

ФОРМИРОВАНИЕ ГОДИЧНОГО СЛОЯ ФЛОЭМЫ В СТВОЛАХ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ

© Г.Ф. Антонова, В.В. Стасова
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

УДК 630 x 17:582.475.2

Изучали формирование годичного слоя флоэмы в стволах лиственницы сибирской, отмечая динамику активности делений камбиальных инициалов по производству ситовидных элементов и продолжительность их дифференциации. Показано, что максимумы производства флоэмных и ксилемных клеток могут либо совпадать, либо не совпадать по времени сезона, тогда как активность процесса дифференциации этих производных камбия всегда находятся в противофазе. Рассмотрена динамика накопления крахмальных зерен в структурных элементах флоэмы.

Developing the annual phloem layer in *larix sibirica* stems has been studied with special attention to the cambial initials mitosis dynamics (in terms of producing the cribiform elements and duration of their differentiation) has been studied. It is shown that maximums of phloem and xylom cell production may either concur each other or not, though the activeness of these cambial product differentiation processes are always in antiphase. The dynamics of starch grain storage in phloem structural elements is investigated.

Введение

В большинстве работ, посвященных изучению транспортной системы растений, рассматриваются структурно-функциональные

особенности ее организации, даются анатомические характеристики структур, их специализация и изменение под влиянием различных факторов (1 -13). Реже затрагиваются

вопросы сезонного развития элементов вторичной флоэмы хвойных как транспортной системы (14-15). В. Голиновским (14) была изучена анатомическая структура тканей коры пихты (*Abies alba* Mill.) и особое внимание было обращено на формирование элементов вторичной флоэмы, изменения, происходящие во флоэме, период ее функциональности. Н. Кутша с соавторами (15) приводят результаты наблюдений за сезонными изменениями камбия и его производных в пихте бальзамической (*Abies balsamea* L. Mill.). Ультраструктурные изменения при дифференциации клеток вторичной флоэмы *Pinus strobus* рассматриваются в работе (1).

Изучая формирование ксилемы лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb), рост и развитие трахеид, ее главных структурных составляющих, и их производство камбием (16, 17), мы проследили одновременно за образованием и дифференциацией флоэмных элементов, обеспечивающих дальний транспорт веществ, в стволах лиственницы сибирской. В этой статье представлены данные этих наблюдений.

Материалы и методы

Наблюдения проводили на 10-ти 50-60 летних деревьях, растущих в лиственнично-сосновом древостое в лесостепной зоне Сибири (Красноярский край). Деревья выбирали по количеству клеток в годичных слоях ксилемы двух предыдущих сезонов, выбраковывая стволы с выпадающими значениями среднего количества трахеид в радиальном ряду и наличием реакционной древесины. Такой подход позволил собрать репрезентативный по отношению к внутреннему развитию тканей дерева материал и, следовательно, избежать индивидуальной изменчивости.

Образцы тканей, содержащих зрелую флоэму, формирующуюся флоэму (лептом), камбиальную зону, развивающуюся ксилему и зрелую древесину собирали через 10 дней в течение 2-х вегетационных периодов. Образцы выкалывали с помощью специального долота по окружности ствола при среднем уровне отбора 1.3 м, избегая эффекта окольцовывания. Расстояние между точками отбора было не менее 15 см. Диаметр образца составлял 0.8 см. Образцы нумеровали в соответствии с номером дерева и сразу помещали в фиксатор (формалин - уксусная кислота - этанол). Срезы окрашивали крезильовым прочным фиолетовым (0.5 % водный раствор) (18) и заключали в глицерин или глицерин-желатину. На срезах (2 на каждый образец) в восьми радиальных рядах определяли общее количество клеток в камбиальной зоне, включая флоэмные и ксилемные производные камбия, количество ситовидных клеток формирующегося слоя проводящей флоэмы, радиальный размер ситовидных клеток, состояние и количество клеток флоэмы предыдущих годичных слоев. Дифференцирующиеся и зрелые ситовидные элементы различали по

изменению состояния цитоплазмы. Зрелой флоэмой считали клетки, у которых цитоплазма становилась по сравнению с предыдущим ее состоянием более светлой и прозрачной, а клеточные оболочки приобретали постоянную (и одинаковую для обеих сторон клетки) толщину.

При оценке числа делений камбиальных инициалей в сторону флоэмы в отдельные периоды вегетации ориентировались на наблюдения Ньюмена (19), согласно которым одно исходное деление камбиальной инициали дает в конечном итоге или 2 ситовидных элемента или 4 ксилемных клетки. Эти наблюдения были сделаны для *Pinus radiata* D. Дон и послужили А. Махмуду (20) основой для расчета камбиальной активности. Изучая формирование и развитие ксилемы в лиственнице, мы также наблюдали в камбиальной зоне со стороны ксилемы "группы четырех" клеток, объединенных утолщенной оболочкой и появившихся как результат деления сначала инициали, затем материнской и потом дочерних ксилемных клеток. Флоэмные ситовидные клетки являются результатом двух последовательных делений сначала камбиальной инициали, а затем материнской флоэмной производной камбия.

Кроме указанных, проводили наблюдения за распределением и состоянием крахмальных зерен в проводящей флоэме и соседних тканях.

Результаты и обсуждение. После пробуждения камбия сначала начинают формироваться флоэмные элементы. Это вызывается необходимостью обеспечения оттока ассимилятов. Первыми структурными единицами формирующейся транспортной системы текущего года становятся перезимовавшие ситовидные клетки, образованные в предыдущем сезоне в результате деления материнских клеток флоэмы. С активизацией камбия, которая фиксируется по набуханию клеток в камбиальной зоне, находящиеся в частично дифференцированном состоянии ситовидные клетки (один-два слоя) начинают расширяться и после завершения дифференциации становятся проводящими элементами. Расширение таких перезимовавших флоэмных производных камбия наблюдалось ранее при формировании флоэмы в побегах и стволах пихты (14, 15).

Первые деления камбиальных инициалей в каждом из сезонов также проходили в сторону флоэмы и наблюдались в лиственнице во второй декаде мая. Образование двух-трех слоев флоэмных элементов отмечалось у *Pinus strobus* L. перед появлением ксилемных клеток текущего года (21). Первые деления в сторону ксилемы в лиственнице наблюдались либо в третьей декаде мая, либо в первой декаде июня, отставая по времени от возникновения новых флоэмных элементов на 10 -20 дней в зависимости от условий сезона.

В таблице 1 представлены данные количества делений камбиальных инициалей в сторону ксилемы и в сторону флоэмы.

В первый сезон наибольшая частота производства ситовидных клеток отмечалась в первой, во втором сезоне - во второй декаде июня, что было вызвано различием в погодных условиях. Второй вегетационный сезон отличался низкими температурами в начале июня. Тем не менее, низкие температуры июня, частые в регионе в этот период вегетации, не препятствуют делениям веретеновидных инициалей в сторону флоэмы. Известно, что при низких температурах повышается содержание сахарозы (22), и сахароза, по мнению А. Н. Курсанова, является индуктором закладки проводящих элементов (4). Кроме того, при низких (2-5 °C) температурах снижается уровень ауксина в растениях (23, 24),

подавляется транспорт ИУК (25), резко увеличивается активность ИУК-оксидазы (26). Все это ведет к повышению отношения сахара/ауксин, а высокое значение отношения стимулирует деление инициалей в сторону флоэмы (27, 28). Учитывая эти данные можно, по-видимому, говорить о температурной регуляции направленности делений камбиальных инициалей.

Подтверждением этому предположению служит также факт увеличения отношения клеток флоэмы/ксилемы в стволах лиственницы даурской и Гмелина, растущих в северных районах по сравнению с южными популяциями, а также в разных видах сосны и ели (10, 11).

Таблица 1 - Количество делений камбиальных инициалей за вегетационные периоды

Деление камбиальных инициалей со стороны	Годы и даты наблюдений								
	1979								
	23/V	1/VI	11/VI	21. VI	30/VI	10/VII	20/VII	30/VII	10/VIII
флоэмы	0.8	0.3	1.6	0.8	0.95	0.3	0.5	0.65	.
ксилемы	.	1.0	1.8	2.2	2.6	1.5	0.6	1.2	.
	1980								
	20/V	30/V	10/VI	20/VI	30/VI	10/VII	22/VII	5/VIII	15/III
флоэмы	0.7	1.0	0.3	1.87	0.94	0.35	0.444	0.39	-
ксилемы	-	-	0.84	2.42	1.2	1.0	1.3	1.6	-

Л.А. Лебеденко (29), наблюдавшая за делениями в камбиальной зоне 35-летних деревьев лиственницы, растущей в Карелии, отмечала учащение митозов в камбиальных производных со стороны луба во второй декаде июня, тогда как начало митозов в зоне камбия наблюдалось с конца апреля.

Заканчивалось формирование проводящей системы в стволах лиственницы, растущей в Сибири, в зависимости от внешних условий в третьей декаде июля либо в начале августа, хотя большая часть (63% и 74%) ситовидных клеток текущего года образовалась к концу июня.

Завершение формирования ситовидных элементов флоэмы текущего года совпадает с окончанием роста побегов. У лиственницы это наблюдается в конце июля - начале августа. Таким образом, стратегия развития транспортной системы направлена на подготовку к переносу большего количества ассимилятов к моменту их поступления от полностью функционирующего ассимиляционного аппарата. Установлено, что при росте побегов текущего года до 60-70% ассимилятов на их формирование поступает из двухлетних побегов (30). Г.В. Осетровой (31) во флоэме лиственницы сибирской, растущей в лесостепной зоне Сибири, было обнаружено два максимума в содержании Сахаров. Один из них

приходился на начало июня и, по-видимому, соответствовал периоду до формирования ситовидных клеток текущего года, второй наблюдался в конце июля и совпадал с окончанием формирования годичного слоя флоэмы. Основной поток ассимилятов в этом случае должен использоваться на отложение веществ вторичных стенок поздних трахеид, поскольку их формирование идет начиная с августа и до середины сентября (32). Этот массив поздних клеток годичного слоя лиственницы содержит основную биомассу древесины (33).

В отдельные периоды деятельности камбия, активность делений его веретеновидных инициалей в сторону флоэмы и ксилемы различна, т.е. может не совпадать по времени, но не всегда находится в противофазе. При благоприятных условиях во второй декаде июня одного из сезонов отмечали повышенное производство камбием как ксилемных, так и флоэмных элементов. Деление камбиальных инициалей происходило в это время в среднем через 2.3 сут., что превышало по интенсивности период максимальной активности камбия в предыдущий сезон, когда деление инициалей в среднем наблюдалось через 2.8 сут. За каждый из сезонов камбиальные инициалы поделились в сторону флоэмы примерно 6.0 раз, благодаря

чему слой функционирующей флоэмы содержал 12 клеток. При этом количество ранних и поздних ситовидных элементов было практически одинаково. Интересно, что отношение образованных ранних и поздних ксилемных клеток в листовеннице тоже составило 1:1. Границей, отделяющей ранние флоэмные элементы от поздних служит однорядный слой паренхимных танниноносных клеток, образование которых отмечалось непосредственно перед переходом развития клеток ксилемы от ранних к поздним.

Следует отметить, что, согласно нашим наблюдениям, в том же районе в 25-летних деревьях листовенницы сибирской в начале августа слой сформированной флоэмы состоял из 8 ранних и 8 поздних ситовидных элементов. Две ситовидные клетки находились в камбиальной зоне.

Относительно образования паренхимных клеток и количества их в радиальном ряду в литературе имеются противоречивые сведения (8). Так В.М. Еремин (34) считает характерной особенностью рода *Larix* присутствие в годичном слое флоэмы двух прослоек паренхимы. Однако, годичные слои функционирующей флоэмы исследованных нами деревьев содержали только один, четко определяемый однорядный слой паренхимных клеток.

Размеры ранних и поздних ситовидных клеток различны в радиальном направлении. У листовенницы радиальный диаметр ситовидных ранних клеток составил в среднем 26 мкм, достигая в середине слоя 29 мкм. В слое поздних ситовидных элементов радиальный размер клеток последовательно уменьшается к концу слоя от 20.0 мкм до 14.1 мкм. Средний радиальный размер этих клеток равняется 16.7 мкм. Общая ширина образованного за сезон слоя флоэмы составила в среднем 273 мкм. В недифференцированном состоянии в камбиальной зоне в конце сезона оставалась одна клетка с диаметром 11.7 мкм.

Образованные камбием ситовидные элементы дифференцировались в сравнении с трахеидами очень быстро. Если общее время развития радиального диаметра трахеид и их вторичной стенки варьировало от 20 для ранних и до 50 суток для поздних клеток, то дифференциация ситовидных клеток проходила за 3 - 15 дней. Активность дифференциации ситовидных клеток зависела от погодных условий и, как правило, находилась в противофазе активности дифференциации ксилемных производных камбия. Это означает, что при благоприятных погодных условиях, т.е. при оптимальных для роста и развития трахеид температуре и количестве осадков (17), дифференциация ситовидных элементов задерживалась во времени. И, наоборот, при торможении процессов в дифференцирующейся ксилеме, развитие флоэмных элементов усиливалось. Вероятно, здесь тоже проявляется

индукторная роль сахарозы, поскольку потребление ассимилятов снижалось.

Зона дифференциации ситовидных элементов в отличие от дифференциации ксилемных клеток очень узкая. Количество клеток в радиальном ряду максимально в конце мая или начале июня, т.е. до появления первых ксилемных производных камбия в зоне роста растяжением, и составляет 2-3 клетки. Затем число дифференцирующихся ситовидных элементов снижается до одной клетки в ряду, тогда как слой сформированных элементов постепенно нарастает. Постепенное встраивание ситовидных клеток после их дифференциации в функционирующую флоэму сопровождается таким же постепенным сдавливанием клеток предыдущего года, что, вероятно, приводит к потере их транспортных функций. При этом со временем увеличиваются в размерах паренхимные клетки. По наблюдениям ряда исследователей деформация ранних ситовидных клеток происходит не только из-за потери в них тургора, но и под влиянием разрастающихся паренхимных клеток (8).

Флоэма, как акцептор ассимилятов, после завершения выполнения транспортной функции выполняет также функцию запасающей ткани. Такими запасющими структурами становятся клетки тяжелой паренхимы. Как отмечает Л.И. Лотова (8), клетки тяжелой паренхимы в проводящем лубе обычно содержат танины, а в непроводящем они заполнены запасным крахмалом или смолой.

Наши наблюдения за наличием и распределением крахмальных зерен во флоэме листовенницы показали, что по всей области камбиальной зоны крахмальные зерна в лучевой паренхиме отсутствуют во все сроки вегетации. В июне во вновь сформированной флоэме крахмальных зерен не наблюдали ни в тяжелой паренхиме, ни в лучевой, что свидетельствует об активном использовании транспортируемых ассимилятов развивающимися клетками ксилемы. В первой декаде июля крахмальные зерна также отсутствуют в лучах предыдущего года, но уже 20 июля крахмал появляется в лучевой паренхиме флоэмы предшествующего года и тяжелой паренхиме флоэмы текущего года. К концу месяца количество зерен в этих структурах возрастает. В течение всего августа увеличивается размер зерен в лучевой паренхиме предыдущего сезона и количество крахмальных зерен в темно-окрашенной паренхиме. Особенно много отмечалось крахмала в конце августа. Таким образом, несмотря на значительные расходы ассимилятов на построение такой емкой по количеству биомассы структуры, какой являются формируемые в этот период вторичные стенки поздних трахеид, их избыток откладывается в запас в элементах флоэмы.

Если рассматривать все слои флоэмы в конце вегетационного периода, то можно отметить, что в лучах проводящей флоэмы

крахмальных зерен немного и они мелкие. Количество и размер зерен заметно увеличиваются от камбия к 4-5 слою флоэмы, однако в последующих слоях существенных изменений не отмечается. В осевой паренхиме количество и размер зерен увеличивается от камбия до перидермы.

Что касается еще одной структуры флоэмы, характерной для лиственницы - склерейд, то, как было отмечено, они начинают появляться в конце июня в слое флоэмы предыдущего года и их развитие продолжается до конца сезона.

Библиографический список

1. Srivastava L.M., O'Brien T.P. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. II. Secondary phloem of *Pinus stobus* L. // *Protoplasma*, 1966. Bd. 61. N. 3-4. S. 277-293.
2. Эсау К. Анатомия растений / Пер. с англ., М., 1969. 564 с.
3. Paramesvaran N., Liese W. Variation of cell length in bark and wood of tropical trees // *Wood Science and Technology*, 1974. V. 8. N. 2. P. 81-90.
4. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 647 с.
5. Evert R.F. Phloem structure and histochemistry // *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1977. V. 28. P. 199-222.
6. Гамалей Ю.В. Структура и развитие клеток флоэмы. 1. Ситовидные элементы // *Ботанический журнал*. 1981. Т. 66. № 8. С. 1081-1098.
7. Гамалей Ю.В. Структура и развитие клеток флоэмы. 2. Паренхимные элементы // *Ботанический журнал*. 1981. Т. 66. № 9. С. 1233-1243.
8. Лотова Л.И. Анатомия коры хвойных. М., 1987. 152 с.
9. Еремин В.М., Раскатов П.Б. Различия в микроструктуре коры елей, произрастающих на Сахалине // *Лесной журнал*, 1971. № 1. С. 10-12.
10. Еремин В.М., Сивак С.В. О влиянии географического положения на анатомическую структуру коры лиственницы даурской // *Лесной журнал*, 1978. № 4. С. 143-145.
11. Еремин В.М. Сравнительная анатомия коры сосновых: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Кишинев. 1984. 47 с.
12. Спесивцева В.И. Структурные аспекты газоустойчивости хвойных древесных растений // *Современные проблемы экологической анатомии растений*. Владивосток, 1990. С. 151-152.
13. Попова А.Р. К характеристике элементов вторичной флоэмы сосны обыкновенной. // *Изв. высш. учеб. завед. Лесной журнал*. 1983, № 5. С. 27-30.
14. Golinowski W.O. The anatomical structure of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. 1. Development of bark tissues // *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1971. V. XL. N. 1. P. 149-181.
15. Kutscha N.P., Hyland F., Schwarzmam J.M. Certain seasonal changes in Balsam fir cambium and its derivatives // *Wood Science and Technology*, 1975. V. 9. N. 3. P. 175-188.
16. Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Образование и развитие трахеид при формировании годичного прироста древесины в стволах лиственницы сибирской // *Ботанический журнал*, 1988. Т. 73. № 8. С.
17. Antonova G.F., Stasova V.V. Effect of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems // *Trees*, 1997. V. 11. N. 8. P. 462-468.
18. Антонова Г.Ф., Шебеко В.В. Использование крезилового прочного фиолетового при изучении образования древесины // *Химия древесины*, 1981. № 4. С. 102-105.
19. Newman I.C. Pattern in meristems of vascular plants. 1. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells // *Phytomorphology*, 1956. V. 6. N. 1. P. 1-19.
20. Mahmood A. Numbers of initial cell division as a measure of activity in the early cambial growth pattern in *Pinus* II Pak. J. For., 1971. V. 21. N. 1. P. 27-42.
21. Murmanis L., Sachs J. B. Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L. // *Wood Science and Technology*, 1969. V. 3. N. 3. P. 177-193.
22. Sauter J.J. Temperature-induced changes in starch and sugars in the stem of *Populus x canadensis 'robusta'* II *Plant Physiology*, 1988. V. 132. N. 5. P. 608-612.
23. Зауралов О.А., Жидкин В.И. Влияние охлаждения на содержание ауксинов и абсцизовой кислоты в растениях проса // *Физиология растений*, 1982. Т. 29. Вып. 3. С. 605-607.
24. Меняйло Л.Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. Новосибирск, Наука, 1987. 185 с.
25. Morris D.A. The effect of temperature on the velocity of exogenous auxin transport in intact chilling-sensitive and chilling-resistant plants // *Planta*, 1979. V. 146. N. 5. P. 603-605.
26. Omran R.G. Peroxide levels and activities of catalase, peroxidase and indolacetic acid oxidase during after chilling cucumber seedlings // *Plant Physiology*, 1989. V. 65. N. 2. P. 407-408.
27. Digby J., Wareing P.E. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives // *Ann. Bot.*, 1966. V. 30. N. 119. P. 118-200.
28. Jeffs R.A., Northcote D.H. The influence of indolacetic acid and sugar on the pattern of induced differentiation in plant tissue culture // *Journal of Cell Science*, 1967. V. 2. N. 1. P. 77-87.
29. Лебеденко Л.А. Деятельность камбия лиственницы в связи с фенотипом // *Лесная генетика, селекция и семеноводство*. Петрозаводск, 1970. С. 47-55.
30. Chung H.H., Barnes R.L. Photosynthate allocation in *Pinus taeda*. III. Photosynthate

economy: its production, consumption and balance in shoots during growing season // Canadian Journal of Forest Research, 1980. V. 10. N. 3. P. 348-356.

31. Осетрова Г.В. Динамика углеводов в прикамбиальной зоне сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в период вегетации // Обмен веществ и продуктивность хвойных. Новосибирск, Наука, 1977. С. 30-52.

32. Antonova G.F., Stasova V.V. Seasonal distribution of processes responsible for radial diameter and wall thickness of larch (*Larix sibirica* Ldb.) tracheids // Improvement of larch (*Larix* sp.) for better growth, stem form and wood quality.

Proceedings of an International Symposium. Gap (Hautes-Alpes) - Auvergne & Limousin, September 16-21, 2002. France, INRA - Cemagref, 2002. S. 369-377.

33. Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Формирование годичного слоя древесины стволов сосны обыкновенной и лиственницы сибирской // Лесоведение, 1992. №. 5. С. 19-27.

34. Еремин В.М. Анатомия коры видов рода *Larix* (*Pinaceae*) Советского союза. // Ботанический журнал. 1981. Т. 66. № 11. С. 1595-1605

Поступило в редакцию 10 июня 2003 г.