

УДК 16.674.031 : 931.242

Т. Л. КУЗНЕЦОВА*

**АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ
ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК *FRAXINUS EXCELSIOR* L.
В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ**

Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого

Внутривидовую изменчивость *Fraxinus excelsior* L. изучали стандартными биометрическими и цитологическими методами в географических культурах, созданных на базе Красногостянецкой ЛНС в 1930 году под руководством проф. В. Н. Андреева. Установлены цитологические различия между апикальными меристемами вегетативных почек. Предварительный анализ анатомических и морфологических особенностей апикальных меристем позволил выделить три основных типа: выпуклая форма, плоская форма, описанная в литературе, и куполообразная форма. Установлены корреляции между цитологическими особенностями апикальных меристем и качественными параметрами деревьев.

Ключевые слова: климатипы, вегетативные почки, апикальная меристема, конус нарастания, индекс формы конуса нарастания.

Разработка методов ранней диагностики признаков деревьев (степени облиственности, интенсивности ассимиляции, предрасположенности к образованию водяных побегов, развилки в кроне и т. п.) и ускоренная оценка их наследования в период, когда признаки ещё полностью не проявились, – одно из актуальных направлений практической лесной селекции.

Ключевое место в биоморфологическом прогнозе ритмов развития растений занимает информация об уровне наследственно обусловленной реакции древесных растений на различные экологические условия, проявляющаяся в формировании структуры побеговой системы. Воспроизведение габитуса и типичного для жизненной формы ритма развития в онтогенезе начинается с деятельности верхушечной меристемы. Изменения пролиферационной меристематической способности вегетативных почек, с которыми связаны ежегодный рост и развитие древесных растений, являются результатом происходящих структурных и функциональных изменений как самой верхушечной меристемы, так и всего организма. По потенциальному уровню вероятной структурной изменчивости можно рассчитывать и прогнозировать как количественное, так и качественное развитие побеговой системы древесного растения в целом. [1, 4, 7].

Целью данной работы было определение возможности ранней диагностики качественных признаков деревьев в географических культурах на основании особенностей апикальной меристемы вегетативных почек *Fraxinus excelsior* L.

Объектом исследований были эколого-географические культуры *F. excelsior*, созданные на базе ГП "Гостянецкое ЛХ" Сумской обл. в 1930 г. под руководством проф. В. Н. Андреева. Тип лесорастительных условий – свежая кленово-липовая дубрава (D₂). Почва – тёмно-серый лесной суглинок на лёссе. Общая площадь культур – 2,18 га. Участок был разбит на 11 полей шириной по 10 м, в пределах которых разметили 52 варианта – по количеству представленных лесничеств: 9 Полесских, 35 Лесостепных и 8 Степных [5].

В качестве контроля было выбрано естественное насаждение *Fraxinus excelsior* в Нескучанском лесничестве (кв. 57, в. 9; состав: 5Яо2Дч2Лп1Кло) одинакового с культурами возраста и произрастающее в аналогичных с эколого-географическими культурами почвенно-гидрологических условиях (ТЛУ – D₂). Образцы вегетативных почек отбирали в сентябре с деревьев, представляющих в эколого-географических культурах происхождения с близкими эдафо-гидрологическими условиями (D₂) из трех природных зон (Полесья, Лесостепи и Степи). С отобранных деревьев (по 30 деревьев для каждого лесничества) с северной стороны средней части кроны срезали по 5 – 8 боковых ветвей с верхушечными вегетативными почками.

* © Т. Л. Кузнецова, 2008

Анатомо-морфологическое состояние верхушечной меристемы вегетативных почек исследовали по методике В. К. Василевской и Е. А. Кондратьевой – Мельвиль [1].

При фиксации почек использовали полный фиксатор Карнуа с последующим промыванием почек 70 %-ным раствором этилового спирта, дальнейшей проводкой почек через растворы спирта, толуола и заключением их в парафин. Микротомные срезы толщиной 15 – 17 мкм после удаления парафина окрашивали гематоксилином по Делафилльду и Гейденгайну с закреплением препаратов в бальзам.

Работа включала следующие этапы:

- а) обмеры и характеристику апикальных меристем вегетативных почек;
- б) обмеры и характеристику форм конусов нарастания апикальных меристем;
- в) определение размеров и степени выраженности инициального кольца с подсчётом количества зачаточных листьев.

При описании полученных результатов мы использовали классификацию и терминологию анатомического строения верхушечной меристемы по С. Wardlow [10] и К. Эзау [8].

Схема внутреннего строения апикальной меристемы вегетативной почки и показателей, которые были определены, представлены на рис. 1.

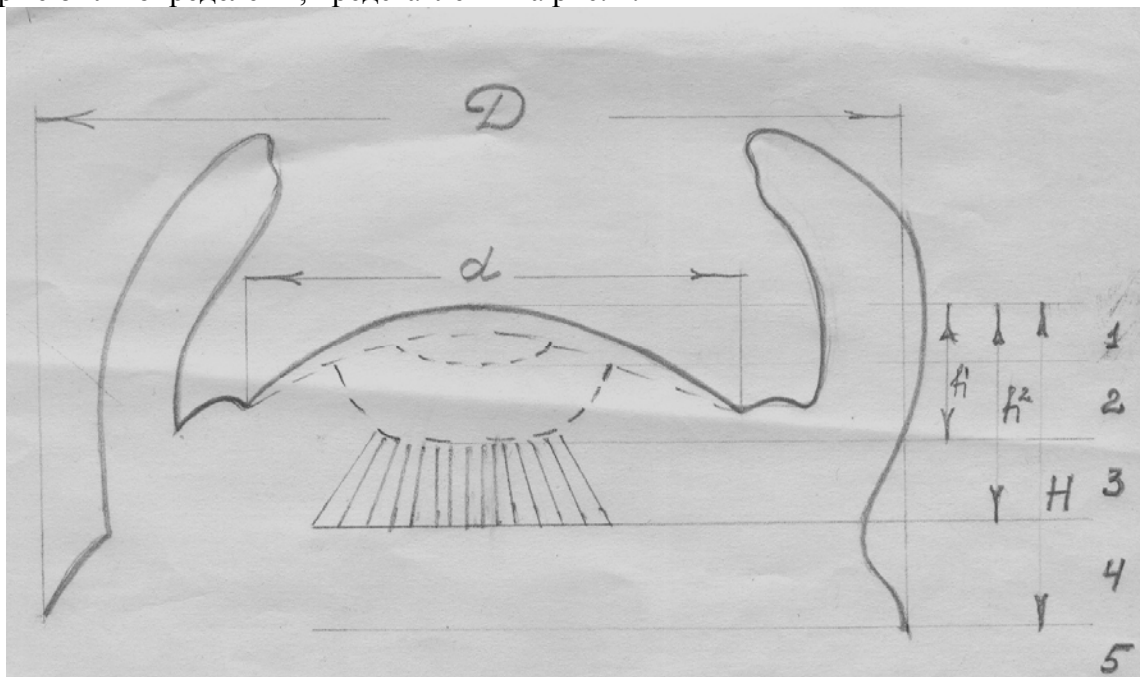


Рис. 1 – Схема внутреннего строения апикальной меристемы вегетативной почки

***F. excelsior* (Цитологические районы апикальной меристемы: 1 – дистальный; 2 – субдистальный; 3 – органогенный; 4 – субапикальный; 5 – созревания. Основные морфометрические показатели: d – диаметр конуса нарастания; D – диаметр апикальной меристемы; h^1 – высота от вершины конуса нарастания до органогенной зоны; h^2 – общая высота конуса нарастания от вершины до субапикальной зоны; H – высота апикальной меристемы от вершины до зоны созревания)**

При анализе анатомо-морфологических особенностей верхушечной меристемы вегетативных почек *F. excelsior* разного географического происхождения обнаружена широкая изменчивость формы конуса нарастания и основных морфометрических показателей цитологических зон апикальной меристемы (табл. 1).

Данные табл. 1 свидетельствуют о достоверном увеличении диаметра апикальной меристемы (D) и ширины инициального кольца ($D-d$) в направлении северо-запад – юго-восток (Полесье – Лесостепь – Степь). Показатели диаметра конуса нарастания (d), высоты апикальной меристемы (H) и высоты субапикальной зоны ($H-h$) уменьшаются в этом же направлении. Закономерных изменений в показателях высоты конуса нарастания (h^2) не обнаружено.

Полученные морфометрические данные позволяют вычислить индексы апикальной меристемы (D/H) и формы конуса нарастания (d/h^2), отражающие особенности деления клеток, роста и дифференциации формирующихся тканей в разных цитологических районах апикальной меристемы. Соответственно, процессы деления, роста и дифференциации, происходящие в органогенном и субапикальном районах апикальной меристемы, влияют на формирование ее высоты, "инициального кольца" и определяются индексом апикальной меристемы (D/H). Интенсивность деления материнских клеток меристематической ткани дистальной и субдистальной зон, скорость их роста и дифференциации влияют на развитие и формирование конуса нарастания и определяется индексом конуса нарастания (d/h^2).

Таблиця 1

Статистический анализ морфометрических показателей апикальных меристем вегетативных почек *F. excelsior* ($t_{0,05} = 1,98$)

Показатели	D ср., мкм	d ср., мкм	(D-d) ср., мкм	H ср., мкм	h ср., мкм	(H-h)ср., мкм	d/h ср.	D/ Hср.
<i>Полесье (50 деревьев)</i>								
M ± m	$\frac{164,82}{1,75}$	$\frac{57,53}{1,64}$	$\frac{107,29}{1,31}$	$\frac{157,39}{1,66}$	$\frac{41,04}{0,80}$	$\frac{116,35}{0,82}$	$\frac{1,40}{0,02}$	$\frac{1,05}{0,02}$
V	7,50	20,20	8,66	7,48	20,47	5,62	17,11	21,79
td	-3,69	4,93	-9,03	8,85	12,28	7,34	-12,12	-8,32
<i>Лесостепь (50 деревьев)</i>								
M ± m	$\frac{189,87}{1,92}$	$\frac{49,31}{1,56}$	$\frac{140,56}{1,20}$	$\frac{132,27}{1,42}$	$\frac{26,24}{0,69}$	$\frac{106,03}{0,70}$	$\frac{1,88}{0,02}$	$\frac{1,44}{0,02}$
V	7,13	22,37	6,03	9,20	28,77	5,93	18,72	14,87
td	4,92	1,18	5,26	-1,13	-0,91	-1,59	5,83	4,79
<i>Степь (50 деревьев)</i>								
M ± m	$\frac{212,96}{2,80}$	$\frac{38,69}{1,54}$	$\frac{174,27}{2,05}$	$\frac{126,77}{1,12}$	$\frac{32,47}{0,89}$	$\frac{94,30}{0,24}$	$\frac{1,19}{0,02}$	$\frac{1,68}{0,01}$
V	9,30	35,95	8,76	10,40	37,62	5,43	75,22	27,92
td	10,47	-3,88	16,18	-3,69	4,43	-15,57	-18,20	15,51

Примечание: d/h^2 – индекс формы конуса нарастания; D/H – индекс формы апикальной меристемы.

Сравнение морфометрических показателей апикальных меристем между климатипами подтверждает проявление высокого уровня их изменчивости. Наиболее выражены эти показатели для диаметров апикальных меристем (D), ширины инициального кольца (D-d), высоты апикальной меристемы (H), высоты субапикальной зоны (H-h) и индексов апикальной меристемы (D/H) и формы конуса нарастания (d/h^2) (см. табл. 1).

В литературе описан конус нарастания вегетативных почек *F. excelsior*, отличающийся плоской формой, большим диаметром, находящийся на одном уровне с образующимися листовыми примордиями [1]. В результате наших исследований и анализа проведенных измерений показателей, характеризующих конус нарастания вегетативных почек *F. excelsior*, кроме описанной в литературе плоской формы конуса нарастания, обнаружено еще два типа форм: выпуклая и куполообразная.

Выделенные типы форм конуса нарастания встречаются с разной частотой в пределах всех географических зон, представленных в культурах. Но в пределах каждого климатипа преобладают деревья с определенной формой конуса нарастания: куполообразной – в популяциях Полесского климатипа ($d/h^2 - 1,40 \pm 0,02$); выпуклой – в популяциях Левобережного Лесостепного климатипа ($d/h^2 - 1,88 \pm 0,02$); плоской (вогнутой) – в популяциях Степного климатипа ($d/h^2 - 1,19 \pm 0,02$) (рис. 2).

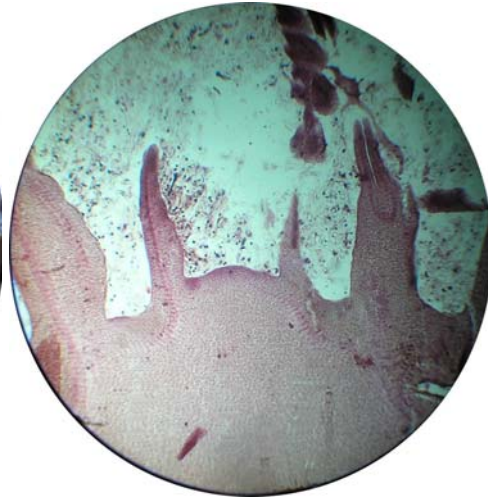
По мнению некоторых авторов [9], уменьшение прироста леса с возрастом обусловлено не только ухудшением водоснабжения и повышением интенсивного дыхания, но также и старением верхушечной меристемы, определяющим физиолого-биохимическое состояние ассимилирующей поверхности.

Процессы закладки листовых примордиев и окончание формирования производных "инициального кольца" (листовых зачатков и почек) связано с процессами клеточных

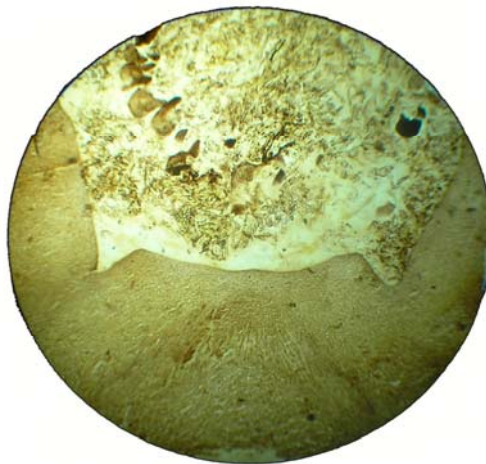
делений и дифференциации, происходящими в субапикальной меристеме. Размеры периферического участка органогенной зоны ("инициального кольца") определяются разностью между диаметром апикальной меристемы (D) и конуса нарастания (d). Значение диаметра периферического участка органогенной зоны ($D-d$), отвечающего за образование листовых зачатков, изменяется в пределах географических зон, представленных в культурах, увеличиваясь в направлении с северо-запада на юго-восток. Нами выявлена корреляция между средними размерами "инициального кольца" ($D-d$) и количеством листовых зачатков, сформировавшихся в вегетативных почках. В таком же направлении (Полесье – Лесостепь – Степь) увеличиваются средние значения диаметра деревьев, которые были определены при лесотаксационных работах.



**Куполообразная форма
(Полесский тип)**



**Выпуклая форма
(Лесостепной тип)**



Плоская (вогнутая) форма (Степной тип)

Рис. 2 – Формы конусов нарастания вегетативных почек *F. excelsior* (3,5 × 7)

Цитологические исследования показали, что максимальное количество листовых зачатков закладывается в вегетативных почках ясеней Степных популяций, а минимальное – в почках ясеней популяций Полесского происхождения, что связано со средней шириной "инициального кольца" (табл. 2).

Такие различия в листообразовательной деятельности конусов нарастания вегетативных почек разного географического происхождения можно объяснить различной генетически детерминированной продолжительностью периода листообразования как фактора адаптации

популяций разного географического происхождения к климатическим условиям их исторического произрастания и влиянием на внутривидовые органообразовательные процессы новых климатических условий роста культур.

Таблица 2

Зависимость между шириной "инициального кольца" (D-d), количеством зачаточных листьев и средним диаметром дерева

Географические зоны	(D-d) ср., мкм	Нср., шт.	г между (D-d) ср. и N	D ср. дерева, см
Полесье	107,29 ± 1,31	18	0,68 ± 0,07	17,8 ± 0,27
Левобережная Лесостепь	140,56 ± 1,20	28	0,76 ± 0,06	20,5 ± 0,33
Степь	174,27 ± 2,05	38	0,73 ± 0,050	22,1 ± 0,19
Контроль	128,52 ± 1,95	24	0,59 ± 0,06	20,1 ± 0,24

Примечание: Нср. – среднее количество листовых зачатков в вегетативных почках.

У *F. excelsior*, как у большинства древесных растений умеренных широт, из спящих почек возникают водяные побеги, продолжительность жизни которых, как отмечает А. А. Новикова [3], зависит от того количества веществ, которое они получают в начале закладки. В следующие периоды жизни спящие почки не получают питательных веществ от дерева вследствие того, что в осевой части почки имеются сосуды и камбий, а лубяная ткань отсутствует. Поэтому к спящим почкам поступает только вода, а питательные вещества доступа к ним почти не имеют. Водяные побеги на деревьях ясеня обыкновенного появляются в возрасте старше 15 – 20 лет. Это – возраст образования ядровой древесины с уменьшенным потенциальным запасом влаги в древесине при возрастающей потребности деревьев во влаге. В результате происходит ослабление активности верхушечных меристем вегетативных почек на уже развитых побегах кроны, что способствует пробуждению спящих почек. Водяные побеги на деревьях ясеня появляются как на освещенных стволах хорошо развитых деревьев (световые), так и на угнетённых деревьях, растущих часто при минимальном количестве света (теневые). Затенение деревьев сверху приводит к ухудшению развития кроны, что сопровождается нарушением соотношения между надземной частью и корневой системой, восстановление которого достигается появлением водяных побегов [2, 6].

Интенсивность всех физиологических процессов листьев верхней части кроны деревьев с водяными побегами, за малым исключением, ниже, чем деревьев без водяных побегов. Меристематическая ткань, участвующая в образовании водяных побегов, более молодая. Листья водяных побегов содержат больше N, K, Mg, чем листья кроны. Таким образом, водяные побеги, по сравнению с побегами в кроне, более биологически устойчивы. В силу этого, после появления водяных побегов на дереве при неблагоприятных условиях первыми отмирают побеги в кроне, т. е. сильная конкуренция водяных побегов усиливает физиологическое ослабление старой кроны. Появление водяных побегов, следовательно, способствует угнетению всех физиологических процессов в деревьях. При этом снижается доля заболонной древесины в объёме ствола, по которой у растущих деревьев происходит перемещение воды и минеральных солей. В паренхимных клетках, расположенных в заболонной древесине, летом откладываются питательные вещества, которые используются для роста и дыхания [6].

В этой связи актуальной является возможность раннего диагностирования образования водяных побегов, в частности, по морфометрическим показателям апикальной меристемы вегетативных почек (табл. 3).

Нами установлено, что значения высоты субапикальной зоны ($H-h^2$), регулирующей увеличение оси при образовании однолетнего побега, варьируют в пределах каждой природной зоны, но в межзональном отношении имеют тенденцию к уменьшению от Полесья через Лесостепь к Степи. Такой характер изменений соответствует количеству образующихся водяных побегов у деревьев соответствующих географических зон, представленных в коллекции: уменьшение высоты субапикальной зоны ($H-h^2$) соответствует меньшему количеству деревьев с водяными побегами. В результате цитологических иссле-

дований установлена также обратная корреляционная зависимость между высотой субапикальной зоны ($H-h^2$) и ростовыми показателями деревьев ясеня (высоты стволов).

Таблиця 3

Зависимость между высотой субапикальной зоны апикальной меристемы вегетативных почек *F. excelsior* L. и частотой образования водяных побегов

Климатипы	($H-h^2$) ср., мкм	Доля деревьев с водяными побегами, %	Коэффициент корреляции между ($H-h^2$) ср. и долей деревьев с водяными побегами
Полесье	116,35 ± 0,82	1	0,77 ± 0,06
Левобережная Лесостепь	106,03 ± 0,70	3	0,82 ± 0,04
Степь	94,30 ± 0,24	5,5	0,62 ± 0,05
Контроль	107,76 ± 0,43	2,5	0,54 ± 0,06

Примечания: $H-h^2$ – высота субапикальной зоны апикальной меристемы.

Выводы. От географического происхождения популяций зависит гистогенез и органогенез верхушечной меристемы вегетативных почек ясеня обыкновенного, а также анатомо-морфологические изменения, происходящие в верхушечной меристеме в течение вегетационного периода в условиях произрастания географических культур. Изменения параметров верхушечной меристемы имеют зональный характер и определяют фенотипические особенности деревьев.

Форма конуса нарастания наследственно детерминирована и зависит от исторических условий произрастания насаждений. Выявлена корреляция между средними размерами "инициального кольца" ($D-d$) и количеством зачаточных листьев, сформировавшихся в вегетативных почках, что соответствует увеличению средних значений диаметра деревьев, разной продолжительности периодов листообразовательной деятельности конусов. Установлена зависимость между размерами высоты субапикальной зоны ($H-h^2$), регулирующей увеличение оси при образовании однолетнего побега, и частотой образования водяных побегов.

Морфометрические параметры апикальной меристемы могут служить диагностическими показателями для качественной оценки популяций разного географического происхождения.

Учитывая выявленные закономерности, рекомендуем вести отбор деревьев и популяций для последующего выращивания в условиях влажных дубрав северной Левобережной Лесостепи Украины с учетом особенностей внутривидового роста и характера выраженности цитологической зональности. Необходимо учитывать степень формирования апекса (предпочтительнее с конусом нарастания выпуклой формы) с хорошо развитой зоной "инициального кольца" ($D-d$) – в пределах 120 – 170 мкм и субапикальной зоной ($H-h^2$) – в пределах 80 – 110 мкм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Василевская В. К. К изучению вегетативной верхушки побега двудольных / В. К. Василевская, Е. А. Кондратьева-Мельвиль // Морфогенез растений. – 1961. – Т. 2. – С. 48 – 57.
2. Гордиенко М. И. Морфологические особенности водяных побегов ясеня обыкновенного / М. И. Гордиенко, Н. М. Гордиенко // Лесоведение. – 1992. – № 3. – С. 61 – 68.
3. Новикова А. А. Рост и развитие почек у некоторых древесных растений / Новикова А. А. – Минск: Наука и техника, 1976. – 95 с.
4. Нугаред А. "Меристемы" ожидания у двудольных растений: поведение, происхождение и эволюция / Нугаред Александр // Физиология и биохимия культурных растений. – Киев, 1976. – Т. 8, вып. 4. – С. 349 – 366.
5. Патлай И. Н., Кузнецова Т. Л. *Fraxinus excelsior* L. в эколого-географических культурах // Лісівництво та агролісомеліорація. – Вип. 96. – X., 1999. – С. 66 – 71.
6. Раскатов П. Б. Экологическая анатомия вегетативных органов деревьев и кустарников / Раскатов П. Б. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1979. – 126 с.
7. Седова Е. А. Органогенный потенциал апикальных меристем цветковых растений и продуктивность / Е. А. Седова // Вестник МГУ. – 1989. – Сер. 16, № 4. – С. 25 – 33.

8. Эзау К. Анатомия семенных растений [пер. с англ. Васильевой А. Е., Гамалея Ю. В.] / Кэтрин Эзау – М.: Мир, 1980. – 289 с.

9. Shaf. de Muckadell M. Investigation on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture // Forstl. Forsogsvi Denmark. – 1959. – 25 p.

10. Wardlaw C. W. On the organization and reactivity of the shoot apex in vascular plants // Amer. J. Bot. – 1957. – V. 44, № 2. – 176 – 185.

Kuznetsova T. L.

ANATOMICAL & MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF APEXES OF VEGETATIVE BUDS OF *FRAXINUS EXCELSIOR* L. IN PROVENANCE TESTS

Ukrainian Research Institute of Forestry & Forest Melioration named after G. M. Vysotsky

Studies of intraspecific variability of *Fraxinus excelsior* L. were carried by standard biometrical and cytological methods in provenance tests created at Trostyanets Forest Enterprise in 1930 under the guidance of prof. Andrejev. Cytological peculiarities of apexes of vegetative bud were studied. Preliminary analysis of anatomical and morphological peculiarities allows to find three main types of apex growth cone: flat form, described in literature; protuberant form; cupola-shaped form. Some correlations between cytology peculiarities of apex types and tree quality parameters have been found.

К e y w o r d s : climatypes, vegetative buds, apex, apex growth cone, index of form of apex growth cone.

Кузнцова Т. Л.

АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ АПІКАЛЬНИХ МЕРИСТЕМ ВЕГЕТАТИВНИХ БРУНЬОК *FRAXINUS EXCELSIOR* L. У ГЕОГРАФІЧНИХ КУЛЬТУРАХ

Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького

Внутришньовидову мінливість *Fraxinus excelsior* L. вивчали стандартними біометричними та цитологічними методами в географічних культурах, створених на базі Тростянецької лісової станції у 1930 році під керівництвом проф. Андрєєва. Виявлені цитологічні відмінності між апікальними меристемами вегетативних бруньок. Попередній аналіз анатомічних і морфологічних особливостей апікальних меристем дав змогу виділити три основні типи: випукла форма, плоска форма, описана в літературі, та куполоподібна форма. Установлено кореляцію між цитологічними особливостями апікальних меристем і якісними параметрами дерев.

Ключові слова: кліматипи, вегетативні бруньки, апікальна меристема, конус наростання, індекс форми конуса наростання.

Одержано редколегією 2.09.2008 р.