



МОРФОЛОГИЯ КОРЫ *BETULA PENDULA* VAR. *CARELICA* НА ПРЕГЕНЕРАТИВНОМ ЭТАПЕ

НАДЕЖДА Н. НИКОЛАЕВА * и ВИТАЛИЙ В. ВОРОБЬЕВ

Аннотация. Впервые рассмотрены вопросы морфологии коры у растений карельской березы на прегенеративном этапе с разным типом поверхности ствола. Поверхность коры карельской березы изменяется с возрастом от гладкой до трещиноватой. На прегенеративном этапе карельская береза характеризуется гладкой корой и различными типами шелушивания поверхностных слоев феллемы, а особи шаровидно-утолщенной формы отличаются локальным растрескиванием тканей коры утолщений уже в самом начале их образования и ранним формированием ритидома. Морфология комплекса тканей коры является отображением направленности и интенсивности внутренних процессов растения.

Ключевые слова: *Betula pendula* var. *carelica*, карельская береза, форма роста, трещиноватость коры, аномальная древесина, ритидом, феллема, флоэма

Институт леса КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, 185910 Россия; * nnnikol@krc.karelia.ru

Введение

Согласно концепции, разработанной в нашей лаборатории, карельская береза (*Betula pendula* Roth. var. *carelica* Merkl.) представляет собой экологическую форму березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*), которая формируется в зоне относительно благоприятного климата при специфическом сочетании факторов среды, включая температуру, освещенность, влажность и плодородие почвы, комплексное воздействие которых вызывает повышение уровня сахарозы во флоэмном экссудате, что, в свою очередь, индуцирует изменение программы развития клеток камбиальной зоны и ведет к образованию структурных аномалий, известных под названием «узорчатая древесина карельской березы» (Новицкая 2008).

Основное внимание исследователей было посвящено изучению свойств древесины карельской березы (б.к.) в связи с ее высокой декоративной ценностью. Биологические свойства комплекса тканей коры рассматривались в единичных работах: анатомия коры обсуждалась в работах Ермакова с соавторами (Ермаков и др. 1991)

и Новицкой (1998, 2008). В отношении морфологии коры в большинстве работ лишь упоминается факт развития у растений б.к. толстой коры, наличие особей с белой и темной окраской коры, образование в нижней части ствола трещиноватости (Любавская 1978; Евдокимов 1989). Во всех вышеупомянутых исследованиях в качестве объектов использовали средневозрастные растения, вступившие в генеративную фазу. В данной работе впервые будут рассмотрены вопросы морфологии комплекса тканей коры карельской березы на прегенеративном этапе развития в зависимости от рельефа поверхности ствола. Несомненно сопряженность развития тканей древесины и коры. Локализация и мощность развития комплекса тканей коры по стволу дополняют наше понимание биологических особенностей свойственных карельской березе и помогают идентифицировать характер и плотность узорчатости у растущих растений.

Материалы и методы исследований

Исследование проводилось на Агробиологической станции в окрестностях

Табл. 1. Обследованные насаждения карельской березы (узорчатой и безузорчатой) и березы повислой (*).**Table 1.** Surveyed stands of Karelian birch (figured and straight-grained), and silver birch (*).

Местоположение, координаты	Год создания	Возраст на момент обследования, лет	Площадь уч-ка, га	Количество растений, шт	
				узорчатая	безузорчатая
Агробиологическая станция N 61°45'; E 34°21'	2006	8	0,09	137	143
	2008	5	0,14	125	183

г. Петрозаводск. Размещение растений 1,5×3,0 м (Табл. 1). Всего было обследовано 588 растений карельской березы (262 узорчатых и 326 безузорчатых) и 159 растений березы повислой (Табл. 1) – все растения получены из семян от контролируемого опыления.

При обследовании учитывали следующие характеристики: высоту растений, диаметры у корневой шейки и на высоте 1,3 м, рельеф поверхности ствола, тип, характер и протяженность трещиноватости по стволу, цвет коры.

При описании морфологии коры за основу были взяты работы Ал.А. Федорова и М.Б. Журманова (1962) и L. JUNIKKA (1994).

Важнейшими морфологическими признаками карельской березы, тесно коррелирующими с узорчатостью древесины, являются неровности и утолщения на стволе, создающие на нем определенный рельеф. Большинство исследователей, в след за SAARNIO (1976) и ЕВДОКИМОВЫМ (1978), выделяют следующие основные формы по рельефу поверхности ствола б.к.: мелкобугорчатую, шаровидно-утолщенную, ребристую, ледяную и большое количество переходных форм на основе различных сочетаний основных, мы тоже придерживаемся данной классификации. Под трещиноватостью коры мы понимаем нарушение целостности комплекса тканей коры ствола дерева, которая ведет к формированию характерного рельефа поверхности с углублениями различной мощности.

При описании анатомической структуры комплекса тканей коры мы ориентировались на терминологию предложенную в работе JUNIKKA (1994). В данной работе термин

«кора» включает в себя все ткани к наружи от васкулярного камбия, вне зависимости от их состава. Перидерма – вторичная защитная ткань коры, замещающая эпидермис или создаваемая в ходе формирования ритидома, состоит из феллемы, феллогена и феллодермы. Ритидом – мертвая внешняя часть коры, включая последнюю сформированную перидерму и отделяемая этой перидермой от живой вторичной флоэмы. Флоэма – состоит из разных тканей и расположена к наружи от ксилемы и ко внутри от перидермы (синоним – внутренняя кора).

Цветность определяли у растений по доминирующему цвету нижней трети ствола. Она является наиболее показательной, так как именно здесь фиксируется начало изменения окраски коры. Подобный подход использовали при выполнении всех описаний, придерживаясь следующих градаций цвета: белый – на белом стволе выделяются темным цветом лишь зарастающие места прикрепления побегов; коричневый – наружные слои феллемы по стволу имеют насыщенную коричневую окраску; светло-коричневый – окраска внешнего слоя феллемы светло-коричневая.

Результаты и их обсуждение

Появление внешних морфологических признаков, указывающих на начало формирования узорчатой древесины, у сеянцев и саженцев б.к. может наступать в разное время. У некоторых растений они появляются в возрасте 2-3 лет, но чаще рельефность поверхности ствола становится очевидной с 6-10 летнего возраста (Рис. 1), что совпадает с началом периода активного формирования узора.



Рис. 1. Растения карельской березы в возрасте 5 лет с рельефом поверхности ствола, характерным для мелкобугорчатой (А-В), крупнобугорчатой (С) и шаровидно-утолщенной (D) форм.

Fig. 1. Karelian birch plants of 5 years, with trunk surface relief characteristic for small-knobbed (A-B), large-knobbed (C) and tubercular (D) forms.

В семенном потомстве карельской березы происходит неполное наследование признаков, часть растений формирует обычную прямослойную древесину (безузорчатая карельская береза – б/у.б.к.), характерную для обычной березы повислой (б.пов.) и без внешних морфологических проявлений, свойственных узорчатым особям карельской березы.

Внешние признаки отличия узорчатой от безузорчатой карельской березы могут с возрастом изменяться и получают максимальное развитие у 25-30 летних особей, а в более позднем возрасте сглаживаются по мере затухания ростовых процессов и формирования мощного слоя коры. Внешний вид коры обусловлен многими факторами. Важное значение имеет интенсивность прироста ствола по диаметру, что может приводить к разрыву поверхностных слоев части покровных тканей на различные сегменты. Фактически толщина, площадь и форма сегментов коры зависят от особенностей клеточного строения ее слоев и морфологии самих

клеток, и служат основой для определения форм коры по типу трещиноватости и шелушивания.

Береза относится к группе древесных пород, для которых типичным является кольцевой характер заложения перидермы, ежегодные перидермы формируются параллельно первой. Одновременно с формированием узорчатой древесины в коре происходит интенсивное разрастание и уплотнение ее тканей. Через несколько лет кора над участками с узорчатой древесиной ствола становится значительно толще, чем над участками с безузорчатой древесиной (Рис. 2 D). Благодаря интенсивной пролиферации клеток паренхимы в коре развивается большое давление. Его усилению способствует наращивание все новых слоев клеток ксилемы в результате деятельности васкулярного камбия. Вследствие происходящих процессов в коре формируются трещины, форма и размер которых обусловлены распределением анатомических элементов в толще коры ствола.

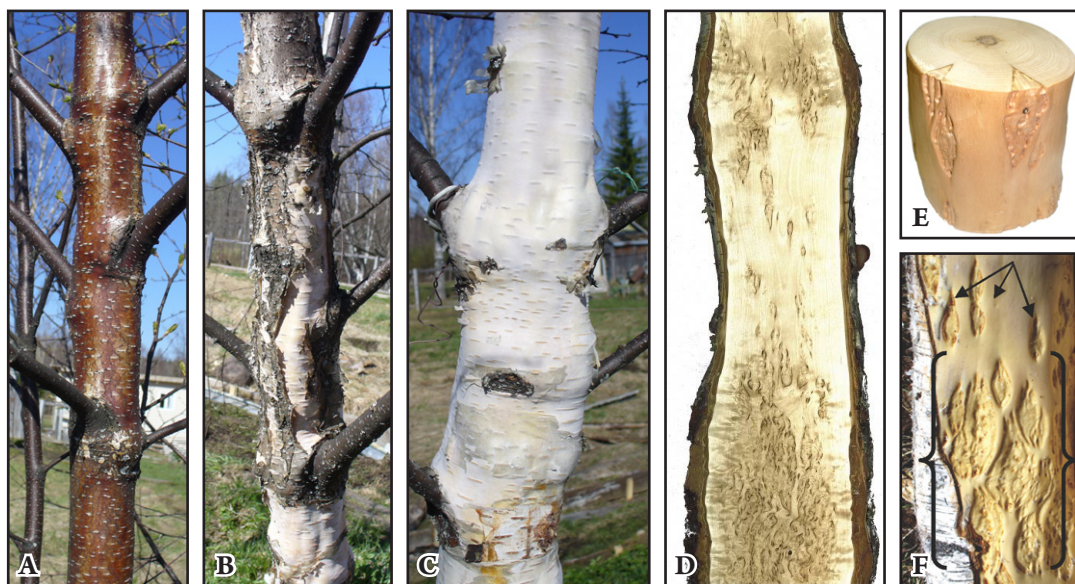


Рис. 2. Динамика изменения окраски коры и характер шелушения феллемы у растения б.к. с возрастом (A-C), а также продольный срез ствола шаровидно-утолщенной формы (D) и контура "листочек" (черные стрелки) на поверхности ствола мелкобугорчатой формы (E-F). A – 5 лет; B – 7 лет; C – 9 лет.

Fig. 2. Age dynamics of bark color changes and character of phellem exfoliation in Karelian birch plants (A-C), as well as the longitudinal section through the tubercular trunk (D) and the "leaf-like" outlines (black arrows) on the trunk wood of small-knobbed form (E-F) of Karelian birch. A – 5 years old; B – 7 years old; C – 9 years old.

Растения на прегенеративном этапе отличаются интенсивным ростом в высоту и по диаметру (Табл. 2). Узорчатые растения б.к. в пятилетнем возрасте несколько отстают по таксационным параметрам от растений б.пов. и б/у.б.к. В этот период мы отмечаем у всех форм разнообразный характер шелушения внешних слоев феллемы (Рис. 3), и лишь у растений шаровидно-утолщенной формы отмечена трещиноватость в зоне формирования утолщений (Рис. 3 F). Как следствие, в области утолщений формируется ритидом (Рис. 3 J), мощность развития тканей флоэмы превышает таковую в области отрезка ствола без рельефа. На Рис. 3 G-I показано самое начало формирования мелкобугорчатого типа поверхности ствола. На древесном цилиндре формируется углубление. При условии продолжения начавшихся процессов будет сформировано структурное образование, которое из-за внешнего сходства контура мы называем «листочек» (Рис. 2 E, F). От характера расположения и

мощности развития бугорков («листочков») по стволу зависит плотность узора (Рис. 2 F).

Когда радиальный рост был равномерным по периметру, наблюдали отделение слоев феллемы предыдущих лет формирования в виде пластов (Рис. 3 A, B) и «сеточки» (Рис. 3 C, D). При усилении роста в радиальном направлении конкретного сектора (формировалось утолщение) разрыв поверхностных тканей феллемы происходил именно в данной зоне (Рис. 3 E). Так как в данный период имеет место интенсивный рост по диаметру, то количество слоев и мощность феллемы незначительны и составляют 2-5 слоев, в зависимости от растения.

На Рис. 2 A-C можно проследить в динамике (5-7-9 лет) изменение окраски ствола у растения б.к. Здесь же хорошо видно отсутствие трещиноватости ствола и характер шелушения поверхностных слоев феллемы, а так же приуроченность формирования бугристого рельефа поверхности ствола преимущественно в

Табл. 2. Средняя высота, диаметры в основании ствола (D_0) и на высоте 1,3 м ($D_{1,3}$), цвет коры.**Table 2.** Mean height, diameter at the base (D_0) and at 1.3 m height ($D_{1,3}$), and bark colour.

Форма березы	D_0 , см	$D_{1,3}$ см	Высота, м	Цвет коры, %		
				Белая	Светло-коричневая	Коричневая
5-летние						
Б.пов.	3,5±0,2	1,7±0,1	3,2±0,1	13,9	22,2	63,9
Б.кар.безузорчатая	3,8±0,3	2,1±0,2	3,4±0,2	13,9	6,9	79,2
Б.кар. узорчатая	3,4±0,2	1,3±0,2	2,3±0,2	8,0	24,0	68,0
8-летние						
Б.пов.	5,2±0,3	2,9±0,2	4,8±0,2	79,7	3,4	16,9
Б.кар.безузорчатая	4,5±0,4	2,4±0,3	3,7±0,3	58,1	7,0	34,9
Б.кар. узорчатая	5,7±0,2	2,9±0,3	4,3±0,2	56,8	18,9	24,3

местах прикрепления ветвей.

Важно отметить, что формирование шаровидных и муфтообразных утолщений, как правило, приурочено именно к местам прикрепления крупных ветвей к стволу – зонам, где могут создаваться условия, затрудняющие транспортировку фотоассимилятов, преимущественно в виде сахарозы, по проводящей системе из-за образования зон с повышенным ее содержанием в месте слияния проводящих систем ветви и ствола. Ранее нами было показано (Николаева 2004; Николаева и Новицкая 2007; Николаева & Novitskaya 2009), что структурные особенности листового аппарата б.к. способствуют увеличению общего пула притекающих в запасающие ткани сахаров. Повышенное содержание сахаров, которые не успевают утилизироваться в процессе камбиальной деятельности, вызывает образование запасающих клеток паренхимы, избыточное появление которых является началом структурных нарушений во вторичном проводящем цилиндре б.к. (Новицкая 2008).

В возрасте 5 лет лишь незначительная часть растений б.к. и обычной б.пов. имеют белую окраску коры в основании ствола (Табл. 2), к восьмилетнему возрасту кора более половины растений б.к. и почти 80% обычной б.пов. окрашена в белый цвет (Табл. 2). В каждой из групп берез

сохраняются особи, имеющие более темный цвет феллемы.

При условии роста в культурах, где созданы благоприятные для развития условия (отсутствие затенения, конкуренции за почвенное питание с рядом растущими растениями и т.д.), б.к. на прегенеративном этапе близка или опережает по ряду таксационных параметров обычную б.пов. (Табл. 2). В дальнейшем, когда начинается активное формирование узорчатости, темпы роста в высоту и по диаметру (таксационные параметры) у узорчатых растений б.к. по сравнению с б./у.б.к. и обычной б.пов. снижаются (Евдокимов 1989).

Уже в раннем возрасте проявляются морфологические особенности коры у растений шаровидно-утолщенной формы (Рис. 3 F), в результате интенсивного роста в основном тканей коры, формируются трещины в зоне утолщений. В данном случае наиболее ярко проявляется мозаичность текстуры древесины: участки с узорчатой текстурой перемежаются с преимущественно безузорчатыми обычного строения (Рис. 2 D).

На стволах берез хорошо заметны хаотично расположенные многочисленные удлиненные чечевички. Сориентированные длиной стороной поперек оси ствола, размер варьирует от 0,2 до 1 см длиной и до 0,2 см шириной. Чечевички являются участками перидермы и образуют выпуклости с обеих сторон феллемы, как



Рис. 3. Шелушение феллемы на 6-летних растениях (А-Д) и переходная форма (шаровидно-утолщенная и мелкобугорчатая) карельской березы (Е-Ж) 9 лет. А, В – шелушение пластинами; С, D – формирование «сеточки» на стволе; Е – разрывы феллемы в месте формирования утолщений; F – сформированные трещины в местах шаровидных утолщений ствола (черные стрелки); G – расположение на стволе участков для отбора образцов, толщина тканей флоэмы на прямом отрезке ствола 0,15 см; H – рельефная поверхность ствола, мелкие бугорки (черные стрелки); I – внутренняя поверхность комплекса тканей коры со сформированным выступом в сторону древесины (черная стрелка) и внешняя поверхность древесины с углублением (белая стрелка); J – отслоение тканей ритидома; K – узорчатая поверхность древесины в месте шаровидного утолщения, толщина тканей флоэмы 0,3 см и ритидома – 0,25 см.

Fig. 3. Phellem exfoliation on 6-year-old Karelian birch plants (A-D) and Karelian birch of transitional forms (tubercular and small-knobbed) aged 9 years (E-J). A, B – exfoliation in sheets; C, D – “netting” formed on the trunk; E – phellem cracks in swelling regions; F – cracks developed at swollen parts of the trunk (black arrows); G – location of sampling sites on the trunk, thickness of phloem tissues in the straight section of the trunk is 0.15 cm; H – trunk surface with relief, small knobs (black arrows); I – inner surface of the bark tissue complex with an outgrowth protruding towards wood (black arrow) and wood outer surface with a hollow (white arrow); J – rhytidome tissue peeling; K – figured wood surface at the tubercular swelling, phloem tissues is 0.3 cm and rhytidome tissues – 0.25 cm thick.

следствие, на поверхности феллодермы им соответствуют углубления. Размеры чечевичек у разных по рельефу ствола форм карельской березы сильно варьируют, но в большей степени зависят от таксационных параметров дерева – чем крупнее ствол, тем более длинные чечевички на нем можно обнаружить наряду с короткими. Менее варибельной характеристикой оказалась ширина чечевички, как правило, ее ширина не превышает 0,2 см. Зоны ствола, где формируется многослойный ритидом, чечевички утрачивают.

Заключение

Таким образом, на прегенеративном этапе карельская береза характеризуется гладкой корой и различными типами шелушивания поверхностных слоев феллемы, а особи шаровидно-утолщенной формы отличаются локальным растрескиванием тканей коры утолщений уже в самом начале их образования и ранним формированием ритидома. На данном этапе по морфологии коры растения карельской березы могут быть отнесены в одну из двух групп. Первая группа – гладкостебельные растения с относительно тонкой корой, кольцевая перидерма которых состоит из единственного слоя феллогена последовательно формирующего слои феллемы (бересты) – ребристая, ледяная, мелкобугорчатая формы и большая часть беззорчатых особей. Вторая группа – растения с толстой продольно- или ромбовидно-трещиноватой корой в местах утолщений ствола, формирующие ритидом, состоящий из множества перидерм с включениями тканей непроводящей флоэмы – шаровидно-утолщенная форма. Степень растрескивания коры – от поверхностной до глубокой. Характер окраски коры изменяется с возрастом, и большинство растений являются белокорыми, но часть популяции сохраняет более темный оттенок цвета феллемы. Морфология комплекса тканей коры является отображением направленности и интенсивности внутренних процессов растения.

Цитируемые источники

- Евдокимов А.П. 1978.** Эколого-биологические свойства и обоснование методов выращивания карельской березы.: автореф. дис... канд. биол. наук. Ленинград.
- Евдокимов А.П. 1989.** Биология и культура карельской березы. Изд-во Ленинградского ун-та, Ленинград.
- Ермаков В.И., Новицкая Л.А., Ветчинникова Л.В. 1991.** Внутри и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Карелия, Петрозаводск.
- Любавская А.Я. 1978.** Карельская береза. Лесн. пром-сть, Москва.
- Николаева Н.Н. 2004.** Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург.
- Николаева Н.Н., Новицкая Л.А. 2007.** Структурные особенности ассимиляционного аппарата и формирование аномальной древесины карельской березы. *Лесоведение* 1: 70–73.
- Новицкая Л.А. 1998.** Модели склерификации тканей коры *Betula pendula* (Betulaceae) в природе и эксперименте. *Ботан. журн.* 83 (5): 61–72.
- Новицкая Л.А. 2008.** Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Институт леса РАН, Петрозаводск.
- Федоров А.А., Журманов М.Б. 1962.** Атлас по описательной морфологии высших растений: Стебель и корень. Изд-во Академии наук СССР, Москва – Ленинград.
- Nikolaeva N.N., Novitskaya L.L. 2009.** Influence of assimilative apparatus on birch wood formation. *Acta Hort.* 835: 109–116.
- Junkka L. 1994.** Survey of English macroscopic bark terminology. *IAWA Journal* 15 (1): 3–45.
- Saarnio R. 1976.** The quality and development of cultivated curly-birch (*Betula verrucosa* f. *carelica* Sok.) stands in southern Finland. *Folia For.* 263: 1–28. (in Finnish with English summary)

MORPHOLOGY OF *BETULA PENDULA* VAR. *CARELICA* BARK AT THE PRE-REPRODUCTIVE STAGE

NADEZHDA N. NIKOLAEVA * & VITALIY V. VOROBIEV

Abstract. Changes in bark morphology at the pre-reproductive stage of Karelian birch are for the first time considered in connection with the type of trunk surface. The bark surface in Karelian birch changes with age from smooth to fissured. At the pre-reproductive stage Karelian birch has smooth bark with different types of exfoliation of the phellem surface layers, and tubercular specimens feature locally fissured bark on muffs at the very onset of their formation, as well as early rhytidome formation. Morphology of the bark tissues complex is a reflection of direction and intensity of the internal processes of the plant.

Key words: *Betula pendula* var. *carelica*, Karelian birch, forms of growth, bark fissuring, abnormal wood, rhytidom, phellem, phloem

*Forest Research Institute, Pushkinskaya str. 11, 185910 Petrozavodsk, Russia; * nnnikol@krc.karelia.ru*