

Связь роста годичного кольца и репродуктивной активности у кедра сибирского

Н. А. ВОРОБЬЕВА, В. Н. ВОРОБЬЕВ

*Институт экологии природных комплексов СО РАН
634021 Томск, просп. Академический, 2*

АННОТАЦИЯ

На основе наблюдений за динамикой формирования и роста годичного кольца в осях побегов кедров с сохранившимися и естественно декапитированными макростробилами и созревающими шишками проведен сравнительный анализ динамики формирования и роста годичного кольца и его отдельных составляющих (заболонь, ранняя и поздняя древесина). Отмечена неоднозначность изменений в величине и активности деятельности камбия, а также хода ксилогенеза под влиянием разных репродуктивных структур: развитие стробилов увеличивает размер заболони и первичной древесины в оси побега за счет активизации деления и дифференциации в ксилемные камбиальные клетки. Формирование семени тормозит рост ксилемы в основном из-за снижения дифференциальной активности клеток камбия.

ВВЕДЕНИЕ

Изучению взаимосвязи роста и структуры годичного кольца древесных с действием различных экологических факторов, в том числе и астрофизического характера, посвящено немало исследований. Показана зависимость размера годичного кольца в целом, отдельных составляющих его тканей (ранняя и поздняя древесина, заболонь) и их клеток от климатических факторов, степени загрязнения среды обитания и антропогенного влияния [1–4]. Одновременно в работах этого плана уделяется немало внимания вопросам связи варибельности размера клеток и тканей со скоростью и закономерностями их сезонного роста [4].

В большинстве работ оценивается только непосредственное влияние отдельных факторов, в то время как косвенные, опосредствованные ими действия остаются вне поля зрения исследователей. Например, в дендрохронологических исследованиях, как правило, не учиты-

вается влияние экологических факторов на репродуктивную активность дерева и соответственно ее воздействие на величину и динамику формирования годичных приростов.

Вопросам связи камбиального роста и генеративного развития древесных в работах дендрохронологического плана уделяется чрезвычайно мало внимания. Изменения величины прироста ствола по диаметру у лиственных и хвойных пород в год созревания урожая в лесоводственных исследованиях отмечены неоднократно [5–7]. Однако только в последнее время благодаря разработке методических приемов и значительному объему репрохронологических работ [8, 9] появилась возможность совместного изучения этих вопросов и разработки теоретических аспектов их взаимосвязи.

Имеющиеся в литературе сведения о специфике метаболизма тканей сосновых в наиболее ответственные периоды генеративного цикла, его изменениях в процессе формирования цветочных стеблей и последующего развития ре-

продуктивных структур [10] подчеркивают необходимость оценки не только их общего, но и индивидуального влияния каждого из них на величину радиального роста. Становится очевидной необходимость конкретизации знаний о связи отдельных этапов генеративного цикла (активность сексуализации, развитие репродуктивных структур и формирование семени) с ростом годичного кольца в целом, соотношением в нем объемов ранней и поздней древесины, а соответственно, и с процессами, их контролирующими – активностью и продолжительностью деления камбия, скоростью дифференциации его клеток, их роста и созревания.

Показать влияние формирующихся репродуктивных структур и созревания семян на размер и соотношение в годичном кольце заболони и древесины – задача данной работы. Решение ее основано на сравнительном изучении характеристик роста и формирования тканей ксилемы и флоэмы в однолетнем побеге кедра сибирского с развивающимися и декапитированными (естественный опад) репродуктивными структурами под влиянием ранневесенних заморозков.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены в припоселковом кедровнике одной из террас Телецкого озера. В работе использована присущая кедровому периодичности плодоношения. Эта специфика позволила в один вегетационный период иметь побеги женской сексуализации с развивающимися репродуктивными структурами и без них. Для работы отобрано две группы (по 5–6 шт. в каждой) одновозрастных 100–120-летних плодоносящих деревьев кедрового сибирского однородных по высоте (20–22 м), диаметру ствола (40–45 см) и характеристикам плодоношения. У деревьев одной из этих групп в вегетационный сезон исследований сохранились, а в другой – опали репродуктивные структуры (стробилы и двухлетние шишки). В течение вегетационного сезона для исследований из средней части кроны каждого дерева отбирали по 5–6 растущих побегов с интервалом в 10–15 дней. Подпочечную часть стебля каждого из побегов фиксировали в

смеси спирта с глицерином (1 : 1, по объему) и использовали для изготовления поперечных срезов. Оценку величины и активности роста годичного кольца проводили на основе определения на поперечных срезах размера и числа камбиальных и ксилемных клеток и поперечного размера последних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольшая активность образования камбиальных клеток в осях растущих побегов кедрового сибирского отмечается во второй половине июня, а интенсивный рост ксилемы сдвинут на конец июля. Репродуктивная деятельность побегов не изменяет закономерностей в сезонной динамике камбиальной деятельности, но сдвигает ее сроки и интенсивность.

Изменения величины и активности деятельности камбия, а также хода ксилогенеза под влиянием разных репродуктивных структур неоднозначны. Довольно четко прослеживается противоположное влияние стробиллов и двухлетних шишек на размер тканей ксилемы при аналогичных изменениях величины камбиальной зоны.

Под влиянием стробиллов диаметр осей молодых побегов увеличивается за счет активизации роста тканей флоэмы и ксилемы. Активность их роста не остается постоянной на протяжении вегетации и последовательных этапов формирования генеративных структур.

Развитие женских стробиллов до цветения на 15–20 % уменьшает, а после цветения на 20–28 % увеличивает размер камбиальной зоны в оси побега. Одновременно на 45–50 % возрастает объем ксилемы и на 15–20 % – флоэмы (рис. 1).

Наибольшая активизация ксилемообразования в данном случае отмечается с середины июня до начала июля, что совпадает с периодом преимущественного формирования первичной ксилемы.

Влияние созревающей шишки на состояние камбиальной зоны до оплодотворения аналогично действию стробиллов. В их отсутствие питание двухлетней шишки в течение всей вегетации снижает размер формирующихся тканей

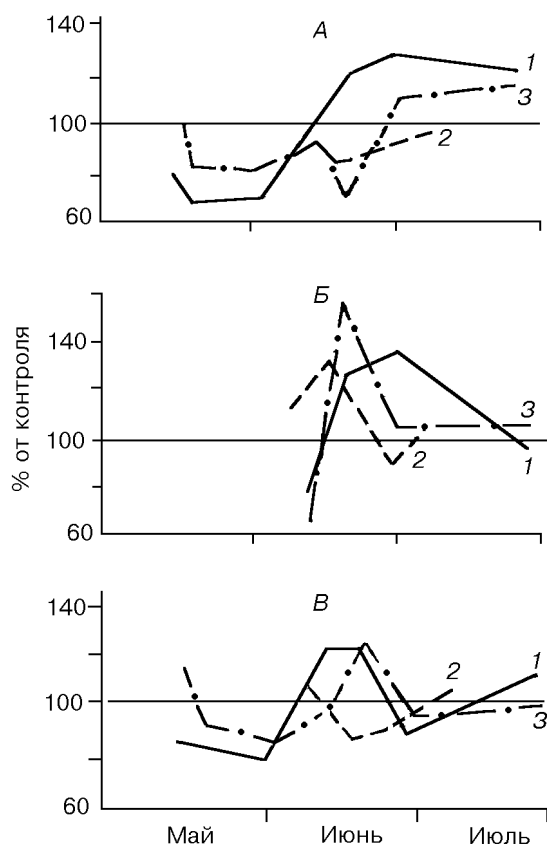


Рис. 1. Камбиальный рост женских однолетних побегов под влиянием: 1 – стробилов, 2 – двухлетних шишек, 3 – их совместного присутствия. А – ксилема, Б – камбий, В – ксилема

флоэмы и ксилемы на 15–20 %, а при наличии стробилов первоначальное снижение величины ксилемы сменяется увеличением ее размеров на 30–40 %. Размер роста флоэмной ткани в этом случае также компенсируется до первоначального уровня.

При наличии двух последовательных урожаев торможение роста флоэмы и ксилемы начинается также рано и продолжается до конца июля (рис. 2). Как и в случае влияния текущего урожая, во второй половине июня резко тормозится рост ксилемы, но увеличивается размер флоэмы и камбиальной зоны. В целом при сочетании последовательных урожаев основное влияние на камбиальный рост оказывают шишки текущего урожая. Таким образом, динамика и размер формирования заболони и древесины меняются в зависимости от величины и вида генеративной нагрузки.

Как известно, размер камбиальной зоны является результирующей активности деления и дифференциации камбиальных клеток. При этом величина годичного прироста зависит преимущественно не от продолжительности, а от темпов деления клеток камбия [11]. Наряду с камбиальной деятельностью изменение величины роста по диаметру в течение вегетационного сезона сопряжено и со скоростью дифференцировки клеток в зонах специализации.

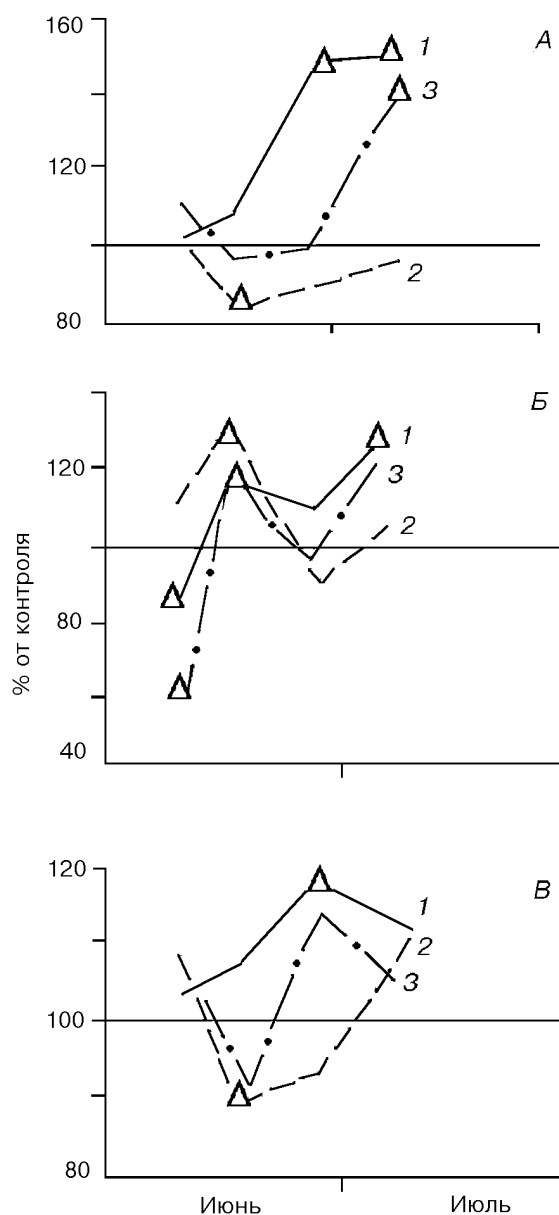


Рис. 2. Рост женских однолетних побегов под влиянием: 1 – предшествующего, 2 – текущего, 3 – двух последовательных урожаев; А – ксилема, Б – камбий, В – ксилема.

Отмеченное выше увеличение размеров ксилемы под влиянием развития стробиллов происходит за счет возрастания количества и величины ее клеток (рис. 3). Одновременно увеличивается и размер клеток камбиальной зоны. Переход камбиальных клеток в зону онтогенетического развития ксилемы в первой половине лета у сосны обыкновенной, как правило, замедлен [12]. Одновременно скорость роста клеток ксилемы выше, чем темп их созревания. Поэтому полученные данные позволяют говорить об активизации деления камбиальных клеток и усилении их дифференциации в ксилемные под воздействием развития стробиллов.

Питание двухлетней шишки снижает число и размер ксилемных, а также величину камбиальных клеток на протяжении всего периода исследований. Эти изменения, а также отмеченная ранее противоположность тенденций в изменении размеров камбиальной зоны и ксилемы позволяют предполагать, что причиной первоначального торможения роста ксилемы в данном случае является снижение дифференциальной активности камбиальных клеток.

Проведенное ранее изучение физиологических характеристик тканей генеративных побегов [13] показало, что питание генеративных органов не снижает содержания питательных веществ в тканях оси растущего побега, но на отдельных этапах развития изменяет соотношение подвижных и запасных их форм, активность и направление использования каждой из них. В частности, изменяется направление преимущественной их утилизации в процессах роста или накопления временно неактивного фонда метаболитов. Продолжительность и величина смещения активности и преимущественного использования веществ в том или ином направлении коррелируют с величиной генеративной нагрузки.

Так, развитие озими способствует повышенному поступлению и активному использованию углеводов в ростовых процессах ксилемных тканей. В противоположность этому созревание семени в шишках обеспечивает в тканях ксилемы либо избыток веществ углеводной природы, либо отсутствие условий для их использования в процессах роста, т. е. способствует усилению синтеза запасных веществ и материала клеточных стенок.

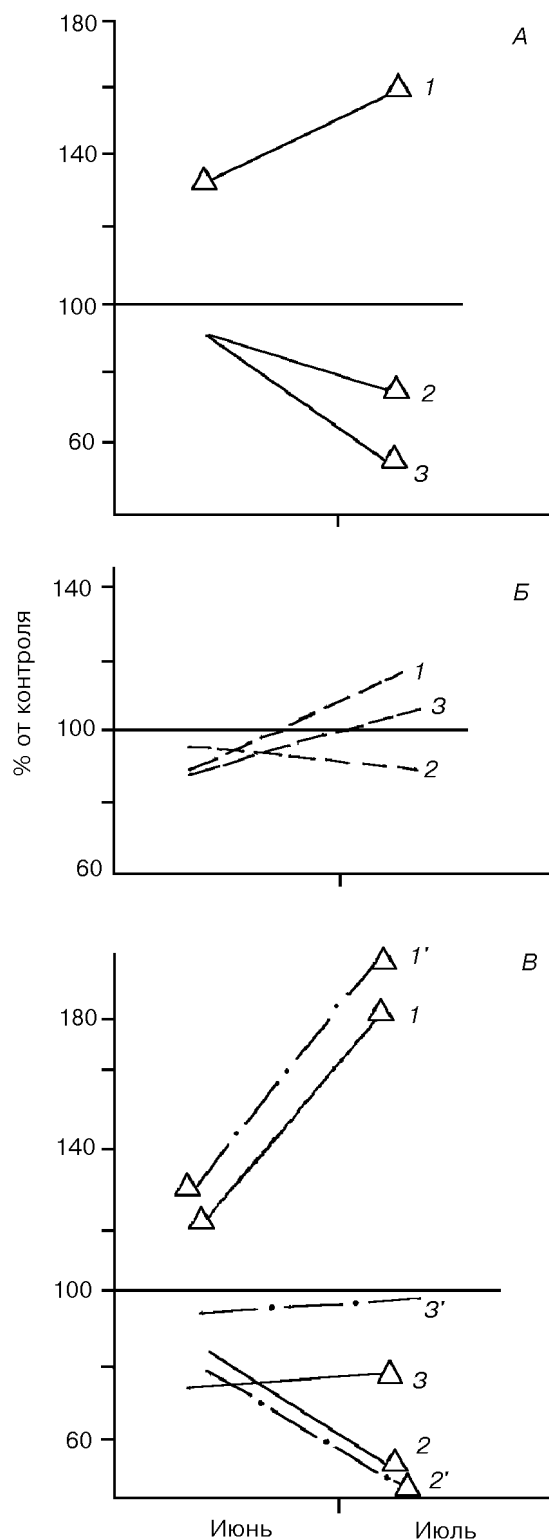


Рис. 3. Рост клеток оси женского однолетнего побега под влиянием:

1 – стробиллов, 2 – двухлетних шишек, 3 – их совместного присутствия. а – количество, б – поперечное сечение, в – размер клеток ксилемы; 1' – 3' – размер клеток камбиальной зоны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, связь камбиального роста и генеративных процессов противоречива и неоднозначна. Характер и величина ее влияния определяются степенью и видом генеративной нагрузки дерева, а также этапом развития репродуктивных структур. Эти данные говорят о необходимости продолжения и углубления исследований в этой области.

Работа частично финансирована Российским фондом фундаментальных исследований (грант 96-04-48245).

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. А. Забуга, В. Ф. Забуга, Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии: Тез. докл. V Всесоюз. совещания, Свердловск, 1990, 64–65.
2. Е. А. Ваганов, Е. И. Свищерская, А. В. Шашкин, Там же.
3. С. Е. Кучеров, А. А. Мулдашев, Эколого-физиологические аспекты ксилогенеза хвойных: Тез. докл. междунар. конф., Красноярск, 1996, 75–76.
4. Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин, И. В. Свищерская, Л. Г. Высоцкая, Гистометрический анализ роста древесных растений, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985, 101.
5. Д. Н. Данилов, *Ботан. журн.*, 1953, **38**: 3, 367–377.
6. W. Chalupka, M. Giertych, Z. Kozlowski, *Arbor. Kor.*, 1975, 20, 202–212.
7. W. Chalupka, M. Giertych, Z. Kozlowski, *Ibid.*, 1976, 21, 361–366.
8. В. Н. Воробьев, Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 252.
9. В. Н. Воробьев, *Ботан. журн.*, 1979, **64**: 7, 971–974.
10. Н. А. Воробьева, Половое размножение хвойных растений, Новосибирск, 1985, 46–48.
11. Э. Д. Лобжанидзе, Камбий и формирование годичных колец древесины, Тбилиси, АН Гр. ССР, 1961, 159.
12. F. Klimas, *Prace komis. nauk roln. i komis. nauk lesn.*, 1969, 28, 143–165.
13. N. A. Vorobjeva, Ecological and Physiological Aspects of Xylogenesis in Conifers: Abstr. of Internat. Conf. Report, Krasnoyarsk, 1966, 41–44.

Correlation Between the Annual Ring Growth and Reproduction Activity in Siberian Stone Pine

N. A. VOROBYEVA, V. N. VOROBYEV

*Institute of Ecology of Natural Complexes SB RAS,
2 Akademicheskoy Ave., Tomsk 163402*

Based on observations of the time course of formation and growth of annual rings in axes of Siberian stone pine shoots with conserved and naturally decapitated macrostrobiles and ripening cones, a comparative analysis of the time course of formation and growth of annual rings and their separate components (sap-wood, early and late wood) was carried out. An equivocality of changes in the magnitude and activity of cambium and in the course of xylogenesis under the influence of various reproductive structures was found: the development of strobiles increases the size of sap-wood and primary wood in the shoot axis by means of activating the division and differentiation of cambial cells into xylemic ones. The formation of seeds inhibits the growth of xylems, mainly due to decrease of differentiation activity of cambial cells.