

Л. И. Лотова

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ДРЕВЕСИНЫ  
ВЫСОКОРОСЛЫХ И КАРЛИКОВЫХ ФОРМ ЯБЛОНИ (*MALUS*)

С 5 рисунками

Интерес к культуре плодовых растений на карликовых подвоях возрастает с каждым годом. Обеспечивая привитому сорту низкорослость, раннее наступление плодоношения (иногда на 2—3-й год после посадки), улучшая вкусовые качества плодов, карликовые подвои имеют ряд несомненных преимуществ перед высокорослыми формами.

Наибольшее практическое значение имеют низкорослые подвои яблонь: парадизки и дусены. Эти названия обычно объединяют группы сортов, относящихся к виду домашней яблони *Malus domestica* Borkh. (Флора СССР, 1939).

Введение в культуру карликовых плодовых растений вызывает необходимость всестороннего изучения особенностей их биологии и морфолого-анатомического строения.

Сравнение высокорослых и карликовых яблонь показало, что такие особенности низкорослых форм, как слабая морозостойкость, большая хрупкость древесины, высокая регенерационная способность, тесно связаны с их анатомическим строением.

Настоящая работа посвящена анализу анатомического строения древесины высокорослых и низкорослых форм яблонь с целью выяснения различий между ними.

Материалом для исследования послужила древесина нижних веток Грушовки московской, Аниса (высокорослые сорта) Дусена III (полукарликовая яблоня), парадизок типа VIII и типа IX, Мичуринского гибридного сорта Таежное (карликовые формы), взятых в Учхозе «Ударник» Мичуринского плодоовощного института.

Согласно исследованиям С. А. Туманян (1947, 1950), отдельные виды рода *Malus* Mill. по строению древесины слабо различаются между собой.

Древесина карликовой яблони характеризуется хорошо выраженными кольцами прироста, довольно мелкими (до 30—40 м в диаметре) сосудами, равномерно расположенными по годичному кольцу, наличием узких, 1—2-рядных слегка гетерогенных сердцевинных лучей и обильной диффузной, или метатрахеальной, древесинной паренхимой (рис. 1). Основная масса древесины состоит из волокнистых трахейд, имеющих часто ветвистые окончания и несущих на стенках многочисленные окаймленные поры с щелевидными отверстиями (рис. 2).

Онтогенез древесины высокорослых и низкорослых форм яблони, как правило, протекает очень быстро, и к концу первого годичного кольца заканчивается формирование ее качественных особенностей. На быстрый ход онтогенеза у расценнососудистых древесных пород указывали в последнее время Л. А. Лебедеко (1955).

Самая внутренняя часть древесины первого года состоит из лучевой паренхимы, волокнистых трахейд и сосудов, собранных обычно в группы или цепочки, причем радиальный диаметр просветов значительно больше тангентального (рис. 3).

Сосуды имеют простые перфорации, лежащие чаще всего на боковых стенках, но у парадизок в первый год жизни нередко встречаются также лестничные перфорации сосудов (рис. 4), наличие которых в древесине яблони является примером рекантиляции и доказывает наличие определенного соответствия между стадиями онтогенеза современных форм и процессом исторического развития отдельных признаков.

Сердцевинные лучи в однолетней древесине узкие, чаще всего однорядные, иногда четковидные, при встрече с сосудами лучи могут слегка изгибаться. Тяжевая (древесинная) паренхима в весенней древесине 1-го года либо очень скудная, либо полностью отсутствует, но во второй период роста, при образовании весенне-летней и летней древесины содержание тяжевой паренхимы заметно увеличивается.

Несмотря на то, что по топографической анатомии древесина высокорослой яблони не отличается от карликовой, в количественном соотношении древесных элементов и в их размерах с 1-го года жизни между названными формами существуют большие различия, приводящие к образованию некоторых важнейших качественных особенностей древесины карликовой яблони.

Прежде всего приходится отметить изменения в длине волокнистых трахейд, которые происходят в связи с уменьшением силы роста дерева. Чем более низкорослой является яблоня, тем более короткие трахейды встречаются в ее древесине. К тому же следует отметить, что у карликовых форм длина этих элементов с возрастом изменяется меньше, чем у высокорослых яблонь, где возрастные изменения достигают значительных размеров, как это видно из табл. 1.

На рис. 5 показаны статистические кривые изменения длины волокнистых трахейд с возрастом у различных форм яблони. Анализ кривых дает представление о том, что с уменьшением силы роста дерева резко повышается содержание чрезвычайно коротких элементов, длина которых не превышает 500 м. Поэтому кривые Парадизки типа VIII оказываются смещенными в левую часть графика по сравнению с Грушовкой. Полу-



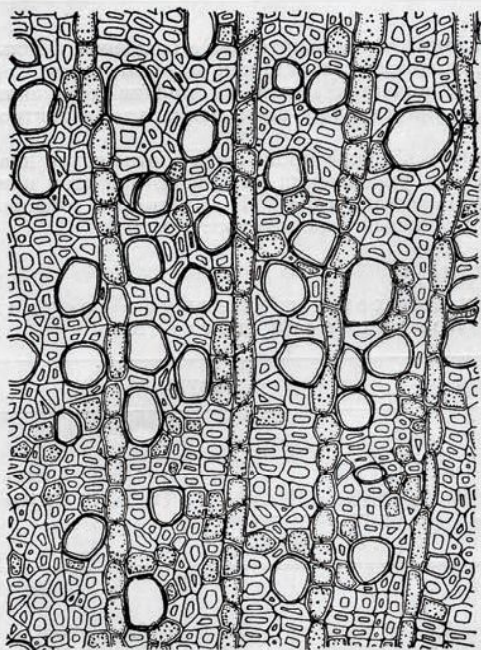


Рис. 1. Поперечный срез трехлетней древесины Парадизки типа VIII. Видны многочисленные сердцевинные лучи, одиночные сосуды и обильная диффузная древесинная паренхима. (Увел. 560).

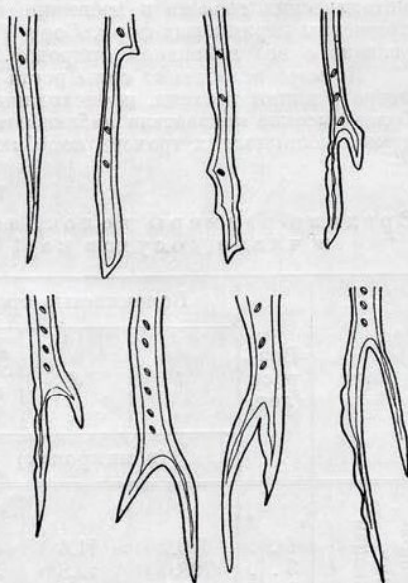


Рис. 2. Волокнистые трахеиды в древесине карликовой яблони. Видны характерно заостренные окончания трахеид. (Увел. 270).

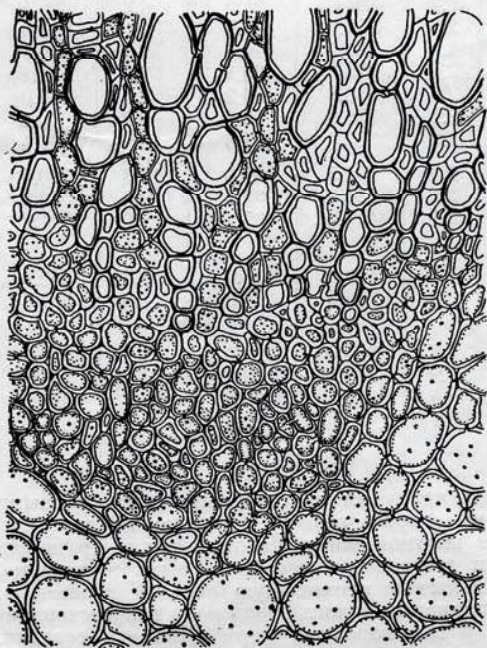


Рис. 3. Сердцевина, перимедуллярная зона и начало прироста древесины в однолетнем побеге Грушовки московской. (Увел. 560).

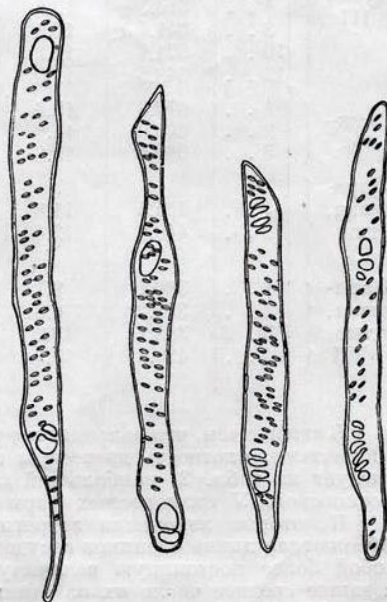


Рис. 4. Лестничные перфорации членков сосудов в однолетней древесине карликовой яблони. (Увел. 270).



карликовый Дусен III в этом отношении занимает промежуточное положение. Обильное содержание чрезвычайно коротких волокнистых трахеид, как основных носителей механических свойств в древесине яблони, является одной из причин хрупкости древесины карликовых форм. Сорт Таежное представляет исключение, что, вероятно, связано с его гибридной природой.

По мере ослабления силы роста изменяется также процентное соотношение диаметра и длины трахеид, происходящее за счет уменьшения их длины, при этом наиболее высокие показатели наблюдаются у Парадизки типа VIII. Диаметр и толщина стенок волокнистых трахеид колеблются с меньшей закономерностью (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Средние размеры волокнистых трахеид и члеников сосудов и число сосудов на 1 мм<sup>2</sup> поверхности древесины<sup>1</sup>

Сорт	Возраст (лет)	Волокнистые трахеиды				Сосуды			
		<i>l</i>	<i>d</i>	Толщина стенок	<i>d</i> : <i>l</i> (в %)	<i>l</i>	<i>d</i>	<i>d</i> : <i>l</i> (в %)	Число на 1 мм <sup>2</sup>
		(в микронах)				(в микронах)			
Групповка московская	1 . .	670.2	11.6	4.2	1.7	300.0	27.1	9.0	440.6
	3 . .	798.0	12.8	5.0	1.6	430.9	32.3	7.5	333.6
	5 . .	932.5	11.7	5.2	1.3	464.4	39.1	8.4	162.6
Анис	1 . .	646.1	11.3	4.0	1.8	397.8	26.5	6.7	680.3
	2 . .	697.2	11.9	4.0	1.7	347.9	29.0	8.3	564.1
	3 . .	698.1	13.6	4.0	2.0	424.8	29.2	6.9	477.0
	4 . .	836.7	13.1	4.0	1.6	464.0	30.7	6.9	483.5
Дусен III	1 . .	654.6	11.9	3.4	1.8	394.0	24.9	6.3	600.4
	2 . .	572.2	12.6	3.0	2.2	357.3	29.0	8.1	508.9
	3 . .	582.7	12.0	3.7	2.1	358.2	26.5	7.4	559.1
	4 . .	613.3	12.5	2.9	2.0	375.0	29.3	7.8	542.4
	8 . .	641.4	12.9	2.8	2.0	359.5	30.2	8.4	362.0
	10 . .	571.1	12.2	2.9	2.1	356.9	33.0	9.2	335.1
Таежное	1 . .	672.8	15.6	3.8	2.3	405.5	42.0	10.3	700.5
	2 . .	625.9	14.6	4.1	2.3	356.3	33.8	9.5	582.9
	3 . .	669.5	13.8	4.9	2.1	410.0	35.4	8.6	521.2
Парадизка, тип IX	1 . .	464.5	11.8	2.8	2.5	313.6	26.0	8.3	549.6
	2 . .	440.8	12.4	3.2	2.8	366.7	29.2	7.9	377.3
Парадизка, тип VIII	1 . .	386.1	9.7	4.0	2.5	280.9	22.7	8.1	582.8
	2 . .	354.2	6.8	3.8	1.9	302.5	26.6	8.8	446.5
	3 . .	388.1	13.2	4.1	3.4	277.4	28.5	10.3	398.8
	4 . .	420.4	13.2	4.0	3.1	279.8	28.0	10.0	—

В связи с тем, что волокнистые трахеиды являются единственными толстостенными элементами, плотность древесины в первую очередь зависит от их количества. Как следует из табл. 2, наибольший процент плотной массы наблюдается у Групповки московской. У низкорослых форм яблони древесина имеет более рыхлое строение.

Некоторые изменения затрагивают также и проводящую систему древесины. Абсолютная длина члеников сосудов у карликовых яблонь очень мала и представляет собой более постоянную величину, чем у высокорослых форм. Диаметр сосудов, а также среднее число их на единицу поверхности годичного кольца, как видно из табл. 1, не имеют непосредственного отношения к силе роста растений.

<sup>1</sup> Во всех таблицах приводятся средние арифметические величины, полученные в результате статистической обработки цифрового материала, причем по каждому признаку проводилось 30—50 подсчетов.

ТАБЛИЦА 2

Процент плотной массы древесины у экземпляров высокорослой, полукарликовой и карликовой яблонь (определялся линейным методом)

Сорт	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Грушовка московская . . . . .	51.9	51.6	58.6	62.7	62.4	65.8	—	—	—
Дусен III . . . . .	57.8	57.6	48.6	46.1	—	—	40.5	37.6	39.6
Парадизка, тип VIII . . . . .	45.8	46.6	42.9	42.2	—	—	—	—	—

На изменение длины трахеальных элементов древесины большое влияние оказывают размеры веретеновидных клеток камбия. Из литературы известно, что «у двудольных, по мере укорочения длины камбиальных клеток, длина образуемых ими

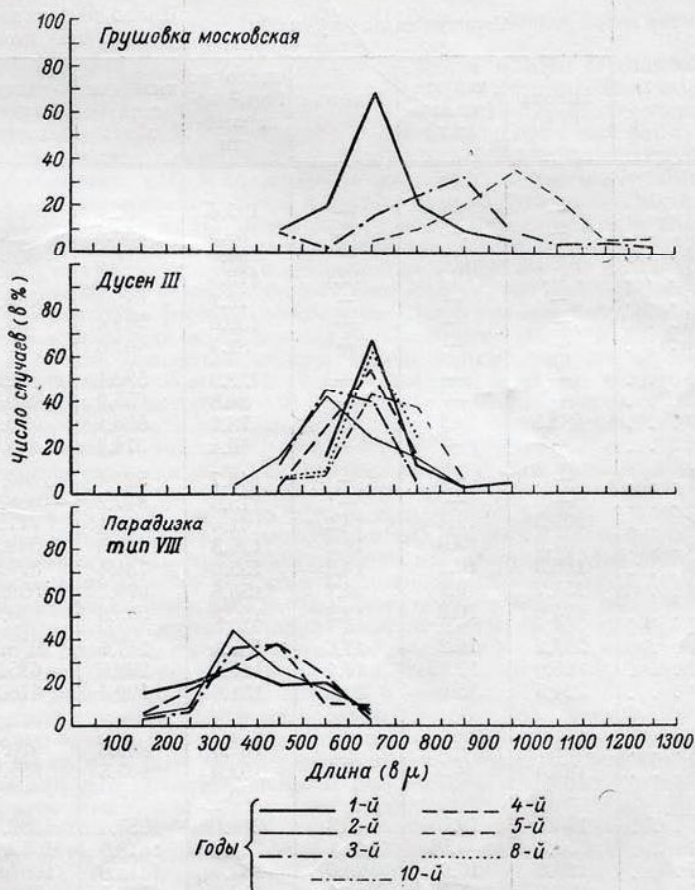


Рис. 5. Кривые возрастного изменения длины волокнистых трахейд в древесине высокорослой (Грушовка), полукарликовой (дусен) и карликовой (парадизка) яблонь.

волокон, абсолютно уменьшаясь, относительно увеличивается» (Яценко-Хмелевский 1954) за счет скользящего роста.

Это удлинение, происходящее в процессе развития, свойственно почти всем типам волокнистых элементов. Как правило, подобным изменениям не подвергается высота тяжей древесинной паренхимы, которая приблизительно соответствует длине камбиальной клетки, отложившей этот тяж.



ТАБЛИЦА 3

Высота тяжелой древесинной паренхимы в древесине яблони

Признаки	Грушовка московская	Анис	Дусен III	Парадизка, тип IX	Парадизка, тип VIII
Высота тяжа (в $\mu$ ) . .	325.0	316.7	280.0	256.6	203.5
Число клеток в тяже . .	5.2	5.6	4.2	4.6	3.4

ТАБЛИЦА 4

Количественная характеристика запасающей системы в древесине яблони

Сорт	Возраст (лет)	Сердцевинные лучи				Число паренхимных клеток на 1 мм <sup>2</sup> поверхности		
		высота (в $\mu$ )	высота (в клетках)	ширина (в $\mu$ )	число на 1 мм <sup>2</sup> поверхности	тяжевая паренхима	лучевая паренхима	общее число
Грушовка московская	1 . . .	—	—	—	105.4	625.0	843.7	1468.7
	2 . . .	—	—	—	80.9	566.4	630.9	1197.3
	3 . . .	—	—	—	94.1	418.8	520.9	939.7
	4 . . .	241.3	19.2	12.1	113.5	545.9	617.6	1163.5
	5 . . .	—	—	—	78.2	675.3	483.5	1158.8
	6 . . .	—	—	—	100.0	569.4	465.9	1035.3
	7 . . .	—	—	—	82.3	461.8	510.6	972.4
Анис	1 . . .	—	—	—	128.9	530.1	892.2	1422.3
	2 . . .	—	—	—	84.8	655.9	669.9	1325.8
	3 . . .	482.1	24.1	18.9	78.1	603.1	585.9	1189.0
	4 . . .	—	—	—	66.4	374.2	459.0	833.2
Дусен III	1 . . .	—	—	—	146.7	584.4	1644.4	2228.8
	2 . . .	—	—	—	115.6	847.2	1008.0	1855.2
	3 . . .	225.5	12.4	14.2	141.4	1019.1	777.8	1796.9
	4 . . .	197.0	12.6	14.2	125.3	1219.6	549.3	1768.9
	8 . . .	165.3	10.2	14.8	155.6	784.4	577.8	1362.2
	10 . . .	153.7	9.1	14.7	155.6	679.2	558.2	1237.4
Таежное	1 . . .	291.2	16.2	17.6	187.1	247.1	1038.2	1285.3
	2 . . .	295.0	19.79	13.1	147.1	299.0	635.3	934.3
	3 . . .	224.5	15.2	20.8	131.8	199.4	416.5	615.9
Парадизка, тип IX	1 . . .	—	—	—	192.0	889.6	929.7	1819.3
	2 . . .	192.3	10.7	17.5	192.0	905.5	655.2	1560.7
Парадизка, тип VIII	1 . . .	170.1	10.1	15.3	214.1	1057.4	1332.0	2389.4
	2 . . .	150.3	9.56	16.1	228.2	1418.0	1053.1	2471.1
	3 . . .	160.2	10.6	20.0	232.9	1418.0	1006.0	2424.0
	4 . . .	126.5	8.9	20.1	270.6	1363.5	792.4	2155.9

Как видно из табл. 3, абсолютная высота тяжелой древесинной паренхимы у карликовых яблонь (Парадизки, типы VIII и IX) значительно меньше, чем у высокорослых форм (Грушовка, Анис). Число клеток в тяже в данном случае не играет существенной роли.

Принимая во внимание наличие приблизительного соответствия высоты паренхимных тяжей длине клеток камбия, отложивших этот тяж, причиной укорочения трахеальных элементов древесины у низкорослых яблонь безусловно следует считать уменьшение длины веретеновидных клеток камбия.



Сравнение между собой яблонь, различающихся по силе роста, показало, что карликовые формы по степени развития запасающей системы в древесине значительно превосходят высокорослые. Этой особенностью строения древесины до некоторой степени объясняется слабая морозостойкость и высокая регенерационная способность низкорослых яблонь, так как обилие паренхимы создает возможность для накопления питательных веществ, используемых в процессе жизнедеятельности организма.

Как показало изучение П. Шишкиным (1932) морозостойких сортов яблони, способность переносить сильные морозы коррелятивно связана у них с минимальным, по сравнению с сортами, отличающимися слабой морозостойкостью, содержанием сердцевинных лучей в древесине, так как из всех древесных элементов сердцевинные лучи вымерзают в первую очередь. Подобные соотношения наблюдаются и при рассмотрении высокорослых и карликовых форм яблони.

Как видно из табл. 4, наибольшее содержание сердцевинных лучей имеется в древесине парадизок, тип VIII и тип IX, причем у типа VIII с возрастом их численность увеличивается.

Гибридный сорт Таежное по развитию системы сердцевинных лучей отстает от парадизок, но в то же время значительно превосходит их по степени морозостойкости. Минимальное содержание сердцевинных лучей отмечено для высокорослых яблонь, причем характерно, что с увеличением силы роста высота лучей возрастает, а абсолютная ширина их уменьшается.

Исключение в этом отношении составляет Анис, имеющий более широкие лучи по сравнению с Грушовкой московской и Дусеном III.

В образовании запасающей системы в древесине яблони огромную роль играет древесинная (тяжевая) паренхима, содержание которой у низкорослых форм часто превышает лучевую паренхиму, как показано в табл. 4. Максимальное содержание паренхимы приходится на первые 3—4 года жизни побега, у карликовых форм — это период наиболее интенсивного развития. С возрастом содержание паренхимных элементов у карликовых яблонь, хотя и сокращается, но, тем не менее, остается гораздо выше, чем у Грушовки московской и Аниса в первые годы их жизни. Исключение представляет лишь Таежное. Дусен III, по степени развития паренхимы в древесине, занимает среднее положение между высокорослыми и карликовыми формами.

Обилие запасающей системы в древесине не только влияет на уменьшение зимостойкости и повышение регенерационной способности, которая наиболее резко выражена у всех карликовых форм, но также значительно ухудшает механические свойства древесины. Как показали исследования С. И. Ванина (1949) и Л. М. Перельгина (1949), паренхимные элементы в первую очередь подвергаются деформации при механических воздействиях, облегчая в то же время возникновение разрывов между древесными элементами, с которыми они очень слабо связаны. Отсюда становится понятным, что увеличение числа паренхимных клеток неизбежно приводит к уменьшению прочности древесины.

Обобщая сказанное, отметим, что анатомический анализ древесины высокорослых, полукарликовых и карликовых яблонь показал, что ее строение в наибольшей степени обусловлено силой роста деревьев. Оказалось, что уменьшение размеров растения влечет за собой сильное укорочение волокнистых трахейд и члеников сосудов, значительное понижение высоты сердцевинных лучей при некотором увеличении их ширины и общее повышение степени развития запасающей системы.

В то же время наличие чрезвычайно коротких элементов, рыхлое строение древесины, благодаря уменьшению процента плотной массы, густая система сердцевинных лучей и клеток древесинной паренхимы, отличающихся слабой механической прочностью, объясняют большую хрупкость древесины, свойственную некоторым карликовым формам яблони (Парадизки, тип VIII и тип IX).

Кроме того, мощное развитие запасающей системы, представленной живыми паренхимными клетками, оказывает влияние на слабую морозостойкость карликовых форм. В то же время обилие питательных веществ, содержащихся в данных элементах, создает условия для развития высокой регенерационной способности низкорослых яблонь. В этом отношении исключение представляет сорт Таежное, что, вероятно, связано с его гибридной природой, тем более, что данный сорт получен в результате скрещивания двух высокорослых форм: домашней и сибирской ягодной яблони.

#### Л и т е р а т у р а

- В а н и н С. И. (1949). Древесиноведение. — Лебеде́нко Л. А. (1955). Онтогенез древесины корней и стволов некоторых представителей порядка букоцветных. Автореф. канд. диссерт., М. — Перельгин Л. М. (1949). Древесиноведение. — Туманян С. А. (1947). К анатомической характеристике армянских представителей родов *Pyrus* и *Malus*. Докл. АН АрмССР, VI, 1. — Туманян С. А. (1950). Анатомическое строение древесины кавказских представителей подсем. *Pomoideae* сем. *Rosaceae*. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, VII — Флора СССР. (1939). IX. —



Ш и ш к и н П. (1932). Возможность оценки зимостойкости яблони по анатомическим признакам. Плодоовощн. хоз., 2. — Яценко-Хмельевский А. А. (1954). Основы и методы анатомического исследования древесины.

Московский  
государственный университет  
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 3 XI 1956).

С. С. Харкевич и Е. В. Теплицкая

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ *CRAMBE CORDIFOLIA* STEV.

С 6 рисунками

Средиземноморский род катран (*Crambe* L.) из семейства *Cruciferae* представлен в нашей флоре 19 дикорастущими видами. Благодаря интересным биологическим и хозяйственноценным особенностям многие виды катрана уже давно обратили на себя внимание исследователей.

В подавляющем большинстве случаев виды катрана — это растения сухих каменистых мест, степей и лишь некоторые из них растут на морских побережьях: катраны понтийский *Crambe pontica* Stev., морской *C. maritima* L., коктебельский *C. koktebelica* (Junge) N. Busch. Наши дикорастущие виды катрана являются многолетними травянистыми растениями, моно- или поликарпическими. В результате обильного ветвления стебля у большинства видов образуются очень характерные гигантские шарообразные соцветия, которые после созревания плодов отламываются и, гонимые ветром, перекатываются по степным и равнинным просторам, распространяя свои плоды на большие расстояния. Катран принадлежит, таким образом, к интересной жизненной форме растений, образующих так называемое «перекати-поле».

В последнее время в нашей стране успешно вводится в культуру в качестве масличного растения катран абиссинский (*Crambe abyssinica* Hochst.) или, как его еще называют, крамбе, происходящий из Северной Африки и Абиссинии. Этот однолетний катран содержит в плодах до 35% жирного масла, ценного в пищевом отношении, и даже в засушливых условиях дает стопудовые урожаи плодов с 1 га (Кучеров, 1954).

Заслуживают изучения и использования также наши дикорастущие виды катрана как в районах их естественного распространения, так и в культуре в других районах. Многие виды катрана дают большую зеленую массу, пригодную в корм для скота, они могут использоваться также как овощные растения, для получения жирного масла и т. д. В очень толстых стержневых корнях многолетних видов катрана содержится много крахмала и сахаров, пригодных для технических целей. Некоторые виды имеют крупные сизые или зеленые листья, расположенные у корня в виде большой розетки, очень нарядны во время цветения и безусловно заслуживают широкого использования в качестве неприхотливых декоративных растений.

Одним из наиболее интересных наших дикорастущих видов *Crambe* является катран сердцелистный (*C. cordifolia* Stev.), описанный в 1812 г. выдающимся русским ботаником, основателем Никитского ботанического сада на Южном берегу Крыма, Х. Х. Стевеном. Катран сердцелистный встречается в диком виде в районе Кавказских минеральных вод и в окрестностях города Моздока и является эндемом Центрального Кавказа. Он растет на сухих степных каменистых открытых склонах на низменности и в предгорьях. (Флора СССР, т. VIII).

Этот вид выращивается в Ботаническом саду Академии наук Украинской ССР в Киеве с 1949 г. Это многолетнее травянистое поликарпическое растение, достигающее в высоту 2—2.5 м. Листья развиваются в конце апреля — в начале мая; они цельные, яйцевидные, при основании глубокосердцевидные, с пластинкой 50—80 см длины и 80—100 см ширины, собранные у основания стебля. Черешки до 40—70 см длины. Пластинка одного листа в свежем виде достигает до 0.5 кг веса, а с черешком — до 0.8—0.9 кг. Листья образуются на протяжении всего сезона как у плодоносящих, так и у плодоносящих экземпляров и сохраняются до поздней осени. Так, в 1954 г. на нашем опытном участке прикорневые листья катрана сохранились свежими и зелеными до снега, обильно выпавшего в ночь с 18 на 19 ноября. Общее количество прикорневых листьев достигает 15—20 штук. На стебле же, в нижней части, имеется небольшое количество уменьшенных листьев.

В конце мая растение образует очень толстый стебель, густо ветвящийся и принимающий вид шара. Весь сильно разветвленный стебель представляет собой огромное соцветие до 2 м высоты, почти совершенно лишенное листьев. Во время цветения, наступающего обычно в первой половине июня, растение покрыто огромным количеством белых цветков, которые придают ему очень нарядный ажурный вид, как бы