

О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КАМБИА У ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ РАСТЕНИЙ

В. А. ПАЛАНДЖЯН, С. Е. ХАЧАТРЯН, Г. Г. МАРГАРИН

Институт ботаники АН Армения, Ереван

Установлено, что деятельность камбия — структурно-функциональный процесс, связанный в основном с генетическими и физиологическими факторами, которые составляют регуляторную систему, определяющую характер деятельности камбия — сроки, ритм, продолжительность его работы, последовательность образования элементов луба, древесины и др.

Ուսումնասիրվել է վեկտորացիայի ընթացքում կամրիսը *Հյուսիսային* դործունեությանը ընդհանուր և հիշումային ձևավորման ուղղահանում, տարբեր կառուցվածքի գրառար ամալակայ ունեցող ծառերի և խնրիի մոտ:

Ճուշդ է տրված, որ կամերիսմի զործուներու թվուները բնագալտյոյ և լուրի մաս-
կորման պրոցեսում պայմանաւորուած է հիմնականում զենեակի կաշան և ֆիզիո-
լոգիական զործոններով, որոնք համասեղ տեսքի մէջ կարգավորել համակարգ,
բնորոշում են կամերիսմի զործանելութեան քանակը՝ երա աշխատանքի մասկա-
ններ, ինքի, տեղորոշութեան, լուրի և բնագալտի էնթալթիներէ առաջացած հա-
տորակներու թվուներ և այլն:

The activity of cambium of the trees and shrubs with different types of organization of water-supply system was studied.

It is shown, that the activity of cambium is basically connected with the genetic and physiologic factors, which form the regulatory system determining the nature of cambium—the dates, rhythm, duration, the succession of formation of the wood and bast elements.

Растения отменно характеризуются: кахобий—капелла—флюид.

Деятельность камбиальной ткани—сложный, многогранный процесс, который контролируется генетическим аппаратом, благодаря чему обеспечиваются видовые или родовые особенности строения древесины и коррелируются с внутренними физиолого-биохимическими и внешними условиями среды [1, 3, 7, 8].

Работа камбия в течение вегетации связана с почкообразованием, облиственностью, плодоношением, листопадом и др. [6, 13—15].

Ряд авторов, изучая связь камбиальной деятельности с работой фотосинтетического аппарата, установили, что для формирования нормального строения древесины камбий нуждается в хлорофиллодержащих органах, хотя и факторы, стимулирующие деятельность камбия, не специфичны [5, 9, 10]. Выявлено, что в процессе онтогенеза у растений с кольцесосудистой древесиной камбий откладывает элементы до распускания почек, причем сверху вниз по стволу в довольно короткий срок. У рассеяннососудистых он пробуждается после распускания почек, и с верхушки до корневой шейки деятельность его распространяется сравнительно медленно [3, 7].

На темп и продолжительность деятельности камбия влияют климатические условия произрастания, высота местности над уровнем

моря, с увеличением которой деятельность его задерживается [7, 10].

Об очередности деятельности камбия в сторону ксилемы или флоэмы существуют многочисленные данные, свидетельствующие о влиянии физиологически активных веществ на деление, растяжение и на направление дифференцировки камбияльных клеток.

Для функционирования камбия необходим набор питательных веществ, вещества гормональной природы и витаминов, т. е. факторов, необходимых для построения тела растительной клетки и поддержания синтеза ферментов [4, 5, 8, 11]. Дёрфлинг [2] показал, что на дифференцировку клеток определенное влияние оказывает количественное соотношение гормонов и отношение их к органическим веществам, при этом под воздействием ауксинов стимулируется образование ксилемных элементов, а при добавлении в эту же среду сахарозы образуются и флоэмные [12—15]. Можно привести и другие примеры деятельности камбия, так как за последние 20—30 лет проведены детальные исследования и накоплен большой фактический материал, но справедливо ради отметим, что многие вопросы освещены не полностью, а имеющиеся сведения требуют существенного уточнения.

Целью настоящей работы явилось выявление характера деятельности камбия в процессе формирования ксилемы и флоэмы у деревьев и кустарников с различным типом организации водопроводящей системы и связи с фазами их развития.

Материал и методики. Работа проводилась в Ереванском ботаническом саду на древесных растениях в возрасте 40—50 лет, кустарниках 15—20 лет. Изучались породы с кольцесосудистым строением древесины: ильм эллиптический (*tilmus elliptica* C. Koch), ябля обкавказная (*Fraxinus excelsior* L.), форзиция промежуточная (*Forsythia intermedia* Zabel.), карагаз крупноцветковая (*Caragana grandiflora* DC.). Арабис обкавказная (*Berberis vulgaris* L.) с радиальнососудистым строением, где водопроводящие элементы рассеяны по толще годичного слоя, не образуют рисунка в клетках и отводах. Актинидия японская (паренхимно)—липа казская (*Tilia caucasica* Kunt.), клен ползучий (*Acer campestre* L.), кизил (*Cornus mas* L.).

Результаты и обсуждение. Данные анатомического анализа показали, что исследованные нами растения имеют много общего в механизме функционирования камбия, обнаруживая в то же время некоторые различия в сроках пробуждения его, темпе и продолжительности работы, в интенсивности дифференциации элементов ксилемы, флоэмы и др.

Установлено, что существует прямая зависимость между реактивацией камбия весной и набуханием или распусканием вегетативных почек. При этом, когда растение начинает зацветать, затем у него распускаются листья (форзиция, кизил), камбий задерживает свою работу и начинает функционировать лишь с набуханием почек, с появлением листочков. Цветочные почки или цветки своим присутствием в основном не стимулируют деятельность камбия. Вместе с тем у одних пород (ильм, караган) он начинает работать до распускания почек, когда они визуально почти неизменны, у других (кизил, форзиция)—после распускания, а у третьих (липа)—одновременно с набуханием по-

чек. Выявлено также, что независимо от последовательности раскрытия цветочных и листовых почек у пород с кольцесосудистым строением древесины (ильм, ясень, карагана, форзиция) в направлении ксилемы от однолетних побегов до корневой шейки деятельность камбия распространяется всего за несколько дней, а у пород с рассеяннососудистым строением (клен, кизил, липа) этот процесс протекает медленно, в течение 30 и более дней.

Особого внимания заслуживает то обстоятельство, что в противоположность ксилемным флоэмные элементы во всех ярусах стволов и ветвей исследуемых растений формируются одновременно. Это обусловлено механизмом функционирования данной ткани, так как для работы ситовидных сосудов необходима непрерывность цитоплазмы в рядах последовательно расположенных проводящих элементов, и в то же время прошлогодние сосуды флоэмы (за исключением липы кавказской) в конце осени данного года облитерируются и далее не проводят органические вещества по стеблю.

Примечательной особенностью камбия является и то, что независимо от типа организации проводящей системы он показывает неодинаковую последовательность образования и развития структурных элементов. Так, у представителей с кольцесосудистым строением древесины в зоне инициальных клеток в первую очередь формируются водопроявляющие элементы, затем окружающие их клетки паренхимной и механической тканей, т. е. морфологическая программа камбиальных инициалей в постоянные элементы детерминирована с различной интенсивностью. Между тем у рассеяннососудистых пород зона инициальных клеток дифференцируется одновременно, элементы различного назначения формируются синхронно. Нет сомнений, что подобная организация строения древесины связана с историческим происхождением и функциональным значением отдельных элементов.

Некоторые особенности камбиальной деятельности в связи с физиологическим состоянием растений можно проиллюстрировать на примере липы кавказской и дерезы крупноветковой.

Липа кавказская—рассеяннососудистая порода с аэротрахеальной паренхимой. Весной, когда набухают листовые почки, камбий реактивируется, интенсивно откладывая ранние элементы ксилемы и флоэмы. В дальнейшем, в период формирования листьев, его деятельность значительно замедляется, процесс новообразования элементов снижается, но происходит усиление дифференциации уже образованных клеток и превращение паренхимных клеток прошлого года в склеренхимные. С завершением роста листьев и наступлением относительного покоя деятельности камбия последний вновь активизирует свою работу, образуя элементы поздней древесины и зону ситовидных сосудов со спутниками и паренхимными клетками во флоэме. Деятельность камбия продолжается и при распускании цветков, она проявляется в формировании новых элементов ксилемы и флоэмы. Далее, в период созревания семян, когда потребность в ассимилятах у них усиливается, стебель аккумулярованные в нем органические вещества отдает созревающим семенам, вследствие чего деятельность камбия замедляется. Как ни па-

радоксально, однако, у пород, для которых характерно вначале цветение, плодоношение, а затем лишь облиственное, камбий интенсивно начинает функционировать с появлением на ветвях листьев, что свидетельствует о влиянии ферментативного аппарата на его деятельность. В связи с этим следует отметить, что у ясеня пенсильванского в течение вегетации при неоднократной дефолиации нарушается нормальная деятельность камбия, но каждый раз с появлением новых листьев он возобновляет ее, образуя новые кольца просветов из гораздо малых размеров сосудов.

Установлено, что у всех исследованных нами деревьев формирование ксилемы в ветвях заканчивается гораздо раньше, чем в стволе. При этом в нижних ярусах ствола образование более широких годичных колец обусловлено продолжительной и интенсивной работой камбия, что имеет функциональное значение для растения в целом. В пределах годичного кольца ранняя древесина формируется в более короткий срок, за счет органических веществ прошлого года, поздняя — продолжительнее, за счет ассимилятов данного года.

Аналогичные данные получены при исследовании деятельности камбия у караганы древовидной. Это кольцесосудистая порода с паратрахеалидой паренхимой. Ранней весной, когда почки на ветвях визуально еще не изменились, камбий уже многослойный, клетки его имеют густую цитоплазму и очень выраженные ядра. С разбуханием листовых почек камбий начинает интенсивно функционировать, откладывая в сторону древесины водопроводящие элементы, во флоэму — группы ситовидных сосудов с паренхимными клетками. Вскоре межсосудистые пространства древесины заполняются элементами механической и паренхимной ткани (рис. 1).

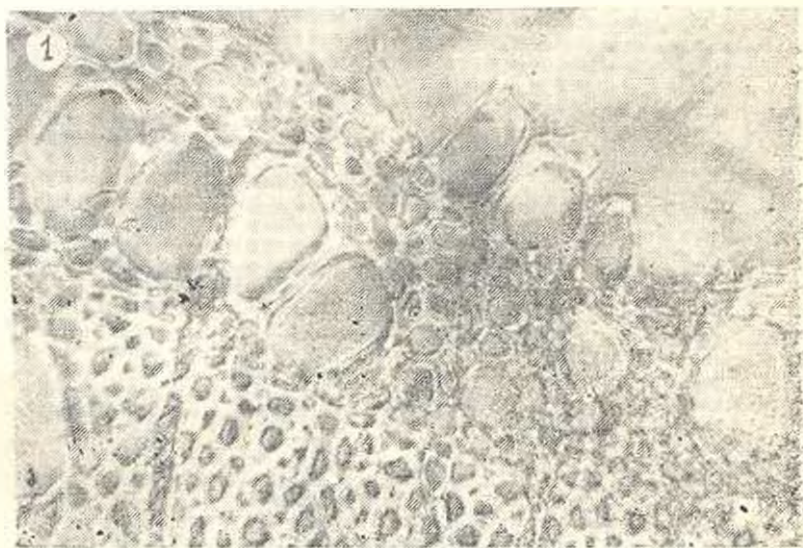


Рис. 1. Камбий интенсивно откладывает элементы древесины — сосуды и окружающие их паренхимные клетки. Ув. 1200х.

В дальнейшем, с появлением листьев и их ростом деятельность камбия постепенно замедляется, но происходит дифференциация новообразованных ксилемных и флоэмных элементов. В период же набухания цветочных почек она восстанавливается и одновременно идет



Рис. 2. В древесине образованы кольца ранней древесины и группы сосудов поздней древесины. Ув. 300х.

интенсивная дифференциация всех типов клеток. На данном этапе развития наблюдается кольцо просветов ранней древесины (рис. 2) с паренхимными клетками и волокнами либриформы, а также группы сосудов поздней древесины. В лубе формируются слои аналогичных эле-



Рис. 3. Годичное кольцо полностью сформировано, в лубе образовались два слоя ситовидных элементов с толстостенной склеренхимой. Ув. 300х.

ментов, между которыми располагаются ряды толстостенных клеток склеренхимы (рис. 3).

В период образования плодов и семян камбий почти прекращает функционировать, причем в верхних ярусах ветвей он уже однослойный, в нижних—частично многослойный. Рядом же с камбием, в направлении флоэмы появляются клетки с косорасположенными стенками.

Особый интерес представляет тот факт, что у всех исследованных деревьев и кустарников осенью или в конце лета, когда камбий заканчивает свою работу и потребность этой ткани в ассимилятах прекращается, четко прослеживается ослабление напряженности цитоплазматических плазмодесм в ситовидных элементах. Это приводит к постепенному прекращению функционирования и, следовательно, ситовидные элементы теряют жизнеспособность, подвергаясь облитерации. А между тем в этот период большую активность проявляет система лучевой и тангентальной паренхимы, осуществляющая весь процесс транспортировки пластических веществ из листьев в живые клетки древесины осевых органов растений.

Все сказанное с очевидностью подтверждает, что в течение вегетации деятельность камбия коррелирует с физиологическим состоянием растения в целом. Она гармонирует с протекающими процессами: с набуханием листовых почек, с ростом и развитием листьев, с плодоношением и т. д.

В процессе эволюции последовательность фенофаз у различных растений складывалась по-разному. У одних растений вначале происходит цветение, затем появляются листья, у других, напротив, в первую очередь развиваются листья, у третьих листья и цветки раскрываются одновременно. Однако во всех случаях начало деятельности камбия совпадает с развитием именно вегетативных почек, цветочные же и цветки в этом процессе почти не принимают участия.

Характерной особенностью камбия является неодинаковый темп его деятельности в двух направлениях осевых органов—в радиальном и вертикальном. В сторону ксилемы камбий обычно работает более активно, чем в направлении флоэмы, в результате чего диаметр годичных колец всегда шире флоэмных. Вместе с тем неодинакова активность камбия в сторону ксилемы и флоэмы базипетально. Установлено, что в сторону флоэмы во всех ярусах ветвей он функционирует одновременно, откладывая проводящие трубки в одно и то же время и обеспечивая тем самым транспорт пластических веществ сверху вниз. В сторону же ксилемы деятельность камбия осуществляется постепенно, причем у разных пород с различной интенсивностью. Здесь важную роль играет эволюционно-структурный характер организации водопроводящей системы, т. е. кольцесосудистость и рассеяннососудистость. В этом аспекте следует также отметить, что у кольцесосудистых пород морфологическая программа инициальных клеток различной функциональной значимости детерминирована с разной скоростью, в то время как у растений с рассеяннососудистым строением древесины инициальная зона дифференцируется синхронно.

Таким образом, деятельность камбия в структурно-функциональной организации древесины и луба у древесно-кустарниковых растений связана в основном с генетическими и физиологическими факторами, которые составляют регуляторную систему, определяющую характер деятельности камбия—ритм, сроки, продолжительность его работы, последовательность образования элементов луба, древесины и т. д. Одновременно камбий реагирует на любые длительные или кратковременные изменения окружающей среды, разрывая соответственно сложную систему и обеспечивая тем самым гомеостаз растений в целом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонова Г. Ф., Шабко В. В., Маджуга Е. С. Химия древесины. Рига, 1, 16—22, 1983.
2. Дерфлинс К. Гормоны растений. 267, М., 1985.
3. Канделики А. А. Тр. Тбилисск. ин-та лес., 18, 160—168, 1971.
4. Кулаева О. И. Цитокинины, их структура и функция, 263, М., 1973.
5. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях, 646, М., 1976.
6. Лебедево И. А., Яценко-Хмельский А. А. Тез. докл. VI делегатского съезда Всес. бот. общ., Казань, 1978.
7. Лобжанидзе Э. Д., Канделики А. А. Лесной журнал, 1, 126—128, 1971.
8. Меньшило Л. Н. В кн.: Физиолого-биохимические особенности древесных растений Сибири, 6—13, М., 1971.
9. Паладжики В. А., Хачатрян С. Е., Мадатян О. А. Тез. докл. междунар. научн. конф., Кишинев, 1981.
10. Паладжики В. А. Тез. докл. Всесоюз. конф. по физ. и эколог. аспекты эволюции жизни, форм., Ереван, 1988.
11. Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины, 229, Новосибирск, 1977.
12. Alfieri F. J., Mattola P. M. Bot. Gaz., 144, 2, 247—248, 1983.
13. Jacquin C. C. Acad. agr. Fr. 69, 568—571, 1983.
14. Minoff Anton Drev. s vysk., 23, 2—3, 25—46, 1981.
15. Rao K. S., Dave J. S., Noid, J. Bot. 1, 4, 53—512, 1981.

Поступило 28.VI.1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 1 (45), 1992

УДК 633.71:575.222.78

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯЦИИ У ТАБАКА

В. А. МАРКАРЯН

Армянский сельскохозяйственный институт, Ереван

Растение табака—селекция—генетические корреляции.

В селекции табака исключительное значение придается сопряженности количественных признаков, определяющих продуктивность и качество табачного сырья. Вопрос актуален, поскольку при выведении интенсивных сортов и гибридов увеличение продуктивности необходимо сочетать с требуемым качеством сырья. Преследуя эту цель, селекционеру приходится часто нарушать реально существующие корреляции признаков, а при сильных отрицательных корреляциях отбор по одному признаку, без учета других, приводит к нежелательным последствиям. Поэтому информация о генетической сопряжен-