).

Наиболее разносторонним исследованием природы капов, с нашей точки зрения, является публикация С. Джеймс (James, 1984) о вегетативном возобновлении кустарников–ксерофитов в чапаральях центральной части Северной Америки после повреждения пожарами. Строению капов и их роли в вегетативном размножении древесных растений посвящены и некоторые другие работы североамериканских ученых (Gratowski, Philibrick, 1966; Stone, Cornwell, 1968; White, 1962).

По многочисленным данным австралийских ботаников, по данным Е.А. Барановой (1952, 1960) и нашим наблюдениям (Коровин, 1970 б), прикорневые капы в большинстве случаев возникают у проростков в узле семядолей или в нижних листовых узлах древесных растений. Эти образования, по мнению М.М. Чаттауэй (Chattaway, 1958), могут развиваться только у тех видов, у которых на гипокотиле или в нижних узлах стебля имеются спящие почки, расположенные выше или ниже пазушных. М.М. Чаттауэй насчитывает 39 видов эвкалипта, способных образовывать прикорневые капы – лигнотуберы. Их развитие начинается с появления небольшого наплыва.

По данным Е.А. Барановой (1952, 1960) наплыв у эвкалиптов формируется вследствие деления клеток листового прорыва и возникновения многочисленных очагов меристематической ткани, которые вместе с прилегающим к листовому прорыву камбием формируют наплыв, состоящий вначале из недифференцированных паренхимных клеток. Постепенно очаги меристематической ткани соединяются между собой и с камбием. Одновременно в наплыве начинают дифференцироваться гидроцитные группы, число их возрастает и ко времени образования в наплыве непрерывного слоя камбия сам наплыв продолжает увеличиваться уже за счет прироста древесины. Образующиеся на наплыве придаточные почки закладываются в камбии и отдельных очагах меристематической ткани. Вследствие разрастания наплыва пазушная почка, ранее располагавшаяся в этом месте, оказывается обычно на поверхности наплыва и чаще всего отмирает.

Начальные стадии формирования прикорневых капов у березы пушистой (*Betula pubescens*), по нашим наблюдениям (Коровин, 1970 б, 1971, 1972 а), отличаются от этих же процессов у эвкалиптов. У проростков березы к началу дифференциации вторичных тканей в узле семядолей и прилегающей к нему части гипокотиле закладываются группы придаточных почек. Никакого наплыва на этой стадии не образуется. Гипокотильные придаточные почки свойственны всем сеянцам березы независимо от индивидуальной способности растений к образованию капов. До определенного возраста число спящих придаточных почек в комлевой части стебля березы пушистой увеличивается. Эти почки обеспечивают поросле-

вое возобновление в случае повреждения главного стебля. У десяти– пятнадцатилетних растений комлевая часть стебля в зоне заложения придаточных почек гипертрофируется. Это можно рассматривать как начальную стадию образования прикорневых капов. Как показали наблюдения, 50-70-летних деревьев с прикорневыми капами оказывается всегда значительно меньше, чем 15-летних растений с хорошо выраженными утолщениями в комлевой части ствола. Следовательно, тенденция к образованию капов реализуется в более позднем возрасте.

Не до конца выясненным остается вопрос о происхождении почек на поверхности капов. По этому поводу имеются два мнения. Одни исследователи (Козьмин, 1969; Carr et al., 1984 a, b) считают, что спящие почки капов – это типичные пазушные почки, которые в процессе роста наплыва постоянно ветвятся.

Сторонники другой точки зрения убеждены, что почки капа придаточные и возникают каждый раз в камбиальной зоне и из отдельных меристематических очагов (Chattaway, 1958; Bamber, Mullette, 1978 a, b). Придерживающаяся последней точки зрения Е.А. Баранова (1952, 1960) полагает, что адвентивные почки у древесных растений – явление не редкое, представить же, каким образом в результате разветвления одной или нескольких почек может сформироваться крупный кап с громадным числом этих почек на его поверхности, очень трудно. Ссылаясь на исследования В.Н. Любименко (1901), она обращает внимание на то, что типы листорасположения и ветвления укороченного побега остаются теми же, что и у нормально растущего побега, возникновение же новых почек капа не подчиняется закономерностям филотаксиса, свойственного данному виду. Поэтому, по мнению Е.А. Барановой, логично считать, что почки капа адвентивного происхождения и первые из них формируются внутри стебля из тканей почечного следа.

Наши взгляды на механизмы образования капов в основном соответствуют взглядам Е.А. Барановой. По нашим наблюдениям (Коровин, 1970 б), в камбиальной зоне, проводящем лубе и феллогене капов возникает очень много очагов меристематической ткани, хотя далеко не каждый очаг дает начало придаточной почке. Большая часть их утрачивает меристематическую активность и дифференцируется в постоянные ткани.

Придаточные почки капа формируются обычно вблизи от уже имеющейся спящей почки. В типичных случаях очаг меристемы состоит из мелких изодиаметрических клеток, возникающих вследствие многократных антиклинальных делений лучевых инициалей или дифференцирующейся лучевой паренхимы проводящего луба, т.е. заложение придаточной почки начинается с образования расширяющегося аномального луча, аналогичного многократно описанным нами в предыдущих разделах.

Появившийся в луче очаг меристемы начинает расширяться, захватывая прилегающую зону проводящего луба (рис. 139). Одновременно в древесине против возникающего очага развивается конический вырост, состоящий вначале из радиально удлиненных или изодиаметрических парен-

химных клеток и коротких изогнутых трахеид, т.е. из элементов аномального луча. По мере дальнейшего формирования придаточной почки высота конического выроста до определенного предела увеличивается, а строение слагающих его элементов древесины нормализуется.

Постепенно наружная, т.е. обращенная к перидерме часть меристематического очага, приобретая куполообразную форму, становится конусом нарастания придаточной почки. Спереди к нему примыкает крупное межклеточное пространство лизигенного происхождения, обеспечивающее свободный рост почки к поверхности капа. Еще до выхода почки на поверхность капа в конусе нарастания дифференцируются зачаточные листья, в основании которых закладывается прокамбий. Тяжи прокамбия ориентированы по направлению к коническому выросту древесины.

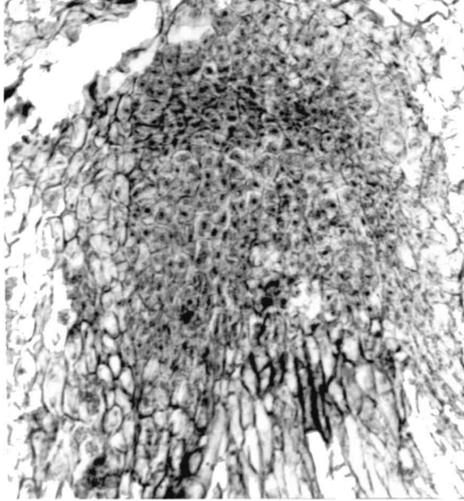
Придаточные почки часто закладываются группами. Случаи группового заложения придаточных почек у древесных растений были неоднократно описаны (Юрцев, 1955; Лотова, 1957; Лярская, 1959). Оси почек направлены к геометрическому центру наплыва, вдоль лучей. По мере роста капа расстояние между почками увеличивается, в пространстве между ними возникают новые.

Полностью отрицать возможность ветвления почек капа у нас нет основания, тем более, что случаи ветвления спящих почек известны (Ляшенко, 1958 а, б, 1964), однако, у образующих капы березы пушистой, ореха грецкого и ольхи черной этого явления мы не наблюдали.

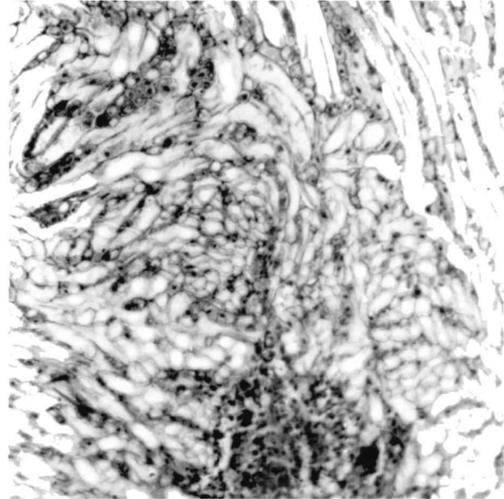
В сформировавшихся почках капа, в пазухах зачаточных листьев, нам не удалось обнаружить ни зачатков почек, ни меристематических бугорков. Очевидно, представление о ветвящихся спящих почках капа возникло на основании макроскопического изучения радиальных распилов. На отшлифованных радиальных поверхностях древесины капов видны многократно разветвленные радиально расходящиеся следы почек. На анатомических препаратах видно, что проводящие пучки соседних почек контактируют с древесиной капа, но не между собой. Видимость разветвления создается из-за группового заложения новых почек вблизи ранее возникших.

Особый интерес представляют случаи, когда меристематические очаги и, соответственно, придаточные почки возникают в наружных слоях непроводящего луба. Почечные следы в этих случаях не соединяются с древесиной капа, так как этому препятствует слой твердого луба. Почки остаются спящими, а в их основании дифференцируется камбий и развивается древесинное сферическое образование – сферобласт.

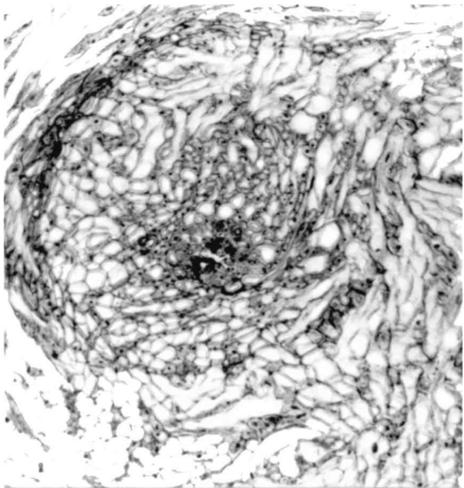
Почки капа далеко не всегда видны на поверхности наплыва. У растений, образующих мощный слой чешуйчатой корки, они остаются под коркой и заметить их можно лишь в трещинах (Коровин, 1970 б). Такие капы свойственны грубокорым формам березы пушистой, березы бородавчатой, ореху грецкому, робинии лжеакалии (*Robinia pseudoacacia*) и ряду других видов.



139



140



141



142

Рис. 139. Очаг меристематической ткани, формирующий придаточную почку, в лубе капа березы пушистой. Объектив 20х

Рис. 140-141. Древесина капа березы пушистой. Неправильное расположение структурных элементов, высокое содержание паренхимы. Объектив 10х

Рис. 142. Стволовые капы клена остролистного на Северном Кавказе. (Негатив С.В. Шувалова)

Красота текстуры и анатомическое своеобразие древесины капов определяется наличием в ней густой сети следов почек, свилеватым расположением структурных элементов и обилием паренхимы.

На срезах древесины капов, окрашенных гематоксилином (рис. 140–141), хорошо заметно высокое содержание живых паренхимных элементов. Большая доля лучевой и осевой паренхимы отмечена также в лигнотуберах эвкалиптов (Vamber, Mullette, 1978b). Гистохимические исследования показали, что паренхимные клетки древесины капов богаты запасным крахмалом.

Физиологический механизм образования капов изучен недостаточно. По этому поводу мы высказали некоторые предположения (Коровин, 1970 б, 1972 а), существо которых в следующем. Заложение очагов меристемы и усиление активности камбия, приводящее к образованию наплыва, по-видимому, связаны с нарушением баланса ростовых веществ в определенном участке стебля, вероятнее всего, с повышением концентрации ауксинов. Поскольку спящие почки капов, по нашим наблюдениям, обладают замедленным апикальным ростом, они, вероятно, синтезируют ростовые вещества. Следовательно, однажды возникшая группа спящих почек становится в дальнейшем вместе с прилегающим участком стебля зоной с собственной системой регуляции ростовых процессов. Синтезирующиеся в апексах спящих почек ростовые вещества (ауксины), перемещаясь базипетально, накапливаются, повышая в данном участке активность камбия. Прирост древесины увеличивается, образуется наплыв. Одновременно под влиянием измененного баланса ростовых веществ в камбиальной зоне нарушается ритм антиклинальных делений, возникают многочисленные меристематические очаги, часть которых дают начало новым придаточным спящим почкам. Новые почки в свою очередь повышают концентрацию ростовых веществ и так далее. Таким образом, рост наплыва и увеличение числа почек на его поверхности оказываются взаимосвязанными процессами, напоминающими цепную реакцию. Прирост капа по диаметру значительно больше, чем утолщение в нормальной части ствола. В организации такого наплыва заложена возможность неограниченного роста, а кап представляет собой саморегулирующуюся систему.

При сильном повреждении стебля или при естественном отмирании кроны рост капа замедляется и из почек на его поверхности развиваются порослевые побеги. Работами К.Ф. Венгера (Wenger, 1953) установлено, что образование поросли стимулирует снижение уровня оттока ауксинов от апикальных меристем побегов. Развитие побегов из спящих почек лигнотуберов у эвкалиптов (Blake, Corrodus, 1970) связано с редукцией эндогенных ингибиторов, кроме абсцизовой кислоты, и коррелирует с интенсивностью апикального доминирования.

Появление поросли на прикорневых капах хорошо объясняется с позиций, разработанных В.О. Казаряном (1969). Согласно его представлениям, у молодых растений преобладает центробежное развитие – увеличивается высота стебля, поверхность кроны, длина корней. С началом старения

наблюдается суховершинность, отмирает периферия кроны, одновременно из спящих почек на скелетных ветвях, а затем и на стволе появляются так называемые водяные побеги. Эти изменения он рассматривает как проявление центростремительного развития. Появление побегов из спящих почек капа после повреждения или отмирания – последний этап онтогенеза дерева, образовавшего кап, и одновременно первый этап онтогенеза растений, развивающихся из поросли на капе.

Капы на стволах и ветвях (рис. 136, 142, 143, 147-150) практически не отличаются от прикорневых, однако, начальные этапы их формирования изучены хуже. Вероятно, эти капы возникают возле спящих пазушных почек. На распилах видно, что первые "разветвляющиеся" почечные следы в древесине ствольных капов обычно соединяются с сердцевинной ствола или ветви. У отмирающих или ослабленных деревьев ствольные капы, так же, как и прикорневые, образуют из спящих почек облиственленные побеги.

На ветвях капы образуются довольно редко. Мы наблюдали их у березы пушистой и березы бородавчатой (рис. 147-149). Не исключено, что образование таких капов стимулируют патогенные организмы. В Авзянском лесхозе Башкирской АССР встречались деревья, на ветвях которых были одновременно и капы, и "ведьмины метлы", и образования, промежуточные между ними.

Форма капов независимо от положения на дереве в той или иной мере приближается к шару. Крупные прикорневые капы обычно несколько уплощены (рис. 138). Капы на ветвях бывают идеально сферическими (рис. 148-149).

Размеры капов варьируют в широких пределах: от небольшого скопления почек с едва заметным наплывом древесины до наплывов, вес которых измеряется тоннами. На Сахалине, в пойме реки Ягуар, лесничим А.П. Клинцовым и В.З. Бибиковым (1960) были обнаружены очень крупные прикорневые капы березы. Размеры одного из них были: диаметр – 3,1 x 4,4 м, длина окружности – 10,8 м, высота – 1,4 м. Крупные прикорневые капы встречаются у ореха грецкого, дуба монгольского (*Quercus mongolica*), березы пушистой. В Северной Америке, по данным Х.О. Билса и Т.К. Дэвиса (Beals, Davis, 1977), капы промышленного значения образуются у калифорнийского лавра (*Umbellularia californica*), видов ильма (*Ulmus*), клена, ореха; из хвойных – у секвойи вечнозеленой (*Sequoia sempervirens*). В справочнике "Древесные породы мира", т. 1, 2 (1982) способность образовывать крупные пригодные для промышленного использования прикорневые капы отмечена у птерокарпуса индийского (*Pterocarpus indicus*), дзельквы японской (*Zeicova serrata*), тетраклиниса членистого (*Tetraclinis articulata*), тиса ягодного (*Taxus baccata*). Очень крупные прикорневые капы образуются у большого числа видов древесных растений в Австралии.

Ствольные капы и, тем более, капы на ветвях не достигают больших размеров. Наиболее крупные ствольные капы на березе пушистой весят 30-50 кг, у ореха грецкого – до 100 кг. Капы на стволах бывают одиночными и



143



144



145

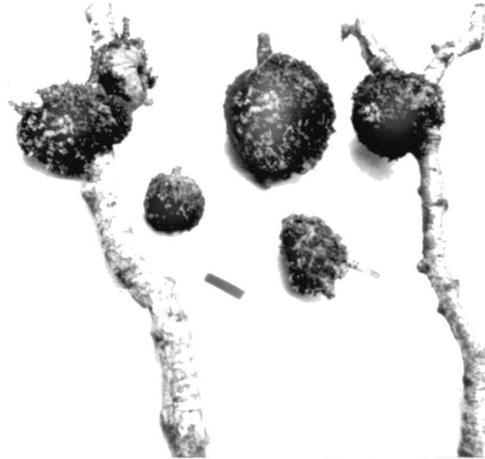


146

Рис. 143. Стволовые чапы тополя белого на Северном Кавказе (негатив С.В Шувалова)
 Рис. 144-146. Образование вегетативного потомства на прикорневых чапах: 144 - ольха черная в Кировской области; 145 - береза пушистая в Башкирии; 146 - орех грецкий в Киргизии



147



148



149



150

Рис. 147-148. Капы на ветвях березы пушистой в Башкирии

Рис. 149. Капы на ветвях березы повислой в ГБС РАН

Рис. 150. Ветвь клена татарского (*Acer tataricum*), представляющая собой нечто среднее между капом и "ведьминой метлой" на Северном Кавказе (негатив С.В. Шувалова)

групповыми, в некоторых случаях они сплошь покрывают нижнюю часть ствола, как это наблюдается у тополя белого (*Populus alba*) и ольхи черной на Северном Кавказе (рис. 143–144). Множество ствольных капов образуется у клена ясенелистного (*Acer negundo*) в городских посадках (Коровин, Щербинина, 2000).

Мы полагаем, что ствольные или прикорневые капы могут возникать у любого вида древесных растений с разной вероятностью у разных систематических групп. В целом можно сказать, что способность к образованию капов тесно связана со способностью возобновляться, регенерировать надземную часть растения, с помощью пневой или, по другой терминологии, прикорневой поросли. У хвойных капы образуются значительно реже, чем у покрытосеменных. Небольшие ствольные капы мы наблюдали у ели европейской (*Picea abies*), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), сосны сибирской (*Pinus sibirica*). С.В.Шувалов обнаружил довольно крупные ствольные капы у сосны корейской (*Pinus koraiensis*) в Приморье.

Адаптивную ценность способности древесных растений образовывать капы отмечают многие исследователи, за исключением автора статьи "Капы" в Лесной энциклопедии (1985). Приспособительное значение этих образований истолковывали по-разному. Согласно одному из мнений, ствольные и прикорневые капы повышают механическую прочность ствола, препятствуют проникновению в стебель грибной и бактериальной инфекции, защищают от механических повреждений и т.п. (Яблоков, 1962; Багаев, 1963 а, б; Козьмин, 1965). Очевидно, такое объяснение биологической роли капов недостаточно.

Многочисленные наблюдения, проведенные в разных странах, показали, что прикорневые капы являются приспособлениями, предназначенными для вегетативного размножения или для регенерации поврежденного растения. Австралийские ученые, подчеркивая важность капов в жизни древесных растений, называют их даже органами вегетативного размножения (Johnston, Lacey, 1983; Carr et al., 1984; Lacey, Jahnke, 1984).

Роль прикорневых капов как приспособлений, способствующих регенерации повреждений или отмирающих растений, отмечали П. М. Жуковский (1950), М.М. Чаттауэй (Chattaway, 1958), И.А. Казарцев (1962), Р.К. Бамбер и К.Д. Маллетт (Bamber, Mullette, 1978 a,b). К.Д. Лейси (Lacey, 1983), К.Д. Лейси и Р. Дженк (Lacey, Jahnke 1984). Однако прикорневые капы не только способствуют выживанию отдельных особей, они обеспечивают также закрепление популяций на определенной территории в условиях с затрудненным семенным размножением (Коровин, 1971; 1974, 1975; Johnston, Lacey, 1983; James, 1984).

Великолепные примеры, показывающие адаптивность капов в онтогенезе древесных растений, приведены в работах австралийских ботаников. Р.К. Бамбер и К.Д. Маллетт (Bamber, Mullette, 1978a, b) описали своеобразные капы, превратившиеся в подземные стебли, у эвкалипта камеденосного (*Eucalyptus guinmifere*). Древостои с участием этого эвкалипта регулярно повреждаются низовыми пожарами, при которых надземная часть

молодых деревьев полностью уничтожается. Спустя несколько недель после пожара, при достаточной влажности почвы, из спящих почек подземных капов (лигнотуберов) появляются новые побеги, вегетирующие до очередного пожара, после которого опять отрастают побеги из капов и так далее. За время вегетации увеличивается подземный стебель – лигнотубер, несущий спящие почки.

У этого вида эвкалипта, как и у некоторых других, лигнотубер образуется в фазе проростка. Если растению удастся достичь высоты 2-5 метров, то утолщение в зоне корневой шейки постепенно нивелируется. У взрослых деревьев с развитым стволом прикорневых капов обычно нет. Но если растение, не достигнув достаточной высоты, повреждается пожаром, то его ствол превращается в подземное древесинное образование – лигнотубер, представляющий собой нечто вроде плоской древесинной пластины, простирающейся под лесной подстилкой на значительной площади, иногда до 75 м². Средняя толщина лигнотубера (по вертикали) равна примерно 10-20 см, поверхность его либо прикрыта лесной подстилкой, либо погружена в почву на глубине около 10 см. Верхняя часть лигнотубера представляет собой прогоревшую мертвую древесину. Заболонная часть и луб находятся снизу. Спящие почки образуются по краям самого лигнотубера или по краям отверстий в нем, возникающих при обрастании лигнотубером крупных камней или хрящеватых участков почвы.

После дождей на выгоревших площадях из таких лигнотуберов вырастают отдельные зеленые лужайки. Этот тип растительности в Австралии имеет специальное название – "mallee".

Прикорневых капов, аналогичных плоским лигнотуберам эвкалиптов, у растений флоры бывшего СССР нет. Судя по данным литературы, не встречаются они и на Американском континенте. Вероятно, столь своеобразно специализированные подземные стебли образуются только у древесных растений в Австралии.

Не менее интересны и другие типы лигнотуберов, возникающие у австралийских растений *Notelaea longifolia* (*Oiaceae*) и *Elaeocarpus reticulatus* (*Elaeocarpaceae*) (Lacey, Jahnke, 1984). Подобно прикорневым капам других видов, они начинают формироваться у проростков на гипокотиле или в узле семядолей в виде одиночных или парных образований. По мере роста наплыва развивается тело, по характеру роста и внешнему виду сравнимое с корнеплодом моркови. Настоящий корень у этих растений быстро атрофируется, а на растущем вниз лигнотубере возникают придаточные корни. Камбий такого капа наиболее активен с нижней стороны, так что это образование с анатомической структурой стебля характеризуется, подобно корню, положительным геотропизмом. Прирост лигнотубера в длину (вниз) симподиальный. Верхушечная почка по отношению к очередному новому приросту остается сбоку, а в зоне роста, в апексе, формируется новая почка. Одновременно с апикальным ростом лигнотубера растет в толщину, при этом формируется древесина, содержащая со-

суды, трахеиды и большое количество лучевой паренхимы, представленной аномально (для данного вида) многорядными лучами.

Сформировавшийся таким образом подземный стебель – лигнотубер выполняет одновременно функции стержневого корня, вместилища запасных питательных веществ и является структурным образованием, обеспечивающим регенерацию надземной части растения после ее частичного или полного повреждения. Побегов регенерации возникают из остающихся в состоянии покоя верхушечных морфологически верхних почек.

По данным выше упомянутых авторов, в лесах засушливых зон Австралии ярко выраженной способностью к образованию прикорневых капов обладают виды из семейств *Myrtaceae*, *Casuarinaceae*, *Tremandraceae*, *Leguminosae*, *Sterculiaceae*, *Dilleniaceae*, *Proteaceae*, а в низкотемпературных дождевых лесах – представители *Myrtaceae*, *Atherospermataceae*, *Eucryphiaceae*. Судя по австралийским публикациям, это далеко не полный список. Очевидно, своеобразие внешних условий определило и специфику эволюционных морфологических превращений древесных растений в Австралии, выработав у них вторичное приспособление к вегетативному возобновлению. Эта адаптация выразилась в способности образовывать прикорневые капы – лигнотуберы, превратившиеся у некоторых, наиболее специализированных в этом отношении видов, в своеобразные подземные стебли.

Древесина лигнотуберов, как это отмечено большинством изучавших их ботаников (Chattaway, 1958; Vamber, Mullette, 1978 а, б; Lacey, 1983 и др.), содержит большой объем паренхимы с запасами крахмала и неорганических питательных веществ. В этом отношении лигнотуберы являются специализированными вместилищами запасов питательных веществ. Таким образом, лигнотуберы у некоторых видов, представляют собой жизненно важные структурные образования.

В австралийской литературе, посвященной лигнотуберам, основное внимание уделено растениям, регулярно подвергающимся в течение жизни воздействию неблагоприятных факторов среды, поэтому лигнотуберы рассматривают, в основном, как приспособления для регенерации, хотя во многих работах и отмечено, что такая регенерация связана с вегетативным размножением. Поэтому Р.Д. Джонстон и К.Д. Лейси (Johnston, Lacey, 1983) высказывают недоумение, почему у *Doryphora sassafras* и *Eucryphia morei*, произрастающих в низкотемпературных дождевых лесах, не подвергающихся выгоранию и иным очевидным неблагоприятным воздействиям, довольно часто образуются прикорневые наплывы, напоминающие лигнотуберы? В этой же статье они и отвечают на поставленный вопрос: способность к вегетативному возобновлению за счет спящих почек прикорневых капов возникла, по их мнению, как компенсация затрудненного в этих условиях семенного возобновления.

Прикорневые наплывы с почками на поверхности у дорифоры и эукрифии, судя по описанию, имеют большее сходство с прикорневыми капа-

ми древесных растений нашей страны, чем со специализированными лигнотуберами других австралийских видов.

У березы пушистой, ольхи черной, ореха грецкого и дуба монгольского, по нашим наблюдениям, хорошо выраженные прикорневые капы начинают появляться лишь у взрослых деревьев. Рост капов не прекращается вплоть до начала естественного отмирания образовавших наплывы деревьев. С возрастом увеличивается число спящих почек, способных дать порослевые побеги. Следовательно, прикорневые капы этих видов не столько обеспечивают восстановление поврежденных растений на ранних стадиях онтогенеза, сколько служат приспособлением к вегетативному размножению взрослых и перестойных экземпляров.

Многочисленными исследованиями (Гуман, 1930; Новиков, 1941; Серебряков, 1952; Николаев, 1964; Козьмин, 1968, 1970; Денисов, 1974) установлено, что у березы пушистой способность к порослевому возобновлению снижается с возрастом, ко времени естественного отмирания она практически равна нулю. Если местная популяция березы пушистой произрастает в условиях, исключающих возможность семенного возобновления, например, в пойменных березняках с высоким травяным напочвенным покровом, то будущее такой популяции определяется частотой встречаемости особей, способных образовывать прикорневые капы.

Не менее важна роль прикорневых капов в естественных древостоях ореха грецкого. При обследовании древостоев в урочище Кара–Алма в Киргизии мы нашли семенное возобновление ореха грецкого неблагоприятным и недостаточным для продления существования популяции в этих условиях. Вместе с тем, почти каждый экземпляр ореха грецкого на обследованной территории имел в той или иной степени выраженный прикорневой кап. На прикорневых капах ослабленных или отмирающих деревьев мы всегда находили порослевые побеги или стволы дочерних растений. Таким образом, уникальные естественные древостои ореха грецкого в Киргизии сохранились лишь благодаря способности ореха к образованию прикорневых капов.

Исследованные нами прикорневые капы дуба монгольского в Приморье в значительной мере определяют устойчивость популяций этого вида в нижней части южных склонов Сихоте–Алиня, в зоне часто возникающих лесных пожаров. Кстати, капы дуба монгольского больше, чем капы других древесных растений отечественной флоры, похожи на лигнотуберы австралийских видов. Большая часть тела этих наплывов находится под лесной подстилкой или в почве, спящие почки редкие и скрыты под коркой. Такие капы способны обеспечивать порослевое возобновление после низовых пожаров, уничтожающих семена, всходы и молодые растения.

Для более полного освещения роли капов в онтогенезе древесных растений и жизни их популяций необходимо упомянуть исследование биологии капообразования у ряда ксерофильных кустарников, образующих в среднеконтинентальной части США тип растительных сообществ – чапарали. В работе С. Джеймс (James, 1984) подробно рассмотрены "стратегия

и тактика" семенного и вегетативного размножения растений в чапаральях, изучены морфология, рост и развитие прикорневых капов, высказаны некоторые, совпадающие с нашими (Коровин, 1970 б), соображения о физиологических механизмах образования этих наплывов, капы сопоставлены с иного рода наплывами древесины. К сожалению в работе недостаточно учтены данные русских ученых.

С. Джеймс приходит к заключению, что усиление способности к порослевому возобновлению в условиях постоянной засухи и частых пожаров является важным стратегическим направлением в развитии древесных растений, а образование прикорневых капов (лигнотуберов) – один из перспективных путей реализации этой тенденции. Подчеркивается, что капы возникают не как непосредственная реакция на те или иные неблагоприятные воздействия, а как закрепленный естественным отбором признак, одно из проявлений преадаптации. Прикорневые капы С. Джеймс рассматривает как регенеративно–репродуктивные специализированные образования, играющие важную роль не только в североамериканских чапаральях.

Таким образом, сумма сведений о биологической роли прикорневых капов дает основание утверждать, что эти образования являются специализированными приспособлениями древесных растений к вегетативному размножению. Вероятно, способность к образованию прикорневых капов – признак вторичный, возникший в ходе эволюции при закреплении популяций на однажды занятых территориях. Косвенным подтверждением тому служит высказывание И.Г. Серебрякова (1952), полагавшего, что способность к неограниченно долгому вегетативному возобновлению не является изначальным свойством растений, а порождается условиями жизни как приспособление к неблагоприятным факторам среды.

До сих пор, при рассмотрении биологической роли капов, мы обращали основное внимание на прикорневые наплывы. Стволовым капам в литературе уделяется небольшое внимание (Коровин, 1970 б, 1971, 1975; Коровин, Щербинина, 2000). Очевидно эти образования могут играть важную роль только в онтогенезе древесных растений, существенно не влияя на их репродуктивную способность. Правда, нам приходилось наблюдать единичные случаи, когда стволовые капы давали начало новым растениям. На территории Авзянского лесхоза в Башкирии мы наблюдали, что из капа на спиленном стволе березы пушистой образовалась поросль. Порослевые побеги, основания которых соприкасались с землей, укоренились. Там же мы встретили упавший вместе с обломком ветви ветвяной кап, из почек которого тоже образовались побеги и некоторые из них как и в первом случае, укоренились. Разумеется, такие редкие явления не могут существенно влиять на судьбу популяции, обеспечить ей надежную систему воспроизводства.

Многими исследователями, в том числе и нами (Коровин, 1971, 1975), высказывалось предположение о том, что основная роль стволовых капов заключается в восстановлении утраченной деревом ассимилирующей поверхности. Побеги из почек капа у поврежденных или засыхающих

деревьев выполняют ту же функцию, что и так называемые водяные побеги, возникающие на стволе и скелетных ветвях. И те, и другие способствуют временному продлению существования данной особи на поздних стадиях (по В.О. Казаряну, 1969) развития.

Как мы уже говорили, прикорневые и ствольные капы практически не различаются по внутренней и внешней морфологии. В функциональном отношении и те, и другие при ослаблении растения дают побеги из спящих почек, т.е. равноценны и в этом отношении. Вместе с тем, значение ствольных и прикорневых капов для особи, и тем более для популяции, далеко не равноценно. Напрашивается вопрос: насколько случайно или, наоборот, детерминировано, то или иное положение капа на стволе? Специальных исследований в этом направлении, насколько нам известно, не было. Австралийские ботаники (Carr et al., 1982) предприняли попытку объяснить причину образования капов в том или ином месте дерева влиянием так называемой позиционной информации. Такое объяснение, могло бы быть убедительным, если знать, что такое "позиционная информация". Свои взгляды авторы излагают примерно так: лигнотуберы не обязательно "привязаны" к первичному телу растения, хотя они чаще ассоциируются с базальными частями ствола, ветви, побега: позиционная информация, точкой приложения которой являются сами лигнотуберы, определяет часть растения, на которой лигнотубер может образоваться. Иными словами, будущий лигнотубер "сам решает", где ему сформироваться. Объяснение, прямо скажем, не очень убедительное.

Надо полагать, что и причины, вызывающие образование ствольных и прикорневых капов в онтогенезе, в большинстве случаев сходны или одинаковы. Возникновение в той или иной части стебля сближенной группы спящих почек с одновременным локальным увеличением радиального прироста древесины в зоне их возникновения, несомненно связано с местным нарушением регуляции ростовых процессов. Иного, видимо, и быть не может. Неясными остаются только причины нарушения ростовых корреляций, приводящих к возникновению придаточных почек в том или ином участке ствола или ветви.

Широко обсуждался (Яблоков, 1962; Багаев, 1963 а, б; Козьмин, 1962, 1965 а, б, 1968; Коровин, 1972 а, б, 1975) и продолжает обсуждаться (Mullette, Vamber, 1978; Романовский, 1981 а, б, 1982 а, б; Lacey, 1983; James, 1984; Коровин, Курносов, 2000; Курносов, 2000) вопрос о способности, древесных растений наследовать предрасположенность к образованию капов. Большинство исследователей считают это свойство генетически детерминированным, уклоняясь от обсуждения факторов, стимулирующих реализацию этой предрасположенности. В опытах А.В. Козьмина по искусственному размножению "каповой" березы пушистой, заложенных в Ивантеевском лесном питомнике в Московской области, получены положительные результаты в вариантах с семенным и вегетативным размножением.

В ряде случаев стимуляция образования капов факторами внешней среды не вызывает сомнений. Например, у некоторых эвкалиптов, у кото-

рых при нормальном росте образуется высокий ствол без наплывов, а при повреждении пожарами стебель превращается в лигнотубер. В городских посадках регулярная обрезка кроны у тополей, задымление воздуха и вытаптывание почвы у клена ясенелистного (*Acer negundo*) и липы (*Tilia sp.*) вызывают образование стволовых и прикорневых капов (Коровин, Щербинина, 2000; Курносков, 2000). Изыскатели и заготовители промышленных капов неоднократно замечали, что наиболее крупные прикорневые капы у березы пушистой образуются в местах регулярного выпаса скота.

Вместе с тем существуют древостои березы пушистой, ореха грецкого, ольхи черной, в которых высокая частота встречаемости растений с крупными прикорневыми и стволовыми капами никак не связана с внешней стимуляцией этой формы аномального роста. Во всяком случае, нам при детальном обследовании таких древостоев выявить стимулирующие факторы не удавалось. В связи с этим было высказано мнение (Коровин, 1971, 1972 а, б, 1975; Зуихина и др., 1984; Романовский, 1981 а, б, 1982 а, б), что популяции древесных лесобразующих растений гетерогенны по способности к образованию капов, и что местные популяции внутри видов дифференцированы по концентрации в них данного признака. Дифференциация популяций обусловлена экологическими факторами, определяющими возможность семенного возобновления.

Суммируя комплекс сведений о строении капов и их значении для дерева и популяции, мы приходим к выводу, что эти образования в большинстве случаев – не патология и не прямая реакция на то или иное внешнее воздействие, а адаптивное структурное приобретение, способность к формированию которого выработана древесными растениями в процессе эволюции. Внешнее проявление этого признака обычно реализуется под воздействием неспецифических денормализующих факторов. Во многих случаях, очевидно, достаточно весьма слабых по интенсивности денормализующих воздействий.

Стволовые и прикорневые капы представляют собой метаморфоз части стебля. Строение и форма капов определяются двумя взаимосвязанными ростовыми процессами: непрерывным увеличением числа придаточных спящих почек на ограниченном участке стебля и одновременной радиальной пролиферацией тканей стебля на этом участке. Образующиеся таким образом наплывы имеют близкую к шаровидной форму. Древесина наплывов содержит большой объем паренхимы и включает лучеобразно расходящиеся от сердцевины стебля следы спящих почек. Число этих следов на тангентальной поверхности капа увеличивается пропорционально увеличению наплыва.

Рост капов контролируется собственной системой регуляции. Однако, активность верхушечных меристем спящих почек капа зависит от состояния кроны, т.е. от общего для всего растения апикального доминирования.

Таким образом, учитывая адаптивную ценность капов для особи и популяции, эти образования можно только условно считать аномальными, и в связи с этим они, казалось бы, не должны служить предметом нашего

обсуждения. Вместе с тем рост капов связан с местным нарушением гормонального контроля меристематической активности. Их строение по сравнению со строением типичного стебля явно аномально, расположение структурных элементов неупорядоченно, очевидно аномально высокое содержание паренхимы, в древесине капов с высокой частотой встречаются почечные следы. Относительно независимый темп прироста массы капов также сближает их с аномальными образованиями. Иными словами, адаптивность структурного образования не исключает аномальности его строения. Правда, нельзя отбрасывать и другой, очевидно, настолько же правомерной позиции: то, что аномально для типичного стебля, – нормально для капа, а кап в свою очередь нормальное, типичное для древесных растений приспособление для вегетативного размножения. Кажущееся противоречие в высказанных взглядах разрешается представлением об относительности, условности, понятий "норма" и "аномалия". Норма по отношению к биологическим объектам в большинстве случаев – понятие не фиксированное, а статистическое, проявляющееся с той или иной степенью вероятности. Крайние, наиболее удаленные от среднего значения, проявления нормы могут быть переходом к аномалиям или самими аномалиями. С другой стороны, такие, казалось бы, явно аномальные образования, как галлы, возникающие на растениях под воздействием животных, являются тоже нормой, проявляющейся при определенных условиях, ибо внешний вид и внутреннее строение галлов – результат сопряженной эволюции паразита и хозяина.

Возвращаясь к капам, следует добавить, что в ряде случаев адаптивность этих образований кажется весьма сомнительной. Мы уже упоминали, что в лесах Горной Башкирии неоднократно встречали березы, в кроне которых, в основном на тонких ветвях, возникало множество капов, "ведьминых метел" и образований, представляющих переход между ними, одновременно. Береза с мелкими капами на ветвях растет на территории Главного ботанического сада АН СССР. Причины образования таких капов не изучены. Мы предполагаем, что их образование связано с воздействием патогенных организмов. Разумеется, можно допустить, что лежащие на земле случайно сломленные ветви с капами тоже служат приспособлением для вегетативного размножения. Однако, крайне низкая частота встречаемости деревьев с капами на ветвях практически исключает успешность естественного отбора по этому признаку.

Заключая данный раздел, нам хотелось бы отметить, что способность образовывать капы, с нашей точки зрения, – важное, выработанное в процессе эволюции, свойство древесных растений, о котором следовало бы упоминать в соответствующей учебной литературе, например, в учебниках по морфологии растений, в дендрологии, в учебниках по лесоводству.

5.3. СУВЕЛИ

Сувель – шарообразный или (реже) иной формы наплыв на стволе дерева, развитие которого не связано с почками (рис. 151, 152). Причины образования сувелей неизвестны. Специальной литературы, посвященной этим напыльям, мы не встречали, имеются отдельные упоминания (Воусе, 1961; Козьмин, 1965а, б, 1970; Махнев, 1966; Коровин 1970, 1987б, в) об их форме, встречаемости, отличии от капов.

Слово "сувель" – одно из русских народных названий напыльев на стволах деревьев или просто свилеватых участков древесины наряду со словами "свиль", "сувель-вал", "свал". В англоязычной литературе сувели обычно обозначаются словом "burls" (James, 1984).

В лесах средней полосы такие напыльи обычно образуются на сосне обыкновенной, на березе пушистой и березе повислой. Кроме того, на территории нашей страны мы неоднократно встречали сувели у бука восточного и европейского (*Fagus orientalis*, *F. sylvatica*), явора, граба обыкновенного (*Carpinus betulus*), сосны сибирской и сосны корейской, березы ребристой (*Betula costata*), у дальневосточных кленов: маньчжурского (*Acer mandshuricum*) и мелколистного (*A. mono*). В Южном Вьетнаме очень крупные капы формируются на стволах некоторых видов лагерстреми (*Lagerstroemia sp.*). Очевидно, эти аномальные образования могут формироваться на стволах и многих других видов древесных растений. Впрочем, не с одинаковой частотой. В зонах антропогенного воздействия на лесную растительность сувели довольно часты, в отдаленных лесных массивах встречаются значительно реже. Весьма редки они (как и капы) в муссонных лесах Южного Вьетнама – кроме упомянутой лагерстреми, мы только единожды встретили крупный сувель на дальбергии (*Dalbergia sp.*).

Положение сувелей на стволе никак не фиксировано, однако, в большинстве случаев эти напыльи расположены ниже первых крупных ветвей. Сувели на ветвях – явление довольно редкое (рис. 152). Величина сувелей различна, иногда они достигают значительных размеров (рис. 151).

Д.С. Бойс (Воусе, 1961) относит напыльи, которые, судя по описанию, являются сувелями, к неинфекционным галлам. Правда, неинфекционность напыльев ничем не подтверждается. Пользуясь терминологией Р. Блоха (Bloch, 1965), сувели нельзя отнести однозначно ни к одной категории аномальных образований. С известным допущением их можно считать неоплазмами с прозоплазматической организацией, т.е. опухолями, состоящими из дифференцированных структурных элементов.

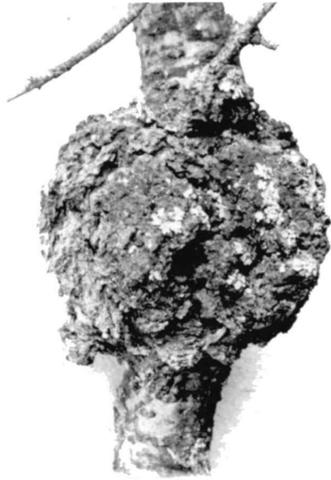
В изученных нами образцах лишь один сувель возник на стволе березы повислой в месте зарастания гнилого сучка – в этом случае можно предполагать влияние грибной инфекции. В зоне образования других рассмотренных нами сувелей никаких заметных невооруженным глазом или под микроскопом изменений, которые могли бы служить признаком существования определенного возбудителя, мы не обнаружили.



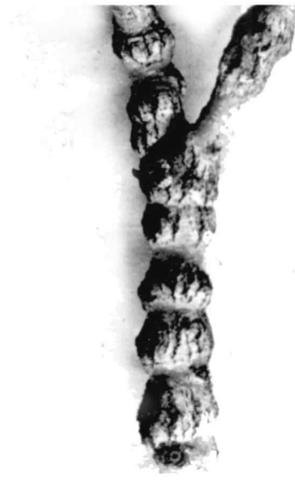
151



152



153



154

Рис. 151. Сувель диаметром 1,8 м на стволе бука восточного (*Fagus orientalis*). Негатив С.В. Шувалова

Рис. 152. Сувель на ветви березы повислой

Рис. 153. "Рак" пихты сибирской (*Abies sibirica*)

Рис. 154. Галловая болезнь осины

Характерной макроструктурной особенностью древесины сувелей является свилеватое расположение волокнистых элементов, наиболее заметное в плоскости тангентальных срезов. Впрочем, свилеватость осевых анатомических элементов свойственна и капам, и многим другим аномальным образованиям на стволах и ветвях. Иного расположения волокон в шарообразных или близких к шаровидным по форме наплывам древесины, очевидно, нельзя и ожидать.

В сувелях, что также естественно, годовичные приросты древесины значительно больше, чем в нормальной части ствола. На распилах наплыва границы годовичных приростов видны в виде концентрических окружностей.

В микроструктурном отношении древесина сувелей характеризуется малочисленными узкопросветными сосудами и обилием лучевой паренхимы (рис. 156, 158). Объем лучевой паренхимы возрастает как за счет увеличения числа лучей в единице объема древесины, так и за счет увеличения размеров клеток, рядность лучей при этом увеличивается незначительно. Лучи в древесине сувелей имеют неправильную форму, что вообще свойственно свилеватой древесине.

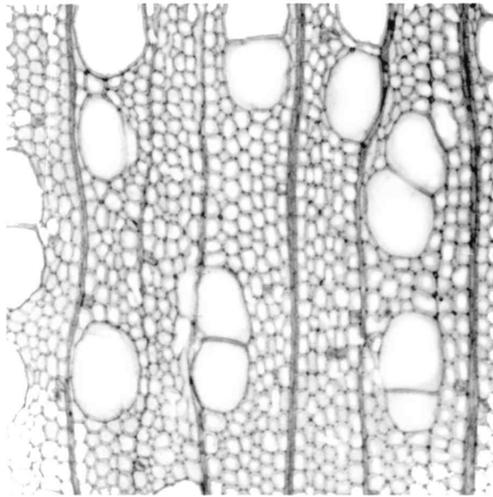
Прозенхимные клетки в древесине сувелей значительно короче, чем в нормальной древесине растений данного вида.

Все отмеченные особенности строения древесины сувелей относятся к неспецифическим изменениям, сопровождающим местное радиальное разрастание проводящей ткани. Денормализующие агенты, способные вызывать подобного рода изменения, до настоящего времени не выявлены.

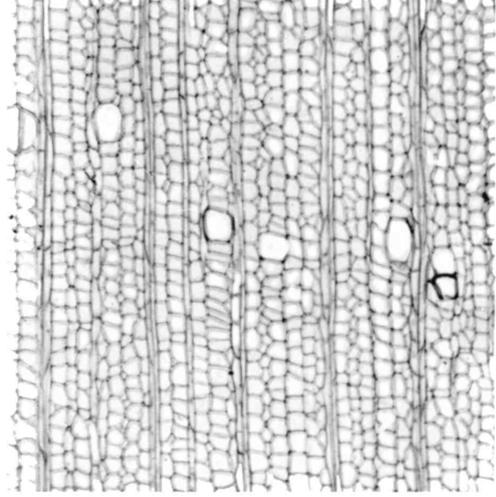
5.4. “РАК” СТВОЛОВ И ВЕТВЕЙ ХВОЙНЫХ

Среди патологических новообразований, имеющих ярко выраженную тенденцию к радиальному разрастанию, широко распространены так называемые “раковые” наплывы на стволах и ветвях хвойных. Обычно они имеют форму булавовидного утолщения ветви или ствола. Наплывы могут быть одиночными или располагаться на стволе четкообразно. На наплывах образуется толстая корка с трещинами, из которых часто вытекает смола.

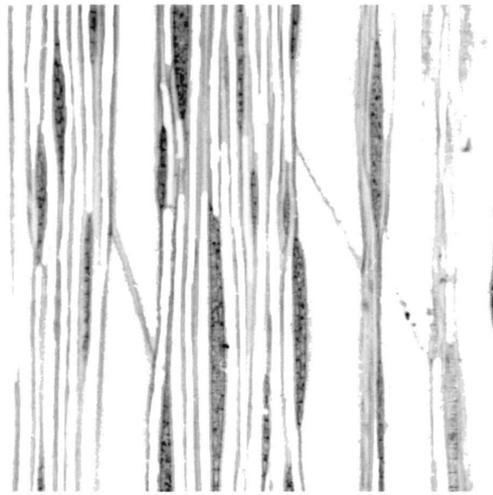
Широко распространенный в лесах Западной Сибири “рак” пихты сибирской (рис. 153) вызывает ржавчинный гриб *Melampsorella cerastii* (Mart.) Winter (Ванин, 1955; Жуков, 1978). Этот же возбудитель вызывает аналогичное заболевание у пихты кавказской (*Abies nordmanniana*) (Гурьянова, 1966). Другие виды ржавчинных грибов приводят к возникновению “раковых” наплывов на стволах сосны обыкновенной и ели сибирской (*Picea obovata*) (Слепян, Богуславская, 1969; Соколов, Щедрова, 1971, 1975а, б), лиственницы сибирской (Самцов, 1981). Грибы *Peridermium sp.*, *Gimnosporangium sp.*, *Melampsorella sp.* вызывают “раковые” образования на стволах и ветвях многих видов хвойных растений в Северной Америке (Dodge, 1931; Peterson, 1960; Boyce, 1961; Zalasky, 1976). Таким образом, “рак хвойных” – понятие собирательное, оно объединяет разные по этио-



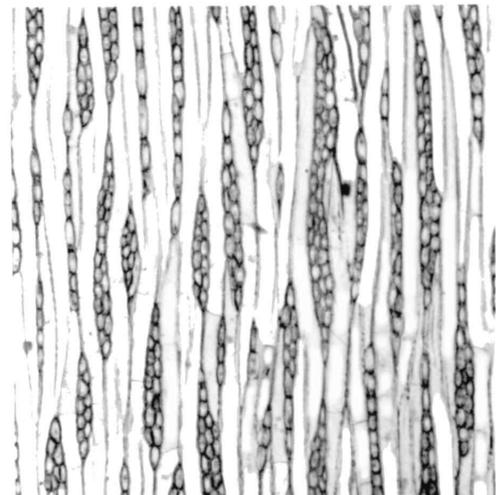
155



156



157



158

Рис. 155-158. Поперечные и тангентальные срезы древесины березы повислой: 155, 157 - образец из нормальной части ствола; 156, 158 - образец из древесины сувеля. Объектив 10х

логии заболевания, характеризующиеся сходными внешними и анатомическими изменениями стебля растения–хозяина.

Этиология, симптомы, течение перечисленных выше заболеваний, их биологические и хозяйственные последствия подробно изучены лесными фитопатологами (Ванин, 1955; Воусе, 1961; Синадский, 1977; Жуков, 1978 и др.). Мы остановимся лишь на некоторых особенностях структурных изменений древесины.

Р.С. Петерсон (Peterson, 1960), изучавший анатомические изменения древесины при образовании “раковой” опухоли на стволе сосны скрученной (*Pinus contorta*), отмечает, что основная реакция растения–хозяина на воздействие патогена – гиперплазия. Рост опухолевидного утолщения стебля происходит, главным образом, вследствие увеличения доли лучевой паренхимы. Количественные анатомические исследования показали, что в наплыве она составляет 29 % объема древесины, против 8 % в нормальной древесине ствола. Автором установлено также, что 60 % лучей в древесине наплыва двух– или многорядные. В нормальной же древесине многорядными бывают только лучи, включающие смоляные ходы и их доля не составляет более 2 % объема древесины.

По наблюдениям Г. Заласки (Zalasky, 1976) ржавчинные галлы сосны скрученной представляют собой опухоль ксилемы (“опухоль” в данном случае – неточное выражение), вызванную экзогенной стимуляцией камбия, преимущественно – лучевых инициалей, и увеличением числа камбиальных производных. Лучевая паренхима наплывов, по мнению автора, содержит питательные вещества, необходимые для развития гриба. В работе сказано, что отличить трахеиды от лучевых клеток на срезах затруднительно, настолько элементы ксилемы в наплывах деформированы. Поэтому для более точной идентификации клеток автор пользовался мацерированным материалом. Анализ показал, что наряду с клетками лучевой паренхимы и лучевыми трахеидами имеются также клетки прямоугольные или неправильной формы, но без утонченных окончаний. Короткие лучевые клетки часто на концах раздвоены, разветвлены, это позволяет лучам заполнить пространство между сцепленными, изогнутыми трахеидами, располагаться по спирали и ориентироваться в разных направлениях, а не только горизонтально. Трахеиды тоже многоконечные и по длине почти не отличаются от клеток лучей.

Г. Заласки считает, что изменение формы анатомических элементов происходит на ранней стадии дифференциации. Производные лучевых инициалей, накладываясь друг на друга, образуют крупные, неправильной формы структурные образования. Вследствие разрастания лучевой паренхимы во всех направлениях, возникают расширяющиеся аномальные лучи, состоящие из паренхимных и трахеальных клеток. Автор исследования обращает внимание на сходство ржавчинных галлов с наплывами древесины, развитие которых стимулирует действие низких температур. И в тех, и в других гиперплазия сочетается с обилием лучей и неправильной формой трахеальных элементов.

Обобщенная картина анатомических изменений при формировании “раковых” наплывов была представлена еще в работах Е. Кюстера (Küster, 1925, 1930), в одной из которых, в частности, сказано, что при формировании аномальной древесины галлов клетки камбия сегментируются, в результате чего в древесине возникают широкие аномальные лучи и недифференцированные изодиаметрические клетки паренхимы. С таким пониманием аномального роста согласиться легче, нежели с представлением Г. Заласки о том, что аномальные элементы ксилемы приобретают свою форму только в процессе дифференциации. Мы считаем, что изменение формы анатомических элементов древесины в процессе формирования аномальных образований происходит, главным образом, в результате нарушения ритма и ориентации перегородок в процессе антиклинальных делений в камбии и завершается при дифференциации камбиальных производных.

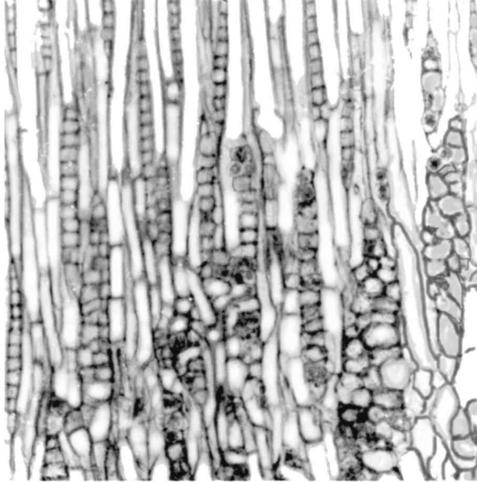
Увеличение доли лучевой паренхимы в “раковых” наплывах на стволах и ветвях хвойных, а также аномальное расширение лучей, отмечается практически всеми исследователями, изучавшими анатомию этих образований (Слепян, Богуславская, 1969; Соколов, Щедрова, 1971, 1975 а, б; Самцов, 1981). По нашим наблюдениям, эти изменения являются общими и наиболее характерными особенностями строения древесины всех “раковых” наплывов на стебле хвойных.

На рис. 159, 160 показана древесина “раковых” наплывов пихты сибирской, в которой есть участки с более или менее нормальным строением и участки безусловно аномальные. В относительно нормальных зонах древесины трахеиды могут иметь в той или иной степени выраженное свилеватое расположение или быть ориентированными строго параллельно продольной оси ствола или ветви. Количественные анатомические исследования показали существенное увеличение доли лучевой паренхимы в таких участках: в нормальной древесине (участок ветви на границе с наплывом) лучевая паренхима составляет 9 % объема, а в относительно нормальных участках древесины наплыва – 23 %. Эти цифры вполне согласуются с данными Г. Заласки (Zalasky, 1976).

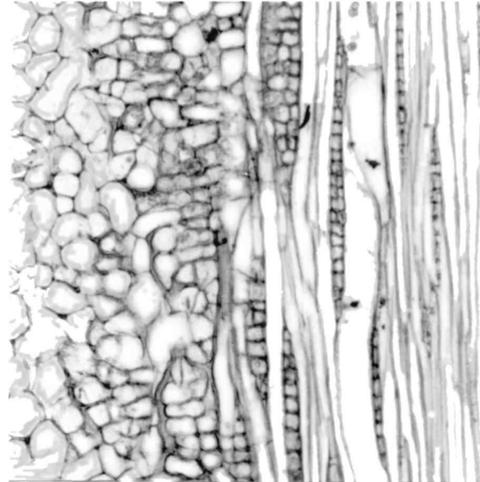
В участках древесины наплывов с ярко выраженной аномальностью обращают на себя внимание скопления крупных изодиаметрических клеток паренхимы. Анализ серии срезов показал, что прослойки паренхимы возникают вследствие слияния расширяющихся лучей. Формирование аномальных участков в процессе радиального прироста через определенный промежуток времени прекращается. Строение древесины в этой зоне нормализуется. Рядом же обычно возникают новые аномальные участки с такими же структурными изменениями.

В паренхиматизированных зонах аномальных участков древесины закладываются многочисленные патологические смоляные ходы, которые служат источником живицы, вытекающей из трещин на поверхности наплывов.

Обобщая имеющиеся в нашем распоряжении сведения о строении “раковых” наплывов на стволах и ветвях хвойных, можно сказать, что та-



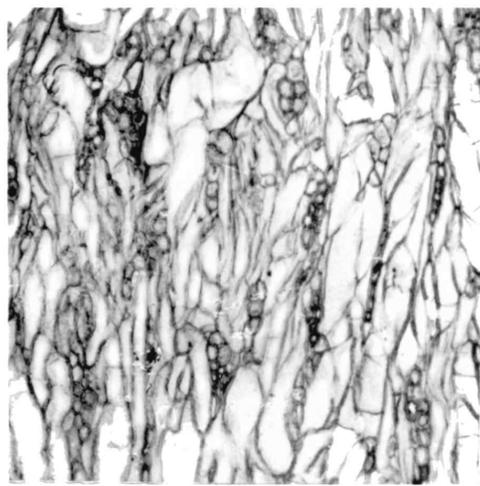
159



160



161



162

Рис. 159, 160. Древесина "ракового" наплыва на стволе пихты сибирской. Аномальное расширение лучей, образование прослойки недифференцированной паренхимы. Тангентальные срезы, объектив 10х

Рис. 161, 162. Древесина осины. Тангентальные срезы, объектив 10х: 161 - нормальная древесина; 162 - аномальная древесина при галловой болезни

кие наплывы образуются вследствие радиального разрастания древесины, осуществляющегося за счет гиперплазии. Древесина наплывов характеризуется свилеватым расположением элементов, повышенным содержанием лучевой паренхимы, наличием многорядных, в том числе и не содержащих смоляных ходов, лучей, а также часто возникающими широкими аномальными лучами, превращающимися в скопления паренхимы. Перечисленные аномальные изменения происходят, вероятно, вследствие местного нарушения гормонального контроля роста под влиянием метаболитов паразитирующего на дереве гриба.

5.5. ГАЛЛОВАЯ БОЛЕЗНЬ ОСИНЫ И ДРУГИЕ АНОМАЛЬНЫЕ РАЗРАСТАНИЯ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Симптомом галловой болезни осины служит образование шарообразных утолщений на стволе и ветвях (рис. 154). У тополя черного (*Populus nigra*) аналогичные морфологические изменения, по данным Д.С. Бойса (Bouse, 1961), вызывает гриб *Macrophoma tumefacies*. В нашей стране это заболевание в микологическом отношении не исследовано. В.П. Гречкин и А.И. Воронцов (1962) предполагают, что и у нас его вызывает тот же возбудитель.

Сопоставление данных В.П. Гречкина и А.И. Воронцова (1962), А.М. Жукова (1966) с нашими наблюдениями приводит к альтернативе: или внешние проявления данного заболевания могут быть различными, или галловой болезнью называют два разных заболевания. Первые авторы указывают, что болезнь проявляется в образовании на тонких ветвях односторонних выпуклостей, а на более толстых – барельефных выростов. На стволах и ветвях взрослых деревьев, начиная с III класса возраста (с 30 лет), встречаются округлые плоские барельефные образования, в центре которых – черные пятна с концентрической слоистостью.

Описание этой болезни А.М. Жуковым больше соответствует тем морфологическим изменениям, которые мы наблюдали у осины в черневой тайге Салаирского кряжа. Наплывы шарообразные, охватывающие всю округность стебля. Иногда они столь часты, что напоминают четки. Отдельные утолщения на толстых ветвях достигают диаметра 10-15 см. На стволах осин диаметром больше 12-16 см наплывы приобретают вид толстых складок, окольцовывающих ствол. Барельефных утолщений с черными пятнами мы не находили, не упоминает о них и А.М. Жуков.

Упомянутые авторы отмечают, что в древесине этих аномальных образований гнилей или других ярко выраженных макроструктурных изменений не обнаружено. По мнению А.М. Жукова, наплывы могут быть причиной инвазии вторичных вредителей древесины, так как кора этих образований из-за быстрого роста сильно растрескивается.

Проведенное нами микроскопическое исследование древесины наплывов показало, что по сравнению с контролем она состоит из коротких

осевых элементов, лучи и волокнистые трахеиды имеют неправильную форму и ориентацию. Вместо линейных однорядных лучей развиваются короткие двухрядные (рис. 161-162). Ширина лучей возрастает не только вследствие увеличения рядности, но и в связи с увеличением размеров клеток.

Наплывы на стеблях осины, возникающие при галловой болезни, менее упорядочены в своей внутренней организации, чем сувели и капы. Эти образования имеют некоторые черты катаплазматических галлов и в анатомическом отношении имеют сходство с опухолями. При образовании этих шаровидных наплывов осевые элементы не изгибаются, как во всех ранее рассмотренных случаях, а укорачиваются, превращаясь в массу бессистемно расположенных клеток неопределенной конфигурации. Из таких клеток может состоять тело любой формы. Некоторым организующим началом при росте наплывов служат лучи, радиально расходящиеся из морфологического центра каждого наплыва, это и обеспечивает формирование шаровидного тела. Подобно ранее рассмотренным примерам аномального роста, структурные изменения при галловой болезни проявляются в нарушении формы и ориентации осевых элементов древесины. Лучи же в этих образованиях, уменьшаясь в высоту и расширяясь, сохраняют строго радиальное, относительно единого центра, расположение.

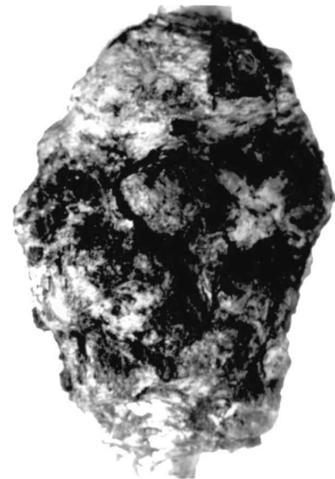
Своеобразные по форме наплывы образуются у груши обыкновенной (*Pyrus communis*) под воздействием внедрившихся в древесину ветви гаусториев омелы белой (*Viscum album*) (рис. 163). Близкие по форме небольшие наплывы формируются на ветвях можжевельника колючего (*Juniperus oxycedrus*) при поселении на них арцеутобиума можжевельникового (*Arceuthobium oxycedri*), удлинённые утолщения ветвей псевдотсуги — при поселении *Arceuthobium douglasii* (Tinnin, Knutson, 1985). Наплывы на ветвях, вызываемые этими паразитическими цветковыми растениями, в отличие от ранее рассмотренных, имеют не округлую, а веретеновидную форму. Объясняется это, видимо, тем, что у таких наплывов нет локального центра, вокруг которого обычно происходит радиальная пролиферация ксилемы. Денормализующие вещества, вырабатываемые паразитирующим растением, могут перемещаться по ветви на некоторое расстояние от места внедрения гаусториев.

Основные анатомические изменения в древесине наплывов заключаются в значительном увеличении доли лучевой паренхимы (рис. 167-168). При этом возрастает рядность лучей и диаметр клеток лучевой паренхимы. Среди прочих нарушений строения древесины следует отметить некоторое сокращение длины прозенхимных клеток и их свилеватое расположение.

Наплывы, близкие по форме к шаровидным, образуются иногда на стволах березы повислой (рис. 164). Причина их образования неизвестна. От сувелей и других, в той или иной степени идентифицированных, образований они отличаются следующими характерными признаками: форма близкая к шаровидной, поверхность бугорчатая, бугорки возникают из-за часто и бессистемно возникающих очагов пролиферации проводящей тка-



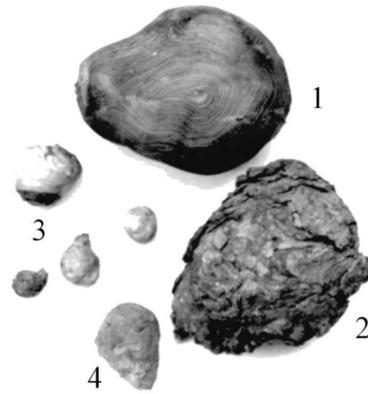
163



164

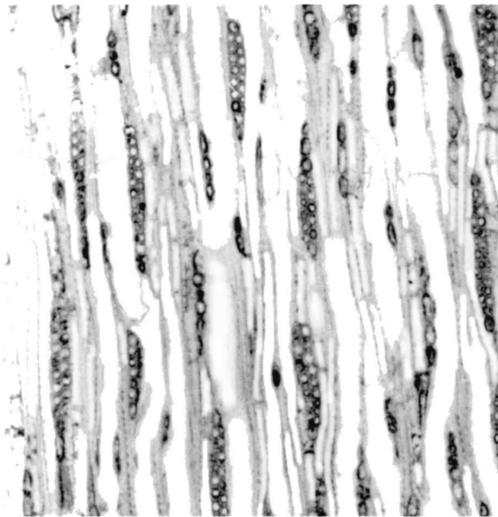


165

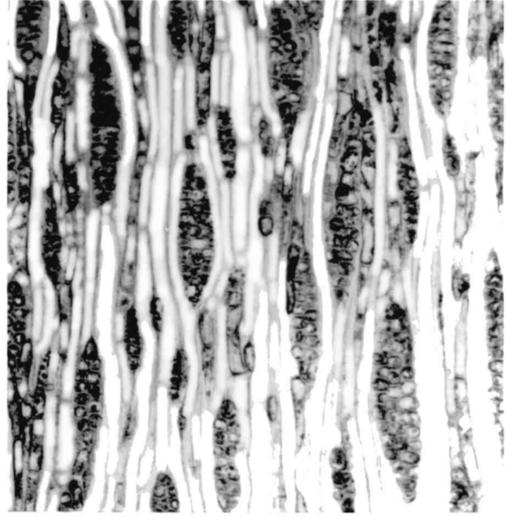


166

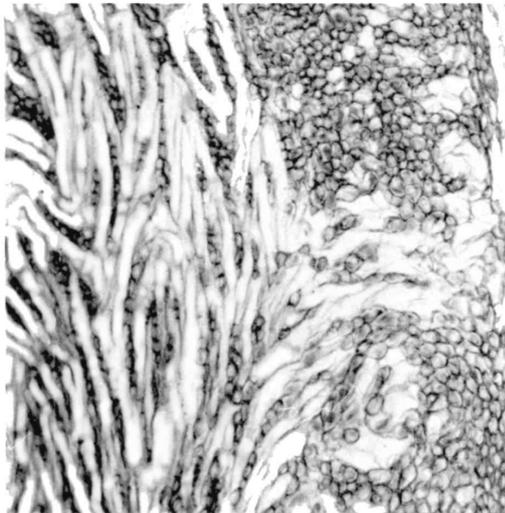
- Рис. 163. Утолщенный участок ветви груши обыкновенной в месте поселения омылы белой
- Рис. 164. Наплыв неизвестной этиологии на ветви березы повислой
- Рис. 165. Сферобласты на прикорневом капе клена ясенелистного
- Рис. 166. Сферобласты дуба черешчатого (1), лиственницы ольгинской (*Larix olgensis*) (2), клена ясенелистного (3), бука восточного (4)



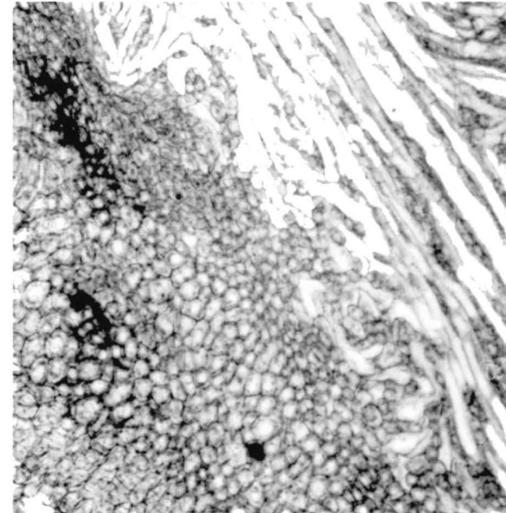
167



168



169



170

Рис. 167-168. Древесина груши обыкновенной. Тангентальные срезы, объектив 10х:
 167 - нормальная древесина; 168 - древесина наплыва, возникшего в месте поселения омелы белой

Рис. 169-170. Древесина наплыва неизвестной природы на ветви березы повислой.
 Тангентальные срезы, объектив 10х

ни. На небольших наплывах корка гладкая, на более крупных – с редкими неглубокими трещинами.

Микроструктурные изменения, свойственные этим напыльям, больше всего напоминают изменения в древесине “раковых” напыльев у пихты сибирской. Осевые элементы свилеватые. По сравнению с нормой увеличена доля лучевой паренхимы, часто возникают аномальные лучи, развитие которых приводит к формированию в древесине прослоек паренхимной ткани (рис. 169-170).

Число примеров, иллюстрирующих подобные структурные изменения при образовании различных наростов и утолщений на стволах и ветвях древесных растений, можно бы было значительно увеличить. В структурном отношении все случаи гипертрофии ограниченных участков стебля характеризуются усилением радиального роста, что обязательно связано с уменьшением длины осевых элементов древесины, их свилеватым расположением и существенным увеличением доли лучевой паренхимы. Последнее часто сопровождается образованием расширяющихся в процессе радиального прироста аномальных лучей.

Разные по своей природе и механизму действия денормализующие начала, приводящие к образованию напыльев, неспецифически влияют на деятельность камбия путем неспецифического же нарушения регуляции ростовых процессов.

5.6. СФЕРОБЛАСТЫ

Заканчивая рассмотрение примеров аномальных структур, считаем необходимым остановиться на причинах возникновения и особенностях строения сферобластов – древесинных образований, независимых или мало зависимых в своем развитии от системы, координирующей рост и взаимоподчиненность частей растения.

Сферобласты – это округлые, каплеобразные или несколько удлиненные образования величиной до 8-10 см в большем измерении. Возникают они на стволах лиственных и, значительно реже, хвойных деревьев (рис. 165-166). Мы встречали сферобласты на стволах дуба черешчатого, бука восточного, клена траутфеттера, на капах березы пушистой, ореха грецкого, клена ясенелистного; С.В. Шуваловым сферобласты были найдены на стволах лиственницы ольгинской (*Larix olgensis*) и лиственницы Комарова (*L. komarovii*). Очевидно, эти образования могут возникать и у многих других видов древесных растений. Е.Л. Стоун и С.М. Корнвелл (Stone, Cornwell, 1968) наблюдали образование сферобластов на капах березы тополелистной (*Betula populifolia*).

Сферобласты, очевидно, имеют разное происхождение. Чаще всего они связаны со спящими почками. Р. Гартиг (1894), насколько нам известно, впервые описавший эти образования, отмечает, что у некоторых древесных растений, особенно у бука, часть спящих почек получают своеобразное развитие в связи с прекращением роста. Вследствие концентриче-

ского роста в толщину находящегося в тканях луба и коры стержня спящей почки возникают древесинные шарики – сферобласты, выдающиеся над поверхностью коры ствола. Они легко могут быть отделены, так как не имеют никакой связи с древесиной ствола. Примерно так же описывают сферобласты Ф.В. Негер (1927) и Л.А. Иванов (1939).

Е.Л. Стоун и С.М. Корнвелл (Stone, Cornwell, 1968) также связывают образование сферобластов с развитием спящих почек. Они сообщают, что некоторые почки на поверхности прикорневых капов березы теряют связь с древесиной капа и продолжают существовать в коре в виде сферобластов. Такие почки, по мнению указанных авторов, не способны давать поросль.

Н.А. Лохматов (1953) наблюдал сферобласты (“древесинные орешки”), развивающиеся из спящих почек в зоне корневой шейки березы повислой. Эти образования имели удлиненную форму, некоторые, развившиеся из сближенных почек, срастались друг с другом. Н.А. Лохматов отмечает, что сферобласты способны расти до тех пор, пока не потеряют связь с древесиной ствола. Если это происходит, они больше не растут, а почки, в основании которых они образовались, дают побеги. Некоторые сферобласты, по наблюдениям автора, способны образовывать корни.

По нашим наблюдениям, (Коровин, 1970 б, 1987 б, в), только первые этапы формирования сферобластов обязательно связаны с почкой, потерявшей по какой-либо причине связь с древесиной ствола или капа. Заложившийся в основании такой почки камбий сохраняет активность, продолжая формировать луб и древесину. В дальнейшем спящая почка может сохраниться, но может и отмереть. После отмирания почки камбий в ее основании оказывается бесконтрольным, вне сферы коррелятивных связей, определяющих взаимоотношение частей дерева. В этих условиях он формирует наиболее простое и экономичное (в смысле отношения поверхности и объема) тело, каковым является шар.

Исходя из данных литературы и наших наблюдений, можно прийти к выводу о том, что чем раньше отмирает почка, тем ближе к шаровидной форма сферобласта. Если почка долгое время остается живой, то это образование имеет удлиненную форму, так как верхушечная меристема спящей почки, даже будучи мало активной, оказывает регулирующее формообразовательное воздействие на камбий в ее основании.

Исследованные нами сферобласты обычно имели связь с древесиной стебля, которая осуществлялась через группы гидроцитных элементов. Очевидно, без таких коммуникаций построение древесинного тела значительных размеров было бы невозможно. Изучение серий срезов показало, что соединяющие тяжи обычно не связаны с сердцевинной сферобласта и состоят из элементов вторичной ксилемы. Часто сферобласты, особенно относительно крупные, имеют несколько таких “присосок”.

Сначала сферобласты растут в толще коры. Достигнув определенных размеров, они постепенно вырастают над ее поверхностью и образуют собственную кору. Рост сферобластов может продолжаться десятилетиями.

Сферобласты, в своем развитии не связанные с почками, описаны Е. Кюстером (Küster, 1925). Эти образования (“клубнеобразные древесинные тела”) встречаются в коре некоторых плодовых деревьев. В центре таких сферобластов находятся свилеватые трахеальные элементы, разделенные паренхимой. По направлению к поверхности шаровидного тела появляются узкие, удлинённые, толстостенные клетки древесинной паренхимы и короткие широкопросветные членики сосудов. Лучи широкие многорядные. Чем дальше от центра сферобласта, тем ярственнее трахеальные элементы отличаются от клеток лучевой паренхимы. Ближе к периферии становятся заметными границы годовичных приростов. Структурные элементы сферобластов свилеваты, поэтому на поперечных срезах обычно имеются участки с радиальной ориентацией клеток. В центре некоторых сферобластов вместо скопления трахеид находятся структурные элементы коры. В целом эти образования, по мнению автора, представляют собой своеобразные изолированные участки древесины.

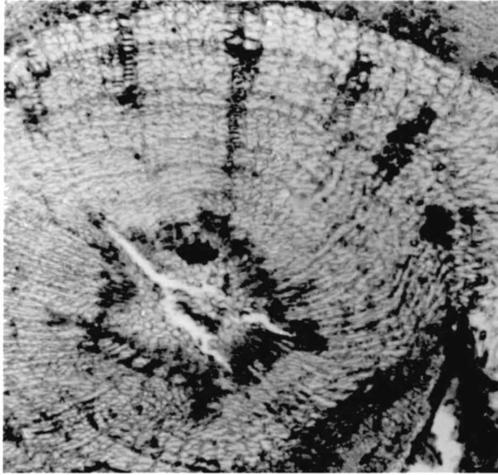
Наряду с тельцами сферической формы в коре груши, по данным Е. Кюстера, были найдены древесинные тельца чашеобразной формы. Аналогичные древесинные образования, не связанные с почками и никак не контактирующие с древесиной стебля, обнаружены С.В. Шуваловым в коре клена Траутфеттера.

Проведенное нами анатомическое изучение древесины сферобластов, связанных в своем развитии со спящими почками, показало (рис. 171–174), что в центре этих образований (по крайней мере, в их внутренней части) находятся сердцевина и элементы первичной ксилемы – след почки. Вторичная древесина с хорошо выраженными годовичными приростами состоит из укороченных узкопросветных трахеальных элементов, обильной лучевой и осевой паренхимы.

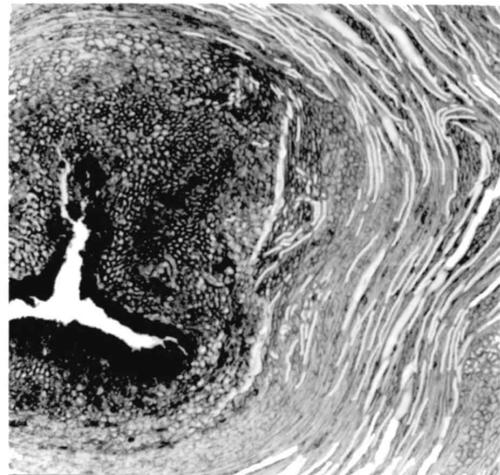
В древесине сферобластов березы пушистой в течение первых двух–трех лет сосуды не дифференцируются. В более поздних приростах появляются короткие, неправильной формы членики сосудов в виде отдельных элементов или небольшими гидроцитными группами. В дальнейшем увеличивающиеся сосуды могут образовывать замкнутые кольца или слепо оканчиваться в массе прочих элементов древесины. Полости сосудов часто заполнены тиллами или прозрачным коричневым смолообразным веществом.

Волокнистые трахеиды в сферобластах березы очень короткие, по длине, диаметру и толщине оболочек они практически не отличаются от тяжёлой древесинной паренхимы. Лучи однорядные, до 10 клеток в высоту. В участках с ярко выраженной свилеватостью преобладают лучи, состоящие из 2–3 клеток.

Сферобласты бука восточного (рис. 172) по внутреннему строению принципиально не отличаются от сферобластов березы. Своеобразие буковых сферобластов проявляется в том, что немногочисленные очень узкие сосуды начинают дифференцироваться в первых годовичных приростах древесины. Волокнистые элементы длиннее, чем в сферобластах березы, лучи оста-



171



172



173



174

Рис. 171. Поперечный (относительно оси почки) срез сферобласта березы пушистой.
Объектив 10х

Рис. 172. Продольный (относительно оси почки) срез сферобласта бука восточного.
Объектив 10х

Рис. 173-174. Древесина сферобласта березы пушистой. Поперечные срезы, объектив 40х: 173 - волокнистые трахеиды и осевая паренхима; 174 - аномальные членики сосудов

ются широкими, многорядными. В сферобластах бука чаще, чем в березовых, встречаются включения аномальной недифференцированной паренхимы.

Можно с уверенностью сказать, что образование сферобластов не связано ни с каким заболеванием. Своеобразная деятельность камбия в основании спящих почек объясняется механическим разрывом проводящих пучков и, вследствие этого, прекращением поступления регуляторов роста из несущего почку стебля. После отрыва почки от проводящей системы стебля деятельность камбия в ее основании контролирует только апикальная меристема самой спящей почки. В случае отмирания почки камбий сферобласта оказывается совершенно бесконтрольным и прирост древесины в любом направлении становится практически одинаковым; продолжающаяся камбиальная активность в этом случае приводит к формированию шаровидного или близкого к шаровидному тела.

Не связанные ни на каком этапе развития с почками сферобласты, видимо, возникают в тех случаях, когда в лубе или феллогене появляются очаги меристематической ткани, дифференцирующейся в камбий. Возникшие таким образом “островные” участки камбия и формируют совершенно изолированные от древесинного цилиндра сферобласты.

Камбий сферобласта, не подчиняющийся единой регуляторной системе дерева, продолжает формировать аномальную по ряду признаков, но видоспецифичную древесину. В частности, сохраняется характер перфорации сосудов, тип поровости на полях перекреста и ряд других признаков, считающихся в анатомии древесины диагностическими. Это обстоятельство подтверждает ранее высказанное предположение, что деятельность камбия лишь частично регулируется комплексом регуляторов, называемым апикальным доминированием. Во всяком случае, частота антиклинальных делений, ориентация ложнопоперечных перегородок, а также последовательность дифференциации тех или иных проводящих элементов в радиальном ряду камбиальных производных, контролируются или самими камбиальными инициалами или их дифференцирующимися производными, или взаимодействием тех и других.

С другой стороны, сравнительная равномерность годовых радиальных приростов говорит о влиянии общего для всего растения организующего начала, которому подчиняется ритм и интенсивность периклинальных делений. Впрочем, не исключено, что определенную роль в этом случае играют факторы сезонного изменения погоды.

6. НАПРАВЛЕННОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ДРЕВЕСИНЫ И ВНЕШНИХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СТЕБЛЯ ПРИ АНОМАЛЬНОМ РОСТЕ

Сравнение анатомических изменений, свойственных синдрому ямчатости стебля, с изменениями, возникающими при образовании разных по

происхождению наростов древесины, показывает, что в основе тех и других лежат одинаковые или, по крайней мере, однонаправленные структурные преобразования.

Среди рассмотренных нами примеров были "ведьмины метлы", при формировании которых наплывы не образуются. Однако, и в этом случае прослеживается та же тенденция морфологических преобразований: осевые структурные элементы – междуузлия укорачиваются, элиминируется главная ось; видоспецифичный характер ветвления заменяется для всех видов одинаковым радиальным расхождением побегов.

В связи со сказанным возникает вопрос: насколько универсальна выявленная нами закономерность или какова область ее применения?

Обращаясь еще раз к примеру аномального роста по типу "ведьминой метлы", напомним, что аномальностью такого рода могут характеризоваться не только отдельные ветви, но и целые растения так называемые "корнесобственные ведьмины метлы" – карликовые деревья с компактными кронами, очень короткими междуузлиями и редуцированным стволом. Подобной организацией характеризуются многие карликовые, шаровидные, стелящиеся и другие декоративные формы древесных растений, используемые для посадок в садах и парках.

Коллекция декоративных форм хвойных была хорошо представлена в ГБС РАН (рис.175-177). Судя по характеру ветвления, можно предположить, что предки многих из этих растений в прошлом могли быть "ведьмиными метлами". Известно, что карликовые формы древесных растений широко распространены и в естественных условиях. Карликовые и стелящиеся жизненные формы обычны для экстремальных или близких к экстремальным лесорастительных условий.

Многочисленные исследования показали, что переход от высокоствольных древесных растений к низкорослым формам и кустарникам обычно сопровождается сокращением длины междуузлий, частым или постоянным отмиранием верхушечных почек, что у некоторых видов приводит к замене моноподиального роста симподиальным. Многие кустарниковые и стланиковые формы, облик которых складывался в условиях высокогорья или крайнего севера, могут полностью терять главную ось или приобретать вид растения, у которого главная ось становится незаметной в массе обогнавших ее по высоте боковых ветвей (Серебряков, 1952, 1962, 1964; Серебрякова, 1971, 1972; Барыкина и др., 1963; Лотова, Морозова, 1964; Кудряшов, Барыкина, 1966; Кудряшов и др., 1973; Хохряков, 1975, 1981; Некрасов, 1984; Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1991). Жизненной форме древесных растений, характерной для лесной зоны севера, свойственна помимо замедленного роста главной оси замена удлиненных побегов укороченными (Ермаков, 1979, 1986).

При переходе древесных растений от высокоствольных жизненных форм к карликовым и кустарниковым наблюдается вполне определенная направленность микроструктурных изменений в древесине – осевые анатомические элементы укорачиваются вследствие уменьшения длины (вы-



175



176



177



178

Рис. 175-177. Декоративные формы хвойных в Главном ботаническом саду РАН: 175 - карликовая шаровидная форма туи западной; 176 - шаровидная форма туи западной, на заднем плане растения того же вида с типичным габитусом кроны; 177 - ель европейская, на переднем плане карликовые формы, на заднем - типичное растение

Рис. 178. Подобие "ведьминой метлы" на можжевельнике колючем (окрестности Геленджика)

соты) камбиальных инициалей, лучи расширяются, увеличивается доля паренхимы (Лотова, 1958; Лотова, Морозова, 1964; Барыкина и др., 1963; Grosser, Bürger, 1985; James, Courtin, 1985). Сопоставляя эти изменения с изменениями, возникающими при формировании аномальных древесин, нельзя не заметить полного сходства в направленности микроструктурных перестроек.

Такая же направленность морфологических изменений стебля, но еще явственнее выраженная, проявляется в строении растений–подушек (Серебряков, 1962; Меле, 1969), среди которых наряду с травянистыми встречаются и древесные формы.

Очевидно, рассматриваемая нами определенная тенденция внутренних и внешних морфологических изменений стебля при переходе от высокоствольных форм к формам низкорослым является отражением более общей закономерности, так как классическими исследованиями установлено (Bailey, 1911, 1912; Jeffrey, 1917, 1925; Sinnot, Bailey, 1912, 1914; Козо-Полянский, 1937; Тахтаджян, 1947, 1948, 1954; Яценко–Хмелевский, 1948, 1954), что переход от древесных форм к травянистым в процессе эволюции также сопровождался ингибированием осевого роста, нарушением камбиальной активности и усилением паренхиматизации стебля.

Может возникнуть вопрос: какое отношение имеют последние рассуждения к аномальному росту? На самом деле, многие карликовые древесные растения никак нельзя назвать аномальными, так как их карликовость – проявление нормы, адаптивный признак, наконец, признак систематический. Например, ольха зеленая (*Alnus viridis*), сосна горная (*Pinus mugo*), можжевельник (*Juniperus sibirica*) (Барыкина и др., 1963; Кудряшов, Барыкина, 1966). Вместе с тем вторичность стланиковых и кустарниковых жизненных форм, например, карликовой березы (*Betula nana*), кедрового стланика (*Pinus pumila*), высокогорной ольхи зеленой по отношению к высокоствольным жизненным формам близкородственных видов не вызывает сомнения. Переход к низкорослым формам происходил в процессе эволюции путем закрепления в генофонде определенных популяций аномальных морфологических отклонений, приводящих к низкорослости. Иными словами, аномальный рост в условиях экстремальной экологической обстановки становился нормой, одним из направлений адаптации.

Экологически обусловленный морфогенез, приводящий к возникновению уклоняющихся от исходной формы экотипов, очевидно, может быть моделью эволюционных превращений жизненных форм. Так, если карликовость ольхи зеленой закреплена наследственно, то карликовая форма ольхи серой, произрастающая в высокогорье, представляет собой экотип ольхи серой и потомство этих растений в равнинных условиях имеет вид дерева второй величины. Высокогорный экотип ольхи серой характеризуется теми же морфологическими особенностями, что и ольха зеленая (Кудряшов, Барыкина, 1966).

Карликовый вид имеют некоторые экземпляры сосны обыкновенной на болотах. Изучение болотного экотипа сосны показало, что карликовость

проявляется в замедленном осевом росте, переходе к симподиальности и преимущественном удлинении нижних ветвей, часто опережающих по росту главную ось (Ефремов, 1980; Некрасов, 1984).

Переход высокоствольных жизненных форм к карликовым и кустарниковым наблюдается не только в условиях севера, высокогорья, заболоченности и засушливости. Эта тенденция проявляется в той или иной мере при воздействии на древесные растения гербицидами (Kozłowski, Sasaki, 1968; Рубин, Гриценко, 1968); мы приводили пример стимуляции образования "ведьминых метел" гербицидом нитосорг у малины. Изменения того же плана наблюдаются у древесных растений в условиях задымленности, частых пожаров, загрязнения воздуха промышленными выбросами и радионуклидами (Grill et al., 1979; James, Courtin, 1985 и др.).

Таким образом, подавление роста древесных растений в высоту и замена осевой пространственной организации радиальной является широко распространенной неспецифической ответной реакцией на воздействие многочисленных разнородных денормализующих факторов. Эта же направленность структурных изменений лежит в основе эволюционного преобразования жизненных форм от высокоствольных деревьев к низкоствольным деревьям и кустарникам. Обобщающей иллюстрацией этого процесса может служить рассмотренная ранее карельская береза, у которой по мере усиления аномальности древесины габитус надземной части меняется от высоких деревьев с типичными для березы повислой кронами до низкорослых стелящихся кустарников.

Сопоставляя многочисленные и многообразные по форме проявления аномального роста стебля древесных растений, мы попытались их ранжировать и там, где это возможно, выявить между частными случаями взаимосвязь, преемственность, соподчиненность. Для этого была составлена схема (рис. 179).

Расположенные на схеме (рис. 179) в определенной последовательности конкретные примеры аномального роста не представляют собой законченной, строго упорядоченной иерархической системы. Во-первых, далеко не в каждом случае между соседними градациями прослеживается четкая преемственность, хотя между некоторыми она определенно существует. Во-вторых, данная схема не может претендовать на полное представительство всех возможных случаев аномального развития стебля, поэтому не исключено, что при более обширном подборе примеров может возникнуть необходимость некоторых перестановок. В-третьих, данная схема не может быть в полной мере иерархической еще и потому, что ни в одном конкретном случае нам не удалось наблюдать непрерывного ряда превращений от высокого дерева до лишенного листвы и корней древесинного шарика – сферобласта. Проявления аномального роста в большинстве случаев дискретны. И, тем не менее, мы полагаем, что ранжирование их по степени отклонения от нормы и, в первую очередь по направленности структурных измерений, вполне возможно, тем более, что некоторые

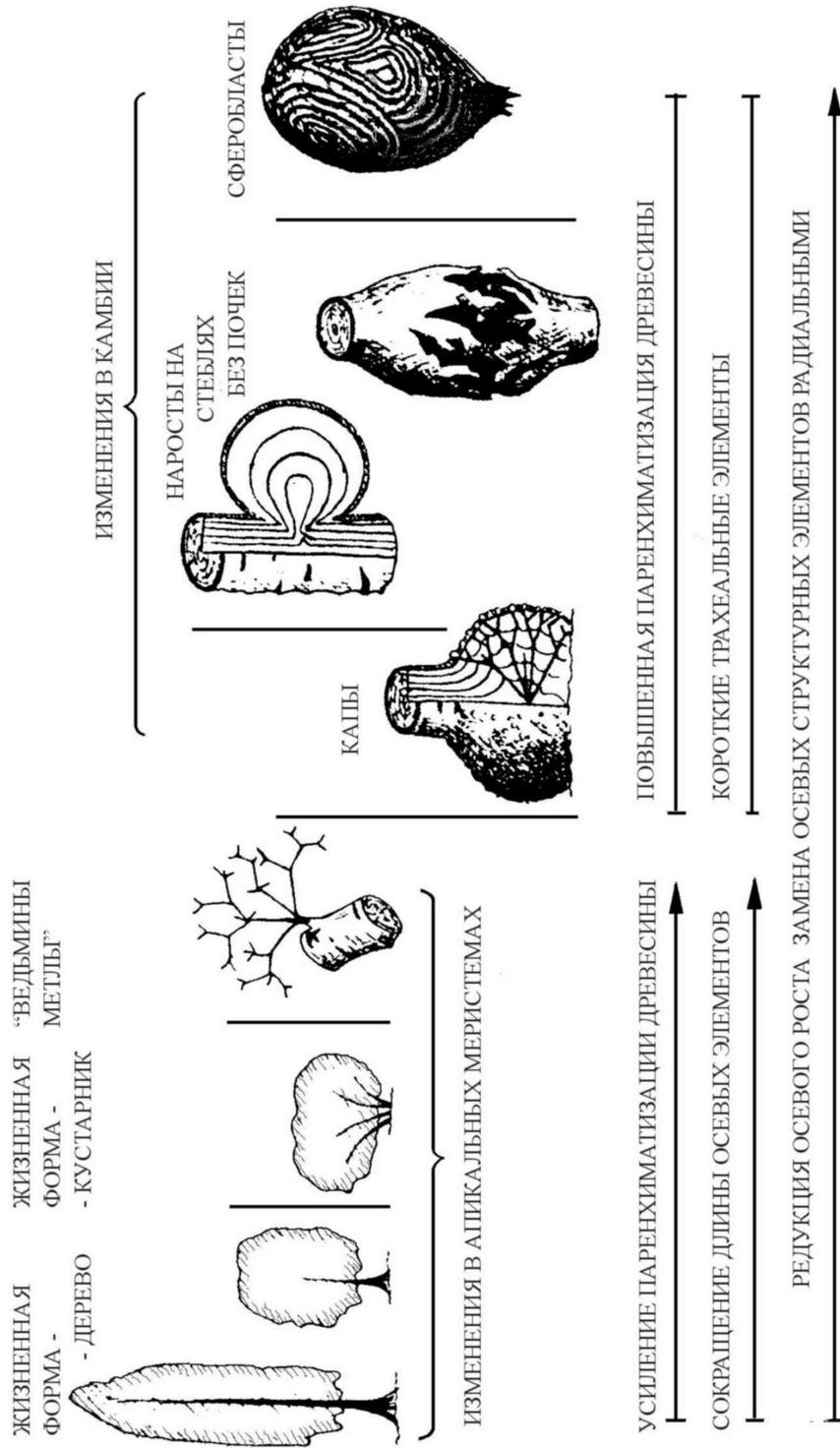


Рис. 179. Направленность изменений при формировании структурных аномалий

внешне различные проявления аномального роста, по нашим представлениям, имеют морфогенетическую связь.

В левой части рис. 179 схематически показан переход от высокого дерева к "ведьминой метле". Учитывая последовательность естественного превращения жизненных форм, "ведьмину метлу" следовало бы поставить рядом с низким деревом, а не вслед за кустарником, так как жизненная форма кустарник рассматривается как система последовательно сменяющихся и укореняющихся осей (Хохряков, 1975, 1981), хотя по этому поводу существуют и несколько иные представления (Крылов, 1984). И тем не менее, "ведьмина метла" оставлена нами в левом ряду на последнем месте, как явление безусловно аномальное. Аномальность же низкорослых форм древесных растений по отношению к высокоствольным может быть принята с большим допущением, с учетом тех аномальных изменений, которые в эволюционном прошлом происходили с предковыми формами ныне существующих карликовых деревьев и кустарников. Условно аномальными, с нашей точки зрения, следует считать и растения подобные болотному экотипу сосны обыкновенной и высокорослой форме ольхи серой.

Преемственность градаций и плавность перехода от высокоствольных растений к карликовым и кустарниковым в соответствии со сложившимися представлениями об эволюции жизненных форм не вызывает сомнений. А вот граница между градациями "кустарник" и "ведьмина метла" в ряду избранных нами эталонных примеров вполне реальная. Дискретность этих соседних градаций определяется, главным образом, степенью их аномальности и происхождением.

Левая серия градаций на схеме отделена от остальных примеров аномального роста по весьма существенному показателю – морфологические превращения в этом ряду происходят вследствие аномальных изменений в апикальных меристемах. Разумеется, между деятельностью апикальных меристем и камбиальной активностью существует довольно тесная корреляция, однако, ведущим фактором в ряду рассмотренных превращений остается различие в активности верхушечных меристем главной и боковых осей стебля.

В правом ряду, от капов до сферобластов, ведущую роль в образовании аномальных структур играют изменения в деятельности камбия. Правда, в формировании капов принимают участие и верхушечные меристемы спящих почек, однако, в остальных случаях морфологически аномальные структуры формируются исключительно за счет аномальной деятельности камбия.

Правый ряд аномальных образований отличается от примеров в левом ряду еще по одному признаку – изменения в апикальных меристемах приводят к изменению формы стебля в целом, изменения же деятельности камбия в наших примерах локализованы в ограниченных участках стволов или ветвей и приводят к образованию преимущественно местных структурных нарушений, не влияющих существенно на строение стебля в це-

лом. Правда, это различие не абсолютно, так как имеются примеры, нарушающие дискретность и этой границы.

В схеме не показана карельская береза, которую невозможно отнести к какой-либо одной градации. Как было отмечено в третьей главе, это своеобразное растение в зависимости от (как предполагается) той или иной рекомбинации генов может проявиться фенотипически в виде высокого дерева, небольшого деревца, стелящегося растения или кустарника. Стебель карельской березы может превращаться в подобие "ведьминой метлы". На стволе и ветвях таких экземпляров, в узлах, образуются небольшие капы. В то же время, на стволах некоторых "форм" могут формироваться крупные булавовидные утолщения, которые из-за характера аномальных изменений в камбии следовало бы отнести к предпоследней градации нашей схемы вместе с сувелями и "раковыми" наплывами. Для карельской березы характерна аномальная деятельность и верхушечной, и боковых меристем. Пример с этим растением показывает, что граница между левым и правым рядами аномалий на схеме не абсолютна.

Граница между двумя рядами аномальных проявлений частично нарушается также наличием структурной и, видимо, морфогенетической связи между "ведьминой метлой" и капами. Судя по продольным и поперечным разрезам стволов с прикорневыми и ствольными капами, ветвящиеся следы спящих почек внутри капов напоминают "ведьмину метлу", систему укороченных побегов с лучевой, радиальной, организацией. Ранее мы говорили о существовании аномальных образований, представляющих собой переходные формы между ветвяными капами и "ведьмиными метлами".

Прикорневые капы представляют собой "мостик" между измененными локальными участками стебля и аномальным стеблем в целом. У отечественных видов древесных растений капы обычно представляют собой гипертрофированные участки стволов или ветвей, у некоторых австралийских видов основная по объему часть стебля бывает представлена подземным капом – лигнотубером, из которого временами вырастают недолговечные из-за частых пожаров побеги с листьями. И еще, прикорневые капы, как нам представляется, подчеркивают филогенетическую связь между жизненными формами дерево и кустарник: благодаря капам растения приобретают вегетативную подвижность, способность образовывать систему периодически сменяющихся и укореняющихся осей. Благодаря именно этой способности многие виды древесных растений сохранили свою экологическую нишу, смогли закрепиться на определенной территории даже в условиях с затрудненным семенным возобновлением.

По своему строению капы близки и к сувелям, и не только потому, что они тоже представляют собой шаровидные наплывы древесины. У березы пушистой и ореха грецкого иногда встречаются капы с небольшим числом почек, расположенных на поверхности наплыва в виде редких разрозненных групп. Иногда почек бывает так мало, что трудно решить: капом или сувелем следует считать этот наплыв. Приведенные соображения

о взаимной связи аномальных образований и определили последовательность их расположения на схеме.

Сувели, "раковые" наплывы древесины на стволах и ветвях хвойных, галловая болезнь осины, наплывы, возникающие на стволах груши кавказской при поселении омелы, и прочие разрастания древесины стволов и ветвей отнесены к одной градации, так как в строении этих образований мы не выявили принципиальных различий.

Располагая в определенном порядке избранные нами проявления аномального роста, мы старались показать связь между некоторыми из них и более отчетливо выявить общие тенденции в формировании аномальных структур.

В последней клетке правого ряда схемы мы поместили одни сферобласты – наиболее "совершенные" и законченные в своей аномальности образования.

Степень аномальности той или иной структуры, в нашем понимании, зависит от степени нарушения контроля ростовых процессов. Капы, сувели, "раковые" утолщения стебля и прочие наросты на стволах и ветвях деревьев, будучи аномальными образованиями, остаются частью стебля. Их форма и анатомическое строение определяются взаимодействием двух ведущих факторов: нормальной регуляцией ростовых процессов и денормализующим влиянием внутреннего или внешнего агента, вызывающего аномальный рост. Преобладание того или иного в ходе формообразовательных процессов и определяет в конечном счете структурные особенности каждого конкретного аномального образования.

Сферобласты по отношению ко всем прочим проявлениям аномального роста представляют собой структурные образования, наименее связанные с проводящей системой стебля, а потому и наиболее автономные в отношении регуляции ростовых процессов. Их близкая к сферической форма является результатом нарушения всех коррелятивных связей, определяющих форму ствола и кроны того или иного вида. Независимая, не контролируемая эндогенными регуляторами роста дерева, деятельность камбия сферобласта приводит к формированию шаровидного древесинного тела. В ряду аномальных структурных превращений сферобласты представляют собой крайнее, морфологически наиболее аномальное, образование.

Анализируя схему на рис. 179 в целом, необходимо отметить некоторые общие закономерности структурных изменений, проявляющиеся в той или иной степени по мере перехода от нормального строения к крайней степени аномальности. Для левого ряда превращений характерно повышение паренхиматизации древесины, сокращение длины ее осевых структурных элементов, уменьшение длины междоузлий, подавление роста главной оси. В правом ряду градиент по степени паренхиматизации древесины и по длине осевых анатомических элементов столь очевидно не выражен. Все включенные в эту часть схемы аномальные образования характеризуются обилием паренхимы, преимущественно лучевой, короткими трахеальными элементами и неправильной, отличной от осевой, ориента-

цией сосудов и прозенхимных клеток. Общей тенденцией аномального роста, объединяющей левую и правую части схемы, является редукция осевого роста и замена осевой пространственной организации радиальной.

Анализ рассмотренных частных случаев аномального роста показывает, что структурная организация множества конкретных отклонений от нормального строения стебля древесных растений подчинена определенной закономерности, которая состоит в том, что *при неспецифических нарушениях контроля ростовых процессов стебель древесного растения или часть его имеют тенденцию превратиться в пучок радиально расходящихся побегов или в шаровидное тело*. При специфических нарушениях часто наблюдается усложнение структурной организации.

Предыдущее изложение было направлено на биологическое обоснование выведенной нами закономерности. Вместе с тем она, как нам представляется, может быть обоснована и с позиций принципа оптимальности.

По словам одного из основателей этого принципа в биологии Р. Розена (1969: 18-19) "...организмы, обладающие биологической структурой, оптимальной в отношении естественного отбора, оптимальны также и в том смысле, что они минимизируют некоторую оценочную функцию, определяемую исходя из основных характеристик окружающей среды. Это чрезвычайно естественное предположение называют принципом оптимальной конструкции". Р. Розен считает, что каждый элемент структуры требует для своего образования и поддержания выполняемых функций определенных затрат. Поскольку любой организм располагает лишь ограниченным запасом метаболической энергии, можно полагать, что при прочих равных условиях оптимальной будет такая структура, которая обеспечит наименьший расход этой энергии.

Исходя из приведенных положений, рассмотрим в общих чертах строение типичного ствола дерева и в сравнении с ним – строение шаровидных новообразований. Надземная часть древесного растения представляет собой более или менее высокий ствол с системой подчиненных главной оси (стволу) вторичных осей возрастающего порядка. Очевидно, для построения такой сложно организованной системы, поднимающей крону иногда на десятки метров над землей, необходим максимум метаболической энергии. Внешняя форма и внутреннее строение ствола в смысле соответствия функциональной нагрузке представляет собой оптимальную конструкцию.

Цилиндрическая форма для тела с осевой организацией наиболее экономична, оптимальна, в смысле минимального соотношения поверхности и объема. Внутренняя организация древесинного цилиндра ствола (рис. 180) в высокой степени соответствует функциональному назначению и внешней форме ствола. Исключением в этой конструкции являются лучи. Чем больше их ширина, тем сильнее они нарушают осевую организацию анатомических элементов стебля.

Хорошо известно, что лучи во вторичной ксилеме современных древесных растений выполняют функцию запасаения и проведения веществ в

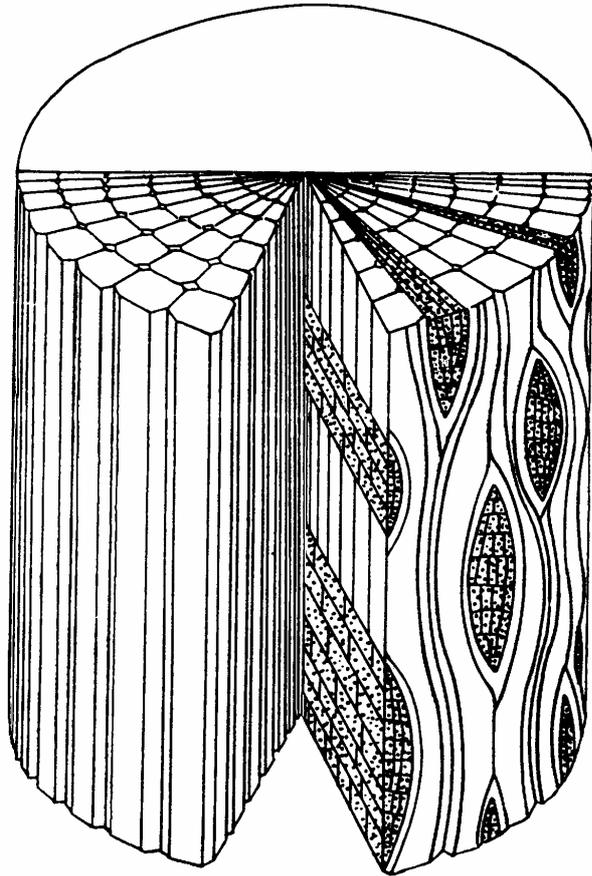


Рис. 180. Левая часть - близкая к оптимальной гипотетическая конструкция древесинного цилиндра из отрезка ствола без лучей; правая - схематическое изображение отрезка реального древесинного цилиндра стебля с многорядными широкими лучами

радиальном направлении. Однако, с этой функцией вполне справляются и сравнительно малочисленные односторонние лучи голосеменных. Мы полагаем, что увеличение доли лучевой паренхимы в древесине покрытосеменных древесных растений связано не только с усилением функций проведения и запасаания веществ, участвующих в метаболизме, но и способности к регенерации (понимая под регенерацией и заживление ран, и восстановление утраченных частей растения, и некоторые случаи вегетативного размножения).

Таким образом, наличие и дальнейшее развитие лучей в стебле древесных растений, несмотря на их кажущуюся несовместимость с цилиндрической "конструкцией" стебля, поддерживается их адаптивной ценностью. Оптимальность конструкции стебля, как это, видимо, часто бывает с биологическими объектами, оказывается не абсолютной. Более того, в наметившемся направлении функциональной специализации древесины покрытосеменных двудольных заметна тенденция к снижению оптимальности конструкции стебля (Коровин, Курносков, 2000 а).

Теперь попытаемся с позиции оптимальной конструкции рассмотреть строение шарообразного наплыва на стволе или ветви. Строительными компонентами наплывов, как и при построении древесинного цилиндра, остаются прозенхимные элементы древесины и лучи. Совершенно очевидно, что из прямолинейных удлиненных элементов шарообразное тело построить невозможно. Поскольку основной объем древесины ствола состоит из линейных прозенхимных клеток, шар, составленный из таких элементов, даже в первом приближении не может рассматриваться как оптимальная конструкция. Наблюдения показывают, что трахеальные элементы в древесине наплывов всегда теряют осевую ориентацию и располагаются в годовичных приростах в виде зигзагов, петель, спиралей. Однако и при таком расположении прозенхимных элементов с их помощью довольно трудно сформировать правильное в геометрическом отношении сферическое тело.

Шар, вместе с тем, легко может быть представлен суммой секторов (рис. 181), расширяющиеся древесинные лучи с небольшим допущением можно считать секторами шара. Шар, образованный лучами-секторами, представляет собой оптимальную конструкцию.

При рассмотрении конкретных случаев формирования аномальных образований на стволах и ветвях древесных растений мы установили, что ведущей тенденцией макро- и микроструктурных изменений является замена осевых элементов радиальными. В капах, сувелях, "раковых" наростах и т.д. по сравнению с нормальным стеблем резко возрастает доля лучевой паренхимы, а в процессе радиального роста наплывов заметно расширение лучей. Если строение лучей не аномально, то одновременно с расширением наблюдается некоторое уменьшение их высоты. Таким образом, в строении древесины аномальных образований (наростов) прослеживается тенденция к оптимизации строения, которая проявляется в увеличении до-

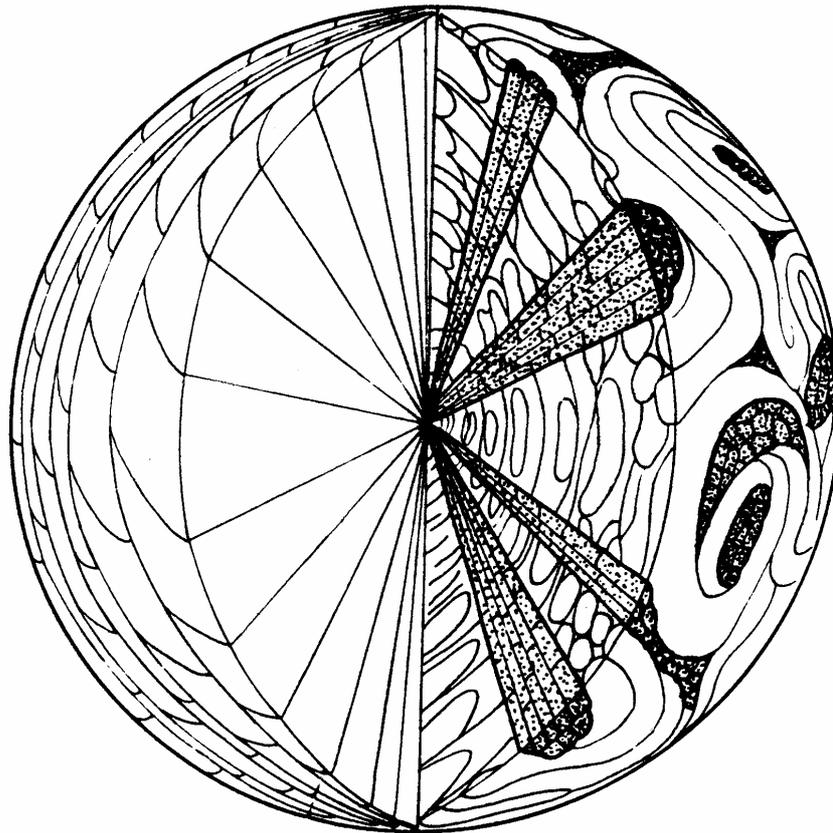


Рис. 181. Левая часть - оптимальная конструкция шаровидного тела, образованная секторами шара; правая - схематическое обобщенное изображение древесинной части шаровидного нароста на стебле древесного растения

ли лучей, то есть тех элементов древесины, которые больше соответствуют конструкции шаровидного тела.

Надо сказать, что идеально сферических аномальных образований на стволах и ветвях деревьев практически не встречается. Их появление случайно, так как в каждом конкретном случае аномальный нарост представляет собой реализацию взаимодействия денормализующего начала с факторами нормальной регуляции ростовых процессов.

При рассмотрении механизмов аномального роста мы остановились на предположении, что радиальная пролиферация ксилемы связана со снятием или снижением ограничивающего влияния регуляторов роста. Нарушение процессов регуляции приводит и к паренхиматизации как прямому следствию дедифференциации. Вместе с тем паренхиматизация при образовании шаровидных структур может быть не только следствием аномального развития, но и адаптивным признаком. Например, обильная лучевая и тяжевая паренхима в древесине капов способствует накоплению запасов питательных веществ, необходимых для развития порослевых побегов. Можно допустить, что паренхима некоторых наплывов патологического происхождения служит питательным субстратом для патогенов, т.е. некоторые черты аномального строения носят приспособительный характер.

Возникает вопрос: является ли установленная нами закономерность структурных преобразований при аномальном росте результатом действия факторов эволюции или она представляет собой частный случай проявления более общей закономерности, имеющей отношение не только к миру живых организмов, но и к миру косной природы?

Мы полагаем, что в формировании морфологических признаков, характеризующих рассматриваемые нами аномальные изменения, ведущая роль принадлежит не факторам эволюции, хотя в некоторых случаях мы не исключаем влияния последних.

Формирование пучков побегов с радиальной симметрией и шаровидных наплывов мы рассматриваем как развитие по закономерности примерно в том же смысле, в каком понимал развитие по закономерности Л.С. Берг (1977).

В понятие "развитие по закономерности" применительно к нашему случаю мы вкладываем следующий смысл. Не контролируемая или слабо контролируемая системой регуляции ростовых процессов меристема формирует наиболее простое и оптимальное по соотношению поверхности и объема тело. Наиболее экономичной формой такого тела является шар. Оптимальность этой формы может быть иллюстрирована многочисленными хорошо известными примерами: форма небесных тел, форма, которую принимает жидкость при отсутствии сил гравитации, форма капли масла в толще воды и т.п.

Развитие по выявленной закономерности наблюдается во всех случаях неспецифического воздействия, денормализующего строение стебля древесных растений, вне зависимости от характера денормализующего агента и от систематического положения аномально растущего растения.

Иными словами, независимо от особенностей генетической информации, определяющей видовые морфологические признаки, неспецифическое денормализующее ростовые корреляции начало стимулирует формирование предельно простого в структурном отношении образования. Совершенно очевидно, что такая направленность развития никак не связана с направленностью действия факторов эволюции (Коровин, 1986).

Шаровидные или приближающиеся по форме к шаровидным образования возникают при аномальной деятельности камбия. При неспецифическом нарушении деятельности апикальных меристем возникают "ведьмины метлы". Насколько нам известно, апикальные меристемы побегов под действием денормализующих агентов не способны формировать иных образований, кроме побегов, которые могут быть в той или иной степени аномальными. Очевидно, деятельность апикальных меристем настолько жестко детерминирована, что любые агенты, влияющие на формообразовательные процессы, способны или полностью подавить деятельность меристемы, или вызвать аномальную пролиферацию, проявляющуюся в образовании нетипичных по числу или форме побегов. Например, гриб *Melampsorella cerastii*, повреждая камбий, вызывает образование наплывов на стволе, а воздействуя на апикальную меристему побега, стимулирует образование "ведьминой метлы". Здесь следует еще раз подчеркнуть, что наши рассуждения касаются лишь вегетативной части растений, так как денормализующее воздействие на верхушечные меристемы репродуктивных побегов могут привести к весьма разнообразным тератологическим изменениям (Федоров, 1958 а, б).

Наплывы на стволах и ветвях и "ведьмины метлы" объединяются не только тем, что они возникают под воздействием одних и тех же возбудителей. Эти, казалось бы, совершенно различные по морфологическим признакам образования имеют сходство и в характере пространственной организации. Мы уже отмечали, что капы можно представить как нечто среднее между "ведьмиными метлами" и сувелями. "Ведьмины метлы", как и шаровидные наплывы, имеют радиальную пространственную организацию с единым центром, из которого в виде лучей расходятся также лучеобразно ветвящиеся побеги. То есть, "ведьмины метлы" не являются исключением из выведенной нами закономерности.

Структурные изменения, принадлежащие к кругу рассматриваемых нами случаев, существенно отличаются от патологических новообразований, сформировавшихся в результате сопряженной эволюции паразита и хозяина, основные частные направления которой достаточно полно освещены в литературе (Слепян, 1973, 1975, 1979; Вандерпланк, 1981). В результате развития по этому пути сформировались многие типы галлов, в том числе органоидные, высокоспециализированные как по отношению к паразиту, так и по отношению к растению-хозяину.

Среди вызываемых животными галлов встречаются новообразования, имеющие форму, близкую к геометрически правильному шару. Например, возникающие на листьях дуба черешчатого так называемые чер-

нильные орешки – галлы обыкновенной дубовой орехотворки *Diplolepis quercusfolii* L.. Мы полагаем, что внешняя форма некоторых округлых галлов могла сформироваться под влиянием той же закономерности, о которой идет речь в нашей работе. Однако, в большинстве случаев форма паразитарных галлов бывает довольно сложной и является результатом взаимной адаптации паразита и растения-хозяина.

Форма рассматриваемых нами неспецифических структурных аномалий стебля или его частей, в отличие от высокоспециализированных галлов, вызываемых, например, насекомыми, представляет собой структурную деградацию, упрощение строения, переход от сложноподчиненной организации к наиболее простой – радиальной.

Возвращаясь к рассмотренным ранее лучевым аномалиям в древесине, считаем необходимым еще раз подчеркнуть, что и эти случаи атипичного строения подчиняются выведенной нами закономерности. В аномальных участках осевая пространственная организация тоже заменяется радиальной. Аномальные участки древесины, локализуясь на ограниченной поверхности древесинного цилиндра, не влияют существенно на внешнюю морфологию стебля.

Заканчивая изложение данного раздела, обращаем еще раз внимание на немаловажное, с нашей точки зрения, обстоятельство: тенденция к упрощению строения, реализующаяся в замене осевой пространственной организации радиальной, прослеживается не только в случаях явного аномального роста, но и в некоторых случаях нормальных онтогенетических превращений, в процессе приспособительной эволюции. Все это приводит к мысли, что пути морфогенетических превращений в историческом аспекте определяются не только естественным отбором, но, по крайней мере, в некоторых случаях их течение подчиняется и законам движения неживой материи.

7. ТИПЫ АНОМАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Логическим завершением рассмотрения ряда явлений, очевидно, должно быть приведение этих явлений в некоторую систему. Систематизируя структурные аномалии, мы стремились не только установить взаимосвязь между изученными нами аномальными проявлениями, но и определить их место в ряду других, не рассматриваемых здесь подробно, известных изменений в строении стебля древесных растений. Необходимость классификации диктовалась и тем, что до настоящего времени, насколько нам известно, попыток классифицировать неспецифические аномальные изменения стебля древесных растений не было.

Предлагаемую классификацию мы считаем предварительной по многим причинам. Перечислим хотя бы некоторые. Во-первых, мы отчетливо

представляем себе, насколько сложна задача упорядочивания, систематизации любых биологических объектов или явлений, поэтому любая система неизбежно будет содержать неточности. Во-вторых, в предлагаемой нами схеме (рис. 182) детальной классификации подлежат только изменения, вызываемые неспецифическим нарушением ростовых корреляций, другие случаи аномального роста практически не рассматриваются. В-третьих, мы сознаем, что представленное здесь рассмотрение структурных аномалий стебля древесных растений не всеобъемлюще и многие проявления аномального роста остались неучтенными, так что дальнейшие исследования могут внести некоторые поправки и в раздел неспецифических изменений. Короче говоря, предварительность нашей системы несомненна.

Настоящая классификация касается структурных изменений, однако, первые градации в представленной иерархической системе выделены на основании физиологических критериев (специфические и неспецифические нарушения регуляции ростовых процессов). Мы полагаем, что в основе классификации должно лежать понимание механизмов, контролирующей направленность тенденций в структурных изменениях.

Разделяя понятия "неспецифические – специфические" нарушения ростовых корреляций или "неспецифические – специфические" изменения строения тканей и органов, мы понимаем, что они не абсолютны. Неспецифичность проявляется в единой направленности структурных преобразований при разных проявлениях аномального развития, однако, каждый случай обязательно несет черты специфичности, например, "ведьмины метлы" отличаются от капов, капы от сувелей и так далее. Кроме того, мы полагаем, что неспецифические нарушения ростовых процессов приводят только к упрощению структур, а специфические могут быть причиной их усложнения.

Структурные изменения, вызываемые специфическими нарушениями ростовых корреляций, в нашей работе не рассматривались. Допускаем, что детальное изучение этих проявлений аномальности строения приведет к каким-либо изменениям в соответствующей части нашей схемы. Среди многочисленных аномальных изменений стебля древесных растений существует весьма представительная группа тератоморф – паразитарные галлы. Их образование стимулирует жизнедеятельность специфически влияющих на растения патогенных организмов. Эти аномальные образования, как мы уже отмечали, возникли в результате сопряженной эволюции паразита и хозяина и их строение часто бывает более сложным, чем строение соответствующего участка стебля. Форма и внутренняя организация таких галлов определяется не только генотипом растения, но и генотипом паразитирующего организма.

Сведения о строении паразитарных галлов весьма многочисленны и содержатся главным образом в зоологической, особенно в энтомологической литературе (Слепян, 1960, 1961, 1962, 1968 а, б, 1973; Вачеишвили и др., 1975; Зотов и др. 1975; Соколовская, 1975; Kant et al. 1980 и мн. др.). Обзор этих сведений мог бы служить предметом самостоятельного исследова-

СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

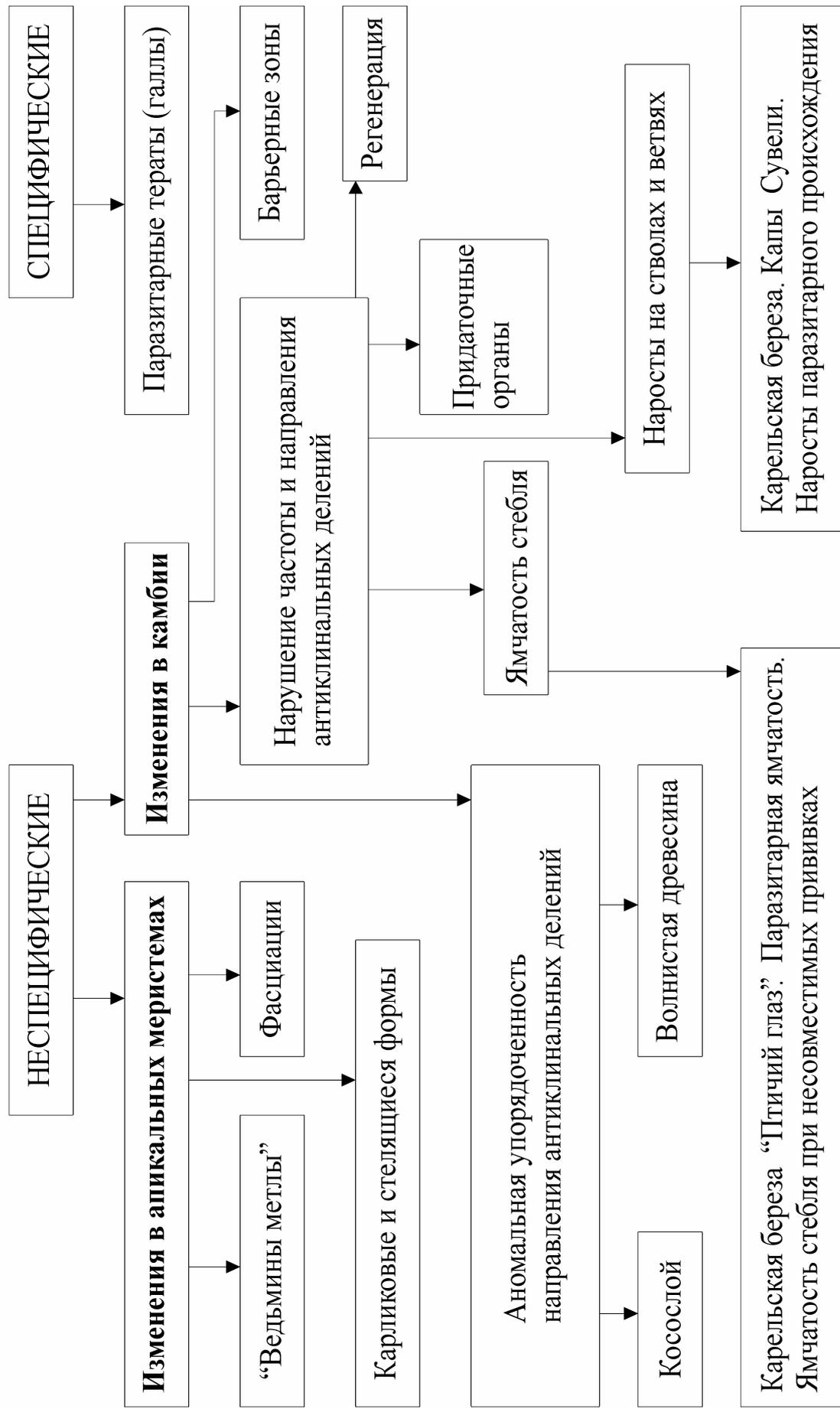


Рис. 182. Опыт систематизации структурных аномалий стебля древесных растений

дования. Эта обширная группа структурных аномалий, влияющих на строение листа, побега, стебля, относится, вне сомнения, к специфическим аномальным изменениям.

Группа аномальных структурных изменений, возникающих вследствие неспецифических нарушений ростовых корреляций, нами была подробно рассмотрена, однако, относящаяся к ним основная часть схемы требует дополнительных пояснений. Некоторые аномальные образования (капы, стволы и ветви карельской березы) повторяются в разных грациях нашей системы. Объясняется это тем, что аномальность некоторых структур определяется нарушениями в первичной и вторичной меристемах одновременно. Например, у карельской березы нарушения возникают в апексах побегов – лировидное ветвление, карликовые формы и в камбии – лучевые аномалии, местные утолщения стебля.

Возникновение фасциаций мы считаем следствием неспецифических нарушений ростовых процессов, хотя в структурном отношении фасциированные побеги сложнее нормальных.

Фасциации давно интересовали ботаников. В отношении внешней и внутренней морфологии и ряда других аспектов они довольно обстоятельно изучены (Tilford, 1936, White, 1948; Данилова, 1961; Филон, 1961; Raju, Gorter, 1965; Grover, 1976). Установлено, что они возникают в результате одностороннего роста вегетативного апекса. По форме фасциированные побеги бывают лентообразными, стилетовидными и кольцевыми. При фасциациях филотаксис теряет регулярность, увеличивается число листьев. Объем ткани, продуцируемой апексом, также возрастает. Структурные элементы, составляющие фасциированные побеги, принципиально не отличаются от элементов нормальных побегов.

Существует разница между истинными фасциациями (изменения в меристематической деятельности одного апекса) и фасциациями срастания нескольких побегов. В опытах по скрещиванию фасциации давали моногибридное расщепление. Признак фасциации рецессивный. Известно также, что факторы среды влияют на степень выраженности этой аномалии. Высказаны обоснованные предположения, что фасциации возникают вследствие нарушения контроля ростовых процессов. Остается неясным, каким образом эти нарушения допускают или стимулируют одностороннюю аномальную пролиферацию тканей?

Следующая группа аномальных морфологических изменений, возникающих в стеблях древесных растений под воздействием неспецифических денормализующих факторов, объединяет многочисленные случаи образования так называемой волнистой древесины. Такого рода аномалии, по нашим наблюдениям, свойственны очень многим видам древесных, преимущественно лиственных, растений. Чаще всего эти отклонения от нормы мы встречали в лесах Северного Кавказа и дальнего Востока. По нашим наблюдениям и данным литературы (Гольтраф, 1976; Коновалов, 1983, 1984; Ермаков, 1986), волнистая древесина образуется и у лесообразующих

растений средней полосы Европейской части России, например, у березы пушистой и березы повислой.

Волнистой древесине посвящены многочисленные исследования. Эти структурные изменения рассматривались с древесиноведческих позиций (Матвеев-Мотин, 1958; Матвеев-Мотин, Алексеев, 1963; Beals, Davis, 1977), селекционных (Gardiner, 1962; Гольтраф, 1976; Коновалов, 1983, 1984) и анатомо-цитологических (Bailey, 1948; Hejnowicz, 1961, 1964, 1968; Hejnowicz, Krawczyszyn, 1969; Wloch, 1985) позиций. Основной вклад в изучение природы волнистости древесины внесен польскими анатомами. Они установили, что камбий в стволе древесных растений можно разделить на так называемые домены или интерблоки – ритмически чередующиеся участки с правым или левым наклоном антиклинальных перегородок в делящихся клетках камбия. Осевые элементы древесины, сформировавшиеся после дифференциации доменов, отклоняются от вертикали и располагаются в пределах какого-то участка ствола волнообразно или зигзагообразно. Длина волны зависит от величины домена, амплитуда от угла, образуемого осью ствола и продольной осью веретеновидной инициали.

Предполагают, что образование доменов связано с генетическими изменениями в клетках камбия. Эти изменения происходят с возрастом. Возле сердцевины, в ранних годичных приростах, расположение осевых структурных элементов обычно соответствует направлению продольной оси стебля.

Волнистая древесина чаще образуется в нижней части ствола крупных деревьев. Бывают и исключения. На Северном Кавказе, в лесном фонде Апшеронского лесокombината, мы встречали экземпляры ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*) в возрасте молодняка с волнистой древесиной в средней части ствола и в скелетных ветвях.

Изменение наклона волокон в отдельных участках ствола может быть не ритмичным, а беспорядочным. При такой волнистости возникает своеобразная текстура древесины, свойственная, например, березе повислой и называемая ледяной или пламенной (Lindquist, 1951; Hintikka, Soinne, 1937; Wagenführ, 1966).

Волнистость древесины по своей природе тесно связана с другим широко распространенным аномальным изменением – косослоем. Установлено (Bannan, 1966), что косослой также, как и волнистость, возникает вследствие нарушений в ориентации перегородок при антиклинальных делениях. Разница лишь в том, что при косослое по всему стволу в течение определенного времени (несколько лет) преобладает какая-либо одна (правая или левая) ориентация перегородок. Соответственно и продольные оси трахеальных элементов ориентируются в процессе дифференциации с единым для всего ствола наклоном.

Таким образом, группа аномальных изменений в строении стебля древесных растений, объединяемая тенденцией к нарушению ориентации осевых структурных элементов, делится на две подгруппы: волнистые древесины и косослой (рис. 182).

Большую группу своеобразных аномальных изменений в древесине составляют случаи образования так называемой барьерной зоны, создающей преграду на пути токсинов к камбию.

Данная неспецифическая реакция на воздействие разнородных токсинов отличается от ранее рассмотренных случаев аномального роста под влиянием нарушения ростовых корреляций. Отличий несколько и все они, с нашей точки зрения, принципиальны, что послужило основанием для выделения этих анатомических изменений в отдельную группу: во-первых, барьерные зоны могут возникать на обширных участках; во-вторых, эти случаи аномального роста никогда не связаны с усиленной радиальной пролиферацией формирующихся тканей; в-третьих, образование паренхимных защитных прослоек ограничено во времени и прекращается сразу же после локализации источника токсинов.

Строение и функции барьерных зон в древесине стволов и ветвей широко обсуждаются в литературе, главным образом, в связи с изучением механизмов активной защиты растений. Работами ряда исследователей (Hull, Morton, 1971; Merrill, Shigo, 1979; Shain, 1979; Shigo, 1979; Shigo, Harold, 1977; Shortle, 1979; Loebenstein et al., 1982; Jewell et al., 1982; Tiprett, 1982; Biggs, 1984) установлено, что в ответ на воздействие токсинов, выделяемых бактериями, грибами, а также в ответ на воздействие искусственных токсических соединений, камбий стебля откладывает в сторону древесины прослойку атипичных паренхимных клеток. Клетки в такой прослойке в зависимости от вида растения или характера токсического вещества могут дифференцироваться в элементы близкие по строению к осевой древесинной паренхиме или быть изодиаметрическими, слабо дифференцированными. В радиальном направлении паренхимная прослойка может состоять из 20-30 клеток. Защитная паренхимная прослойка может полностью изолировать камбий от проводящей токсические вещества древесины на обширном участке или быть небольшой, препятствующей распространению инфекции или иных агентов в ограниченной зоне.

По нашим наблюдениям и данным литературы (Shortle, 1979) барьерная зона может формироваться целиком из клеток лучевой паренхимы, например, у березы повислой в ответ на повреждение древесины ствола березовым трутовиком (*Piptoporus betulinus* (Fr.) Karst.). В других случаях слой аномальной защитной древесины состоит целиком из клеток осевой паренхимы, обычно укороченных, например, при образовании барьерной зоны в ответ на обработку ауксиноподобными гербицидами. Это явление мы наблюдали в древесине ясеня маньчжурского (*Fraxinus mandshurica*). Способностью образовывать барьерную зону, как выяснилось, обладают только устойчивые в той или иной мере к токсиканту растения.

Защитная функция этих структурных образований определяется тем, что в отличие от лишенных протопласта трахеальных элементов, через живые паренхимные клетки пассивный транспорт токсичных соединений исключается вследствие избирательной проводимости протопласта. Защитные свойства барьерной зоны усиливаются еще и тем, что в клетках этой

зоны древесины часто накапливаются фенолы, соединения, обладающие свойством антисептиков.

Образование барьерной зоны, состоящей из прослойки живой паренхимы, не единственный способ активной защиты образовательной ткани от неблагоприятных воздействий. Ряд наблюдений (Daniell, Crosby, 1968; Гродзинский, Богдан, 1975; Чеботарь, 1975; Elgersma, 1982) показали, что примерно ту же роль играет образование тилл, накопление в клетках гумми и слизей. Перечисленные авторы отмечали, что образование тилл и накопление в клетках естественных антисептиков обычно предшествует формированию барьерной зоны. Однако во многих случаях барьерная зона может создаваться полностью затиллованными проводящими элементами без образования паренхимных прослоек.

На этом мы исчерпали наши сведения об основных группах структурных аномалий стебля древесных растений. Не исключено, что некоторые анатомо-морфологические аномалии остались при этом не замеченными. Последующие работы в данном направлении позволят такие недостатки устранить.

Пути дальнейших исследований мы видим в накоплении фактических данных для более детального анализа направленности аномальных изменений, относящихся к менее изученной группе случаев, обозначенных в правой части нашей схемы.

ВЫВОДЫ

1. Изучение закономерностей аномального роста у растений необходимо для решения ряда общебиологических проблем. В частности – проблемы отношения "нормы" и "аномалии" в индивидуальном и историческом развитии.

Познание закономерностей аномального роста применительно к древесным лесообразующим растениям позволит успешно выращивать растения с хозяйственно ценными морфологическими отклонениями, а также находить эффективные методы борьбы с опасными для лесных растений болезнями.

2. Причиной аномальных структурных изменений стеблей древесных растений могут быть разные по природе денормализующие факторы: патогенные организмы, механические повреждения, экстремальные температуры, пестициды, промышленные выбросы, радиация, избыток или недостаток определенных веществ в почве. Денормализующие факторы воздействуют на систему регуляции ростовых процессов и таким образом нарушают деятельность образовательных тканей, что приводит к возникновению структурных аномалий.

3. Нарушения регуляции ростовых процессов могут быть неспецифическими и специфическими. Неспецифические нарушения выражаются в ослаблении или полном снятии коррелятивных связей между частями растения в процессе роста. Эти нарушения приводят к структурной дегра-

дации, упрощению строения. При специфических нарушениях меняется направленность морфогенеза, что часто приводит к усложнению структурной организации.

4. При неспецифических нарушениях регуляции ростовых процессов стебель древесного растения или часть его имеет тенденцию превратиться в пучок радиально расходящихся побегов или в шаровидное тело. Эта закономерность применима ко всем видам древесных растений и не зависит от характера денормализующих факторов.

5. Одним из проявлений аномального роста по выявленной нами закономерности является синдром ямчатости стебля, с развитием которого связано формирование таких известных аномальных декоративных древесин, как древесина карельской березы и древесина кленов с текстурой "птичий глаз". Ямчатость стебля возникает вследствие лучевых аномалий, проявляющихся в расширении лучей и их превращении в аномальный участок древесины с радиальной ориентацией прозенхимных анатомических элементов.

6. Согласно нашим представлениям – антиклинальные и переклиналильные деления в камбии стебля древесных растений контролируют разные и относительно независимые системы регуляции. Лучевые аномалии развиваются вследствие изменения частоты и направления антиклинальных делений лучевых камбиальных инициалей.

7. Клетки лучевой паренхимы в древесине и лучевые инициалы в камбии являются наиболее тотипотентными и наименее специализированными в структурном и функциональном отношении элементами, способными реагировать на многие денормализующие воздействия. Способность этих клеток к дедифференциации и последующей пролиферации обеспечивает формирование каллюса при заживлении повреждений стебля. В аномально расширяющихся лучах закладываются меристематические очаги, дающие начало придаточным органам.

8. В строении капов, сувелей, "раковых" наплывов и прочих аномальных разрастаний участков стволов и ветвей прослеживается тенденция к оптимизации "конструкции" шаровидных тел: в древесине наплывов возрастает доля лучевой паренхимы, расширяющиеся к поверхности наплывов лучи можно рассматривать как секторы шара.

9. Направленность структурных изменений при неспецифических нарушениях ростовых корреляций сформировалась, по-видимому, под влиянием объективных законов, организующих и неживую материю, а не как следствие эволюционных преобразований.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Неспецифические структурные аномалии стебля древесных растений весьма разнообразны, но все-таки довольно редки. По крайней мере, на

территории нашей страны еще в недалеком прошлом они были единичными явлениями. Исключения составляли, пожалуй, только капы у березы пушистой в пойменных лесах Башкирии, Юга Кировской и Новосибирской областей, карельская береза на Северо-западе России и "ведьмины метлы" с наплывами на стволах сосны в ленточных борах Алтая. Может быть существовали еще где-то на наших необъятных пространствах небольшие лесные территории с многочисленными структурными аномалиями стволов и ветвей, не замеченные лесоводами и ботаниками. Но все равно их было немного.

В наше же время картина существенно меняется. Превращение городов в мегаполисы, неконтролируемое безумие технического "прогресса", сопровождаемое все возрастающим загрязнением среды нашего обитания, вызывают не только обеднение видового состава растений, их преждевременное отмирание, но и меняют их облик. Ярким, легко наблюдаемым, примером могут служить древесные растения вдоль автомобильных дорог с интенсивным движением, в частности вдоль МКАД (Московской кольцевой автомобильной дороги). Кроны этих деревьев под воздействием автомобильных выхлопов превратились в отдельные пучки радиально расходящихся побегов – техногенные "ведьмины метлы". При этом видовые морфологические признаки кроны практически исчезли. Кстати, близкую к этой картину одному из авторов настоящей книги привелось наблюдать в Южном Вьетнаме, в лесах и посадках, подвергавшихся обработке дефолиантами в военных целях; там же была отмечена высокая частота образования наростов на стволах деревьев и пальм.

Если человечество вовремя не одумается, а надежд на это немного, то проблема аномального роста, по крайней мере в густо населенных районах, станет в ближайшее время одной из ведущих и в лесоводстве и, тем более, в озеленении городов. Отсюда и актуальность затронутых в данной книге вопросов.

Однако, аномалии аномалиям – рознь. Если техногенных "ведьминых метел" становится все больше, то запасы карельской березы сокращаются, тоже самое следует сказать о запасах клена с текстурой древесины "птичий глаз", о пригодных для промышленного использования капах березы пушистой. Здесь потребление подавляюще превосходит воспроизводство. Мы пока еще не умеем искусственно выращивать клены с древесиной "птичий глаз", очень беден опыт восстановления запасов березы с крупными прикорневыми капами, с волнистой древесиной. Некоторые структурные аномалии, приводящие к формированию хозяйственно ценной декоративной древесины, пока не попали в поле зрения селекционеров. Будем надеяться, что решение этих вопросов состоится в будущем, и успех решения во многом зависит от степени изученности структурных аномалий и закономерностей их развития.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алексеева А.И. Диагностические признаки древесины карельской березы // Лесн. журн. – 1962 а. – N 3. – С. 33–37.
2. Алексеева А.И. Особенности анатомического строения древесины карельской березы (*Betula verrucosa forma carelica* Soc.) // Биол. науки. – 1962 б. – № I. – С. 123–128.
3. Алексеева А.И. Отличие анатомического строения древесины карельской березы от строения древесины березы бородавчатой // Труды. Воронежский заочный лесотехн. ин-т. – 1964. – Вып.8. – С. 159–163.
4. Багаев С.Н. Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области // Лесн. хоз-во. – 1963 а. – № 2. – С. 20–22.
5. Багаев С.Н. Технически ценные формы березы. ВДНХ (ВНИИЛМ). 1963 б. – 17 с.
6. Багаев С.Н. Развитие спящих почек и причины капообразования на березе // Лесн. журн. – 1964. – № 3. – С. 36–30.
7. Багаев С.Н. Селекция узорчатой и капокорешковой березы в условиях Костромской области. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. – Свердловск, 1965. – 21 с.
8. Багаев С.Н. Ценные формы и насаждения древесных пород в лесах нашей области // Природа Костромской области и ее охрана. – Ярославль, 1973. – С. 70–75.
9. Багаев С.Н. Методические указания по селекции и разведению карельской березы в лесах нечерноземной зоны РСФСР. – М.: Гослескомитет СССР, 1977. – 18 с.
10. Байдербек Р. Опухоли растений. – М.: Колос, 1981. – 303 с.
11. Бандер В.Л. Интродукция карельской березы в лесах Латвийской СССР. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. – Елгава, 1964. – 27 с.
12. Баранова Е.А. Образование наплывов на стеблях эвкалипта // Бюлл. Главн. бот. сада. – 1952. – Вып. 14. – С. 23–26.
13. Баранова Е.А. Формирование и развитие пазушных и спящих почек у эвкалипта // Бот. журн. – 1960. – Т. 46, № 8. – С. 1169–1175.
14. Барильская Л.А. К вопросу об образовании узорчатой древесины карельской березы // Оперативно-информ. материалы за 1977 г. / Лесоведение, лесоводство. – Петрозаводск, 1978 а. – С. 19–22.
15. Барильская Л.А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Бот. журн. – 1978 б. – Т. 63, № 7. – С. 805–811.
16. Барильская Л.А. Сравнительный структурный анализ древесины березы повислой и карельской березы. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1979. – 24 с.
17. Барыкина Р.П., Кудряшов Л.В., Класова А.Н. Строение и формирование стлаников у *Pinus mughus* Scop. и *Juniperus sibirica* Burgsd. в Восточных Карпатах // Бот. журн. – 1963. – Т. 17, № 7. – С. 917–921.
18. Баташев Д.Р. Сравнительная анатомия флоэмных терминалей листа в подклассах *Lamiidae* и *Asteridae*. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – СПб., 1997. – 29 с.
19. Баташев Д.Р., Гамалей Ю.В. Динамика клеточных структур, связанных с оттоком и запасанием ассимилятов в листьях *Acanthus* и *Phlomis* в норме и в условиях блокады флоэмного транспорта // Физиол. раст. – 1996. – Т.43, № 3. – С. 344–351.
20. Баташев Д.Р., Гамалей Ю.В. Особенности терминальной флоэмы листа у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. – 2000. – Т.85, № 9. – С.1–8.
21. Берг Л.С. Труды по теории эволюции. – Л.: Наука, 1977. – 388 с.
22. Болякина Ю.П., Холодова В.П. Некоторые особенности ультраструктуры запасющей паренхимы корней сахарной свеклы // Физиол. раст. – 1974. – Т.21, Вып.3. – С. 573–577.
23. Болякина Ю.П., Холодова В.П. Деструктивные изменения клеток запасющей паренхимы корня сахарной свеклы второго года вегетации // Физиол. раст. – 1977. – Т.24, Вып. 5. – С. 933–939.

24. Буторина А.К. Цитогенетика хозяйственно–ценных форм карельской березы // Генетика. – 1985, – Т. 21, № 7. – С. 1192–1198.
25. Вандерпланк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. – М.: Мир, 1981. – 236 с.
26. Ванин С. И. Лесная фитопатология. – М.–Л.: Гослесбумиздат, 1955. – 563 с.
27. Вачеишвили Л.А., Кикаченшвили З.И., Гаргамадзе М.Р. О некоторых патологических изменениях у томатов, пораженных южной галловой нематодой, и пути поддержания жизнедеятельности растений. / Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 95–97.
28. Винтонив И.С. Влияние экологических условий на строение и физико–механические свойства явора (*Acer pseudoplatanus* L.), произрастающего в Карпатах. Автореф. дис. ... канд. с.–х. наук. – Л., 1974. – 22 с.
29. Винтонив И. С. Особенности строения древесины явора, произрастающего в Украинских Карпатах // Лесн. журн. – 1976. – № 3. – С. 80–84.
30. Винтонив И.С. Некоторые физико–механические свойства свилеватой древесины явора // Лесн. журн. – 1981. – № 6. – С. 56–58.
31. Гамалей Ю.В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. – Л.: Наука, 1972. – 145с.
32. Гамалей Ю.В. Ф–белок в ситовидных клетках хвойных: (по данным электронной микроскопии) // Бот. журн. – 1973. – Т.58, № 7. – С. 981–987.
33. Гамалей Ю.В. Симпластические связи в мелких жилках *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) // Бот. журн. – 1974. – Т. 59, № 7. – С.980–988.
34. Гамалей Ю.В. Флоэма // Атлас ультраструктуры растительных тканей. – Петрозаводск, 1980. – С. 187–220.
35. Гамалей Ю.В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы // Бот. журн. – 1981 а. – Т.66, № 8. – С.1081–1098.
36. Гамалей Ю.В. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы // Бот. журн. – 1981 б. – Т.66, № 9. – С. 1233–1243.
37. Гамалей Ю.В. Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров // Докл. АН СССР. – 1984. – Т.277, № 6. – С. 1513–1516.
38. Гамалей Ю.В. Особенности загрузки флоэмы у деревьев и трав // Физиол. раст.– 1985. – Т.32, № 5. – С. 866–875.
39. Гамалей Ю.В. Эволюция структуры и функций мелких жилок листа // Бот. журн. – 1988. – Т. – 73, № 11. – С. 1513–1522.
40. Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л.: Наука. – 1990. – 144 с.
41. Гамалей Ю.В. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура и функции // 53–е Тимирязев. чтение. – СПб., 1994. – 80 с.
42. Гамалей Ю.В. Отток фотоассимилятов в природных и экспериментальных условиях // Физиол. раст. – 1996. – Т.43, № 3. – С. 328–343.
43. Гамалей Ю.В. Происхождение и локализация органелл растений // Физиол. раст. – 1997 а. – Т.44, № 1. – С. 115–137.
44. Гамалей Ю.В. Надклеточная организация растений // Физиол. раст. – 1997 б. – Т.44, № 6. – С. 819–846.
45. Гамалей Ю.В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно–акцепторных отношений // Физиол. раст. – 1998. – Т.45, Вып. 4. – С. 614–641.
46. Гамалей Ю.В. Сравнительная анатомия и физиология терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений // Бот. журн. – 2000. – Т.85, № 7. – С. 34–49.
47. Гамалей Ю.В., Пахомова М.В. Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии // Бот. журн. – 1983 а. – Т.68, № 3. – С. 287–301.

48. Гамалей Ю.В., Пахомова М.В. Мелкие жилки листа двудольных II. Таксономическое распределение основных типов // Бот. журн. – 1983 б. – Т.68, № 4. – С.428–440.
49. Гамалей Ю.В., Пахомова М.В. Мелкие жилки листа двудольных. III. Структура, функции, эволюция // Бот. журн. – 1984. – Т.69, № 9. – С. 1159–1166.
50. Гамалей Ю.В., Пахомова М.В. Динамика транспорта и запасаения углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // Физиол. раст. – 2000. – Т.47, № 1, – С. 120–141.
51. Ганюшкина Л.Г. Характеристика некоторых физиологических показателей березы карельской // Пути адаптации организмов в условиях севера. – Петрозаводск, 1978. – С. 28–29.
52. Гартиг Р. Болезни деревьев. – М.: Т-во Кушнарев и К⁰, 1894. – 256 с.
53. Гените Л. П., Станюлис Ю.П. Вырождение клевера, вызываемое микоплазменными микроорганизмами // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 100–104.
54. Гольтраф Е.И. Изучение изменчивости представителей рода *Fraxinus* с целью селекции на декоративность // Научн. тр. / Московс. Лесотехн. институт. – Вып. 83. – 1976. — С. 209–211.
55. Грегуш П. Определитель древесины голосеменных по микроскопическим признакам. – М.: МГУ, 1963. – 184 с.
56. Гречкин В.П., Воронцов А.Н. Вредители и болезни тополей и меры борьбы с ними. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 149 с.
57. Гродзинский А.М., Богдан Г.П. О природе защитных реакций растений при аллелопатических явлениях // Тез. докл. IV Всесоюзн. совещ. по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. – М.: ВАСХНИЛ, 1975. – С. 21–22.
58. Гроздова Н.Б. Занимательная дендрология. – М.: Лесная промышленность, 1991. – 208 с.
59. Гуман В.В. Побегопроизводительная способность березовых насаждений Паше-Капецкого учебно-опытного лесничества // Записки лесной опытной станции / Ленингр. с.-х. институт. – Вып. 7. – 1930. – 157 с.
60. Гурьянова Т.М. Ржавчинный рак питы кавказской в Тебердинском заповеднике // Труды Тебердинского госзаповедника. – Вып. 5. – 1966. – С. 204–215.
61. Данилова М.Ф. О природе фасциации у растений // Бот. журн. – 1961.–Т. 46, № 10. – С. 1545–1559.
62. Денисов С.А. Порослевая способность и придаточное порослеобразование у берез бородавчатой и пушистой // Лесн. журн. – 1974. – № 4. – С. 15–18.
63. Древесные породы мира. – Т. 1. – М.: Лесн. промышл., 1982. –326 с.
64. Древесные породы мира. – Т. 2. – М.: Лесн. промышл., 1982 б. –352 с.
65. Дрейман Э.А. Анатомические исследования карельской березы, выращенной инфекционным методом. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Рига, 1974 а. – 37 с.
66. Дрейман Э.А. Некоторые количественные данные строения древесины 4-летних карельских и бородавчатых берез // Труды. Латв. с.-х. акад. – Вып. 82. – 1974 б. –С. 32–41.
67. Дрейман Э.А. Анатомические изменения древесины *Betula verrucosa* Ehrh., выращенной из семян, обработанных соком карельской березы // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 190–191.
68. Евдокимов А.П. Эколого-биологические свойства и обоснование методов выращивания карельской березы. Автореф. дисс. ... канд с.-х. наук. – Л., 1978. – 20 с.
69. Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1989. – 228 с.
70. Евдокимов А. П., Смирнов С. Д. Выращивание карельской березы на Северо-Западе РСФСР. Методические рекомендации. – Л.: ЛТА, 1983. – 31 с.

71. Ермаков В.И. Размножение березы карельской методом прививки // Лесная генетика, селекция и семеноводство. – Петрозаводск, 1970. – С. 282–293.
72. Ермаков В.И. Итоги исследований по внутривидовой и межвидовой гибридизации березы карельской // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. – Петрозаводск, 1975. – С. 178–194.
73. Ермаков В.И. Закономерности наследования узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. – Петрозаводск, 1979. – С. 4–20.
74. Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. – Л.: Наука, 1986. – 144 с.
75. Ермаков В.И., Новицкая Л.Л., Ветчинникова Л.В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. – Петрозаводск: Карелия, 1991. – 184 с.
76. Ефремов С.П. Экологическая обусловленность морфогенеза сосны обыкновенной на болотах // Проблемы лесной биогеоценологии. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 140–155.
77. Жуков А.М. Галловая болезнь осины в Новосибирской области // Известия СО АН СССР. – 1966. – Т.2, Вып. 8. – С. 142–144.
78. Жуков А.М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. – Новосибирск: Наука, 1978. – 247с.
79. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. – М.: Советская наука, 1950. – 592 с.
80. Зотов В.В., Гадиев Р.Ш., Клигерман И.И. Индукция образования галлов на листе винограда в процессе питания на нем филлоксеры / Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 109–112.
81. Зотова В.Е., Ковалевский А.Л. О некоторых особенностях растений на почвах, обогащенных марганцем // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. / Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве. – Т. I. – Л.:Наука, 1970. –С. 83–84.
82. Зуихина С.П. Изменчивость морфологических и анатомических признаков клена белого в Карпатах // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 51. – 1974. –С. 14–17.
83. Зуихина С.П. Аномальное строение древесины клена белого в Карпатах // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 191–193.
84. Зуихина С.П. Микроструктурные изменения во вторичной ксилеме и флоэме клена белого при формировании текстуры древесины "птичий глаз" // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 88. – 1976. – С. 212–215.
85. Зуихина С.П. Метод отбора древесины растений со скрытым хозяйственно ценным признаком // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 99. – 1977. – С. 165–170.
86. Зуихина С.П. Изучение изменчивости и разработка методов отбора клена с декоративной древесиной. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1980. – 20 с.
87. Зуихина С.П., Владимиров Б.Н., Коровин В.В. Капообразующие древостой ольхи черной в Абхазской ССР // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 165. – 1984. – С. 164–166.
88. Зуихина С.П., Ирзун О.Н. Селекция клена белого на декоративность древесины // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 43. – 1972. – С. 43–45.
89. Зуихина С.П., Коровин В.В. Строение аномальной древесины представителей рода *Asper L.* // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 148. – 1983. – С. 148–151.
90. Иванов Л.А. Анатомия растений. – Л.: Гослестехиздат, 1939. – 256 с.
91. Казарцев И.А. Каповые формы грецкого ореха // Научная информация ВНИИЛМ. – 1962. – Вып.11, № 1. – С. 30–32.
92. Казарян В.О. Старение высших растений. – М.: Наука, 1969. – 314 с.
93. Клищов А. П., Бибииков В.З. Причудливые наплывы // Природа. – 1960. – № I. – С. П2.

94. Козо–Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения – Воронеж, 1937. – 254 с.
95. Козьмин А.В. О биологии каповой березы // Лесн. хоз–во. – 1962. – № 4. – С. 24–27.
96. Козьмин А.В. О физико–механических свойствах капокорешковой древесины березы // Лесн. журн. – 1963. – № 6. – С. 117–119.
97. Козьмин А.В. Выращивание каповой березы // Лесоэксплуатация и лесное хозяйство. – 1964. – № 16. – С. 11.
98. Козьмин А. В. Каповая береза // Лесн. хоз–во. – 1965 а. – № 1. – С. 61–66.
99. Козьмин А.В. Селекция и культура каповой березы: Автореф. дисс. ... канд. с.–х. наук. – М., 1965 б. – 18 с.
100. Козьмин А.В. О каповой березе // Лесн. хоз–во. – 1968. – № 9. – С. 29–30.
101. Козьмин А.В. Об анатомии каповой древесины березы // Докл. ВАСХНИЛ. – 1969. – № 10. – С. 20–23.
102. Козьмин А.В. Каповая береза. Обзорная информация. – М.: Гослесхоз СССР, ЦБНТИ, 1970. – 34 с.
103. Козьмин А.В. О березе с декоративной текстурой древесины // Генетика, селекция и интродукция лесных пород. – Вып. I. – Воронеж, 1974. – С. 59–66.
104. Козьмин А.В., Вылегжанин М.С. Опытные культуры каповой березы в Кировской области // Научн. инф./ Кировский научн. и проектн. ин–т легкой промышленности. – 1970. – № 3. – С. 286–289.
105. Колесниченко В.М. Динамика содержания и превращения ассимилятов у древесных растений. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1985. – 22 с.
106. Коновалов В.Ф. Волнисто–древесные формы березы бородавчатой // Лесн. хоз–во. – 1983. – № 8. – С. 39–41.
107. Коновалов В.Ф. Селекция грубокорых форм березы повислой на декоративность древесины. Автореф. дисс. ... канд. с.–х. наук. – М., 1984. – 18 с.
108. Коровин В.В. Структурные особенности коры березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. // Биол. науки. – 1970 а. – № 11. – С. 55–60.
109. Коровин В.В. Особенности строения березовых капов. // Бот. журн. – 1970 б. – Т.55, № 11. – С. 1575–1584.
110. Коровин В.В. О биологическом значении березовых капов // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1971. – Т.76, № 2. – С. 113–118.
111. Коровин В.В. Изменчивость анатомических и морфологических признаков березы пушистой в связи с капообразованием в условиях Горной Башкирии. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1972 а. – 21 с.
112. Коровин В.В. Внутрипопуляционная изменчивость березы пушистой в связи с капообразованием // Тез. работ II съезда ВОГиС. Выставка I. – 1972 б. – Вып.1. – С. 143.
113. Коровин В.В. Некоторые особенности популяции капообразующей березы пушистой // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 51. – 1974. – С. 35–37.
114. Коровин В.В. Образование капов у березы пушистой как форма экологической адаптации // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 170–173.
115. Коровин В.В. Закономерности в развитии структурных аномалий у семенных растений // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. – Ленинград, 1984. – С. 76.
116. Коровин В.В. Направленность структурных изменений в стебле древесных растений при аномальном росте // Источники информации в филогенетической систематике растений. – М.: Наука, 1986. – С. 36–37.
117. Коровин В.В. Общее в строении аномальных древесин // Бот. журн. – 1987 а. – Т. 72, № 4. – С. 472–476.
118. Коровин В.В. Морфолого–анатомические изменения стебля древесных растений при аномальном росте. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – М., 1987 б. – 47 с.

119. Коровин В.В. Морфолого–анатомические изменения стебля древесных растений при аномальном росте // Бот. журн. – 1987 в. – Т.72, № 6. – С. 759–749.
120. Коровин В.В. Аномальные, предположительно мутантные, изменения морфологии сосны обыкновенной в ленточных борах Алтая // Генетика и селекция на службе лесу. – Материалы международной научно–практической конференции (28–29 июня 1996 г., Воронеж). – Воронеж, 1997. – С. 19–21.
121. Коровин В.В., Зуихина С.П. Лучевые аномалии как форма изменчивости в строении древесины // Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству. – Петрозаводск, 1983. – С. 152–153.
122. Коровин В.В., Зуихина С.П. Некоторые закономерности строения аномальной древесины клена, березы, ольхи // Биол. науки. – 1985. – № 8. – С. 86–73.
123. Коровин В.В., Зуихина С.П. Норма и аномалия в морфогенезе древесных растений // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 211. – 1989 а. – С. 14–19.
124. Коровин В.В., Зуихина С.П. Регуляция камбиальной активности при формировании аномальных древесин // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 211. – 1989. – С. 41–44.
125. Коровин В.В., Зуихина С.П., Шувалов С.В. Аномальная древесина явора на Северном Кавказе // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 167. – 1985. – С. 122–125.
126. Коровин В.В., Зуихина С.П., Шувалов С.В. О биологической роли капов // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 185. – 1986. – 11–17.
127. Коровин В.В., Курносов Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. // Научн. тр. МГУЛ. – Вып. 302 (1). – М.: МГУЛ, 2000 а. – С. 118–125.
128. Коровин В.В., Курносов Г.А. Капы. // Лесной вестник. – 2000 б. – № 4 (13). – С. 29–34.
129. Коровин В.В., Курносов Г.А. Лучи и форма стебля древесных растений // Строение, свойства и качество древесины – 2000 / Материалы III Международного симпозиума. – Петрозаводск, 2000 в. – С. 55–58.
130. Коровин В.В., Курносов Г.А. Норма и аномалия в строении и развитии древесных растений // Лесопользование и воспроизводство лесных ресурсов. – Вып. 311. – М.: Издательство МГУЛ, 2001. – С. 138–144.
131. Коровин В.В., Мишуков Н.П., Юланов В.П. Радиационная обстановка в лесном фонде Алтайского края в связи с испытанием ядерных устройств на Семипалатинском полигоне // Вопросы лесной радиоэкологии. – М.: МГУЛ, 2000. – С. 120–136.
132. Коровин В.В., Рожко Е.Н. Внутрипопуляционная изменчивость березы бородавчатой по строению перидермы и корки // Научн. тр. / Моск. Лесотехн. институт. – Вып. 43. – 1972. – С. 65–70.
133. Коровин В.В., Щербинина А.А. Образование капов у клена ясенелистного в городских условиях // Лесной вестник. – 2000 – № 6 (15). – С. 148–151.
134. Косиченко Н.Е., Попов В.К., Ломовских Ю.А. Особенности анатомической структуры коры различных форм березы повислой // Лесоведение. – 1980. – N 6. – С. 36–45.
135. Косиченко Н.Е., Попов В.К., Щетинкин С.В. Рост культур и микроструктура узорчатой древесины березы карельской в условиях ЦЧО // Лесная интродукция. – Воронеж, 1983. – С. 152–161.
136. Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты гормональной обусловленности нарушений активности камбия // Тез. докл. Всесоюзн. конф. / Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. – Красноярск, 1982. – С. 124.
137. Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Анатомическое строение искусственно индуцированной узорчатой древесины березы // Матер. I Всесоюзн. совещ. по экологической анатомии растений. – Ташкент, 1987 а. – С. 65–70.
138. Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты дифференциации и диагностики узорчатой древесины березы // Тез. докл. Всесоюзн. конф. / Современные проблемы лесоведения. – Красноярск, 1987 б. – С. 27–29.

139. Косоуров Ю.В. Капокорешковая береза в Башкирии // Сборник трудов Баш. ЛОС. – 1962. – Вып. 6. – С. 81–104.
140. Красовский П.А., Соколов С.Я., Соснин Л.И. Ореховые леса Южной Киргизии // Т. I. – Растительное сырье. – 1938. – С. 3–72.
141. Кренке Н.П. Регенерация растений. – М.–Л., 1950. – 675 с.
142. Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. – Л.: Наука, 1984. – 181 с.
143. Кудряшов Д.В., Барыкина Р.П. Биология и формирование стланиковой структуры у *Alnus viridis* в Восточных Карпатах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71, № 2. – С. 39–53.
144. Кудряшов Л.В., Барыкина Р.П., Пугачева Л.Н. Формирование стланиковой формы куста у гиперарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula pana* L. // Бот журн.. – 1973. – Т. 58, № 1. – С. 53–64.
145. Курносов Г.А. Особенности строения древесины быстрорастущих и медленнорастущих гибридных семян березы карельской. // Строение свойства и качество древесины. – МЛТИ, М.: 1990. – С. 129 – 134.
146. Курносов Г.А. Некоторые особенности выращивания лесных культур березы карельской в Московской области. // Искусственное лесовыращивание. – Вып. 245. – М.: МЛТИ, 1991. – С. 120–123.
147. Курносов Г.А. Возрастная изменчивость березы карельской в культурах Московской области. // Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов. – Вып. 256. – М.: МЛТИ, 1992. – С. 25–29.
148. Курносов Г.А. Возрастная изменчивость березы карельской в культурах центральной части зоны смешанных лесов. дис. канд. с. х. наук. Автореф. – М., 1993. – 18с.
149. Курносов Г.А. Ямчатость стебля как типичное проявление аномального строения стебля древесных растений // Лесной вестник. – 2000. – № 6 (15). – С. 151–155.
150. Курносов Г.А. Индивидуальная и групповая изменчивость березы карельской по качеству текстуры древесины. // Лесопользование и воспроизводство лесных ресурсов. – Вып. 275. – М.: МГУЛ, 1994. – С. 155–159.
151. Курносов Г.А. Ранняя диагностика селекционных признаков на примере березы карельской. // Лесопользование и воспроизводство лесных ресурсов. – Вып. 286. – М.: МГУЛ, 1997. – С. 150–154.
152. Курносов Г.А. Селекция и семеноводство березы карельской // Лесной вестник. – 1998. – № 1. – С. 124–127.
153. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. – М.: Наука, 1976. – 646 с.
154. Курсанов А.Л. Ученый и аудитория. – М.: Наука, 1982. – 272 с.
155. Курсанов А.Л. Транспорт метаболитов и координация функций в организме растения // Вестник АН СССР. – 1984 а. – № 7. – С. 39–47.
156. Курсанов А.Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно–акцепторные отношения у растений // Физиол. раст. – 1984 б. – Т. 31, Вып. 3. – С. 579–595.
157. Курсанов А.Л., Бровченко М.И. Влияние АТФ на поступление ассимилятов в проводящую систему сахарной свеклы // Физиол. раст. – 1961. – Т. 8, Вып. 3. – С. 270–278.
158. Курсанов А.Л., Павлинова О.А. Сахаронакопление как функция ростовых процессов в корне сахарной свеклы // Физиол. раст. – 1967. – Т. 14, Вып. 1. – С. 21–28.
159. Курсанов А.Л., Прасолова М.Ф., Павлинова О.А. Пути ферментативного превращения сахарозы в корне сахарной свеклы в связи с его аттрагирующей функцией // Физиол. раст. – 1989. – Т. 36, Вып. 4. – С. 629–641.
160. Курсина Г.М., Щетинкин С.В., Корчагина Н.И. Субмикроскопическая структура паренхимных тканей березы // Тез. докл. I Всесоюзн. конф. по анатомии растений. – Л., 1984. – С. 84–85.
161. Лапиров–Скобло С.Я. Лесное товароведение. 2 изд. – М., Л.: Гослесбуиздат, 1959. – 340с.

162. Лесная энциклопедия. Т. I. – М.: Советская энциклопедия, 1985. – 564 с.
163. Либберт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976. – 580 с.
164. Лотова Л.И. Некоторые данные об анатомии карликовых подвоев яблони // Вестник МГУ. – 1957. – № 2. – С. 59–65.
165. Лотова Л.И. Сравнительно–анатомическое исследование древесины высокорослых и карликовых форм яблони (*Malus*) // Бот. журн. – 1958. – Т.16, № 12. – С. 1726–1734.
166. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. – 526 с.
167. Лотова Л.И., Морозова Е.М. Структурная эволюция побегов трех жизненных форм софоры // Вестник МГУ. Сер. Биол. – 1964. – № 3. – С.30–39.
168. Лохматов Н.А. Причины ранней потери березой бородавчатой порослевой способности // Лесн. хоз–во. – 1953. – № 2. – С. 42–44.
169. Любавская А.Я. Особенности выращивания сеянцев карельской березы в питомниках Подмосковья // Лесн. хоз–во. – 1963. – № 5. – С. 33–35.
170. Любавская А.Я. Селекция и разведение карельской березы. – М.: Лесн. промышленность, 1966. – 123 с.
171. Любавская А.Я. Итоги интродукции карельской березы в Московской области // Лесная генетика, селекция и семеноводство. – Петрозаводск, 1970. – С. 30I–31Ю.
172. Любавская А.Я. Текстура и анатомическое строение древесины карельской березы различных жизненных форм // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975 а. – С. 193–197.
173. Любавская А.Я. Карельская береза и ее место в системе рода *Betula* // Труды ин–та экологии растений и животных. – Вып. 91. – Свердловск, 1975 б. –С. 53–59.
174. Любавская А.Я. Карельская береза. – М.: Лесн. промышленность, 1978. – 156 с.
175. Любавская А.Я. Плантационное выращивание промышленных сортов древесины березы карельской и других видов лесных пород, образующих декоративную текстуру древесины // Труды II межд. симпоз. / Строение, свойства и качество древесины – 96. – М., 1997. – С.96–101.
176. Любавская А.Я., Коровин В.В. Анализ роста культур карельской березы в Московской области // Сборник статей по итогам договорных научно–исследовательских работ за 1971–1972 г. – Вып. 256. –М.: Лесн. промышленность, 1974. – С. 91–98.
177. Любавская А.Я., Курносоев Г.А., Смирнова Г.М. Селекционное и таксономическое значение полиморфизма березы карельской.// Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов. – Вып. 256 – М.: МЛТИ. – 1992. –С. 149–153.
178. Любименко В.Н. О спящих почках // Тр. СПб о–ва естествоиспытателей. – 1900. – Т.31.
179. Любименко В.Н. Курс общей ботаники. – Берлин: Изд. РСФСР, 1923. – 1042 с.
180. Лярская Р.П. Некоторые особенности естественного вегетативного размножения укусуного дерева (*Rhus typhuna* L.) корневыми отпрысками // Биол. науки. – 1959. – № I. – С. 117–123.
181. Ляшенко Н.И. О ветвлении спящих почек кустарников // Докл. АН СССР. – 1958 а. – Т.120, № I. – С. 199–200.
182. Ляшенко Н.И. О спящих почках кустарников // Бот. журн. – 1958 б. – Т.43, № 7. – С. 1039–1047.
183. Ляшенко Н.И. Биология спящих почек. – М., Л.: Наука, 1964. – 67 с.
184. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Труды Ин–та экол. растений и животных УНЦ АН СССР. – Вып. 94. – 1975. –С. 3–14.
185. Матвеев–Мотин А.С. О внешних признаках кряжей с волнистой свилеватостью // Труды ЦНИИМЭ. – Вып 11. – 1958. –С. 3–27.

186. Матвеев–Мотин А.С., Алексеев И.А. Скрытые пороки древесины и методы их распознавания. – 3 изд. – М.: Гослесбумиздат, 1963. – 208 с.
187. Махнев А. К. Индивидуальная изменчивость березы Припышменских боров Зауралья. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. – Свердловск., 1965 а. – 27 с.
188. Махнев А. К. Формы березы в Припышменских лесах Зауралья и их таксационно-морфологическая характеристика // Труды ин-та биологии УФ АН СССР. – Вып. 47. – 1965 б –С. 41–58.
189. Махнев А.К. Капокорешковая береза в Припышменских борах лесостепного Зауралья // Изв. СО АН СССР. – Вып. 2. – 1965 в. –№ 8. – С. 72–75.
190. Махнев А.К. Формы березы в лесах Припышменского Зауралья и их таксационно-морфологическая характеристика // Труды Ин-та биологии УФ АН СССР. – Вып. 47. – 1965. – С. 41–58.
191. Махнев А.К. Капокорешковая береза – ценное сырье для промышленности // Лесн. хоз-во. – 1966. – № 10. – С. 54–56.
192. Меле Л.С. Особенности вторичного роста некоторых растений–подушек Восточного Памира. Автореф. дис. ... канд. биол.наук. – Л, 1969. – 18 с.
193. Минина Е.Г., Третьякова И.Н. Об аномалиях женских шишек пихты сибирской // Бот. журн. – 1981. – Т.66, № 1. – С.101–108.
194. Молотков П.И. Проявление признаков "карелистости" у березы при выращивании ее в районе г.Харькова // Лесоводство и агролесомелиорация. – 1984. – Вып. 69. – С. 21–23.
195. Негер Ф.В. Болезни древесных растений. – М.: Гостехиздат, 1927. – 151 с.
196. Некрасов В. И. (Ред.) Особенности формирования популяции сосны обыкновенной – Л.: Наука, 1984. – 127 с.
197. Николаев И.Н. Порослевое возобновление березы в снегозадерживающих лесных полосах Канаш – Казань // Труды. ВНИИ ж.-д. транспорта. – Вып. 275. – 1964. – С. 155–165.
198. Николаева Н.Н., Новицкая Л.Л. Особенности прохождения фенофаз у разных форм березы повислой, отличающихся по текстуре древесины // Научные основы селекции древесных растений Севера. – Петрозаводск., 1998. – С. 105–113.
199. Новиков А.Л. Побегопроизводительная способность древесных пород // Изв. Куйбышевского с.–х. института. – Вып. 2. – 1941. – С. 159–171.
200. Новицкая Л.Л. Анатомо-морфологические аспекты регенерации тканей коры на стволах березы повислой // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. – Петрозаводск, 1987. – С.19–31.
201. Новицкая Л.Л. Транспорт ассимилятов и формирование аномальной древесины // Эколого-физиологические аспекты ксилогенеза хвойных. – Красноярск, 1996 а. – С.90.
202. Новицкая Л.Л. О возможной роли сахарозы в формировании узорчатой древесины карельской березы // Строение свойства и качество древесины – 96. – М., 1996 б. – С. 24–25.
203. Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Бот. журн. – 1997. – Т.82, №9. – С.61–66.
204. Новицкая Л.Л. Модели склерификации тканей коры *Betula pendula* (*Betulaceae*) в природе и эксперименте // Бот. журн. – 1998. – Т.83, №5. – С.61–72.
205. Новицкая Л.Л. Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола древесных растений. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – СПб., 2000. – 41 с.
206. Носков В.И., Негруцкий С.Ф. К вопросу о происхождении "ведьминых метел" на сосне // Научн. записки Воронежского ЛТИ. – 1956. – Т.15. – С. 207–210.
207. Павлинова О.А. Метаболизм сахарозы и сахаронакопление в корне сахарной свеклы // Физиол. и биохим. культ. растений. – 1976. – Т.8, Вып.5. – С.451–461.

208. Павлинова О.А., Холодова В.П. Биохимические и мембранные аспекты сахаронакопления // Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985. – С.252–274.
209. Пасечник С.Т. Капокорешковую форму грецкого ореха – в производство // Лесн. хоз-во. – 1960. – № 6. – С. 14–16.
210. Перельгин Л.М. Древесиноведение. – М.: Советская наука, 1957. – 362 с.
211. Перельгин Л. М., Уголев Б.Н. Древесиноведение. – М.: Лесн. промышленность, 1971. – 286 с.
212. Перминова Н.И. Каповая шкатулка. – Горький.: Волго–Вятское изд., 1984. – 126 с.
213. Петерсон Л., Витола Р. Распространение болезни столбовой раны берез // Труды ЛСХА / Вирусы растений и насекомых. – Вып. 40. – 1971. –С. 20–24.
214. Петерсон Л.П., Шварцбах Л.А. Некоторые морфологические и анатомические сходства в строении древесины больной яблони (stem pitting) и карельской березы // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С.197–199.
215. Печникова С.С. Наплывы на грецком орехе // Природа. – 1940. – № 6. – С. 86–89.
216. Погиба С.П. Селекционная инвентаризация культур карельской березы в Загорском мехлесхозе. // Научн. тр. Моск. лесотехн. ин-т. – Вып. 139. – 1982. – С. 166–168.
217. Погиба С.П. Заказники карельской березы в КарССР и БССР. // Научн. тр. Моск. лесотехн. ин-т. – Вып. 146. – 1983. – С. 145–146.
218. Погиба С.П. Естественные древостои карельской березы в Латвийской ССР // Научн. тр. Моск. лесотехн. ин-т. – Вып. 165. – 1984. – С. 161–164.
219. Погиба С.П. Принципы создания лесосеменной плантации березы карельской целевого назначения. // Научн. тр. Моск. лесотехн. ин-т. – Вып. 185. – 1986. – С. 17–20.
220. Погиба С.П., Зуихина С.П., Романовский М.Г. Гибридизация как метод селекции. Методические указания к учебной практике по лесной селекции. – М.: МЛТИ, 1982. – 28 с.
221. Погиба С.П., Казанцева Е.В. Фенотипический анализ популяций карельской березы и ее географических культур // Строение, свойства и качество древесины – 96. / Труды II международного симпозиума. – М.: МГУЛ, 1997. – С. 112–118.
222. Полякова А. И. "Ведьмины метлы" и фасциации у сосны Сосновского в высокогорных условиях Тебердинского Заповедника // Труды Тебердинского гос. заповедника. – 1977. – № 9. – С. 254–262.
223. Пономарев М.В. Роль капов и иных наплывов на стволах деревьев в развитии древнейшей культуры. – Неопубликованные работы. – 1962.
224. Приступа Н.А. Накопление поглощаемых из раствора сахаров в окончаниях проводящих путей сахарной свеклы // Физиол. раст. – 1969. – Т.16, Вып. 4. – С. 692–697.
225. Приступа Н.А. Локализация кетосахаров в ассимилирующих и проводящих тканях листа сахарной свеклы // Физиол. раст. – 1979. – Т.26, Вып. 3, – С. 584–591.
226. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. – М.: Мир, 1969. – 215 с.
227. Романовский М.Г. Изучение капообразующей березы пушистой // Лесн. хоз-во. – 1981 а. – № 10. – С. 68–69.
228. Романовский М.Г. Климатические и биоценотические аналоги центров встречаемости прикорневого капа березы пушистой // Научн. тр. Моск. лесотехн. ин-т. – Вып. 120. – 1981 б. – С. 97–102.
229. Романовский М.Г. Изменчивость формового состава каповых популяций березы пушистой. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – М., 1982 а. – 18 с.
230. Романовский М.Г. Хронографическая изменчивость капообразующих популяций березы пушистой // Лесн. журн. – 1982 б. – № 3. – С. 30–34.
231. Романовский М.Г. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика – 1986. – Т. 22, № 1. – С. 86–94.

232. Романовский М.Г., Погиба С.П., Зайцева Т.Л. Возрастные изменения морфогенетической структуры насаждений карельской березы // Генетика. – 1987. – Т. 23, № 7. – С. 1230–1239.
233. Ромедер. Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. – М.: Сельхозгиз, 1962. – 266с.
234. Рубин О.С., Гриценко З.М. Влияние 2,4–дихлорфеноксисуксус–ной кислоты на строение некоторых растений // Бот. журн. – 1968. – Т.53, № 3. – С. 377–378.
235. Рыжиков В.Л. Позеленение цветка с точки зрения механики развития // Бот. журн. – 1941. – Т.26. № 3. – С. 128–138.
236. Сакс К.А., Бандер В.Л. Карельская береза в Латвийской ССР // Вопросы лесной селекции и семеноводства в Латвийской ССР. – Рига, 1969. – С. 97–110.
237. Сакс К.А., Бандер В.Л. Опыт выращивания карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. – Петрозаводск, 1970. – С. 294–300.
238. Сакс К., Бандер В. Карельская береза естественного происхождения в лесах СССР // Труды Латв. с.–х. акад. – Вып. 51. – 1972. –С. 7–8.
239. Сакс К.А., Бандер В.Л. Исследования по выращиванию узорчатой карельской березы // Труды Латв. с.–х. акад. Вып. 75. – 1974. –С. 11–14.
240. Сакс К.А., Бандер В.Л. Новые данные о происхождении карельской березы // Труды Ин–та экологии растений и животных. – Вып. 91. – 1975. –С. 91–97.
241. Самцов А.С. Структурные особенности раковых образований хвойных пород // Тез. докл. Всесоюзн. научн.–техн. конф. – Воронеж, 1981. – С. 63–65.
242. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 391 с.
243. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
244. Серебряков И.Г. Предисловие к русскому изданию "Морфогенеза растений" Э.Синнота.–М.: И.–Л., 1963. – С. 5–10.
245. Серебряков И.Г. Жизненные формы и их изучение // Полевая геоботаника. – М.Л., 1964. – Т 3. – С. 146–205.
246. Серебрякова Т.И. Некоторые аспекты проблемы эволюции жизненных форм цветковых растений // Тез. докл. 4–го Московс. совещ. по филогении растений. – М., 1971. – С. 39–43.
247. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники: Ботаника. – Т. I. – М., 1972. –С. 84–169.
248. Синадский Ю.В. Курс лекций по лесной фитопатологии. – М.: МГУ, 1977. – 211 с.
249. Слепян Э.И. Опухоли растений как возможная модель в теоретической и экспериментальной онкологии // Тр. Лен. Хим.–фарм. ин–та МЗ СССР. – Л.; 1960. – № 12. – С. 345–349.
250. Слепян Э.И. О структурных сходствах галлов и каллюсов // Доклады АН СССР. – 1961. – Т. 136, № 1. – С. 241–244.
251. Слепян Э.И. Номенклатура и классификация вызываемых членистоногими галлов и почковых тератозов в связи с их местом среди патологических явлений // Бот. журн. – 1962. – Т. 5. – С. 1234–1237.
252. Слепян Э.И. Галлогенез и паразитарный тератогенез у растений. / Автореф. докт. дис.. – Кишинев, 1968 а. – 18 с.
253. Слепян Э.И. Галлогенез и паразитарный тератогенез как патологические процессы адаптации // Научн. докл. Высш. школы. Биологические науки. – 1968 б. – № 5. – С. 105–109.
254. Слепян Э.И. Патологические новообразования и их возбудители у растений. – Л.: Наука, 1973. – 510 с.

255. Слепян Э.И. Проблема патологических новообразований у растений, ее аспекты и их значение для науки, народного хозяйства и медицины // Проблемы онкологии и тератологии у растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 5–16.
256. Слепян Э.И. Тератогенные факторы среды и тератогенез у растений // Экологическое прогнозирование. – М.: Наука, 1979. – С. 186–210.
257. Слепян Э.И., Богуславская Э.В. Вредоносность и структурные особенности развития язвенного рака стволов сибирской ели // Лесоведение – 1969. – № 6. – С. 81–82.
258. Советский энциклопедический словарь. – М.: Советская энциклопедия, 1984. – 1600 с.
259. Соколов Д.В., Щедрова В.И. Исследование раковой болезни ели // Докл. Всесоюз. научн.–тех. конф. / Защита леса от вредных насекомых и болезней. – Воронеж, Т. 3.– 1971. – С. П7–I2I.
260. Соколов Д.В., Щедрова В.И. Анатомическое исследование древесины раковых образований ели обыкновенной // Труды ЛТА. – Вып. 1. – 1975 а. –С. 112–116.
261. Соколов Д.В., Щедрова В.И. Некоторые данные о раковой болезни хвойных деревьев // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975 б. – С.165–168.
262. Соколов Н.О. Карельская береза // Труды ЛТА. – Вып. 53. – 1938. –С. 87–96.
263. Соколов Н.О. Капкорешковая береза // Труды ЛТА. – Вып. 58. – 1940. –С. 190–220.
264. Соколов Н.О. Капкорешковая береза // Лесн. хоз–во. – 1939. – № 11. – С. 38–40.
265. Соколов Н.О. Капкорешковая береза. Автореф.дисс. ... канд. с.–х. наук. – Л., 1941. – 27 с.
266. Соколов Н.О. Некоторые особенности анатомического строения древесины карельской березы // Труды ЛТА. – Вып. 64. – 1948. –С. 83-90.
267. Соколов Н.О. Карельская береза. – Петрозаводск, 1950. – 114 с.
268. Соколов Н.О. Отбор и выращивание березы карельской в Ленинградской области с использованием самосева // Лесная генетика, селекция и семеноводство. – Петрозаводск, 1970. – С. 277–281.
269. Соколовская Т.И. Биохимическая сущность процесса образования галлов на корнях винограда, пораженных виноградной филлоксерой. // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 61–63.
270. Стэкмен Э., Харрар Дж. Основы патологии растений. – М.: И.–Л., 1959. – 540 с.
271. Судачкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. – Новосибирск: Наука, 1977. – 230 с.
272. Суходольский Д. И. Карельская береза. (О выращивании в условиях Западной Сибири) // Земля сибирская, дальневосточная. – 1970. – № 6. – С. 51–52.
273. Сюткина А.В., Гамалей Ю.В. Суточная динамика фотосинтеза, оттока и запасаания ассимилятов в листьях *Thymus subarcticus* в условиях холодного климата // Физиол. раст. – 1996. – Т.43, № 3. – С. 352–359.
274. Сюткина А.В., Гамалей Ю.В. Структурно–функциональные особенности растений Арктики: широтное распределение видов по типам терминальной флоэмы // Бот. журн. – 2000. – Т.85, № 2. – С. 54–69.
275. Тахтаджян А.Л. Принцип коррелятивной реверсии и учение об уродствах растений // Изв. Арм. фил. АН СССР. – № 2 (7). – 194I. –С. 57–61.
276. Тахтаджян А.Л. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений / Научн.труды Ереванского Госуниверситета. – 1943. – Вып. 12. – 176 с.
277. Тахтаджян А.Л. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике // Бюл. МОИП. Отд. Биологии. – 1947. – Т.52, № 5. – С.95–120.
278. Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосемянных. – М.: МОИП, 1948. – 300 с.

279. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. – Л.: ЛГУ, 1954. – 212 с.
280. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. – М., Л.: Наука, 1964. – 236 с.
281. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – Л.: Наука, 1966.
282. Туркина М.В., Соколова С.В. Изучение мембранного транспорта сахарозы в растительной ткани // Физиол. раст. – Т.19, Вып. 5. – 1972. – С. 912–919.
283. Туровцев Я.И. Индукция тератологических уклонений у плодовых растений под влиянием мутагенных факторов // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 283–267.
284. Уголев Б.Н. Древесиноведение с основами лесного товароведения. 3-е переработанное и дополненное издание: Учебник для лесотехнических и лесохозяйственных ВУЗов. – М.: МГУЛ, 2001. – 340 с.
285. Федоров Ал.А. Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений // Проблема вида в ботанике. – Т. I. – М., Л.: АН СССР, 1958 а. – С. 213–202.
286. Федоров Ал.А. Тератология и формообразование у растений. Комаровские чтения 11, 7 декабря 1956 г. – М., Л.: АН СССР, 1958 б. – 28 с.
287. Филиппович Ю.Б. Основы биохимии. – М., СПб., 1999. – 507 с.
288. Филлов А.И. Фасцирование на службу селекции растений. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Т. 24. – ВЛТИ, 1961. – С. 17–23.
289. Флора СССР. Т. 5. – М., Л.: АН СССР, 1936. – 759 с.
290. Фокель. Описание естественного состояния растущих в Российских странах лесов. – СПб, 1766. – 470 с.
291. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. – Новосибирск: Наука, 1975. – 200 с.
292. Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. – М.: Наука, 1981. – 167 с.
293. Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. – М.: Логос, 2001. – 560 с.
294. Цыдендамбаев В.Д., Верещагин А.Г. Исследование липидов корня сахарной свеклы в связи с функцией сахаронакопления // Физиол. раст. – 1980. – Т.27, Вып. 3. – С. 619–625.
295. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. – Л.: Наука, 1979. – 192 с.
296. Чеботарь Т.Н. Скорость образования раневой перидермы у корней винограда, поврежденных филлоксерой // Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 151–154.
297. Чернобровкина Н.П., Кефели В. И., Иванова Р.П. Покой, рост и их природные регуляторы в почках и семенах карельской березы // Физиол. раст. – 1975. – Т.22, Вып. 5. – С. 1013–1022.
298. Шапкин О.М., Погиба С.П., Казанцева Е.В. Популяционно-генетический анализ карельской березы и вегетативное размножение ее ценных форм // Лесохозяйственная информация / ВНИИЦлесресурс. – 1969. – № 9. – С. 4-15.
299. Шемякин И.Я. К вопросу о классификации опухолей, раковых заболеваний и травм деревьев // Научн. записки ВЗЛТИ. – Т.26. – Воронеж, 1961. – С. 33–41.
300. Шиго А.Л. Изоляция и локализация повреждений у деревьев // В мире науки. – 1985. – № 6. – С. 48–56.
301. Щетинкин С.В. Гистогенез узорчатой древесины березы // Тез. докл. Всесоюзн. конф. / Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. – Уфа, 1985. – С.16–17.
302. Щетинкин С.В. Гистогенез узорчатой древесины березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl. и *Betula pendula* Roth). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1988. – 24 с.

303. Щетинкин С.В., Косиченко Н.Е. Ранние этапы гистогенеза и диагностика узорчатой древесины березы // Достижения лесной генетики и селекции. – Воронеж, 1988. – Рук. деп. в ВНИИЦлесресурс 19.11.88, № 763лх–88. – С.190–194.
304. Щетинкин С.В., Косиченко Н.Е. Сердцевинные повторения и их роль в формировании узорчатой древесины березы // Селекция быстрорастущих, орехоплодных и технически ценных пород. – Воронеж, 1992. – С.61–67.
305. Щетинкин С.В., Косиченко Н.Е. Формирование характерных признаков анатомической структуры древесины березы карельской // Матер. 5-й научн.–практ. конф. мол. ученых. – Воронеж, 1983. – Рук. деп. в ЦБНТИлесхоз 14.08.84, № 319лх–84 Деп. – С.70–72.
306. Эзау К. (Esau K.) Анатомия семенных растений. – Т. I, – М.: Мир, 1980. – 218 с.
307. Эзау К. (Esau K.) Анатомия растений. – М.: Мир, 1969, – 564 с.
308. Юрцев В.Н. Особенности новообразований и стадийное развитие придаточных почек и побегов у многолетних травянистых и древесных растений // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. ВНИИ растениеводства. – 1955. – Т. 32, Вып. I. – С. 134–171.
309. Яблоков А.С. Селекция древесных пород. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 305 с.
310. Яковлев Ф.С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Изв. Кар.–Фин. науч.–иссл. базы АН СССР. – 1949. – Вып. I. – С. 3–19.
311. Яскина Л.В. Опыт выращивания карельской березы в Ташкентском оазисе. Автореф. дис. ... канд. с.–х. наук. – Ташкент, 1969. – 22 с.
312. Яскина Л.В. Опыт выращивания карельской березы Самаркандским лесхозом // Научн. труды Ташкентского СХИ. – Вып. 71. – 1977. – С. 25–31.
313. Яскина Л.В. Карельская береза в Южной Киргизии / Научн. труды Ташкентского СХИ. – Вып. 71. – 1977а. – С.31–35.
314. Яценко–Хмелевский А.А. Принципы систематики древесины // Труды Ботанического ин–та Арм. ССР. – Вып. 5. – 1948. – С. 5–155.
315. Яценко–Хмелевский А.А. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных // Вопросы ботаники. – 1954. – Вып. 2. – С. 825–852.
316. Яценко–Хмелевский А.А. Краткий курс анатомии растений. – М., 1961. – 282 с.
317. Allen J.R., Baker D.A. Free tryptophane and indole–3–acetic acid levels in the leaves and vascular pathways of *Ricinus communis* L. // *Planta*. – 1980. V. 148, N 1. P 69–74.
318. Al-Talib K.H., Torrey J.G. Sclereid distribution in the leaves of *Pseudotsuga* under natural and experimental conditions // *Amer. J. Bot.* – 1961. – V. 48. – P. 71–79.
319. Atanasoff D. Virus stem pitting of birch. (Wisa and Maser disease.) // *Pflkrankh. u. Pflschr. / Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten (Pflanzenpathologie) und Pflanzenschutz*. – B. 74. – 1967. – S. 205–208.
320. Bailey I.W. The relation of the leaf-trace to the formation of compound rays in the lower dicotyledons // *Ann. Bot.* – 1911. – P. 225–241.
321. Bailey I.W. The evolutionary history of the foliar ray in the wood of the dicotyledons and its phylogenetic significance // *Ann. Bot.* – 1912. – V. 26. – P. 647–661.
322. Bailey L.F. Figure of wood. A study of methods of production // *J. Forestry*. – 1948. – V.46. – P.119–125.
323. Bamber R.K., Mullette K.J. Studies of the lignotubers of *Eucalyptus gummifera* (Gaertn.) Hochr.). 1. The nature of lignotuber // *Austral. J. Bot.* – 1978 a. – V. 26, N 1. – P. 9–14.
324. Bamber R.K., Mullette K.J. Studies of the lignotubers of *Eucalyptus gummifera* (Gaertn.) Hochr. II. Anatomy // *Austral. J. Bot.* – 1978 b. – V. 26, N 1. – P. 15–22.
325. Bannan M.W. Vascular rays and adventitious root formations in *Thuja occidentalis* // *Amer. J. Bot.* – 1941. – V. 28, N 6. – P. 457–463.
326. Bannan M.W. Wood structure of the native Ontario species of *Juniperus* // *Amer. J. Bot.* – 1942. – V.29. – P. 245–252.

327. Bannan M.W. Wood structure of *Libocedrus decurrens* // Amer. J. Bot. – 1944. – V. 31. – P. 546–551.
328. Bannan M.W. Abnormal xylem rays in *Chamaecyparis* // Amer. J. Bot. – 1950. – V. 37, N 5. – P. 232–237.
329. Bannan M.W. The annual cycle of size changes in the fusiform cambial cells of *Chamaecyparis* and *Thuja* // Canad. J. Bot. – 1951. – V. 29. – P. 421–437.
330. Bannan M.W. Further observations on the reduction of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* // Canad. J. Bot. – 1953. – V. 31. – P. 63–74.
331. Bannan M.W. Ray contacts and rate of anticlinal division in fusiform cambial cells of some Pinaceae // Canad. J. Bot. – 1965. V. 43. – P. 487–507.
332. Bannan M.W. Spiral grain and anticlinal divisions in the cambium of conifers // Canad. J. Bot. – 1966. – V. 44. – P. 1515–1538.
333. Barker J.E. Growth and wood properties of *Pinus radiata* in relation to applied ethylene // New Zealand J. Forest Sci. – 1979. – V. 9. – P. 15–19.
334. Beals H.O., Davis T.C. Figure in wood: An illustrated review. – Alabama.: Auburn University press. – Bul. 486. – 1977. – 79 p.
335. Beslow D.T., Rier J.P. Sucrose concentration and xylem regeneration in *Coleus* internodes *in vitro* // Plant and Cell Physiol. – 1969. – V. 10, N 1. – P. 69–77.
336. Bhat K.M. Pith flecks and ray abnormalities in Birch wood // Silva Fennica. – 1980. – V. 14, N 3. – P. 277–285.
337. Biggs A.R. Boundary-zone formation in peach bark in response to wounds and *Cytospora leucostoma* infection // Canad. J. Bot. – 1984. – V. 62, N 12. – P. 2814–2821.
338. Blake T.J., Carrodus B.B. Studies of the lignotubers of *Eucalyptus obliqua* (L'Herit). II. Endogenous inhibitor levels correlated with apical dominance // New Phytologist. – 1970. – V. 69. – P. 1073–1079.
339. Bloch R. Wound healing in higher plants // Bot. Review. – 1941. – V. 7, N 1. – P. 110–146.
340. Bloch R. Wound healing in higher plants. II. // Bot. Review, – 1952. – V. 18, N 10. – P. 655–679.
341. Bloch R. Defense reaction of plants to the presence of toxins. // Phytopathology. – 1953. – Vol. 43, N 7. – C. 351–354.
342. Bloch R. Abnormal development in plants: A survey // Encyclopedia of plant physiology. Ed. W. Runland, 1965. – V. 15, Part 2. – P. 156–183.
343. Boyce J.S. Decays and discoloration in airplane woods // U.S. Dept. Agr. Bull. – 1923. – N 1128. – P. 1–15.
344. Boyce J.S. Forest Pathology. 3 ed.. – New-York. – 1961. – 572 p.
345. Brown C.I. Control of cambial activity and xylem cell differentiation (Discussion) // Dormancy in trees. – Kornik, 1974. – 84 p.
346. Buckland B.C., Kuijt J. Unexplained brooming of douglas-fir and other conifers in British Columbia and Alberta // Forest Sci. – 1957. – V. 3. – P. 236–242.
347. Bünning E. Morphogenesis in plants // Surv. Biol. Progr. – 1952. – V. 2. – P. 105–140.
348. Bünning E. Die Entstehung von Mustern in der Entwicklung von Pflanzen // Handb. Pflanzenphysiol. – 1965. – B. 15, N 1. – S. 383–408.
349. Bünning E., Sagromsky H, Bildung des Spaltöffnungsmusters in der Blattepidermis // Zeitschr. Naturforsch.. – 1948. – B. 36. – S. 203–216.
350. Carlquist S.J. Wood anatomy of *Compositae*; A summary, with comments on factors controlling wood evolution // Aliso. – 1966. – V. 6, N 2. – P. 25–44.
351. Carlquist S.J. Wood anatomy and relationship of the Geissolomataceae // Bull. Torrey Bot. Club. – 1975. – V. 102. – P. 128–134.
352. Carlquist S.J. Wood anatomy of Bruniaceae: Correlations with ecology, phylogeny, and organography // Aliso. – 1978. – V. 9, N 2. – P. 323–364.

353. Carlquist S.J. Wood anatomy of *Calyceraceae* and *Valerianaceae*, with comments of aberrant perforation plates in predominantly herbaceous groups of Dicotyledons // *Aliso*. – 1983. – V. 10, N 3. – P. 413–425.
354. Carlquist S.J. Wood anatomy of *Trimeniaceae* // *Plant systematic and evolution*. – 1984. – V. 144. – P. 103–118.
355. Carlquist S.J. Wood and stem anatomy of *Bergia suffruticosa*: relationships of *Elatinaeae* and broader significance of vascular tracheids, vasicentric tracheids, and fibriform vessels elements // *Ann. Missouri Bot. Garden*. – 1984 a. – V. 71, N 1. – P. 232–242.
356. Carmi A., Sachs T., Fahn A. The relation of ray spacing to cambial growth // *New Phytol.* – 1972. – V. 71. – P. 349–353.
357. Carpenter J.B., Furr J.B. Wood pitting of undetermined cause in unbudded citrus seedlings // *Plant Disease Repr.*–1960.–V. 44, N 12.–P.916–918.
358. Carr D.J., Carr S.G.M, Jahnke R. The eucalypt lignotuber: apposition–dependent organ // *Ann. Bot.* – 1982. – V. 50. – P. 481–489.
359. Carr D.J., Jahnke R., Carr S.G.M. Initiation, development and anatomy of lignotubers in some species of *Eucalyptus* // *Austral. J. Bot.*.. – 1984 a. – V. 32, N 4. – P. 415–437.
360. Carr D.J., Jahnke R., Carr S.G.M. Surgical experiments on eucalypt lignotubers // *Austral. J. Bot.* – 1984 b. – V. 32, N 4. – P. 439–414.
361. Carter C.E. Lignotubers // *Austral. Forest.*.. – 1929. – V. 1, N 12. – P. 119–121.
362. Chafe S.C., Durzan D.J. Tannin Inclusions in Cell Suspension Cultures of White Spruce // *Planta*. – 1973. – 113. P. 251–262.
363. Chattaway M.M. Bud development and lignotuber formation in eucalyptus // *Austral. J. Bot.* – 1958. – V. 6, N 2. – P. 103–115.
364. Conti M., Milno R.J. Closterovirus associated with leafroll and stem pitting in grapevine // *Phytopathologia Mediterranea*. – 1985. – V. 24, N 1–2. – P. 110–113.
365. Copes D.L. Development of internal graft incompatibility symptoms in *Pinus radiata* D. Don. // *New Zealand J. Forestry Sci.* – 1980. – V. 10, N 2. – P. 367–380.
366. Corbett M.K., Wiid J. Closterovirus–like particles in extracts from diseased grapevines // *Phytopathologia Mideterranea*. – 1985. – V. 24, N 1–2. – P. 91–100.
367. Crafts A.S. Phloem anatomy in two species of *Nicotiana*, with notes on the interspecific graft union // *Bot. Caz.* 1934, V. 95. – P. 592–608.
368. Daniell J.W., Crosby F.L. Occlusion of xylem elements in peach trees resulting from cold injury // *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* – 1968. – V. 93. – P. 128–134.
369. Dodge B.O. A destructive red-cedar disease // *J. N.–Y. Bot. Garden*. – 1931. – V.52. – P. 101–108.
370. Dodge B.O. Witches' brooms on southern white cedars // *J. N.–Y. Bot. Garden*. – 1934. – V. 35. – P. 41–45.
371. Domes J., Northcote D.H. The action of exogenous abscisic and gibberellic acids on gene expressions in germinating castor beans // *Planta*. – 1985. – V. 165, N 4. – P. 513–522.
372. Dore J. Physiology of regeneration in cormophytes // *Encyclopedia of plant physiology*. Berlin, Heidelberg, N.Y., 1965. – V.15, Part 2. – P. 1–85.
373. Elgersma D.M. Resistance mechanism of elms to dutch elm disease // *Resistance to diseases and pests in forest trees*. – Wageningen, Netherlands, 1982. – P. 143–152.
374. Etholen K. Experimental growing of curly birch in Finnish Lapland // *Silva Fennica*. – 1978. – V. 12, N 4. – P. 264–273.
375. Etholen K., Huuri L. Visakoivna käsitleva kirjallisuns. Bibliography on curly birch *Betula pendula* var. *carelica* (Merklin). – Helsinki, 1982. – 24 p.
376. Evert R.F. Some aspects of cambial development in *Pyrus communis* // *Amer. J. Bot.* – 1961, – V. 48. – P. 479–488.
377. Evert R.F. The cambium and seasonal development of the phloem of *Pyrus malus* // *Amer. J. Bot.* – 1963. – V. 50, N 2. – P. 149–159.

378. Evert R.F. Dicotyledons // Sieve Elements. – H.–D.Behnke and R.D.Sjolund (Eds.). – Berlin ets. 1990. – P. 103–137.
379. Fadia V.P., Mehta A.R. Tissue culture studies on cucurbits: the effect of NAA, sucrose, and kinetin on tracheal differentiation in Cucumis tissues cultured in vitro // Phytomorphology. – 1973. – V. 23, N 3. – P. 212–215.
380. Foard D.E. An experimental study of sclereid development in the leaf of *Camellia japonica* // Plant Physiol. – 1958. – V. 33 (Suppl.), N 41. – P. 17–29.
381. Foard D.E. Pattern and control of sclereid formation in the leaf of *Camellia japonica* // Nature. – 1959. – V. 184, N 4699. – P. 1663–1664.
382. Fosket D.E. Hormonal control of morphogenesis in cultured tissues // Plant Growth Substances. – ed. F.Skoog. – Berlin ets., 1980. – P. 362–369.
383. Gamalei Y.V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // Trees. – 1989. – V. 3. – P. 96–110.
384. Gamalei Y.V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. – 1991. – V. 5. – P. 50–64.
385. Gamalei Y.V., Pakhomova M.V., Syutkina A.V., Voitsekhovskaja O.V. Compartmentation of fssimilate fluxes in leaves. I. Ultrastructural responses of mesophyll and companion cells to the alteration of assimilate export // Plant biol. – 2000. – V. 2. – P. 98–106.
386. Gamalei Y.V., Van Bel A.J.E., Pakhomova M.V., Sjutkina A.V. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor–vein configuration // Planta. – 1994. – V. 194. – P. 443–453.
387. Gardiner A.S. A note on the variation on flamy figure in silver birch (*Betula verrucosa* Ehrh.) // Silvae Genetic. – 1962. – V. 11, N 5. – P. 161–163.
388. Glerum C. Irregular anatomical features of wood as an aid in silviculture // Forestry Chron. – 1975. – V. 51, N 5. – P. 185–187.
389. Gorter C.J. Origin of fasciations // Encyclopedia of plant physiology.– V.15, part 2.– Berlin, Heidelberg, N.Y.–1965.–P. 330–351.
390. Graniti A., Martelli G.P. Further observation on legno riccio (rugose wood) a graft transmissible stem-pitting of grapevine // Proc. of the Int. Conf. on Virus and Vector on Perennial Hosts, with specific reference to Vitis. – Davis, University of California. – 1965. – P.168–179.
391. Grant T.J., Stout D.S., Readey J.C. Systemic brooming, a virus disease of black locust // J. Forestry. – 1942. – V.40. – P. 253–260.
392. Gratoski H.J., Philibrick J.R. Repeated aerial spraying and burning to control sclerophyllous brush // J. Forestry. – 1966. – V. 64. – P. 919–923.
393. Grill D., Liegl E., Windisch E. Holzanatomische untesuchungen an abgasbelelasteten baumen // J. Phytopat. – 1979. – V. 94, N 4. – P. 335–342.
394. Grosser D., Bürger P. Holzanatomishe Untersuchungen an japani schen Zwergbäumen (bonsai) und Kümmerwüchsigen Bäumen // Holz Roh – Und Werkst.. – 1985. – B. 43, N 6. – S. 246.
395. Hama T. Studies on the rust diseases in the central mountainous region of Japan. Witches' broom of *Thujopsis delabrata* Sieb. et Zucc. caused by *Caeoma deformans* // Bull. Forestry. Forest Prod. Res. Inst. Ibaraki. – 1982. – N 320. – P. 1–12.
396. Harris H.A. Frost ring formation in some winteringured trees and shrubs // Amer. J. Bot. – 1934. – V. 21. – P. 485–498.
397. Harrison J.H. A reconsideration of plant teratology // Phyton. – 1952. – V.4, N 1–3. – P. 19–35.
398. Hauch S., Magel E. Extractable activities and protein content of sucrose–phosphate synthase, sucrose synthase and neutral invertase in trunk tissues of *Robinia pseudoacacia* L. are related to cambial wood production and heartwood formation // Planta. – 1998. – V.207. – P. 266–274.

399. Hejnowicz Z. Anticlinical divisions, intrusive growth and loss fusiform initials in nonstoried cambium // *Acta Soc. Bot. Polon.* – 1961. – V. 50. – P. 729–748.
400. Hejnowicz Z. Orientation of the partition in pseudotransverse division in cambia of some conifers // *Canad. J. Bot.* – 1964. – V. 42. – P. 1685–1691.
401. Hejnowicz Z. The structural mechanism involved in the changes of grain in timber // *Acta Soc. Bot. Polon.* – 1968. – V. 37. – P. 347–365.
402. Hejnowicz Z., Krawczynszyn J. Oriented morphogenetic phenomena in cambium of broadleaved trees // *Acta Soc. Bot. Polon.* – 1969. – V. 58. – P. 547–560.
403. Hemenway A.F. Late frost injury to some trees in Central Kentucky // *Amer. J. Bot.* – 1926. – V. 13. – P. 364–366.
404. Hilborn M.T., Hyland F., McCrum R.C. Pathological anatomy of apple trees affected by stem-pitting virus. // *Phytopathology.* – 1965. – V. 55. – P. 34–39.
405. Hintikka T.H. Die "Visa" – Krankheit der Birken in Finnland // *Ztschr. f. Pflanzenkrankheiten und Gallenkunde.* – 1922. – B. 30, N 11.
406. Hintikka T.J. Contribution to the knowledge of witches' brooms in pine // *Acta Forest. Fenn.* – 1933. – V. 39, N 2. – P. 1–15.
407. Hintikka T.J. Curly and flame birch. // *Wood.* – 1937. – V. 2 (1). – P. 27–29.
408. Holmberg L.H. Is suppression a possible cause of bird's-eye in sugar maple? // *J. Forestry.* – 1933. – V. 31. – P. 986–970.
409. Holmberg L.H. Is heredity a possible cause of bird's-eye in sugar maple? // *J. Forestry.* – 1934. – V. 32. – P. 627–628.
410. Huber S.C., Akazawa T. A novel sucrose pathway for sucrose degradation in cultured sycamore cells // *Plant Physiol.* – 1986. – V. 81, N 4. – P. 1008.
411. Hull H.M., Morton H.L. Morphological response of two mesquite varieties to 2,4,5-T and picloram // *Weed Sci.* – 1977. – V. 19. – P. 716–721
412. Huuri O. *Visaceura* (Summary: Curly Birch Society) // *Silva Fennica.* – 1978. – V. 12, N 4. – P. 241–244.
413. Jacobs W.P. *Plant hormones and plant development.* – Cambridge, 1979.
414. Jacobs W.P. Functions of hormones at tissue level of organization // *Encyclopedia of Plant Physiology. New Series.* – Berlin, 1984. – V. 10. – P. 149–171.
415. Jacobs W.P., McCready C.C. Polar transport of growth regulators in pith and vascular tissues of *Coleus* stems // *Amer. J. Bot.* – 1967. – V. 54. – P. 1035–1040.
416. Jacobs W.P., Morrow I.B. A quantitative study of xylem development in the vegetative shoot apex of *Coleus* // *Amer. J. Bot.* – 1957. – V. 44. – P. 823–842.
417. James S. Lignotubers and burls. Their structure, function and ecological significance In Mediterranean ecosystem // *Bot. Rev.* – 1984. – V. 50, N 3. – P. 225–266.
418. James G.I., Courtin G.M. Stand structure and growth twin of the birch transition community in an industrially damaged ecosystem. Sudbury, Ontario // *Canad. J. Forest Research.* – 1985. – V. 15, N 5. – P. 809–817.
419. Jang J.-C., Sheen J. Sugar sensing in higher plants // *The Plant Cell.* – 1994. – V. 6. – P. 1665–1679.
420. Jeffrey E.C. *The anatomy of woody plants.* – Chicago, 1917. – 478 p.
421. Jeffrey E.C. The origin of parenchyma in geological time // *Proc. Nat. Ac. Sci. USA.* – 1925. – V. 11. – P. 106–110.
422. Jewell F.F., Jewell D.C., Walkinshaw C.H. Histopathology of anatomical mechanisms for resistance to fusiform rust in slash pine // *Resistance to diseases and pests in forest trees.* – Wageningen: Pudoc, 1982. – P. 110–118.
423. Johnston R.D., Lacey C.J. Multi-stemmed trees in rainforest // *Austral. J. Bot.* – 1983. – V. 31. – P. 189–195.
424. Jones H., Eagles J.E. Translocation of 14-carbon within and between leaves // *Ann. Bot. N.S.* – 1962. – V. 26. – P. 505–510.

425. Jones O.P. Xylem sap composition in apple trees. Effect of the graft union // *Ann. Bot.* – 1974. – V. 38, N 155. – P. 463–467.
426. Kant U., Dhingra S., Singh S. Studies on some Psyllidae-induced plant galls. // *Bulletin de la Société Botanique de France.* – 1980. – T. 127, N 1. – P. 211–213.
427. Kerr L.R. The lignotubers of eucalipt seedlings // *Proc. Royal Soc. Victoria.* – 1925. – V. 37. – P. 79–97.
428. Kozlowski T.T. *Tree growth and environmental stresses.* – University of Washington Press, 1979. – 192 p.
429. Kozlowski T.T., Sasaki S. Germination and morphology of red pine seeds in contact with EPTC, CDEC, CDAA, 2,4-D, picloram // *Amer. Soc. Hortic. Sci.* – 1968. – V. 93. – P. 655–662.
430. Kramer P.J., Kozlowski T.T. *Physiology of woody plants.* – N.Y.ets., 1979. – 811 p.
431. Krawczynszyn J. Unidirectional splitting and uniting of rays in the cambium of *Platanus* accompanying the formation of interlocked grain in wood // *Acta Soc. Bot. Poloniae.* – 1971. – V. 40. – P. 57–79.
432. Krawczynszyn J. Movement of the cambial domain pattern and mechanism of formation of interlocked grain in *Platanus* // *Acta Soc. Bot. Poloniae.* – 1972. – V. 41. – P. 443–461.
433. Krawiarz K. Phenolic compounds in the karelian birch (*Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Merklin) Hejtmanek) // *Arboretum konickie.* – 1972. – V. 17. – P. 211–218.
434. Kursanov A.L., Brovchenko M.I. Sugars in the space of leaf plants: Their origin and possible involvement in transport // *Canad. J. Bot.* – 1970. – V. 48, N 6. – P. 1243–1250.
435. Küster E. Über organoide Gallen // *Biol. Zentrabl.* – 1910. – B. 30. – S. 116–128.
436. Küster E. *Über die Gallen der Pflanzen der Resultate und Streitfragen der allgemeinen Cecidologie.* – Berlin–Wien, 1912.
437. Küster E. *Patologische Pflanzenanatomie.* 3 neubearb. – Jena, 1925. – 558 b.
438. Küster E. *Anatomie der Gallen* // *Handbuch der Pflanzenanatomie.* – Berlin.: Hrsg. von K. Linsbauer, 1930. – B. 5/1, 1Abt., 3 Teil.
439. Lacey C.J. Development of large plate-like lignotubers in *Eucaliptus botryoides* Sm. in relation to environmental factors // *Austral. J. Bot.* – 1983. – V. 31, N 2. – P. 105–118.
440. Lacey C.J., Dillison A.M., Witcross M.J. Root formation by stem of *Eucaliptus botryoides* Sm. in natural stands // *Austral. J. Bot.* – 1982. – V.30. – P. 147–159.
441. Lacey C.J., Jahnke R. The occurrence and nature of lignotubers in *Notelaea longifolia* and *Elaeocarpus* // *Austral. J. Bot.* – 1984. – V. 32, N 3. – P. 311–322.
442. Lev-Yadun S. The relationship between growth–ring width and ray density and ray height in cell number in the earlywood of *Pinus halepensis* and *Pinus pinea* // *JAWA Journal.* – 1998. – V. 19. – P. 1–9.
443. Lev-Yadun S., Aloni R. Natural and experimentally induced dispersion of aggregate rays in shoots of *Quercus ithaburensis* Decne. and *Q. calliprinos* Webb. // *Ann. Bot. N.S.* – 1991. – V. 68. – P. 85–91.
444. Lev-Yadun S., Aloni R. The role of wounding in the differentiation of vascular rays // *Inten. J. Plant Sci.* – 1992. – V. 153. – P. 348–357.
445. Lev-Yadun S., Aloni R. Effect of wounding on the relations between vascular rays and vessels in *Melia azedarach* L. // *New. Phytol.* – 1993. – V. 124. – P. 339–344.
446. Lev-Yadun S., Aloni R. Differentiation of the ray system in woody plants // *Bot. Rev.* – 1995. – V. 61. – P. 45–84.
447. Liese J. Vererbung der Hexenbesenbildung bei der Kiefer // *Zeits. f. Forst. u. Jagdw.* – 1933. – B. 65. – S. 541–544.
448. Lindquist B. The improvement of birch // *Quart. J. Forestry.* – 1951. – V. 45, N 3. – P. 156–160.

449. Loebenstein G., Spiegel S., Gera A. Localized resistance and barrier substances // Active Defense Mechanism in Plants. E.K.S. Wood (ed.). – N.-Y., London.: Plenum Press, 1982. – P. 211–230.
450. Luwe M.W.F., Takahama U., Heber U. Role of ascorbate in detoxifying ozone in the apoplast of spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves // Plant Physiol. – 1993. – V. 101. – P. 969–976.
451. Matthysse A.G., Scott T.K. Function of hormones at whole plant levels of organization // Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. – Berlin, 1984. – V. 10. – P. 219–243.
452. Mattoo A.K., Aharoni N. Ethylene and plant senescence // Senescence and aging in plants. L.D.Nooden and A.C.Leopold (eds.). – San Diego, 1988. – P. 241–280.
453. Merrill W., Shigo A.L. An expanded concept of tree decay // Phytopathology. – 1979. – V. 69, N 10. – P. 1158–1160.
454. Miler Z., Jakuszewski T. Nekotóre wlasnosci techniczne drewna brozozy czecrotowatej z Górców // Sylwan. – 1967. – V. 111, N 2. – P. 51–56.
455. Millican A.A., Nyland C.W., Nichols C.W. A wood-pitting symptom in pear; its occurrence, distribution, and association with certain pear virus diseases // Phytopathology. – 1964. – V. 54. – P. 1435–1442.
456. Mitchison G.J. A model for vein formation in higher plants // Proceed. Royal Soc. London. – 1980. – V.207. – P. 79–109.
457. Morris D.A. Transport of exogenous auxin in two-branched dwarf pea seedlings (*Pisum sativum* L.) // Planta. – 1977. – V. 136, N 1. – P. 91–96.
458. Morris D.A., Kadir G.O. Pathways of auxin transport in the intact pea seedling (*Pisum sativum* L.) // Planta. – 1972. – V. 107, N 2. – P. 171–182.
459. Mosse B., Garner R.I. Growth and structural changes induced in plum by an additional scion // J. Hortic. Sci. – 1954. – V. 29. – P. 17–20.
460. Mullette K.J., Bamber R.K. Studies of the lignotubers of *Eucalyptus gummifera* (Gaerth., Hochr.). iii. Inheritance and chemical composition // Austral. J. Bot. – 1978. – V. 26, N 1. – P. 23–28.
461. Novitskaya L.L. Regeneration of bark and formation of abnormal birch wood // Trees. – 1998a. – V. 13, N 2. – P. 74–79.
462. Novitskaya L.L. Structure of the wood formed during the regeneration of the tissues of birch stem // Wood Structure and Properties'98. – Zvolen, Slovakia, 1998. – P. 33–37.
463. Pagan J., Paganová V. Breza biela svalcovitá (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.) na Slovensku // Vedecké a pedagogické aktualitu. – 1994. – N 10. – 75 p.
464. Peterson R.S. Development of western gall rust in longepole pine // Phytopathology. – 1960. – V. 50. – P. 876–881.
465. Petersons L., Vitola R., Dreimanis E. Investigation of the similarity of the wood of karelian birch with the disease of stem pitting in fruit trees // Latv. Lauksaimn. Akad. – 1971. – V. 42. – P. 3–10.
466. Philipson J.J., Coutts M.P. Effects of growth hormones application on the secondary growth of roots and stems in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // Ann. Bot. – 1980. – V. 46, N 6. – P. 747–755.
467. Philipson W.R., Ward J.M., Butterfield B.C. The vascular cambium. – London, 1971. – 182 p.
468. Pyszynski W. Downward movement of the domain pattern in *Aesculus* cambium producing wavy-grained xylem // Acta Soc. Bot. Poloniae. – 1972. – V. 41. – P. 511–517.
469. Raju M.V.S., Grover R. Effect of picloram in organogenesis in detached leaves of *Echeveria elegans* Brg. // Weed Sci. – 1976. – V. 42, N 2. – P. 175–182.
470. Rao A.N. Effect of injury on the foliar sclereid development in *Fagraea fragrans* // Experientia. – 1969. – V. 25, N 8. – P. 884–885.
471. Rao A.N., Singarayar M. Controlled differentiation of foliar sclereids in *Fagraea fragrans* // Experientia. – 1968. – V. 24, N 3. – P. 298–299.

472. Rao A.N., Vaz S.J. Morphogenesis of foliar sclereids. II. Effect of experimental wounds on leaf sclereid development and distribution in *Fagraea fragrans* // J. Singapore Acad. Sci. – 1970. – V. 1, N 1. – P. 1–7.
473. Raulo J., Siren G. Neljän visakoivikon paatehakkuun tuotos ja tuotto // Silva Fennica. – 1978. – V. 12, N 4. – P. 252–254.
474. Rhoads A.S. The formations and pathological anatomy of frost ring in conifers injured by late frost // U.S. Dept. Agr. Dept. Bull. – 1923. – V. 131. – P. 1–15.
475. Rhoads A.S. Witches'-brooms of pine trees in Florida // Plant Disease Rpt. – 1945. – V. 29. – P. 26–28.
476. Richter F.I. On the causes of bird's-eye maple // J. Forestry. – 1934. – V. 32. – P. 626–627.
477. Roth I. Structural patterns of tropical barks. – Berlin:Stuttgart, 1981. – 606 p.
478. Ruden T. Om valbjork og endedandre unonaale veddannelser hos bjork. Summary: On speckled birch ("mazerbirch") and some other forms of culled birch // Medd. Norske Skogfors ksv. – 1954. – V. 43, N 12. – P. 451–505.
479. Rumbos I. Ch., Avgelis A.D. Natural spread, importance and distribution of yellows, stem pitting and enation disease of grapevine in some viticultural areas of Greece // Phytopathologia Mediterranea. – 1985. – V. 24, N 1–2. – P. 73–78.
480. Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys –Suomessa. Summary: The quality and development of cultivated curly-birch (*Betula verrucosa* f. *carelica* Sok.) stands in Southern Finland // Folia Forestalia. – 1976. – V. 263. – P. 1–28.
481. Sachs T. The control of the patterned differentiation of vascular tissues // Advances Bot. Res. – 1981 a. – V. 9, N 2. – P. 151–262.
482. Sachs T. Polarity changes and tissue organization in plants // Cell Biology – 1980–1981. H.G.Schweiger (ed.). – Berlin, 1981 b. – P. 489–496.
483. Sachs T. Axiality and polarity in vascular plants // Positional controls in plant development. – Cambridge, 1984. – P. 193–224.
484. Sarvas R. Kaksi triploidista haapaa ja koivua. Summary: Two triploid aspens and two triploid birches // Commun. Inst. For. Fenn. – 1958. – V. 49, N 7. – P. 25.
485. Savidge R.A. Auxin and ethylene regulation of diameter growth in trees // Tree Physiol. – 1988. – V. 4. – P. 401–414.
486. Savidge R.A., Farrar J.L. Cellular adjustments in the vascular cambium leading to spiral grain formation in conifers // Canad. J. Bot. – 1984. – V. 62. – P. 2872–2879.
487. Savidge R.A., Wareing P.F. Seasonal cambial activity and xylem development in *Pinus contorta* in relation to endogenous indolylacetic and (S)-abscisic acids levels // Canad. J. Forest Res. – 1984. – V. 14, N 5. – P. 676–682.
488. Savino V., Boscia D., Musci D., Mortelli G.P. Effect of legno riccio (stem pitting) on "Italia" vines grafted onto root-stocks of different origin // Phytopathologia Mediterranea. – 1985. – V. 24, N 1–2. – P. 68–72.
489. Schneider H. Chronic decline, a tristesa-like bud-union disorder of orange trees // Phytopathology. – 1957. – V. 47, N 5. – P. 279–284.
490. Schneider H. Cytological and histological aberrations in woody plants following infection with mycoplasmas, rickettsias and flagellates // Ann. Rev. Phytopat. – 1973. – V. 7. – P. 119–146.
491. Shain L. Dynamic responses of differentiated sapwood to injury and infection // Phytopathology. – 1979. – V. 69, N 10. – P. 1143–1147.
492. Sheldrake A.R. Auxin in the cambium and its differentiating derivatives // J. Exper. Bot. – 1971. – V. 22, N 72. – P. 735–740.
493. Sheldrake A.R., Northcote D.H. The production of auxin by tobacco internode tissues // New Phytol. – 1968. – V. 67, N 1. – P. 1–13.
494. Shigo A.L. Tree decay: An expanded concept // U.S. Dept. Agr., Forest Service. U.S. Government Printing Office / Agr. Inform. Bull. – N 419. – 1979. – 72 p.

495. Shigo A.L., Harold G.M. Compartmentalization of decay in trees. // U.S. Dept. Agr., Forest Service. U.S. Government Printing Office / Agr. Inform. Bull. – № 405. – 1977. – 70 p.
496. Shortle W.C. Mechanisms of compartmentalization of decay in living trees // *Phytopathology*. – 1979. – V. 69, N 10. – P. 1147–1151.
497. Sinnott E.W., Bailey I.W. The origin and dispersal of herbaceous angiosperms // *Ann. Bot.* – 1914. – V. 28. – P. 547–600.
498. Smith W.W. Occurrence of "stem pitting" and necrosis in some body stocks for apple trees // *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* – 1954. – V. 63. – P. 101–113.
499. Stewart F.C. Vitches'-brooms on hickory trees // *Phytopathology*. – 1917. – V. 7. – P. 185–187.
500. Stone E.L., Cornwell S.M. Basal bud burls in *Betula populifolia* // *Forest Sci.* – 1968. – V. 14, N 1. – P. 64–65.
501. Sung S.S., Kormanik P.P., Black C.C. Vascular cambial sucrose metabolism and growth in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) in relation to transplanting stress // *Tree Physiol.* – 1993. – V. 12. – P. 243–258.
502. Svoboda P. Slechtenifeshnich drevin na Slovensku, joho minulost a budoncnost // *Zbornik Ved. Prac. Lesn. Fak. Vysokoy Skoly. Drev. vo Zvolene. Bratislava.* – 1969. – Zv. 11, N 3. – P. 7–17.
503. Sweet G.B., Thulin I.J. Graft incompatibility in radiata pine in New Zealand // *New Zealand J. For. Sci.* – 1973. – V. 3, N 1. – P. 82–90.
504. Tilford P.E. Fasciations of sweet peas caused by *Phytophthora fascians* n. sp. // *J. Agr. Res.* – 1936. – V. 53. – P. 383–394.
505. Tingley M.A. Frost rings in hardy varieties of apple // *Proc. Am. Soci.– Hort. Sci.* – 1936. – V. 34. – P. 57–60.
506. Tinnin R.D., Knutson D.M. How to identify brooms in douglas fir caused by dwarf mistletoe // *Res. Note. USDA. Forest Serves. Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station. PNW-426. USDA, Oreg.,* – 1985. – 8 p.
507. Tippet I.T. Barrier zones to vascular pathogens // *Active Defense Mechanism in Plants*. R.K.S. Wood (ed.). – N.Y., London: Plenum Press, 1982. – P. 358–359.
508. Tomaszewski M. Interaction of growth regulators in meristematic activity of trees // *Regulation of developmental processes in plant / Proc. Conf. Held at Halle, July 4–9 th, 1977.* – Jena, 1978. – P. 298–318.
509. Tubeuf K. Studien über Symbiose und Disposition für Parasitenbefall sowie über Vererbung pathologischer Eigenschaften unserer Holzpflanzen. 1. Das Pproblem der Hexenbesen // *Zeita. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz.* – 1933. – B. 43. – S. 193–242.
510. Turgeon R., Beebe D.U., Gowen E. The intermediary cell: minorvein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the *Scrophulariaceae* // *Planta.* – 1993. – V. 191. – P. 446–456.
511. Vaclav E. Vlastnoati ireva tehnikyeh forem a vyskovy pri–rust krizencu brizy (*Betula* sp.) // *Lesnictvi.* – 1970. – T. 16. – S. 273–279.
512. Vaclav E., Kucera B., Rezabkova J. Anatomické fyzikalni a mechanické znaky a vlastnosti dreva svalcovité, ockové a plamenne brisy // *Sbornik vedeckeho lesn. ústavu vysoke skoly zeaedelse v Praze.* – 1969. – V. 12, N 11. – S. 111–127.
513. Vailionis L. Lietuvos berzu veta. Die Wisakrankheit in der Waldem Litauens. – Kaunas, 1935. – S. 5–36.
514. Viet G.J.C.M. van, Baas P. Wood anatomy and classification of the Myrtales // *Ann. Missouri Bot. Garden.* – 1984. – V. 71. – P. 783–800.
515. Wagenführ R. Anatomie des Holzes. – Leipzig, 1966. – 337 s.
516. Wallace J.M. Recent development in studies of quick decline and related diseases // *Phytopathology.* – 1951. – V. 41, N 9. – P. 758–793.

517. Wardrop A.B., Cronshaw J. Formation of phenolic substances in the ray parenchyma of Angiosperms // *Nature*. – 1962. – V. 193, N 4810. – P. 90–92.
518. Wareing P.F., Hanney C.E.A., Digby J. The role of endogenous hormones in cambium activity and xylem differentiation // *The Formation of Wood in Forest Trees*. M.H. Zimmermann (ed.). – N.-Y., London, 1964. – P. 323–345.
519. Wareing P.F., Phillips I.D.J. Growth and differentiation in plants. – Oxford ets.: Pergamon Press, 1981. – 343 p.
520. Warren Wilson J. The position of regenerating cambia: auxin/sucrose ratio and the gradient induction hypothesis // *Proceed. Royal Society of London*. – 1978. – V. 203. – P. 153–176.
521. Warren Wilson J. A control system for initiation and maintaining polarity // *Ann. Bot.* – 1980. – V. 46, N 6. – P. 701–711.
522. Warren Wilson J. Control of tissue patterns in normal development and in regeneration // *Positional controls in plant development*. – Cambridge, 1984. – P. 225–280.
523. Warren Wilson J., Roberts L.W., Gresshoff P.M., Dircks S.J. Tracheary element differentiation induced in isolated cylinders of lettuce pith: a bipolar gradient technique // *Ann. Bot.* – 1982. – V. 50, N 5. – P. 605–614.
524. Waxman S. Variability in rooting and survival of cuttings from white pine witches broom seedlings // *Proc. Int. Plant Prop. Soc.* – 1969. – V. 19. – P. 338–344.
525. Waxman S. Witches—"brooms" sources of new and dwarf form of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species // *Acta Hort.* / Symposium on propagation in arboriculture. – 1975. – N 54. – P. 25–32.
526. Wenger K.F. The sprouting of sweetgum in relation to season of cutting and carbohydrate content // *Plant Physiol.* – 1953. – V. 28. – P. 35–49.
527. Wetmore R.H., De Maggio A.E., Rier J.P. Contemporary outlook on the differentiation of vascular tissues // *Phytomorphology*. – 1964, – V. 14, N 3. – P. 203–217.
528. Wetmore R.H., Rier J.P. Experimental induction of vascular tissues in callus of angiosperms // *Amer. J. Bot.* – 1963. – V. 50, N 5. – P. 410–429.
529. Wetmore R.H., Sorokin S. On the differentiation of xylem // *J. Arnold Arboretum*. – 1955. – V. 36. – P. 305–317.
530. White F. Forest flora of Northern Rhodesia. – Oxford.: Univ. Press, 1962. – 455 p.
531. White O.E. Fasciation // *Bot. Rev.* – 1948. – V.14. – P. 319–358.
532. White P.R., Millington W.F. The structure and development of a woody tumor affecting *Picea glauca* // *Am. J. Bot.*–1954.–V. 41.–P.353–361.
533. Wimmers L.E., Turgeon R. Transfer cells and solute uptake in minor veins of *Pisum sativum* leaves // *Planta*. – 1991. – V. 186. – P.2–12.
534. Wloch W. Time-variable frequency of events in domains of *Tilia* cambium // *Acta Soc. Bot. Poloniae*. – 1985. – V. 4, N 1. – P. 29–40.
535. Wolpert L. Positional information and pattern formation: Towards a theoretical biology. – Edinburgh, 1970. – V. 3. – P. 198–230.
536. Yamamoto F., Kozlowski T.T. Effect of ethrel on growth and stem anatomy of *Pinus halepensis* seedlings // *IAWA Bull. N.S.* – 1987 a. – V. 8. – P. 11–19.
537. Yamamoto F., Kozlowski T.T. Effects of flooding, tilting of stems, and ethrel application on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Acer platanoides* seedlings // *Scand. J. For. Res.* – 1987 b. – V. 2. – P. 141–156.
538. Zalasky H. Low-temperature induced cankers and burls in test conifers and hardwoods // *Canad. J. Bot.* – 1975. – V. 53, N 12. – P. 2526–2535.
539. Zalasky H. Xylem in galls of lodgepole pine caused by western gall rust *Endocronartium harknessii* // *Canad. J. Bot.* – 1976. – V. 54, N 13. – P. 1586–1590.
540. Zamski E., Wareing P.F. Vertical and radial movement of auxin in young sycamore plants // *New Phytol.* – 1974. – V. 73, N 1. – P. 61–69.

541. Ziegler H. Storage, mobilization and distribution of reserve material in trees // The formation of wood in forest trees. M.H.Zimmermann (ed.). – N.Y., 1964. – P. 303–320.
542. Zimmermann M.H., Brown C.L. Trees. Structure and function. Chap. 2. Brown C.L. Secondary growth. – Berlin ets., 1971. – P.67–122.
543. Zimmermann M.H., Ziegler H. List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudate // Transport in plants. – Berlin: Springer, 1975. – V. 1. – P. 480–505.

СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ

- | | | |
|--------|---|---|
| 1–4. | Декоративный сосуд из древесины карельской березы. Текстура древесины карельской березы. Фрагменты облицовочного шпона. | 5 |
| 5–8. | Фрагменты облицовочного шпона из декоративной древесины разных древесных пород. | 6 |
| 9–12. | Растения, выращенные из одной партии семян карельской березы. | |
| 13–16. | Растения, выращенные из той же партии семян карельской березы, что и растения на рис. 9–12. | |
| 17–20. | Фрагменты из серии тангентальных срезов древесины карельской березы в зоне формирования структурных аномалий. | |
| 21–24. | Аномальные лучи в древесине карельской березы. | |
| 25–28. | Строение древесины карельской березы в зоне структурных аномалий. | |
| 29. | Формулы сахарозы и галактоолигосахаридов рафинозной группы. | |
| 30. | Энергетический уровень эфирной связи у сахарозы по сравнению с другими эфирами гексоз. Гистограмма. | |
| 31. | Фрагмент ситовидного поля на боковой стенке ситовидной трубки березы повислой. | |
| 32. | Ситовидные поры, содержащие нити Ф–белка в зоне транспорта веществ во флоэме карельской березы. | |
| 33. | | |
| 34. | Фрагменты проводящей флоэмы карельской березы в зонах ситовидных перегородок между соседними ситовидными трубками. | |
| 35. | Продолжение темы, отраженной на рис. 34. | |
| 36. | Панорама клеток в зоне проводящей флоэмы карельской березы. | |
| 37. | Фрагмент рис. 36. | |
| 38. | Зона контакта двух молодых клеток осевой паренхимы в прикамбиальном слое флоэмы карельской березы. | |
| 39. | Фрагмент рис. 38. | |
| 40. | Фрагмент клетки осевой паренхимы карельской березы в зоне активного транспорта. | |
| 41. | Панорама клеток в зоне проводящей флоэмы березы повислой. | |
| 42. | Фрагмент рис. 41. | |
| 43. | Группа клеток осевой паренхимы в проводящей флоэме березы повислой. | |
| 44. | Фрагменты ситовидных трубок и содержащих танин | |

- клеток осевой паренхимы в зоне проводящей флоэмы карельской березы.
45. Клетки осевой паренхимы, накапливающие липиды, в проводящей флоэме карельской березы.
 46. Схема метаболизма сахарозы при биогенезе фенольных соединений и жиров.
 47. Фрагменты клеток осевой паренхимы в непроводящей флоэме березы повислой.
 48. Фрагменты клеток осевой паренхимы в непроводящей флоэме карельской березы.
 49. Пути метаболизма сахарозы в органе–акцепторе. Схема.
 50. Взаимное расположение компонентов цитоплазмы. Схема.
 51. Схема организации транспортных путей в паренхиме листа "симпластных" и "апопластных" растений.
 52. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в побегах разных форм березы повислой. График.
 53. Содержание растворимых углеводов в листьях и побегах березы. График.
 54. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в коре ветвей разных форм березы повислой. График.
 55. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в коре ствола разных форм березы повислой. График.
 56. Регуляция активности камбия через состав эксудатов флоэмы и ксилемы.
 57. Поперечный срез коры березы повислой.
 58. Поперечный срез камбиальной зоны, зоны проводящей флоэмы и части непроводящей флоэмы березы повислой.
 59. Тангентальный срез коры березы повислой.
 60. Фрагмент слоистой оболочки склереиды.
 61. Поры в оболочках склереид.
 62. Поперечный срез луба карельской березы в зоне килевидного углубления в древесину.
 63. Поперечный срез каллюса на двадцать третьи сутки после поранения.
 64. Зона заложения камбия на двадцать третьи сутки после поранения.
 65. Поперечный срез тканей, сформированных в очаге поранения, в процессе заживления раны.
 66. Формирование склереид с внешней стороны раневого камбия.
 67. Склерификация флоэмных производных раневого камбия.

68. Формирование зоны проводящей флоэмы.
69. Тангентальный срез средней части восстановившейся коры.
70. Поперечный срез коры непосредственно над окольцованной зоной ствола.
71. Наплыв тканей ствола выше перетяжки.
72. Поперечный срез коры на высоте 10 см над окольцованной зоной ствола.
73. Склерификация прикамбиальной зоны флоэмы в опыте по пересадке коры березы повислой.
74. Наплыв с ямчатой древесиной на стволе сосны обыкновенной.
75. То же, что и на рис. 74, без коры.
76. Окоренная поверхность наплыва. Фрагмент рис. 75.
77. Мелкие наплывы на ветви сосны обыкновенной.
- 78–81. Аномальная древесина наплыва сосны обыкновенной.
82. Аномальная древесина наплыва сосны обыкновенной.
- 83–85. Аномальная древесина грубокорой березы повислой.
86. Аномальная древесина грубокорой березы повислой.
- 87–88. Ямчатая древесина ольхи серой.
89. Окоренная поверхность ствола явора с "бугорчатой" древесиной.
- 90–93. Строение бугорчатой древесины
94. Углубления на поверхности коры у явора с хорошо выраженной текстурой древесины "птичий глаз".
- 95–96. Этапы расширения луча в аномальной древесине явора.
97. Фрагмент рис. 95.
- 98–101. Аномальная древесина трех видов клена (явора, Траутфеттера и маньчжурского).
102. Аномальный луч, напоминающий поперечный разрез ветви в древесине клена маньчжурского.
- 103–105. Последовательные изменения в аномальном луче древесины клена остролистного. Тангентальные срезы.
106. Фрагменты из серии тангентальных срезов древесины явора с текстурой "птичий глаз".
107. Раневая поверхность древесины березы повислой после удаления коры.
108. Разрастание лучевой производной камбия над раневой поверхностью древесины через 59 часов после удаления коры.
109. Слой каллюсных клеток на раневой поверхности древесины.
110. Поперечный срез каллюса на двадцать третьи сутки после поранения.
111. Зона заложения камбия в раневом каллюсе.

112. Поперечные срезы каллюса на разных расстояниях от края зоны искусственного повреждения.
113. Тангентальный срез каллюса в зоне заложения раневого камбия.
114. Ткани, сформировавшиеся в очаге поранения в течение двух месяцев после удаления коры.
115. Скопление паренхимы в зоне бывшей раневой поверхности древесины.
116. Веретеновидные материнские клетки ксилемы на бывшей раневой поверхности, дифференцировавшиеся в древесинную паренхиму.
117. Поперечный срез через зону раневой древесины.
118. Тангентальный срез древесины, образованной раневым камбием на первых этапах его деятельности.
119. Тангентальный срез раневой древесины.
120. Окаймленные поры в оболочках волокнистых трахеид раневой древесины.
- 121–122. Зона срастания компонентов прививки карельской березы на березу повислую.
123. Заросший след молнии на стволе березы пушистой.
124. "Сердцевинное повторение" в древесине березы повислой.
125. Изменение строения лучей в древесине кипарисовика Лоусона на серии тангентальных срезов.
126. Изменение строения лучей в древесине туи западной. Пять серий срезов.
127. "Ведьмина метла" на малине обыкновенной.
128. "Ведьмина метла" на пихте сибирской.
129. "Ведьмины метлы" на березе пушистой.
130. "Ведьмина метла" на ели европейской.
- 131–134. Ель канадская в Главном ботаническом саду РАН. Декоративные формы.
135. Заготовленный прикорневой кап березы пушистой в Башкирии.
136. Стволовые капы на робинии лжеакации.
137. Прикорневые капы березы пушистой, образовавшиеся на порослевых стволиках, выросших из "материнского" прикорневого капа.
138. Прикорневой кап ореха грецкого с порослью.
139. Очаг меристематической ткани в лубе капа березы пушистой.
- 140–141. Древесина капа березы пушистой.
142. Стволовые капы клена остролистного на Северном Кавказе.
143. Стволовые капы тополя белого на Северном Кавказе.

- 144–146. Образование вегетативного потомства на прикорневых капах.
- 147–148. Капы на ветвях березы пушистой в Башкирии.
149. Капы на ветвях березы повислой в ГБС РАН.
150. Ветвь клена татарского, представляющая собой нечто среднее между капом и "ведьминой метлой". Северный Кавказ.
151. Сувель диаметром 1,8 м на стволе бука восточного.
152. Сувель на ветви березы повислой.
153. "Рак" пихты сибирской.
154. Галловая болезнь осины.
- 155–158. Поперечные и тангентальные срезы древесины березы повислой: 155, 157 – нормальная древесина; 156–158 – древесина сувеля.
- 159–160. Древесина "ракового" наплыва на стволе пихты сибирской.
- 161–162. Древесина осины, тангентальные срезы: 161 – нормальная древесина; 162 – аномальная древесина при галловой болезни.
163. Утолщение ветви груши обыкновенной в месте поселения омелы белой.
164. Наплыв на ветви березы повислой. Причина возникновения неизвестна.
165. Сферобласты и порослевые побеги на прикорневом капе клена ясенелистного.
166. Сферобласты дуба черешчатого (1), лиственницы ольгинской (2), клена ясенелистного (3), бука восточного.
- 167–168. Древесина груши обыкновенной, тангентальные срезы: 167 – нормальная древесина; 168 – древесина наплыва, возникшего вследствие поселения омелы белой.
- 169–170. Древесина наплыва неизвестной этиологии на ветви березы повислой.
171. Поперечный (относительно оси почки) срез сферобласта березы пушистой.
172. Продольный (относительно оси почки) срез сферобласта бука восточного.
- 173–174. Древесина сферобласта березы пушистой. Поперечные срезы.
- 175–177. Декоративные формы хвойных в Главном ботаническом саду РАН: 175 – карликовая шаровидная форма туи западной; 176 – шаровидная форма туи западной, на заднем плане растения того же вида с типичным габитусом; 177 – ель европейская, на переднем плане карликовые формы, на заднем – типичное растение.
178. Можжевельник колючий.

179. Направленность изменений при формировании структурных аномалий стебля. Схема.
180. Схема строения стебля древесного растения.
181. Схема строения наплыва на стебле древесного растения.
182. Система структурных изменений стебля древесных растений.

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

ам	– амилопласт
АДФ	– аденозиндифосфат
АП	– аксиальная паренхима
АТФ	– аденозинтрифосфат
в	– вакуоль
ВК	– веретеновидная клетка
ВКб	– инициаль васкулярного камбия
во	– вторичная оболочка
ВТ	– волокнистая трахеида
Г	– глюкоза
Гексозо– Ф	– гексозофосфат
Д	– древесина
ДЗ	– дилатационная зона
ДП	– древесинная паренхима
дСЭ	– дифференцирующийся ситовидный элемент
ИУК	– индолил –3–уксусная кислота (природный ауксин)
К	– кора
Кал	– каллюс
КалП	– каллюсная паренхима
Кб	– камбий
КЗ	– камбиальная зона
ККал	– клетка каллюса
Кл	– каллюс
кр	– крахмал
ко	– клеточная оболочка
КС	– клетка–спутник
Л	– луч
ЛВ	– лубяные волокна
ЛК	– лучевая клетка
лк	– липидные капли
ЛКб	– инициаль лучевого камбия
ЛЛ	– лубяной луч
ЛП	– лучевая паренхима
лс	– липидный слой
М	– межклетник
мх	– митохондрия
НФ	– непроводящая флоэма
одКалП	– одревесневшая каллюсная паренхима
ОП	– осевая паренхима
ОПм	– очаг перидермы
отНС	– отмершие наружные слои каллюса
П	– поперечный срез

п	– пластида
ПК	– паренхимная клетка
пл	– плазмалемма
Пм	– перидерма
по	– первичная оболочка
пр	– пора клеточной оболочки
пу	– перламутровое утолщение
ПФ	– проводящая флоэма
пф	– перфорации оболочки сосуда
Р	– радиальный срез
РВп	– раневая впадина
рД	– раневая древесина
рК	– раневая кора
рКб	– раневой камбий
рс	– рибосомы
рФг	– раневой феллоген
С	– сосуд древесины
Сах–Ф	– сахарозофосфат
Ск	– склереида
скДП	– скопление древесинной паренхимы
СкК	– склереидный комплекс
СЛ	– сердцевинный луч
сл	– слизевой компонент содержимого ситовидной трубки
СП	– свободное пространство
спС	– сплюснутый сосуд
СЭ	– ситовидный элемент
Т	– трахеида
т	– включения танина
тн	– тонопласт
УДФ	– уридиндифосфат
УТФ	– уридинтрифосфат
УДФГ	– уридиндифосфат–глюкоза
Фб	– Ф–белок
ФЕП	– фосфофенолпировиноградная кислота
Ф _н	– фосфат (неорганический)
Фг	– феллоген
Фд	– феллодерма
Фм	– феллема
Фр	– фруктоза
ФФ _н	– дифосфат (неорганический)
хл	– хлоропласт
ц	– деградирующая цитоплазма
ЧС	– членик сосуда
эр	– эндоплазматический ретикулум
я	– ядро

СПИСОК РУССКИХ И ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ, ГРИБОВ И ЖИВОТНЫХ, УПОМИНАЕМЫХ В ТЕКСТЕ

1. Арцеутобиум дугласиевый – *Arceuthobium douglasii* Engelm.
2. Арцеутобиум можжевельниковый – *A. oxycedri* MB.
3. Береза карликовая – *Betula nana* L.
4. Береза повислая – *Betula pendula* Roth.
5. Береза повислая форма карельская – *B. pendula* Roth var. *carelica* Mercl.
6. Береза пушистая – *B. pubescens* Ehrh.
7. Береза ребристая – *B. costata* Trautv.
8. Береза тополелистная – *B. populifolia* Marsh.
9. Березовый трутовик – *Piptoporus betulinus* (Fr.) Karst.
10. Бук восточный – *Fagus orientalis* Lipsky.
11. Бук лесной – *F. sylvatica* L.
12. Виноград винный – *Vitis vinifera* L.
13. Граб обыкновенный – *Carpinus betulus* L.
14. Груша – *Pirus* L.
15. Груша обыкновенная – *P. communis* L.
16. Дальбергия – *Dalbergia* L.
17. Дзельква японская – *Zelkova serrata* Macino.
18. Дорифора сасафрасовая – *Doryphora sassafras* Endl.
19. Дуб монгольский – *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.
20. Дуб черешчатый – *Q. robur* L.
21. Дубовая орехотворка – *Diplolepis quercusfolii* L.
22. Ель европейская – *Picea abies* (L.) Karst.
23. Ель канадская – *P. glauca* (Moench) Voss.
24. Ель ситхинская – *P. sitchensis* (Bong.) Carr.
25. Ель сибирская – *P. obovata* Ledeb.
26. Ильм – *Ulmus* L.
27. Калифорнийский лавр – *Umbellularia californica* Nutt.
28. Камелия японская – *Camellia japonica* L.
29. Кипарисовик – *Chamaecyparis* Spach.
30. Кипарисовик Лоусона – *C. lawsoniana* (A. Murr.) Parl.
31. Клен – *Acer* L.
32. Клен ложноплатановый – *A. pseudoplatanus* L.
33. Клен маньчжурский – *A. mandschuricum* Maxim.
34. Клен мелколистный – *A. mono* Maxim.
35. Клен остролистный – *A. platanoides* L.
36. Клен сахарный – *A. saccharum* Marsh.
37. Клен татарский – *A. tataricum* L.
38. Клен Траутфеттера – *A. trautvetteri* Medv.
39. Клен ясенелистный – *A. negundo* L.

40. Лагерстремия – *Lagerstroemia* L.
41. Либоцедрус – *Libocedrus* Endl.
42. Лиственница Комарова – *Larix komarovii* Kolesn.
43. Лиственница ольгинская – *L. olgensis* Henry.
44. Лиственница сибирская – *L. sibirica* Ledeb.
45. Малина обыкновенная – *Rubus idaeus* L.
46. Можжевельник – *Juniperus* L.
47. Можжевельник колючий – *J. oxycedrus* L.
48. Можжевельник сибирский – *J. sibirica* Burgsd.
49. Ольха – *Alnus* L.
50. Ольха зеленая – *A. viridis* DC.
51. Ольха серая – *A. incana* (L.) Moench.
52. Ольха черная – *A. glutinosa* (L.) Gaertn.
53. Омела белая – *Viscum album* L.
54. Осина – *Populus tremula* L.
55. Орех грецкий – *Juglans regia* L.
56. Пихта кавказская – *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach.
57. Пихта сибирская – *Abies sibirica* Ledeb.
58. Псевдотсуга Мензиези – *Pseudotsuga mensiesii* (Mirb.) Franco.
59. Птерокарпус индийский – *Pterocarpus indicum* Wild.
60. Ржавчинный гриб – *Melampsorella cerastii* (Mart.) Winter.
61. Робиния лжеакация – *Robinia pseudoacacia* L.
62. Рябина обыкновенная – *Sorbus aucuparia* L.
63. Свекла обыкновенная (сахарная) – *Beta vulgaris* L.
64. Секвойя вечнозеленая – *Sequoia sempervirens* Endl.
65. Сирень обыкновенная – *Syringa vulgaris* L.
66. Слива – *Prunus* L.
67. Сосна горная – *Pinus mugo* Turra.
68. Сосна кедровая стланниковая – *P. (Pall.) Regel*.
69. Сосна кедровая корейская – *P. koraiensis* Sied et Zucc.
70. Сосна кедровая сибирская – *P. sibirica* Du Tour.
71. Сосна лучистая – *P. radiata* D. Don.
72. Сосна обыкновенная – *P. sylvestris* L.
73. Сосна пицундская – *P. pityusa* Stev.
74. Сосна скрученная – *P. contorta* Dougl. ex Loud.
75. Табак – *Nicotiana* L.
76. Тетраклинис членистый – *Tetraclinis articulata* Mast.
77. Тисс ягодный – *Taxus baccata* L.
78. Тополь белый – *Populus alba* L.
79. Тополь черный – *P. nigra* L.
80. Туевик долотовидный – *Thuopsis dolarbata* Sieb et Zucc.
81. Туя – *Thuja* L.
82. Туя западная – *T. occidentalis* Hook.
83. Фагрея душистая – *Fagraea fragrans* L.
84. Цитрус – *Citrus* L.

85. Эвкалипт – *Eucalyptus* L'Herit.
86. Эвкалипт камеденосный – *E. gummifera* (Gaertn.) Hochr.
87. Эукрифия морей – *Eucryphia moorei* F. Muell.
88. Яблоня – *Malus* Mill.
89. Ясень маньчжурский – *Fraxinus mandshurica* Rupr.
90. Ясень обыкновенный – *F. excelsior* L.
91. *Agromyza carbonaria* Zett.
92. *Dendromyza betulae* Kong.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОТ АВТОРОВ	3
1. ВВОДНАЯ ГЛАВА	4
2. ЧАСТНЫЕ СЛУЧАИ АНОМАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ.....	11
2.1. КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА	11
2.1.1. Общее описание	11
2.1.2. Внешняя морфология.....	17
2.1.3. Строение древесины	21
2.1.4. О возможных причинах и механизме формирования структурных аномалий стебля карельской березы.....	30
2.1.5. Роль склерификации клеток флоэмы в формировании признаков карельской березы.....	69
2.2. ЯМЧАТОСТЬ СТЕБЛЯ	91
2.2.1. Общие положения	91
2.2.2. Ямчатость стебля у сосны обыкновенной	93
2.2.3. Ямчатость стебля у березы повислой	101
2.2.4. Ямчатость стебля у ольхи серой.....	102
2.3. "БУГОРЧАТАЯ" ДРЕВЕСИНА ЯВОРА	106
2.4. ВИДЫ КЛЕНА (ACER L.) С ТЕКСТУРОЙ ДРЕВЕСИНЫ ТИПА "ПТИЧИЙ ГЛАЗ"	107
2.4.1. Общее описание	107
3. ОБЗОР ИЗМЕНЕНИЙ В СТРОЕНИИ ДРЕВЕСИНЫ, СВЯЗАННЫХ С ЛУЧЕВЫМИ АНОМАЛИЯМИ.....	117
3.1. СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ.....	117
3.2. НАРУШЕНИЕ РЕГУЛЯЦИИ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ.....	123
4. РОЛЬ ЛУЧЕЙ В ЗАЖИВЛЕНИИ ПОВРЕЖДЕНИЙ СТЕБЛЯ И ДРУГИХ СЛУЧАЯХ ФОРМИРОВАНИЯ АНОМАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ДРЕВЕСИНЫ.....	133
5. ЧАСТНЫЕ СЛУЧАИ АНОМАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ СТЕБЛЯ И ЕГО ЧАСТЕЙ	158
5.1. "ВЕДЬМИНЫ МЕТЛЫ"	158
5.2. КАПЫ.....	165
5.3. СУВЕЛИ.....	183
5.4. "РАК" СТВОЛОВ И ВЕТВЕЙ ХВОЙНЫХ	185
5.5. ГАЛЛОВАЯ БОЛЕЗНЬ ОСИНЫ И ДРУГИЕ АНОМАЛЬНЫЕ РАЗРАСТАНИЯ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ.....	190
5.6. СФЕРОБЛАСТЫ	194
6. НАПРАВЛЕННОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ДРЕВЕСИНЫ И ВНЕШНИХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СТЕБЛЯ ПРИ АНОМАЛЬНОМ РОСТЕ	198
7. ТИПЫ АНОМАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ.....	213
ВЫВОДЫ	219

ПОСЛЕСЛОВИЕ	220
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	222
СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ	246
УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ	252
СПИСОК РУССКИХ И ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ, ГРИБОВ И ЖИВОТНЫХ, УПОМИНАЕМЫХ В ТЕКСТЕ	254
ОГЛАВЛЕНИЕ	257

Учебное пособие

*Владимир Владимирович Коровин
Людмила Людвиговна Новицкая
Геннадий Анатольевич Курносков*

**СТРУКТУРНЫЕ АНОМАЛИИ СТЕБЛЯ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

Ответственный редактор Л.Г. Кулагина

Компьютерный набор, компьютерная графика и верстка выполнены
В.В. Коровиным и Л.Л. Новицкой

По тематическому плану внутривузовских изданий учебной литературы на 2001 год

Лицензия ЛР № 020718 от 02.02.1998 г.
Лицензия ПД № 00326 от 14.02.2000 г.

Подписано к печати 13.12.2001

Бумага 80 г/м² "Снегурочка"

Объем 12,25 п.л.

Тираж 200 экз.

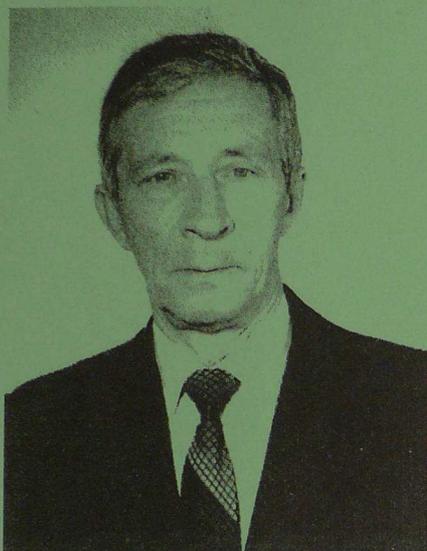
Формат 60×88/8

Ризография

Заказ №

Издательство Московского государственного университета леса.
141005. Мытищи-5, Московская обл., 1-я Институтская, 1, МГУЛ.
Телефоны: (498) 687-39-52, 588-53-48, 588-54-15. Факс: 588-51-09.

E-mail: izdat@mgul.ac.ru



Коровин Владимир Владимирович,
доктор биологических наук, профессор
кафедры селекции, генетики и дендрологии
МГУЛа



Новицкая Людмила Людвиговна,
доктор биологических наук, заведующая
лабораторией физиологии и цитологии
древесных растений Института леса
Карельского научного центра РАН



Курносов Геннадий Анатольевич,
доктор сельскохозяйственных наук,
заведующий кафедрой селекции,
генетики и дендрологии МГУЛа