

Структурно-функциональные особенности хвои прививок *Pinus sibirica* Du Tour в связи с онтогенетическим возрастом маточных деревьев
Structural and functional needle features of *Pinus sibirica* Du Tour grafting depending on the ontogenetic age of the donor trees

Бендер О. Г., Велисевич С. Н.

Bender O. G., Velisevich S. N.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: obender65@mail.ru
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia

Реферат. Исследовали морфо-анатомические, фотосинтетические и транспирационные особенности 1, 2, 3-летней хвои прививок *Pinus sibirica* Du Tour. Черенки были взяты с маточных деревьев различного онтогенетического возраста (ювенильных, 3–5 лет; иматурных, 20–60 лет; генеративных, 200–350 лет и сенильных, 350–700 лет) и привиты на однородные пятилетние подвой *P. sibirica*. В двухлетней и трехлетней хвое показаны максимальные значения длины, площади поперечного сечения хвои и интенсивности фотосинтеза у иматурных прививок и минимальные у сенильных прививок, генеративные и ювенильные привои характеризовались промежуточными значениями этих показателей. В однолетней хвое различия между онтогенетическими группами уменьшались. Интенсивность транспирации уменьшалась по мере старения хвои, но не отличалась между онтогенетическими группами.

Ключевые слова. Анатомия и морфология хвои, онтогенез, прививки, транспирация, фотосинтез, *Pinus sibirica*.

Summary. The morpho-anatomical, photosynthetic and transpiration features of 1, 2, 3-year-old needles of the *Pinus sibirica* Du Tour grafting were studied. Cuttings were taken from donor trees of different ontogenetic ages (juvenile, 3–5 years; immature, 20–60 years; generative, 200–350 years and senile, 350–700 years) and grafted onto 5-year-old *P. sibirica* stocks. The maximum values of the length, needles cross-sectional area and the photosynthesis were identified for two-year and three-year needles of senile grafts, generative and juvenile grafts were characterized by intermediate values of these parameters. The differences between the ontogenetic groups decreased in the current year needles. The transpiration rate decreased with the needles aging, but did not differ between ontogenetic groups.

Key words. Grafting, needle morphology and anatomy, ontogeny, photosynthesis, *Pinus sibirica*, transpiration.

Снижение ростовой активности у старых деревьев является естественным необратимым процессом. Ряд исследователей связывают снижение продуктивности старых деревьев с уменьшением фотосинтетической активности листьев из-за недостаточного поступления воды в крону (Greenwood et al., 1989; Ryan, Yoder, 1997; Seymour, Kenefic, 2002) – физиологическая гипотеза. Согласно другой, эпигенетической гипотезе, снижение интенсивности роста у старых деревьев вызвано уменьшением активности деления и растяжения меристематических клеток, которое обусловлено экспрессией определенных генов (Greenwood et al., 2008). В результате уменьшения ростовой активности снижается запрос органов на поступление ассимилятов и напряженность донорно-акцепторных взаимосвязей, что вызывает падение интенсивности фотосинтеза (Takemoto, Greenwood, 1993). Проверка обеих гипотез путем прививки черенков с деревьев разного возраста на молодые подвой показала как зависимость морфологии хвои и интенсивности фотосинтеза от возраста привоя у *Larix laricina* (Hutchison et al., 1990) и *Picea rubens* (Day et al., 2001), так и отсутствие влияния возраста привоев на фотосинтетические характеристики у *Pseudotsuga menziesii* (Bond et al., 2007) и у *Pinus sylvestris* (Vanderklein et al., 2007).

Цель настоящего исследования – выявить структурно-функциональные особенности хвои прививок сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в связи с онтогенетическим возрастом маточных деревьев. Объектом исследования служили прививки кедра сибирского, сделанные в 2012 г. на пятилет-

нем кедровом подвое. Черенки для прививок были взяты с ювенильных (j, 3–5 лет), имматурных (im, 20–60 лет), генеративных (g, 200–350 лет) и сенильных деревьев (s, 350–700 лет). Возраст подвоев в 2017 г. составил 10 лет, возраст прививок – 5 лет. Изучали онтогенетические особенности морфологического и анатомического строения хвои кедра сибирского. Отбирали образцы однолетней, двухлетней и трехлетней хвои. Собранный хвоей фиксировали в 70 %-м спирте (Мокронос, 1978). Поперечные срезы толщиной 30 мкм делали в средней части хвои на замораживающем микротоме МЗ-2 (Россия) и помещали в глицерин. На временных препаратах при помощи светового микроскопа AxioStar Plus (Zeiss, Германия), соединенного с видеокамерой LCL-217HS (Watec America, Япония), измеряли площади мезофилла, жилки, смоляных каналов. Анализ изображения проводили при помощи программы SIAMS MesoPlant (SIAMS, Россия). Повторность измерений анатомических показателей хвои была 20-кратная.

Для анализа активности газообменных процессов в каждой возрастной группе было отобрано по пять деревьев. Измерения интенсивности фотосинтеза проводили при помощи инфракрасного газоанализатора Li 6400XT (LiCor, США) в августе 2017 г. на 1, 2, 3-летней хвое с 10-00 до 13-00.

Для измерений использовали листовую камеру Standart 2×3 chamder top (Li-Cor Ltd, США). В качестве искусственного источника света применяли систему светодиодов (6400-02B LED). В листовой камере скорость потока CO₂ составляла 400 мкмоль/с, а его содержание 400 мкмоль/моль. Температура в листовой камере поддерживалась в пределах 22–24 °С.

Исследования показали, что хвоя 2014–2016 гг. формирования различалась по длине во всех онтогенетических группах, что, возможно, связано с погодными условиями вегетационных периодов этих лет. Тем не менее, самая длинная двухлетняя (2015 г. формирования) и трехлетняя хвоя (2014 г. формирования) наблюдалась у имматурных особей, самая короткая – у сенильных. Особи генеративной и ювенильной групп характеризовались промежуточными значениями этого показателя (рис. 1). Однолетняя хвоя (2016 г. формирования) сенильных привоев оставалась самой короткой, между остальными возрастными группами достоверных отличий не наблюдалось. Ранее нами было показано, что длина хвои зависит от числа клеточных делений и числа клеток мезофилла в продольном ряду хвои (Бендер, 2001). Из этого следует, что в хвое имматурных особей клеточные деления происходят с большей частотой и, как следствие, формируется длинная хвоя. Самую низкую активность клеточного деления имели сенильные особи.

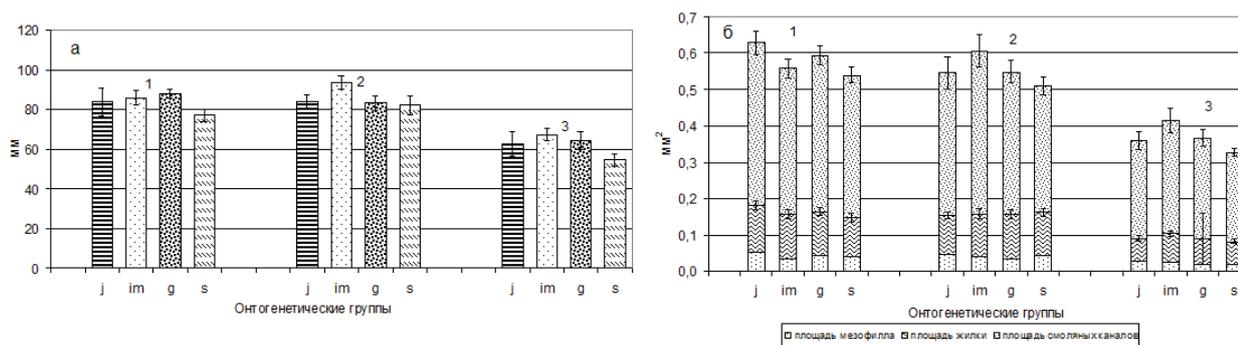


Рис. 1. Длина хвои (а) и площади анатомических структур на поперечном срезе хвои *P. sibirica* (б) у деревьев различных онтогенетических состояний. Условные обозначения: 1, 2, 3 – возраст хвои. Барами обозначены стандартные ошибки.

Исследование анатомических признаков показало, что наиболее выражены и носили закономерный характер изменения площадей мезофилла и жилки в трехлетней и двухлетней хвое. Аналогично длине хвои максимальные значения площади мезофилла и жилки имела трехлетняя и двухлетняя хвоя имматурных прививок, минимальные – сенильных. Площадь смоляных каналов изменялась по-разному в хвое разного возраста. Так, в трехлетней хвое этот показатель был минимальным у сенильных осо-

бей, максимальным у сеянцев. В двухлетней хвое площадь смолоносной системы у синильных особей и сеянцев была практически одинаковой и была выше, чем у иматурных и генеративных прививок. В однолетней хвое не прослеживается закономерность изменения анатомических параметров по онтогенетической кривой, наблюдаемой в двух- и трехлетней хвое. Снижение размеров смоляных каналов, как хранилища органических веществ вторичного происхождения в хвое сенильных особей, возможно, связано с уменьшением фотосинтетической активности хвои по мере старения деревьев. Дальнейшие исследования активности фотосинтетических процессов помогут ответить на этот вопрос.

Наши исследования показали, что в трехлетней хвое интенсивность фотосинтеза зависела от возраста маточного дерева. Максимальная скорость поглощения углекислоты отмечена у иматурных прививок, на 15, 10, 28 % ниже у ювенильных, генеративных и сенильных прививок, соответственно (рис. 2). В двухлетней хвое максимальный фотосинтез наблюдался так же у иматурных прививок, но диапазон различий между прививками разного возраста значительно уменьшился. Так, отличия от иматурного варианта составили 8, 8, 17 % у ювенильных, генеративных и сенильных, соответственно. В однолетней хвое различия между вариантами не превышали 6 % и были недостоверными.

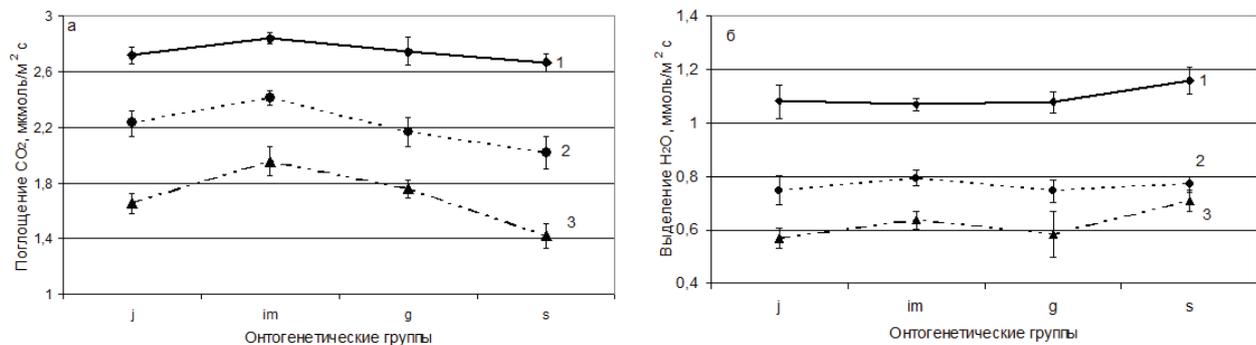


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза (а) и транспирации (б) в хвое *P. sibirica* у деревьев различных онтогенетических состояний. Условные обозначения: см. рис. 1.

Анализ интенсивности транспирации показал, что она уменьшалась с возрастом хвои во всех онтогенетических группах. При этом в одно-, двух- и трехлетней хвое закономерные изменения интенсивности испарения воды от онтогенетического состояния растений не наблюдались. Возможно, это связано с одинаковым возрастом и высотой подвоя и, как следствие, одинаковым водообеспечением хвои.

Известно, что интенсивность фотосинтеза и транспирации зависят от проводимости устьиц. Результаты замера устьичной проводимости показали, что она снижалась с увеличением возраста хвои, но между онтогенетическими группами различия были недостоверны (табл.). Еще одним фактором, влияющим на активность ассимиляции углекислоты, является химическая проводимость, которая характеризует пропускную способность фотохимической системы и ферментативной системы карбоксилирования. По литературным данным, коэффициент корреляции химической проводимости и фотосинтетической активности у древесных пород составлял от 0,69 до 0,96 (Цельникер и др., 1993). Косвенно оценить активность биохимических процессов возможно по концентрации CO₂ в межклетниках; чем ниже концентрация углекислоты в межклетниках, тем выше химическая проводимость. По нашим данным, содержание CO₂ в межклетниках иматурных привоев было заметно ниже, чем у генеративных прививок и практически не отличалось от ювенильных привоев, что свидетельствует о более высокой активности ассимиляции CO₂ в результате биохимических реакций у молодых привоев (табл.). Максимальное содержание CO₂ и следовательно низкая биохимическая активность были отмечены у сенильных привоев в хвое всех возрастов.

Таблица

Устьичная проводимость (C_{cond}) и концентрация углекислоты в межклетниках (C_i) хвои *P. sibirica* у прививок различного онтогенетического возраста

Показатель	Возраст хвои, лет	Онтогенетический возраст привоев			
		j	im	g	s
C_{cond} моль H_2O/m^2 с	1	0,051 ± 0,003	0,052 ± 0,001	0,053 ± 0,002	0,056 ± 0,003
	2	0,035 ± 0,003	0,038 ± 0,001	0,036 ± 0,002	0,036 ± 0,003
	3	0,026 ± 0,002	0,030 ± 0,002	0,025 ± 0,001	0,029 ± 0,002
C_i , мкмоль CO_2 /моль	1	119 ± 5	113 ± 1	127 ± 3	160 ± 8
	2	107 ± 7	106 ± 2	116 ± 3	127 ± 2
	3	95 ± 3	93 ± 1	104 ± 3	131 ± 5

Примеч.: приведены средние значения со стандартной ошибкой.

Таким образом, эпигенетической памяти подвержены морфо-анатомические и физиологические показатели хвои. Этот эффект сохраняется, по крайней мере, до пятилетнего возраста прививки. Различия в скорости ассимиляции углекислоты, предположительно, обусловлены эпигенетически закрепленными характеристиками химической проводимости.

ЛИТЕРАТУРА

- Бендер О. Г.** Особенности развития хвои кедрового сибирского в течение вегетационного периода на верхней границе леса // Антропогенная трансформация горных геосистем (Алтай и Саяны): история, состояние и проблемы: Материалы Всерос. молод. науч. конф. с участием стран СНГ (12–14 марта 2001 г., г. Барнаул). – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2001. – С. 38–41.
- Мокронос А. Т.** Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. В сб.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск. 1978. – С. 5–30.
- Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г.** Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. – М.: Наука, 1993. – 256 с.
- Bond B. J., Czarnomski N., Cooper C., Day M. E., Greenwood M. S.** Developmental decline in height growth in Douglas-fir. *Tree Physiol.*, 2007. – Vol. 27. – P. 441–453.
- Day M. E., Greenwood M. S., White A. S.** Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age // *Tree Physiol.*, 2001. – Vol. 21. – P. 1195–1204.
- Greenwood M. S., Hooper C. A., Hutchison K. W.** Maturation in larch. I. Effect of age on shoot growth, foliar characteristics, and DNA methylation // *Plant Physiol.*, 1989. – Vol. 90. – P. 406–412.
- Greenwood M. S., Ward M. H., Day M. E., Adams S. L., Bond B. J.** Age-related trends in red spruce foliar plasticity in regulation to declining productivity // *Tree Physiol.*, 2008. – Vol. 28. – P. 225–232.
- Hutchison K. W., Sherman C. D., Weber J., Smith S. S., Singer P. B., Greenwood M. S.** Maturation in larch, II. Effects of age on photosynthesis and gene expression in developing foliage // *Plant Physiol.*, 1990. – Vol. 94. – P. 1308–1315.
- Ryan M. G., Yoder B. J.** Hydraulic limits to tree height and tree growth // *BioScience*, 1997. – Vol. 47. – P. 393–414.
- Seymour R. S., Kenefic L.** Influence of age on growth efficiency of *Tsuga canadensis* and *Picea rubens* trees in mixed-species, multiaged northern conifer stands // *Can. J. For. Res.*, 2002. – Vol. 32. – P. 2032–2042.
- Takemoto Y., Greenwood M. S.** Maturation in larch: age-related changes in xylem development in the long-shoot foliage and main stem // *Tree Physiol.*, 1993. – Vol. 13. – P. 253–262.
- Vanderklein D., Martinez-Vilalta J., Lee S., Mencuccini M.** Plant size, not age, regulates growth and gas exchange in grafted Scots pine trees // *Tree Physiol.*, 2007. – Vol. 27. – P. 71–79.