

Изучение роста ствола у гетеропластических прививок кедровых сосен в Красноярской лесостепи

Study of the stem growth of heteroplastic grafts of stone pines in the Krasnoyarsk forest-steppe

Кузнецова Г. В., Астраханцева Н. В.

Kuznetsova G. V., Astrakhanseva N. V.

Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение, г. Красноярск, Россия. E-mails: galva@ksc.krasn.ru; astr_nat@mail.ru

Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. Отмечено изменение радиального роста как привоев сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и европейской (*Pinus cembra* L.), так и подвоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по сравнению с контрольными (не привитыми) деревьями соответствующих видов, что свидетельствовало о взаимном влиянии компонентов прививки друг на друга. Пониженный прирост прививок кедр европейского по сравнению с прививками кедр сибирского, обусловлен их видовыми особенностями. В целом флоэма была более консервативна по строению, чем ксилема и в зоне срастания сохраняла видовую специфику, иногда проявлявшуюся в виде зубчатого сочленения двух типов коры, тогда как в ксилеме в зоне контакта появлялись клетки с промежуточным строением. Изучение сезонной динамики показало, что по сравнению с подвоями сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), привои сосны кедровой быстрее переходили к процессу созревания трахеид, особенно привои кедр сибирского (*P. sibirica* Du Tour), которые также быстрее завершали развитие годичного кольца ксилемы. Сходство некоторых параметров анатомического строения, реакции на климатические условия, синхронизация развития годового кольца у привоя кедр европейского (*P. cembra* L.) с подвоями сосны обыкновенной объясняют более высокую сохранность привоев кедр европейского по сравнению с кедром сибирским.

Ключевые слова. Ксилема, прививки, подвой, привой, сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), сосна кедровая европейская (*Pinus cembra* L.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), флоэма.

Summary. Changes in the radial growth *Pinus sibirica* Du Tour and *Pinus cembra* L. grafts and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) rootstocks were observed in comparison with control (non-grafted) trees of the corresponding species, which indicated the mutual influence of the grafting components on each other. The smaller width of the annual rings in *Pinus cembra* grafts compared to Siberian cedar grafts is due to their species features. In general, the phloem was more conservative in structure than the xylem and in the grafts union zone retained the species characteristics, sometimes manifested in the form of jagged junction of two types of bark, while in the xylem in the union zone were cells with an intermediate structure. The study of seasonal dynamics showed that, in comparison with the rootstocks of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), the scions of Stone pine quickly passed to the process of maturation of tracheids, especially the scions of *Pinus sibirica* Du Tour, which also completed the development of xylem annual ring faster. The similarity of some parameters of the anatomical structure, reactions to climatic conditions, synchronization of the development of the annual ring in the scion of the *P. cembra* with the stock of the Scots pine explain the higher safety of grafts of the *P. cembra* in comparison with the *P. sibirica*.

Key words. Grafts, phloem, *Pinus sibirica* Du Tour, rootstock, scion, Swiss stone pine (*P. cembra* L.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), xylem.

Созданные плантации привитых деревьев хвойных позволяют детально исследовать совместимость и пластичность видов древесных растений, взаимодействие привоя и подвоя, как в месте прививки, так и на уровне всего дерева в целом. Если срастание прививок в первые дни и годы после про-

ведения прививок более-менее изучено (Северова, 1958; Dormling, 1963; Фурст, Богданов, 1976; Кръстев, Протас, 2012; Кръстев и др., 2014; Еремин, Чавчавадзе, 2015; Foti et al., 2018; Świerczyński et al., 2019), то процессы, происходящие у средневозрастных привитых деревьев, в результате которых часть хорошо растущих и плодоносящих прививок начинает проявлять признаки несовместимости с подвоем и погибает, остаются слабо изученными.

Целью данного исследования является изучение процессов, происходящих у взрослых гетеропластических прививок хвойных как непосредственно в зоне контакта привоя и подвоя, так и на некотором удалении от него.

Объектами исследования служили привитые на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) прививки сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и сосны кедровой европейской (*Pinus cembra* L.). Плантации кедровых сосен созданы (кедра европейского в 1963 г., кедра сибирского в 1965 г.) на территории экспериментального опытного хозяйства «Погорельской бор» Института леса (Красноярская лесостепь) лабораторией лесной генетики и селекции под руководством А. И. Ирошникова. В качестве контрольных деревьев взяты не привитые деревья сосны обыкновенной из естественного насаждения и интродуцированные культуры сосны кедровой сибирской, произрастающие в сходных экологических и климатических условиях с привитыми деревьями.

На начальном этапе работы с использованием методов дендрохронологии проведен сравнительный анализ сходства и различия формирования годичных колец у гетеропластических прививок *P. sibirica*, *P. cembra* L. и их подвоя *P. sylvestris* L. в условиях Красноярской лесостепи. Сравнительный анализ роста и формирования годичных колец в течение 15 лет у 30-летних гетеропластических прививок кедровых сосен, показал, что каждый компонент прививки сохранял свой темп роста и развития, обусловленный материнским генотипом (Кузнецова, 2007). Выявлено, что прививка усиливает радиальный рост как у привоев обоих видов кедровых сосен и подвоя у кедра сибирского по сравнению с контрольными (не привитыми) деревьями соответствующих видов, что свидетельствует о взаимном положительном влиянии компонентов прививки друг на друга (рис. 1). Пониженный прирост прививок кедра европейского по сравнению с прививками кедра сибирского, обусловлен их видовыми особенностями. Наиболее позднее наступление вегетации у прививок кедра европейского задерживало наступление периода активного роста подвоя сосны обыкновенной (Antonova, Stasova, 1993). Климатическая реакция подвоев сосны обыкновенной аналогична реакции не привитых деревьев, при которой индексы прироста положительно коррелируют с температурой (Дарикова и др., 2013). В отличие от подвоев, привои кедра сибирского и кедра европейского имеют более сложную реакцию на климатические факторы.

Выявлено, что прививки кедра сибирского представляют собой модель, демонстрирующую адаптивные возможности в условиях данного региона, тогда как прививки интродуцированных деревьев кедра европейского – приспособленных к условиям достаточного влагообеспечения и более позднему старту в сезонном росте отражают проявления региональных адаптационных механизмов. Кедр европейский в условиях резко континентального климата, учитывая особенности места его происхождения (Карпаты) малочувствителен к изменениям внешних факторов, на что указывает величина коэф-

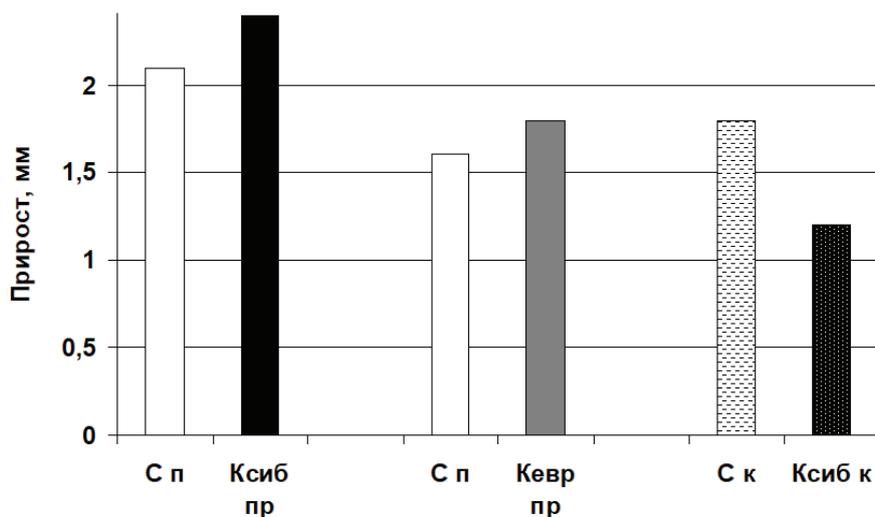


Рис. 1. Средняя ширина годичного кольца (мм) у привоев (пр) сосны кедровой сибирской (Ксиб) и европейской (Кевр), подвоев (п) сосны обыкновенной (С) и контрольных (к) не привитых деревьев кедра сибирского и сосны обыкновенной в 30-летнем возрасте.

фициента чувствительности (Дарикова и др., 2013). Климатический отклик привоя кедр европейского очень сходен с привоем кедр сибирского. И это показывает, что подавленный прирост кедр европейского не связан с климатическими факторами, а наблюдаемый эффект обусловлен влиянием внутренних факторов, в частности генотипа привоя.

Ретроспективный анализ роста зрелых привойных деревьев (возраст прививок более 50 лет) выявил, что прививки кедровых сосен проявляют хорошую совместимость и согласованность с подвоем *P. sylvestris* до определенного возраста. Постепенная гибель привитых деревьев кедровых сосен с увеличением возраста (у *P. sibirica* после 25 лет, у *P. cembra* после 40 лет), может быть связана с влиянием генотипических факторов взаимодействия компонентов прививки друг на друга. В результате проведенных исследований радиального роста по ширине годичных колец прививок кедр сибирского и кедр европейского выявлено, что одной из причин несовместимости привоя и подвоя является разница в скоростях радиального роста, которая приводит к разрушению зоны контакта и гибели деревьев.

Для лучшего понимания процессов, влияющих на совместимость привоя и подвоя, исследовали изменение анатомических характеристик тканей привоя кедр сибирского и кедр европейского и тканей подвоя – сосны обыкновенной в ходе вегетации. Образцы брали трижды – в периоды интенсивного развития ранних и поздних трахеид и в самом начале роста годичного кольца ксилемы. Высечки брали с северной стороны ствола примерно в 20-ти см выше и ниже зоны срастания, и однократно в месте срастания.

Во всех вариантах прививки с привоем кедр сибирского выявлен горизонтальный разлом в месте срастания компонентов прививки, где поверхность ствола имела волнообразный вид. Появление разлома у прививок кедр европейского в месте срастания зафиксировано только у двух деревьев. У прививок кедр сибирского отмечены очень крупные смоляные карманы, чаще они расположены сразу под местом срастания на подвое сосны обыкновенной, но встречаются и в привое. Вначале такие карманы прикрыты коркой, но с растрескиванием коры становятся заметными. У прививок кедр европейского смоляные карманы у подвоя встречаются, но в отличие от вариантов с кедром сибирским, расположены значительно ниже места срастания компонентов прививки.

Проведенный анатомический анализ выявил, что подвои сосны обыкновенной отличались от привоев кедровых сосен по ряду параметров. Форма кристаллов оксалата кальция во флоэме сосны длинно-призматическая (стилоиды), у кедров коротко-призматическая, почти кубическая, удлиненные кристаллы крайне редки и встречались только у кедр европейского. Для коры кедров характерно развитие каменистой пробки, толщина слоя которой обычно снижалась в зоне срастания. В древесине сосны обыкновенной стенки лучевых трахеид с зубчатыми выростами, а у кедровых сосен стенки гладкие, у сосны на полях перекреста оконцевые поры, а у кедровых сосен пиноидные. По рядности лучевых трахеид кедр европейский оказался ближе к сосне обыкновенной, чем кедр сибирский, так как у кедр сибирского древесинные лучи были окаймлены одним, крайне редко двумя рядами, а у европейского, как и у сосны, 1-3 (иногда более) рядами лучевых трахеид. В целом флоэма была более консервативна по строению,

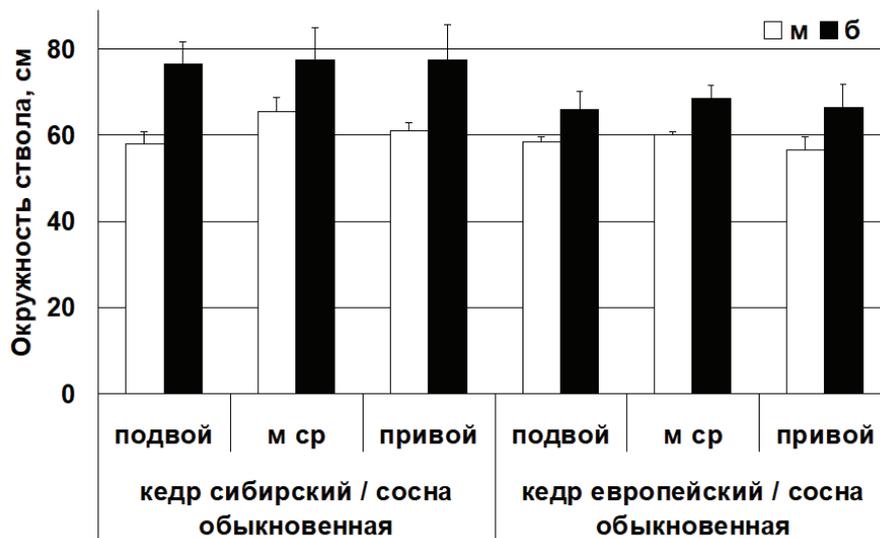


Рис. 2. Окружность ствола в месте срастания прививок (м ср), в 20 см ниже (подвой) и в 20 см выше (привой) места срастания (м ср) у деревьев с малыми (Пр м) и большими (Пр б) приростами ксилемы в вариантах с прививками кедр сибирского и кедр европейского на сосну обыкновенную.

но развитие каменистой пробки, толщина слоя которой обычно снижалась в зоне срастания. В древесине сосны обыкновенной стенки лучевых трахеид с зубчатыми выростами, а у кедровых сосен стенки гладкие, у сосны на полях перекреста оконцевые поры, а у кедровых сосен пиноидные. По рядности лучевых трахеид кедр европейский оказался ближе к сосне обыкновенной, чем кедр сибирский, так как у кедр сибирского древесинные лучи были окаймлены одним, крайне редко двумя рядами, а у европейского, как и у сосны, 1-3 (иногда более) рядами лучевых трахеид. В целом флоэма была более консервативна по строению,

чем ксилема и в зоне срастания сохраняла видовую специфику, иногда проявлявшуюся в виде зубчатого сочленения двух типов коры, тогда как в ксилеме в зоне контакта появлялись клетки с промежуточным строением. При приближении к месту срастания со стороны подвоя сосны обыкновенной помимо оконцевых пор на полях перекреста всё чаще встречались пиноидные поры, выросты на внутренней поверхности лучевых трахеид сглаживались, уменьшалась рядность лучевых трахеид, со стороны привоя кедр сибирского и европейского росло число оконцевых пор, встречались небольшие выросты на внутренней поверхности лучевых трахеид. В зоне срастания наблюдались древесинные лучи с одной стороны окаймленные лучевыми трахеидами с гладкими стенками, с другой стороны луча – с зубчатыми стенками. Также были лучи окаймленные только с одной стороны или вовсе без лучевых трахеид. Для зоны срастания характерно увеличение степени паренхиматизации тканей, особенно при снижении приростов ксилемы. Увеличение паренхиматизации и числа смоляных ходов в зоне срастания отмечал В. М. Еремин (Еремин, Чавчавадзе, 2015) у 10–20-летних прививок хвойных. Таким образом, данные тенденции сохраняются на протяжении десятилетий и усиливаются при сокращении приростов и формировании наплывов.

Так как изучаемые привитые деревья отличались по приростам ксилемы как внутри годичного кольца, так и между особями, деревья разбили на две группы – с малыми и с большими приростами ксилемы в 2018 г. (в высечках не всегда были более старые слои). Привои в группах в вариантах с прививками кедр сибирского на сосну обыкновенную отличались между собой в 3,5 раза, подвой в 5 раз, как по числу клеток, так и по ширине слоя ксилемы 2018 г. В вариантах с прививками кедр европейского различия были меньше – примерно в два раза. Отличия по окружности ствола были не столь существенные (рис. 2). Установлено, что у деревьев с малыми приростами ксилемы число годичных слоев в лубе, как и толщина луба, резко сокращалось в зоне срастания, что указывает на нарушение транспортных потоков во флоэме (рис. 3).

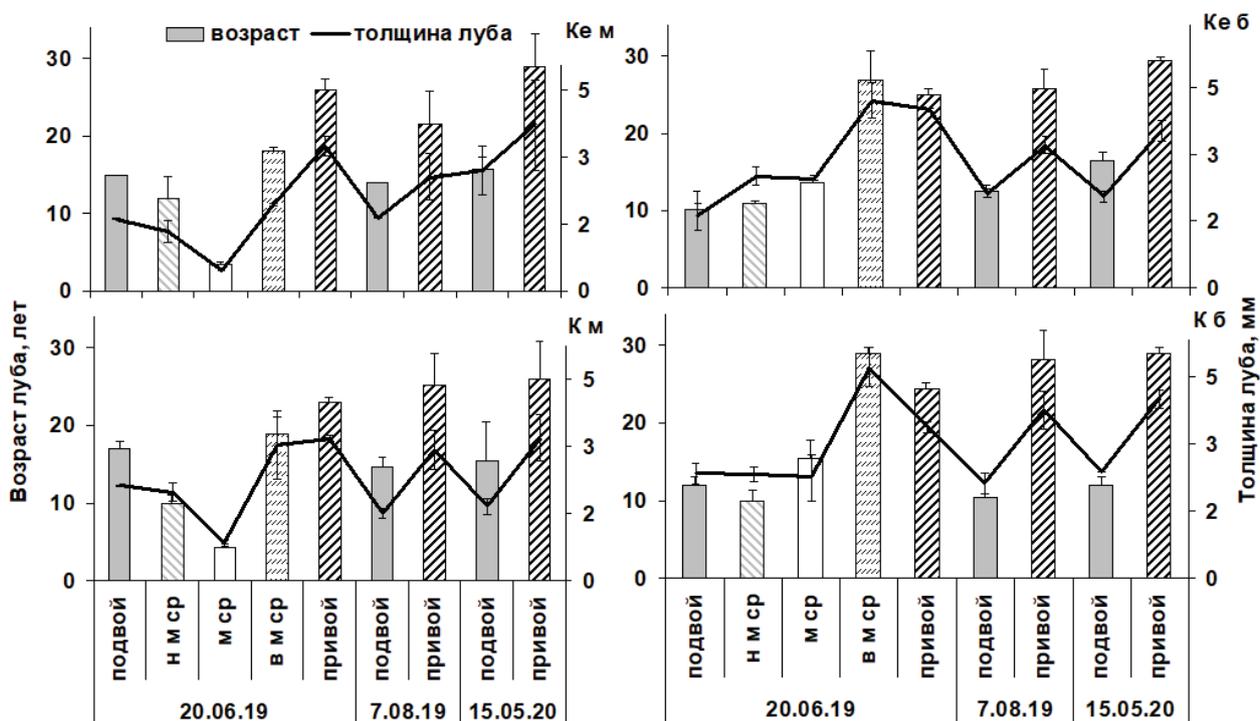


Рис. 3. Возраст (число годичных слоев) и толщина луба в вариантах с прививками кедр сибирского (К) и кедр европейского (Ке) на сосну обыкновенную в группах с малыми (м) и большими (б) приростами ксилемы. Подвой – исследовали ткани ствола в 20 см ниже места срастания прививок, под м ср – подвой ниже места срастания на 1 см, м ср – исследовали ткани в месте срастания привоя и подвоя, над м ср – привой выше места срастания на 1 см, привой – ткани привоя в 20 см выше места срастания.

Изучение динамики приростов ксилемы и флоэмы привоя и подвоя показало, что кедровые сосны даже при равном количестве образованных клеток быстрее переходят к процессу созревания тра-

хеид, чем сосна обыкновенная, особенно кедр сибирский. Он же быстрее завершает развитие годовичного кольца ксилемы. В 2019 г. в течение вегетации было относительно сухо и жарко, образование клеток ксилемы у кедра сибирского практически прекратилось к 20 июня, у кедра европейского и у подвоя во всех вариантах продолжали образовываться клетки поздней ксилемы, поэтому приросты ксилемы в 2019 г. у сосны были сопоставимы или немного превосходили приросты 2018 г., у кедровых сосен были ниже, чем в 2018 г. Приросты ксилемы у подвоя и привоя в 2019 г. сблизились, хотя ранее привой превосходил подвой.

Анализ развития клеток флоэмы и ксилемы показал разную динамику роста и развития прикамбиальных тканей в зоне срастания и на незначительном удалении от неё (на 1 см), что указывает на различие в работе генов. Различия проявились не только в количестве образованных клеток и их размерах, но и в прохождении ими стадий развития. Различия в вариантах с кедром сибирским были выражены сильнее, чем с прививками кедра европейского. В зоне срастания обычно наблюдалось увеличение приростов ксилемы и формирование наплыва, хорошо выраженного у привоев кедра сибирского. У последнего на радиальных срезах сердцевинные лучи в этой зоне расположены не перпендикулярно, а под углом к осевым трахеидам. При увеличении наплыва возрастало поверхностное натяжение, приводящее к появлению горизонтальных трещин коры в месте срастания и глубокой закладке феллогена в вариантах с малыми приростами. Из-за нарушения транспортной функции флоэмы на одних участках подвоя запускался механизм образования смоляных карманов, соответственно эти участки выпадали из зоны проведения, а для компенсации ускорялся рост на других участках, что привело к появлению волнистости поверхности ствола. Так как проблема с транспортом этим не решается, к выпавшим участкам добавляются новые, что в конечном итоге приведет к эффекту окольцовывания и гибели дерева. Эти процессы протекают тем быстрее, чем больше различия между привоем и подвоем в образовании, развитии и реакции годовичного кольца на погодные условия.

Сходство некоторых параметров анатомического строения, реакции на климатические условия, синхронизация развития годовичного кольца у привоя кедра европейского с подвоем сосны обыкновенной объясняют более высокую устойчивость совместности компонентов прививки у кедра европейского по сравнению с кедром сибирским, что частично объясняет более позднее (после 40 лет) проявление несовместности. Результаты, полученные в ходе выполненных исследований, выявили, что усиление деструктивных процессов в зоне срастания с возрастом ограничивает долговечность прививок.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, Правительством Красноярского края и Краевым фондом науки в рамках научного проекта № 19-44-240005, проекта № 20-05-00540

ЛИТЕРАТУРА

Дарикова Ю. А., Ваганов Е. А., Кузнецова Г. В., Грачев А. М. Радиальный рост прививок кедровых сосен (Pinaceae) в условиях красноярской лесостепи // Журнал Сибирского федерального университета. Биология, 2013. – № 1. – С. 3–17.

Еремин В. М., Чавчавадзе Е. С. Анатомия вегетативных органов Сосновых (Pinaceae Lindl.). – Брест, 2015. – 692 с.

Кръстев М. Т., Бондорица И. А., Протас С. А. Биологические основы прививки древесных растений при интродукции. – М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2014. – 164 с.

Кръстев М. Т., Протас С. А. Анатомия прививки некоторых хвойных растений, выполненной способом врасщеп // Бюллетень Главного ботанического сада, 2012. – № 2. – С. 64–67.

Кузнецова Г. В. Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в красноярской лесостепи // Хвойные бо-реальной зоны, 2007. – № 2–3. – С. 217–224.

Северова А. И. Вегетативное размножение хвойных древесных пород. – М.: Гослесбуиздат, 1958. – 143 с.

Фурст Г. Г., Богданов Б. Раневые реакции тканей секреторной системы коры в прививках сосны румелийской на сосну обыкновенную // Лесоведение, 1976. – Т. 5–6, № 3. – С. 74–83.

Antonova G. F., Stasova V. V. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems // Trees – struct. and funct., 1993. – Vol. 7, № 4. – P. 214–219.

Dormling I. Anatomical and histological examinations of the union of scion and stock in grafts of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Studia Forestalia Suecica, 1963. – Vol. 13. – 136 pp. URL: <https://pub.epsilon.slu.se/12739/1/SFS013.pdf>

Foti D., Passialis C., Voulgaridis E., Skaltsoyiannes A., Tsaktsira M. Wood density and tracheid length of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) grafts in relation to cambium age and growth rate // J. For. Sci., 2018. – Vol. 64, № 3. – P. 101–107. DOI: 10.17221/127/2017-JFS

Świerczyński S., Kolański M., Urbaniak M., Stachowiak A., Rybus-Zajac M. Influence of rootstock and grafting method on the grafts success and growth of *Cedrus deodara* (Roxb. ex Lamb.) ‘Karl Fuchs’ plants. // Acta Scientiarum Polonorum - Hortorum Cultus, 2019. – Vol. 18, № 5. – P. 63–72.