

## Ауксины и ингибиторы в прикамбиальных тканях лиственницы разной интенсивности роста

*Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР*

Основная цель лесоводства — получение древесины в более короткие сроки. В связи с этим актуальной проблемой является изучение физиологического потенциала древесных растений, возможностей повышения их продуктивности. Известно, что деревья в насаждениях не однородны по интенсивности роста. Интересно изучение корреляций быстроты роста отдельных особей при фенотипическом отборе с их физиологическими свойствами. Такое изучение проводится в Ин-те леса и древесины в однородных условиях питомника и лесной школы лаборатории селекции в относительно равных условиях среды. Здесь в пределах потомства отдельных деревьев лиственницы сибирской были отобраны группы особей, отличающиеся от среднего по интенсивности роста в высоту: быстрорастущие, превышающие среднее дерево на 1,5—2 среднеквадратичных отклонения и, медленно растущие (меньше среднего на 1,5—2 δ). Отличия в росте отдельных особей

обусловлены различными комбинациями в гетерозиготе при терекрестном опылении.

Большой интерес представляет изучение веществ, способствующих более активной деятельности камбия, производству клеток ксилемы и флоэмы. В настоящем сообщении предлагаются материалы по исследованию ауксинов и ингибиторов в прикамбиальных тканях лиственницы сибирской в возрасте 3—8 лет.

По средним наблюдениям распускание хвои у лиственницы в районе Красноярска наблюдается в первой декаде мая (3—12), начало камбиальной деятельности — через 2—3 недели после раскрытия почек, но до роста латеральных и апикальных побегов. Прирост побегов начинался на 3—4 недели позже распускания хвои и примерно через 7—10 дней после начала деятельности камбия. Рост побегов прекращался в первой декаде августа, к концу августа — началу сентября наблюдалось постепенное расцветивание хвои. Уже в начале августа прикамбиальные ткани делались менее обводненными, сильно одревесневшими и сбор их представлял большие трудности.

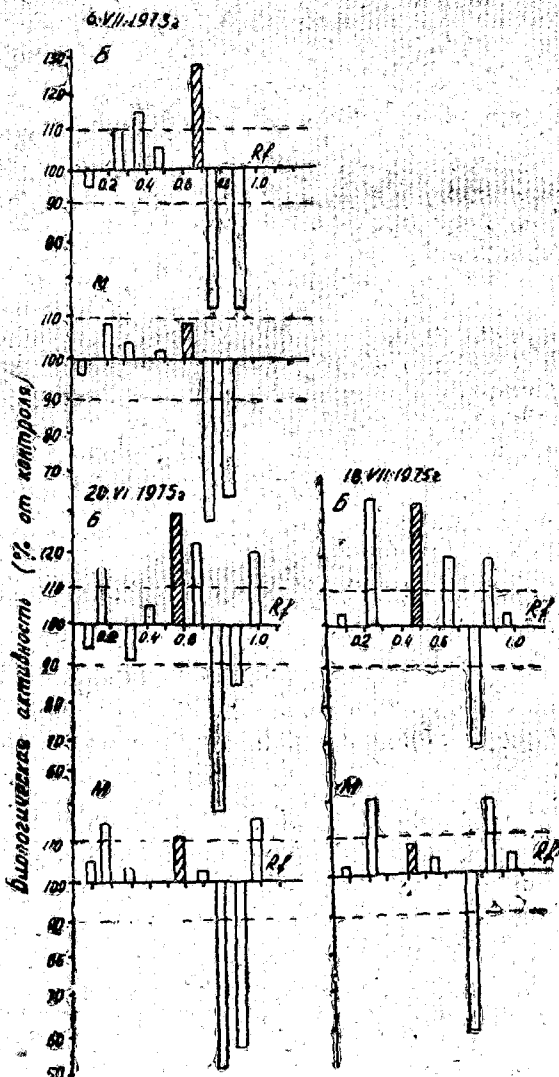
Т а б л и ц а 1

Высоты и диаметры лиственниц разной интенсивности роста

Год наблюдения	Показатели, см	Категории роста		Точность опыта	Достоверность различия
		быстрорастущие	медленнорастущие		
1973	Высота	238±5,0	124±3,0	2,3	19,6
	Диаметр у корневой шейки	3,2±0,1	1,62±0,05	3,1	8,4
1975	Высота	313±6,1	161±2,8	5,7	3,1
	Диаметр у корневой шейки	4,57±0,32	2,23±0,11	5,8	3,2

Изучение ауксинов и ингибиторов производилось преимущественно в первую половину вегетации, когда камбий наиболее активен и можно собрать достаточное количество материала для анализа. Прикамбиальные ткани собирались после отделения коры от древесины легким соскабливанием молодых плохо дифференцированных клеток. Ауксины и ингибиторы определялись по методике В. И. Кефели, Р. Х. Турецкой и др. [1] с биотестом на отрезках колеоптилей пшеницы.

В начале июля 1973 г. на хроматограммах обнаружено по 7 веществ (рисунок). Разницы в количестве пятен у быстро-



Биологическая активность ауксинов и ингибиторов у листовенницы сибирской разной интенсивности роста (заштрихована  $\beta$ -индолилуксусная кислота): Б—быстрорастущие, М—медленно растущие

растущих и медленнорастущих экземпляров не отмечено, однако биологическая активность их отличалась. Так, в зоне с  $R_f$  0,67 обнаружен ауксин, имеющий значительную биологическую активность, дающий свечение в ультрафиолетовом (УФ) свете и цветные реакции, сходные с  $\beta$ -индолилуксусной кислотой (ИУК). Стимулирующая активность была выше у быстрораствующих экземпляров (128% от контроля по сравнению с 110% у медленнорастущих). Биометрическая обработка данных (табл. 2) показала достоверность этого различия. В зоне с  $R_f$  0,78 и 0,86 обнаружено 2 ингибитора. Активность первого из них была несколько больше у медленнорастущих экземпляров. Однако разница статистически не достоверна. Зона ингибиции по  $R_f$  сходна с зоной расположения абсцизовой кислоты (АБК).

В 1975 г. было взято 2 срока: период, предшествующий максимуму нарастания верхушечного побега — 20 июня и время, предшествующее затуханию роста — 18 июля. В первый срок в прикамбиальных тканях быстрораствующих и медленнорастущих лиственниц обнаружено 8—9 эфирорастворимых веществ (см. рисунок), качественно не отличающихся у лиственниц разной интенсивности роста, однако имеющих разную биологическую активность. Из них 3 ауксина с  $R_f$  0,55; 0,70 и 0,98 показали положительные цветные реакции на индолы. Первое соединение по  $R_f$ , свечению в УФ-свете, цветным реакциям совпадало с ИУК, второе не идентифицировано, третье — с  $\beta$ -индолилацетонитрилом. Биологическая активность этих веществ выше у быстрораствующих экземпляров (см. рисунок). Биометрическая обработка данных показала (табл. 2); что имеются достоверные различия по биологической активности у вещества  $R_f$  0,55 (предположительно ИУК). Биологическая активность ауксина с  $R_f$  0,7 выше у быстрораствующих экземпляров (более чем трехкратное превышение точности опыта достоверно без подсчета [2]). Разница не достоверна у ауксина с  $R_f$  0,98, сходного с индолилацетонитрилом.

В зоне с  $R_f$  0,8—0,9 обнаружено 2 ингибитора. У одного из них с  $R_f$  0,89 ингибиторная активность была больше у медленнорастущих лиственниц (54% от контроля по сравнению с 80% у быстрораствующих). Разница статистически достоверна (табл. 2).

В срок 18 июля у лиственниц обнаружено меньше компонентов (6—7), чем в предыдущий период (см. рисунок). Среди них обращает на себя внимание ауксин, сходный с ИУК ( $R_f$  0,45—50), а также комплекс веществ в зоне  $\beta$ -ингибито-

Биометрическая обработка данных по биотестам

Дата определения	Rf пятна	Средняя длина* колеоптилий пшеницы и отклонение		Точность опыта	Достоверность различия
		быстрорастущие	медленнорастущие		
6.VII.1973	0,67	1,41 ± 0,03	1,27 ± 0,03	2,5	3,2
	0,78	1,06 ± 0,02	1,0 ± 0,02	2,4	1,8
	0,55	1,45 ± 0,04	1,29 ± 0,03	2,6	3,2
20.VI.1975	0,89	0,91 ± 0,02	0,80 ± 0,01	2,0	5,2

ра. Первое соединение имело биологическую активность 134% у быстрорастущих экзепляров и 110% — у медленнорастущих. Мы выделили вещества, сходные с  $\beta$ -индолилуксусной и абсцизовой кислотами. Предполагаемые пятна были вырезаны, накоплены, элюированы этанолом, нанесены на бумажные и тонкослойные хроматограммы (пластинки Силуфол — UV—254) совместно с метчиком и разогнаны в разных системах растворителей.

Таблица 3

Идентификация ИУК и АБК в прикамбиальных тканях листовницы

Система растворителей	Rf метчика	Rf вещества из листовницы
<b><math>\beta</math>-Индолилуксусная кислота</b>		
Изопропанол : аммиак : вода (10:1:1)	0,48	0,50
Изопропанол : вода (8:1)	0,50	0,55
Бутанол : этанол : вода (1 : 1 : 2)	0,83	0,85
Бутанол:уксусная кислота : вода (40:12:28)	0,82	0,86
<b>Абсцизовая кислота</b>		
Изопропанол : аммиак : вода (10:1:1)	0,72	0,75
Бутанол : уксусная кислота : вода (40:12:28)	0,90	0,87
Изопропанол : аммиак : бутанол : вода (6:1:2:2)	0,60	0,58
Бензол : этилацетат : уксусная кислота (70:30:5)	0,31	0,32

Как видно из табл. 3, разгонка выделенных веществ в разных системах растворителей подтвердила идентичность их ИУК и АБК. Ранее последнее вещество было идентифициро-

вано нами во всех вегетативных органах лиственницы путем снятия спектра и тестов [3].

Проведенные исследования показали, что начало камбиальной деятельности у лиственницы наступает после раскрытия листовых почек. Вероятно, ауксины, образующиеся в нарастающей хвое, индуцируют деятельность камбия, что подтверждается и многочисленными литературными данными. Однако набухание листовых почек и их развертывание у лиственницы начинается с нижних ветвей, следовательно, участие метаболитов, поступающих из корней, немаловажно. Веществам же, образующимся в кроне, принадлежит решающая роль. В подтверждение этого мы проделали известный опыт с кольцеванием молодого стволика: кольцо коры шириною 0,5 см снималось окулировочным ножом. Диаметр стволика выше места кольцевания на протяжении 1—1,5 м был в 1,5 раза больше, чем ниже места кольцевания. Это объясняется прекращением оттока ауксинов сверху вниз. Гормональные вещества, способствующие росту дерева в толщину, образуются в верхней наиболее деятельной и освещенной части кроны. Об этом говорят многочисленные наблюдения. Так, обрезка нижней части кроны у большинства хвойных и лиственных пород не вызывает снижения прироста по диаметру. Удаление 1/2 части деятельной хвои уменьшает прирост дерева в толщину. В последнем случае уменьшается фотосинтезирующая масса хвои; гармонические вещества, образующиеся в ней, играют также немаловажную роль. Более значительное отложение киселемных элементов у быстрорастущих лиственниц можно объяснить тем, что крона у них больше.

Известно также, что отложение камбиальных производных неравномерно по всему цилиндру ствола дерева. От этого зависит сбежистость стволов. Она сильнее у деревьев, растущих на свободе и имеющих крону по всей протяженности ствола. В результате более равномерного распределения ауксинов по стволу и их оттока идет и равномерное отложение киселемных элементов. У деревьев, растущих в насаждении, чаще всего деятельная крона сохраняется в верхней их части (что характерно для хвойных). В этом случае базипетальный транспорт ауксинов замедлен ввиду значительного расстояния до основания, а также меньшей прогреваемости стволов. При этом наблюдается неравномерное отложение элементов древесины (оно выше в верхней части ствола, где имеется крона) и стволы приближаются к форме цилиндра.

Таким образом, наши исследования показали, что в прикамбиальных тканях лиственницы в период интенсивного роста побега и активной деятельности камбиальных клеток количество эфирорастворимых ростовых веществ больше по сравнению с последующими сроками. По количеству компонентов и их качественному составу различия между быстрорастущими и медленно растущими лиственницами незначительны. Более интенсивный рост по диаметру крупномерных деревьев обусловлен большей активностью ауксинов и меньшей — ингибиторов. Главное место среди ауксинов принадлежит  $\beta$ -индолилуксусной кислоте, другие индольные ауксины имели меньшую активность. Среди комплекса веществ — ингибиторов в прикамбиальных тканях лиственницы — идентифицирована абсцизовая кислота. Ауксины образуются в основном в верхней наиболее активной части кроны и движутся базипетально. Более сильное развитие кроны у быстрорастущих экземпляров лиственницы ведет к большому отложению у них киселемных элементов, что обуславливает соответствующую их продуктивность.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Кефели В. И., Турецкая Р. Х., Коф Э. М. и др. Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале. — В сб.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., «Наука», 1973, с. 7—21.
2. Вознесенский В. Л. Первичная обработка экспериментальных данных, Л., «Наука», 1969, 83 с.
3. Федорова А. И., Гагулаева А. П., Молокова Н. И. Изучение абсцизовой кислоты у лиственницы сибирской в связи с интенсивностью ее роста. — Физиол. растений, 1976, т. 23, вып. 1, с. 80—88.
4. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.—Л., Гослесбумиздат, 1949, 456 с.