

УДК 630. 228.7:582.475.4(571.51)

Tree-Ring Structure of the *Pinus sibirica* and *Pinus cembra* Grafts as a Reflection of the Interaction of Scion and Rootstock

Yulia A. Darikova^a, Eugene A. Vaganov^a,
Galina V. Kuznetsova^b and Alexi M. Grachev^{c*}

^aSiberian Federal University

79 Svobodny, Krasnoyarsk, 660041, Russia

^bV.N. Sukachev Institute of Forest of the SB RAS
50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036, Russia

^cKhakasia Technical Institute –
Branch of the Siberian Federal University
27 Shchetinkina, Abakan, 655017, Russia

Received 24.10.2014, received in revised form 05.11.2014, accepted 25.11.2014

The analysis of the anatomical characteristics of tree rings of P. sylvestris L. rootstocks and scions of P. sibirica Du Tour (Emelianovo and Surgut provenances) and P. cembra L. (Karpat provenance) has been carried out for 10 years of their joint growth. The number of tracheids, their radial diameter and the cell wall thickness for the P. sibirica scions increases relative to control trees (with the exception of the cell wall thickness for Surgut scions). At the same time, in the annual rings of the P. sylvestris rootstocks these characteristics as well as the number of tracheids decrease relative to the control trees. An exception is the Scots pine, which is the rootstock for Surgut provenance scion, for which the radial tracheid diameter of the transition zone increases. The seasonal dynamics of the radial tracheid diameter and the cell wall thickness of the grafted trees retains the species features typical for the ungrafted trees, suggesting the stability of the genetic program of xylem differentiation. The adaptation of scions to the climatic conditions of their place of origin does not affect the anatomical structure of the tree rings of the rootstocks during the years in which the conditions are close to the climate of the region of origin of the scions.

Keywords: scion, rootstock, cell wall thickness, the radial diameter of tracheids, Pinus sylvestris, Pinus sibirica, Pinus cembra.

© Siberian Federal University. All rights reserved

* Corresponding author E-mail address: amgrachev@sfu-kras.ru

Структура годовичных колец прививок кедровых сосен как отражение взаимодействия привоя и подвоя

Ю.А. Дарикова^а, Е.А. Ваганов^а,
Г.В. Кузнецова^б, А.М. Грачев^{в*}

^а Сибирский федеральный университет
Россия, 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

^б Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Россия, 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

^в Хакасский технический институт –
филиал Сибирского федерального университета
Россия, 655017, Абакан, ул. Щетинкина, 27

Проведен анализ анатомических характеристик годовичных колец у подвоев *P. sylvestris* L. и привоев двух климатов *P. sibirica* Du Tour (емельяновского и сургутского) и одного климата *P. cembra* L. (карпатского) за 10 лет их совместного роста. У привоев *P. sibirica* относительно контрольных деревьев увеличивается число трахеид, их радиальный диаметр и толщина клеточной стенки (кроме клеточной стенки сургутских привоев). В то же время в годовичных кольцах подвоев *P. sylvestris* число трахеид и размеры данных характеристик уменьшаются относительно контрольных деревьев. Исключение составляет сосна обыкновенная, являющаяся подвоем для привоев сургутского климата, у которой радиальный диаметр трахеид переходной зоны увеличивается. Сезонная динамика радиального диаметра трахеид и толщины клеточной стенки привитых деревьев сохраняет свою видовую особенность, характерную для непривитых деревьев, что свидетельствует о стабильности генетической программы дифференциации ксилемы. Адаптация привоев к климатическим условиям их места происхождения не влияет на анатомическую структуру годовичных колец подвоев в годы, близкие по условиям к климату региона происхождения привоев.

Ключевые слова: привой, подвой, толщина клеточной стенки, радиальный диаметр трахеид, *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica*, *Pinus cembra*.

Введение

Анатомические характеристики годовичных колец интегрируют влияние генетических и внешних факторов на формирование древесины (Wodzicki, 2001; Vaganov et al., 2006). Отражение в структуре древесины взаимодействия двух генетически различных организмов (привоя кедра и подвоя сосны) может внести вклад в понимание и идентификацию тканевых механизмов,

управляющих процессом дифференциации ксилемы.

При достаточно большом объеме информации, касающейся влияния подвоя на вегетативный рост привоя и другие его характеристики (продуктивность, ускорение наступления плодоношения, устойчивость к патогенам и стрессовым факторам) (Hosomi et al., 2002; Sanou et al., 2004; Giorgi et al., 2005; Hibbert-Frey et al., 2006; Ahmed et al., 2006;

Mitani et al., 2008; Cantin et al., 2010; Gandev, 2009; Prassinis et al., 2009; Franzon et al., 2010; Bellefontaine et al., 2010; Pio et al., 2010; Souza et al., 2010, Darikova et al., 2011), вопросы взаимодействия двух компонентов прививок на тканевом уровне детально не исследовались.

Ранее нами было показано, что географическое происхождение привоя отражается на анатомической структуре (толщине клеточной стенки и площади люмена трахеид) подвоя (Ваганов и др., 2010). Результаты последующей работы по анализу радиального роста прививок кедровых сосен выявили вариабельность ширины годичных колец подвоев в зависимости от комбинации с привоем и различия в климатическом отклике компонентов прививки (Дарикова и др., 2013). Представляло интерес исследовать анатомическую структуру годичных колец для понимания механизмов, лежащих в основе взаимодействия и координации совместного роста привоя и подвоя. Поэтому предпринята попытка проанализировать отличительные особенности клеточных характеристик подвоя, обусловленные видовой принадлежностью привоя. Данная работа включила прививки сосны кедровой европейской (*Pinus cembra* L.) и сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Roi) двух климатипов, годы роста которых охватывают диапазон 2001–2010 гг., не представленный в предыдущей работе (Ваганов и др., 2010). Также было интересным оценить, отражается ли в анатомической структуре подвоя неприспособленность привоев к условиям места произрастания.

Материалы и методы

Для исследования были взяты привитые на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris*) деревья сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) (называемой далее кедром сибирским) и сосны кедровой европейской (*Pinus cembra*)

(далее называемой кедром европейским). Кедр сибирский представлен двумя климатипами – местный емельяновский (*Pinus sibirica*-ЕМ) (Красноярский край) и сургутский (*Pinus sibirica*-СУ) (Тюменская область), а кедр европейский – карпатским климатипом из Ивано-Франковской области (Украина). Далее в названии климатипа использованы приведенные выше сокращения. Эксперимент проводился на территории экспериментальной базы «Погорельский бор» (56°22' с.ш., 92°57' в.д.), находящейся в Красноярском крае. Для данной территории характерен резко-континентальный климат с годовой нормой осадков 410 мм и среднегодовой температурой 1.3 °С. Климат региона происхождения *Pinus cembra* умеренно континентальный, лето короткое и прохладное, годовое количество осадков – 800 мм, среднегодовая температура воздуха 5.5 °С. Кедр европейский – высокогорное дерево, приспособлен к суровым горным условиям, хорошо переносит мороз. Место естественного произрастания *Pinus sibirica*-СУ характеризуется резко-континентальным климатом, с высокой влажностью в весенне-летний и осенний периоды, среднегодовой температурой воздуха от минус 6.6 до 3.8 °С и годовым количеством осадков 519-540 мм.

В качестве контрольных деревьев были взяты непривитые деревья сосны обыкновенной из естественного насаждения и интродуцированные культуры сосны кедровой сибирской, произрастающие в сходных экологических и климатических условиях с привитыми деревьями. Каждая из контрольных и экспериментальных групп состояла из пяти деревьев. Мы не включили в качестве контроля деревья кедр европейского, поскольку в районе произрастания прививок не существует его плантаций.

Возраст прививок составлял 45 лет. Кernels древесины отбирали возрастным буром

на расстоянии 15 см выше (привой) и ниже (подвой) зоны срастания. Анализ анатомических характеристик проводили на поперечных срезах 10 годичных колец, соответствующих приросту периода 2001–2010 гг. Тонкие срезы древесины (15 мкм), полученные с помощью микротомы, окрашивали и фиксировали в глицерине (Фурст, 1979). Измерения проводили при помощи микроскопа (*Zeiss Imager A1*, Zeiss, Германия), оснащенного системой анализа изображений с программным обеспечением *AxioVision*. Измеряли следующие анатомические характеристики: толщину двойной клеточной стенки и радиальный диаметр люмена у 5 радиальных рядов клеток в каждом годичном кольце. Для минимизации погрешности измерений клеточной стенки проводили измерение двойной стенки, далее использовали величину одинарной, которая вычислялась путем деления пополам двойной клеточной стенки. Радиальный диаметр клетки определяли путем сложения значений диаметра люмена и величин противоположных клеточных стенок трахеиды.

Нормирование к единому числу клеток – 30 – проводили в оригинальной программе *Standartization*, разработанной В.В. Шишовым (Ваганов и др., 1985; Vaganov et al., 2006). Параметры нормированного ряда клеток усреднялись отдельно для условно ранней (первые 20 клеток) и условно поздней древесины (21–30). Также иногда оценивали параметры переходной зоны (15–20 клетки нормированного ряда). В работе использовали данные как за отдельные годы, так и усредненные за весь исследуемый период (2001–2010 гг.). Данные о средней температуре воздуха и сумме осадков за вегетационный период продолжительностью от последней декады мая до первой декады сентября были получены из базы данных ERA-interim на сайте <http://climexp.knmi.nl> для координат 56°22'07.48" с.ш., 92°57'17.95"

в.д. Сезоны роста условно делились на холодные (со средней температурой ниже 16 °С) и теплые (с температурой выше или равной 16 °С), достаточно увлажненные (с суммарным количеством осадков от 250 мм) и сухие (ниже 250 мм). Статистическая обработка данных проводилась в программе *Statistica 8.0* (Боровиков, 2001).

Результаты

Продукция клеток в годичных кольцах привоев и подвоев

Для большинства лет у подвоев сосны обыкновенной прививок *P. sibirica*-СУ и *P. sibirica*-ЕМ отмечается уменьшение среднего числа трахеид в годичном кольце в 1.2 раза. Еще большее уменьшение среднего числа трахеид наблюдается и у подвоев прививок *P. cembra* (в 1.5 раза), что прослеживается каждый год (табл. 1). По сравнению с контрольными деревьями у привоев СУ число клеток в годичных кольцах выше в 1.2 раза, а у привоев ЕМ – в 1.3 раза (за исключением отдельных лет роста).

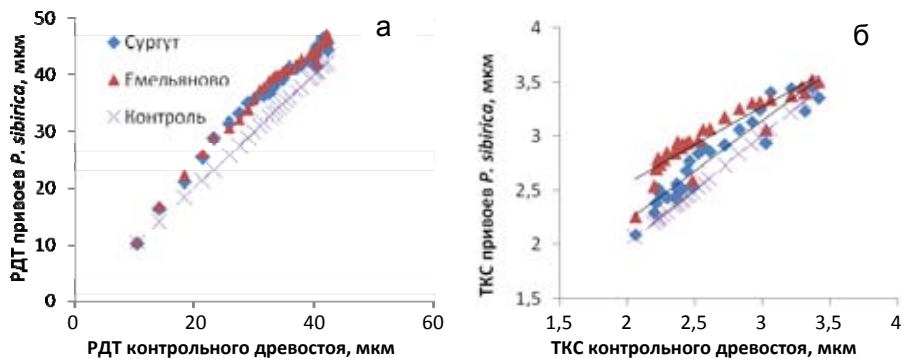
Влияние подвоя

на клеточные характеристики привоя

Для годичных колец привоев *P. sibirica* характерно увеличение радиального диаметра трахеид (РДТ) относительно контрольных деревьев (табл. 2). В зависимости от положения клетки в радиальном ряду у привоев ЕМ это увеличение колеблется от 4 до 24.5 %, что в среднем составляет 15 %, а у привоев СУ от 2.5 до 24 % (в среднем 13 %). На границе годичного кольца диаметры трахеид привоев и контрольных деревьев не отличаются (рис. 1а). Однако в отдельные годы (2001, 2009 и 2010), как показывает дисперсионный анализ, отсутствуют значимые различия между РДТ привоев и контрольных деревьев кедра,

Таблица 1. Среднее число клеток в годичных кольцах привоев различных климатипов кедровых сосен и подвоев сосны обыкновенной

Год	Емельяново (<i>P. sibirica</i>)		Сургут (<i>P. sibirica</i>)		Карпаты (<i>P. cembra</i>)		Контроль	
	Привой	Подвой	Привой	Подвой	Привой	Подвой	<i>P. sibirica</i>	<i>P. sylvestris</i>
2001	36±1	43±7	41±3	38±4	28±2	25±5	44±7	28±4
2002	34±4	29±2	43±6	31±3	30±3	26±4	45±8	42±6
2003	41±5	44±4	47±7	34±3	27±3	32±8	42±7	42±7
2004	50±8	47±6	52±6	36±2	33±4	37±5	40±6	40±7
2005	58±9	50±7	48±7	39±3	37±3	36±4	41±9	50±7
2006	44±8	35±9	44±4	42±3	27±4	22±5	36±9	45±7
2007	58±18	50±15	50±8	58±6	44±6	33±8	41±9	61±2
2008	41±8	46±11	45±7	43±4	39±5	29±6	33±8	48±8
2009	44±9	45±12	31±2	45±7	32±4	36±7	33±11	45±9
2010	34±8	48±12	28±1	33±5	25±4	26±7	28±6	40±9

Рис. 1. Радиальный диаметр трахеид (а) и толщина клеточной стенки (б) у привоев *P. sibirica* относительно величины данных анатомических характеристик у контрольных деревьев *P. sibirica*

т.е. трахеиды привоев сохраняют размеры, присущие непривитым деревьям (табл. 3). Данные годы характеризуются довольно контрастными по температуре условиями (рис. 2). Как показывает график, сезонная динамика РДТ привоев не отличается от таковой непривитых деревьев *P. sibirica* (рис. 1а). У климатипов кедра сибирского влияние подвоя сосны приводит к идентичному изменению РДТ.

Толщина клеточной стенки (ТКС) относительно контрольных деревьев уменьшается только у привоев ЕМ от 1 до 25 % в зависимости от позиции клетки в годичном кольце (в среднем на 15 %) (рис. 1б). При этом мак-

симальное изменение характерно для клеток ранней древесины, а ближе к границе годичного кольца ТКС выходит на один уровень с контролем. Как показывает дисперсионный анализ, ТКС у сургутских привоев существенно не отличается от ТКС непривитых деревьев кедра сибирского для большинства лет роста (табл. 3).

Зависимость ТКС у привоев *P. sibirica* и контрольных деревьев кедра имеет линейный вид. Это свидетельствует о сохранении у привоев генетически детерминированной сезонной динамики этого параметра. Корреляция между клеточными параметрами привоев и таковыми контрольных деревьев выше

Таблица 2. Средние значения анатомических характеристик годичных колец привоев кедра сибирского и европейского и подвоев сосны обыкновенной

Климатип	Ранняя древесина		Поздняя древесина	
	РДТ, мкм	ТКС, мкм	РДТ, мкм	ТКС, мкм
Емельяновский (<i>P. sibirica</i>)				
Привой	42.03±0.40	2.86±0.03	26.95±0.50	3.29±0.04
Подвой	33.62±0.40	3.10±0.06	21.44±0.20	4.90±0.06
Сургутский (<i>P. sibirica</i>)				
Привой	41.15±0.30	2.58±0.03	26.24±0.40	3.21±0.04
Подвой	39.94±0.30	2.79±0.03	22.71±0.30	5.19±0.07
Карпатский (<i>P. cembra</i>)				
Привой	39.05±0.40	3.07±0.03	22.43±0.30	3.51±0.04
Подвой	31.85±0.30	3.18±0.04	17.89±0.20	4.64±0.06
Контроль				
<i>P. sibirica</i>	37.79±0.30	2.39±0.030	23.12±0.20	3.10±0.03
<i>P. sylvestris</i>	37.82±0.30	3.51±0.04	22.91±0.20	5.49±0.07

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа при сопоставлении анатомических характеристик привоев и контрольных деревьев кедра сибирского. Жирным шрифтом выделены незначимые эффекты

Год	Емельяново				Сургут			
	РДТ		ТКС		РДТ		ТКС	
	F	p	F	p	F	p	F	p
2001	2.8	0.09	13.6	<0.001	2.8	0.09	1.2	0.28
2002	12.1	<0.001	21.0	<0.001	13.8	<0.001	2.8	0.09
2003	4.8	0.03	20.4	<0.001	6.4	0.012	21.8	<0.001
2004	47.5	<0.001	52.5	<0.001	17.4	<0.001	10.1	<0.001
2005	24.6	<0.001	27.8	<0.001	7.5	0.006	0.9	0.35
2006	34.8	<0.001	17.1	<0.001	20.1	<0.001	19.3	<0.001
2007	14.6	<0.001	12.0	<0.001	7.1	0.008	3.7	0.054
2008	7.9	0.005	5.9	0.01	18.6	<0.001	0.1	0.79
2009	1.2	0.28	39.2	<0.001	1.5	0.22	0.8	0.37
2010	7.7	0.006	44.6	<0.001	1.9	0.17	2.3	0.13

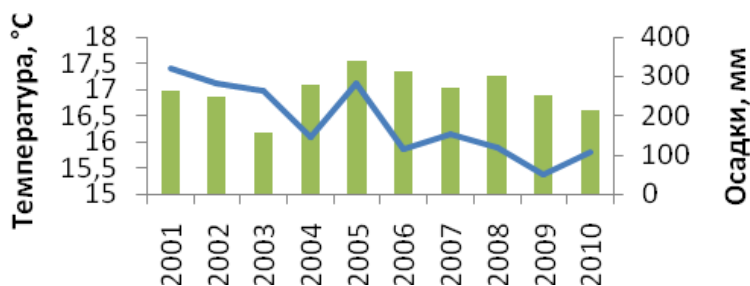


Рис. 2. Средняя температура (°C) и сумма осадков (мм) за вегетационный период (конец мая – начало сентября). Температура обозначена линией

у клеток поздней древесины и составляет 0.93/0.70 (ЕМ) и 0.95/0.71 (СУ) для РДТ и ТКС соответственно, тогда как корреляция между параметрами ранней древесины привоев и непривитых деревьев кедр сибирского составляет – 0.65/0.62 (ЕМ) и 0.75/0.67 (СУ). Меньшие значения коэффициентов корреляции между характеристиками ранней древесины свидетельствуют о более высокой изменчивости размеров клеточных параметров на этапе закладки ранней древесины. При этом толщина стенки более вариабельна по сравнению с диаметром трахеид. Клеточные стенки с максимальными размерами формируются в годичных кольцах привоев *P. cembra* (табл. 2) на протяжении всего периода исследований независимо от температурного режима и увлажнения. Промежуточное положение по этому параметру занимают привои *P. sibirica*-ЕМ, а минимальные размеры клеточной стенки отмечены для *P. sibirica*-СУ.

Особенности формирования

ксилемы подвоев

в зависимости от вида привоя

Характер изменения анатомических параметров подвоев сосны обыкновенной зависит

от вида и происхождения привоев. Влияние привоев карпатского (*P. cembra*) и емельяновского (*P. sibirica*) климатипов приводит к уменьшению радиального диаметра трахеид подвоев сосны обыкновенной (табл. 2). В зависимости от позиции клетки в радиальном ряду у подвоев прививок *P. sibirica*-ЕМ это уменьшение составляет от 5 до 14 % (в среднем 10 %), а у *P. cembra* от 7 до 25 % (в среднем 18 %) (рис. 3а). В дисперсионном анализе выявлены статистически достоверные различия в размерах трахеид между подвоями и контрольными деревьями сосны обыкновенной. Однако в отдельные годы (2001 и 2004) размеры трахеид подвоев прививок *P. sibirica*-ЕМ не отличаются от таковых контрольных деревьев (табл. 4).

Влияние привоев *P. sibirica*-СУ на диаметр трахеид подвоев наиболее выражено в относительные теплые годы (2001–2003). При этом увеличиваются радиальные размеры только трахеид переходной зоны, в среднем на 18 % (позиции 15-22 нормированной трахеидограммы) (рис. 3а).

ТКС подвоев сосны обыкновенной также уменьшается относительно контроля (табл. 2). У подвоев прививок *P. cembra*

Таблица 4. Результаты дисперсионного анализа при сопоставлении анатомических характеристик подвоев и контрольных деревьев сосны обыкновенной. Жирным шрифтом выделены незначимые эффекты

Год	Емельяново (<i>P. sibirica</i>)				Сургут (<i>P. sibirica</i>)				Карпаты (<i>P. cembra</i>)			
	РДТ		ТКС		РДТ ¹		ТКС		РДТ		ТКС	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
2001	1	0.45	19	<0.001	40	<0.001	37	<0.001	41	<0.001	27	<0.001
2002	11	<0.001	6	0.019	7	0.01	14	<0.001	31	<0.001	6	0.01
2003	15	<0.001	7	0.01	10	<0.001	8	0.01	35	<0.001	71	<0.001
2004	0.1	0.86	0.3	0.56	5	0.03	0.1	0.93	8	<0.001	0.01	0.92
2005	4	0.035	8	0.005	2	0.13	3	0.10	19	<0.001	9	<0.001
2006	14	<0.001	10	0.001	11	<0.001	3	0.09	31	<0.001	1	0.27
2007	4	0.03	20	<0.001	17	<0.001	16	<0.001	36	<0.001	45	<0.001
2008	19	<0.001	28	<0.001	5	0.04	25	<0.001	41	<0.001	15	<0.001
2009	27	<0.001	0.8	0.35	11	<0.001	4	0.04	20	<0.001	3	0.09
2010	32	<0.001	0.3	0.58	8	<0.001	17	<0.001	33	<0.001	14	<0.001

¹Для позиций клеток 15-22

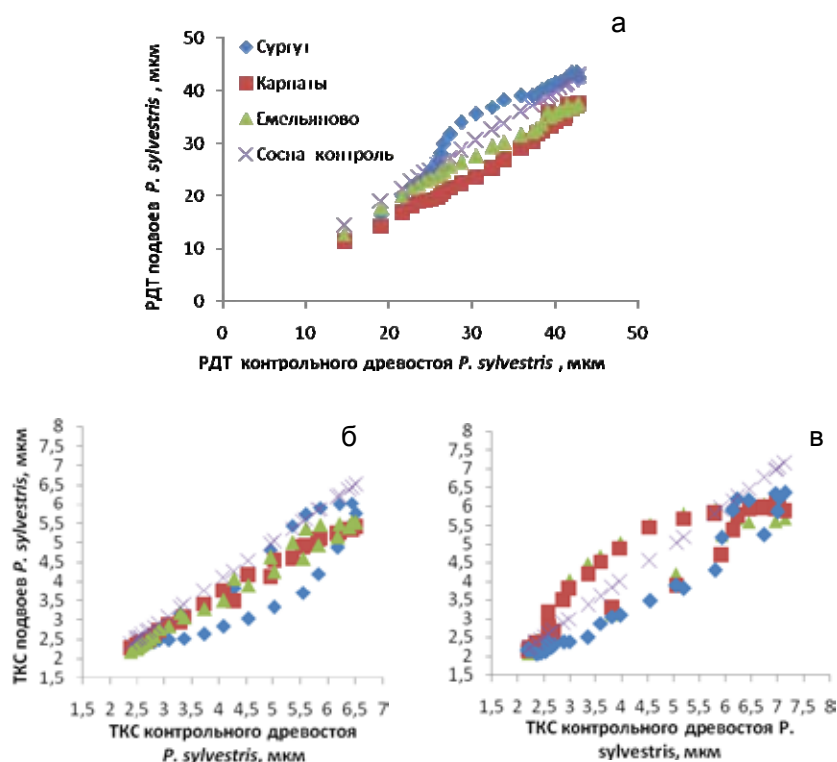


Рис. 3. Радиальный диаметр трахеид (а) и толщина клеточной стенки (б) у привоев *P. sylvestris* относительно величины данных анатомических характеристик у контрольных деревьев *P. sylvestris*

уменьшение находится в пределах от 6 до 19 % и в среднем составляет 11 %, тогда как у подвоев прививок *P. sibirica* у ЕМ с 5 до 17 % (в среднем 10 %), а СУ с 4 до 34 % (в среднем 15 %) (рис. 3б). В отдельные вегетационные сезоны (2004–2006, 2009, 2010) клеточная стенка подвоев идентична по толщине таковой непривитых деревьев сосны обыкновенной (табл. 4).

Наибольшая изменчивость среди параметров свойственна толщине стенки трахеид поздней древесины подвоев, судя по самым низким значениям коэффициентов корреляции с одноименными параметрами контрольных деревьев сосны ($R=0.76-0.85$). При этом коэффициенты корреляции элементов ранней древесины составляют 0.81–0.91 для диаметра клетки и 0.87–0.92 для ТКС, а РДТ поздней древесины 0.86–0.90.

Взаимосвязь клеточных параметров у компонентов прививки

У компонентов прививок сосны обыкновенной и кедра сибирского наблюдается сходная взаимосвязь РДТ, которая наилучшим образом описывается полиномом 4-й степени ($R^2 = 0.97-0.99$) (рис. 4а). Взаимосвязь ТКС имеет линейный характер (рис. 4б). Наиболее тесная она у привитых деревьев ($R^2 = 0.91; 0.81; 0.73$ – для СУ, ЕМ и КА соответственно) и менее – у непривитых ($R^2 = 0.69$). Таким образом, сезонная динамика анатомических характеристик сосуществующих деревьев кедра и сосны (прививок) сохраняет свою особенность, присущую каждому отдельному виду. Это указывает на то, что взаимодействие привоя с подвоем не вызывает перестройки механизмов, управляющих процессом дифференциации ксилемы. Значения коэффици-

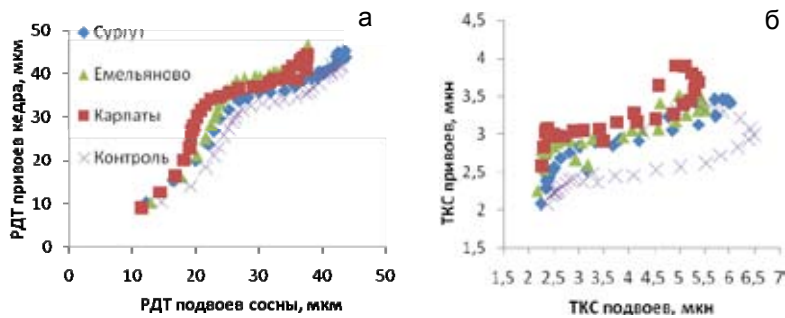


Рис. 4. Зависимость клеточных параметров привоев *P. sibirica* от таковых подвоев *P. sylvestris*: а) радиальный диаметр трахеид; б) толщина клеточной стенки

ентов корреляции между анатомическими характеристиками поздней ($R = 0.60 - 0.89$) и ранней древесины ($R = 0.54 - 0.80$) у компонентов прививок почти одинаковы, что говорит о равной степени координации процессов, отвечающих за дифференцировку ксилемы на этапах формирования трахеид ранней и поздней зон. В то же время отсутствие корреляции ТКС поздней древесины между контрольными непривитыми деревьями кедр и сосны и наличие достаточно тесной связи между клеточными параметрами компонентов прививок свидетельствует о согласованном совместном росте прививок.

В годичных кольцах привоев кедровых сосен радиальный диаметр трахеид как ранней, так и поздней древесины выше, чем у подвоев (за исключением прививок *P. sibirica*-СУ). В то же время радиальные размеры трахеид контрольных (непривитых) деревьев кедр и сосны практически не различаются (табл. 2). Таким образом, различия РДТ клеток одной и той же позиции нормированной трахеидограммы у привоя и подвоя предполагают различную интенсивность растяжения клеток. В целом, независимо от условий роста (совместного или независимого друг от друга) для кедровых сосен характерно формирование более тонкостенных клеток в сравнении с сосной обыкновенной. У сосны этот переход

начинается с 10-й, а у кедр – с 15-й позиции, тогда как у компонентов прививок *P. sibirica*-СУ – одновременно с 15-й позиции (рис. 5), указывая на способность подвоя «подстраиваться» под привой.

Зависимость анатомических характеристик от климатических факторов

Трахеиды подвоя и привоя прививок *P. sibirica*-ЕМ (местного климатипа) достигают максимальных размеров в условиях теплых и достаточно влажных сезонов (2004 и 2007 гг.), а в относительно холодные годы (2009, 2010 гг.) характеризуются минимальными значениями (рис. 6). В то же время привои *P. cembra* и *P. sibirica*-СУ также формируют наиболее мелкие трахеиды в 2009 и 2010 гг. и крупные (только СУ) в 2004 г., очевидно, отражая реакцию подвоя. Трахеиды привоев *P. cembra*, продуцируемые в годы с различным уровнем увлажнения, по размеру варьируют незначительно, что может свидетельствовать о значении подвоя для адаптации этих привоев к периодам с низкой влагообеспеченностью. Подвои сосны, адаптированные к местным условиям произрастания, закономерно формировали мелкие трахеиды в холодный 2009 г. и относительно крупные – в благоприятный 2007 г. В свою очередь, под-

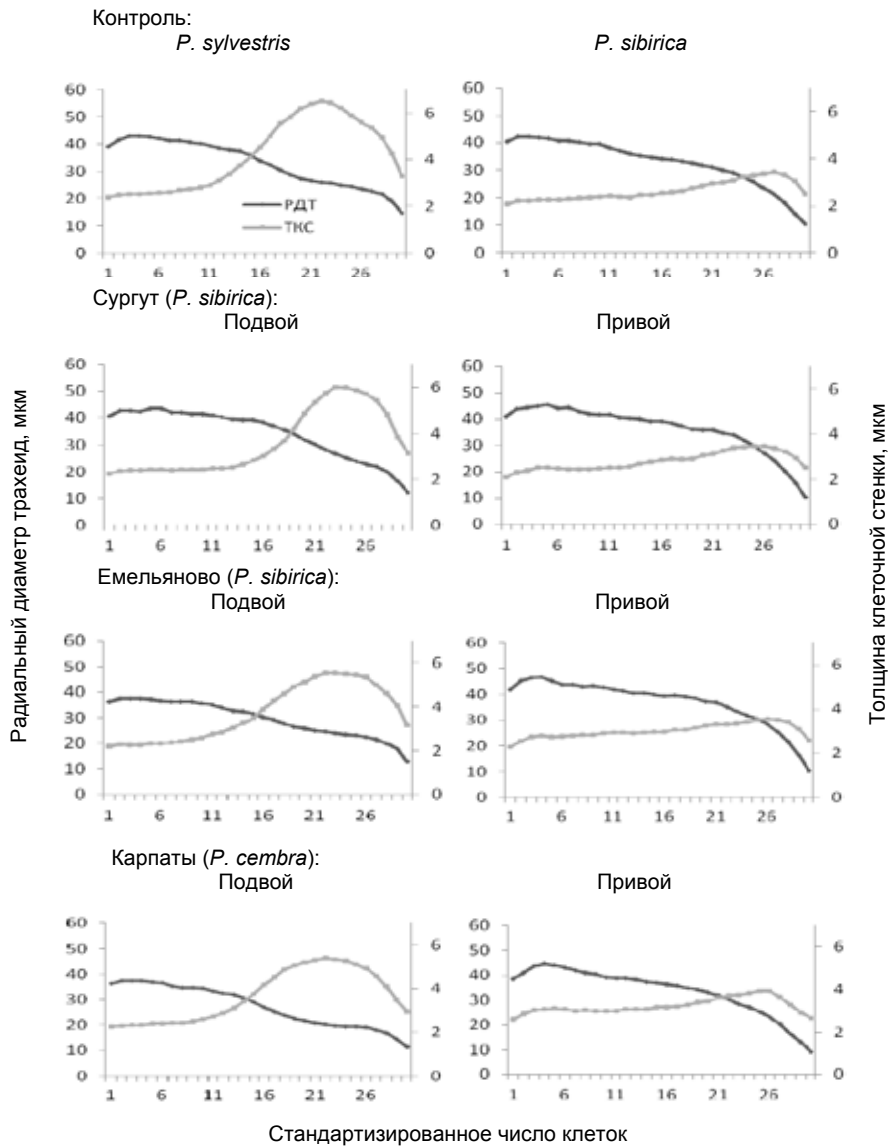


Рис. 5. Средние величины (за все годы) радиального диаметра трахеид и толщины клеточной стенки стандартизированных клеток ксилемы привоев, подвоев, контрольных деревьев

вои *P. cembra* формировали трахеиды минимальных размеров в 2001 г., что соотносится с контрольными деревьями сосны, показывающей такой же результат, а максимальных – в 2004 г.

Клеточная стенка и диаметр трахеид главным образом отражают исходную реакцию климатипа. Например, у прививок *P. cembra* в самый сухой период (неблагопри-

ятный для привоя) в годичных кольцах подвоя продуцируются клетки с максимальной (относительно других сезонов) толщиной клеточной стенки, а в самый влажный 2005 г. (благоприятный для привоя) – минимальной. В целом, для всех подвоев и привоев (за исключением привоев *P. cembra*) наблюдается тенденция к формированию тонкостенных клеток в основном в зоне поздней древеси-

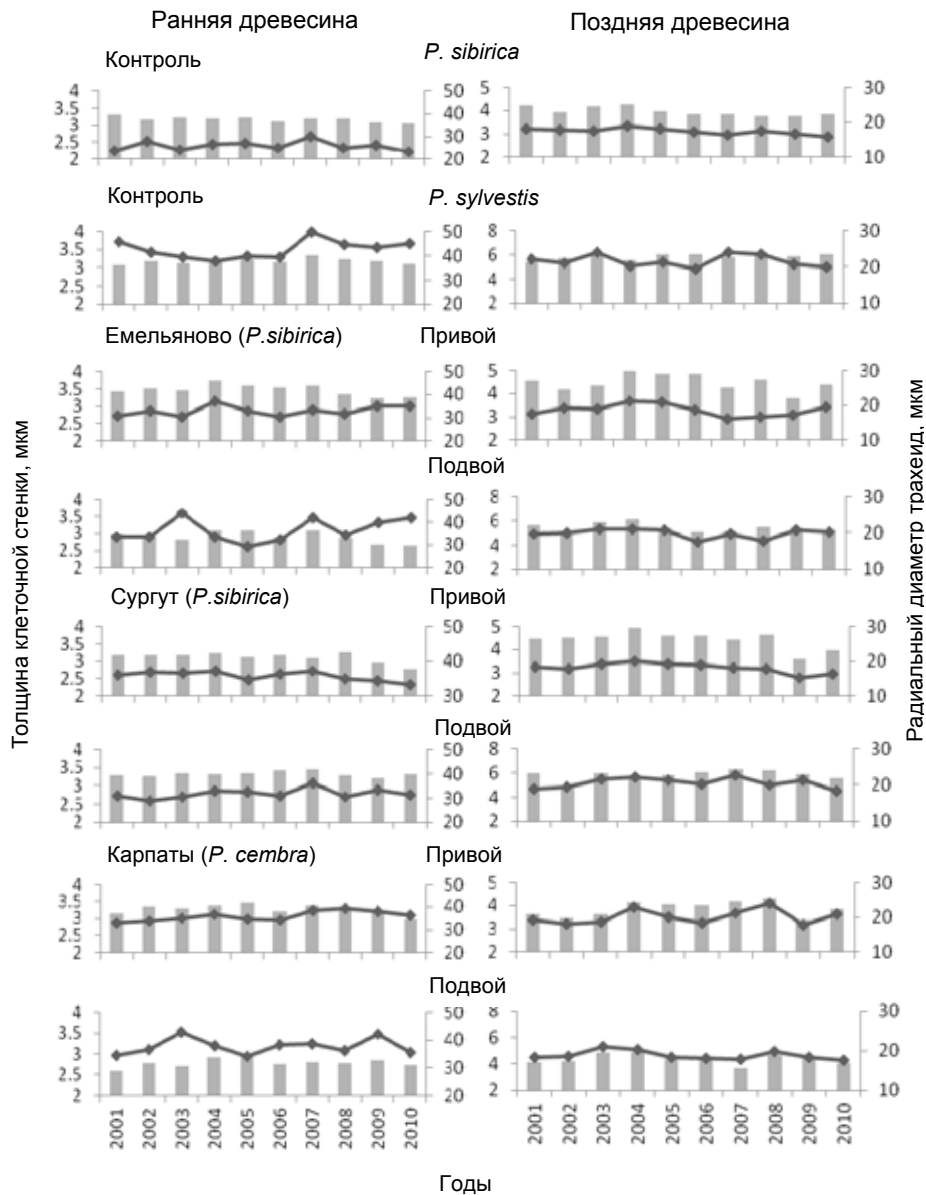


Рис. 6. Многолетняя динамика ТКС (линии) и РДТ (столбцы), усредненных отдельно для ранней и поздней древесины

ны в относительно прохладные годы, однако не в каждый прохладный год (рис. 6). Годы с максимальными величинами ТКС (в ранней древесине у СУ и поздней у ЕМ) совпадают у привоев и контроля (за исключением *P. cembra*), тогда как среди подвоев соответствие контролю наблюдается только у СУ климатипа.

Обсуждение

У каждого вида сосен начало закладки элементов ксилемы в условиях Красноярской лесостепи происходит поочередно с разницей в 10-20 дней. Первой в фазу формирования трахеид ранней древесины вступает *P. sylvestris*, и это время приходится на конец мая – начало июня (Antonova, Stasova, 1993),

затем со второй декады июня – *P. sibirica* и на декаду позже – *P. cembra* (Кузнецова, 2007).

В то время как контрольные деревья *P. sylvestris* вступают в фазу вегетации и активного деления камбиальных производных, подвой того же вида, находясь под гормональным контролем апикальной меристемы привоя кедр и не получая внутреннего сигнала к активизации процессов роста, еще находятся в состоянии покоя. Как следствие более позднего вступления подвоев сосны в фазу роста, наблюдается уменьшение числа клеток, а также их диаметра и толщины клеточной стенки трахеид в связи с ограничением времени, требуемого для достижения максимальных размеров и аккумуляции предельного количества органического вещества клеточной стенкой. Наиболее поздний старт вегетационного периода у *P. cembra* обуславливает подавленный прирост подвоя сосны, для которого характерны самые минимальные показатели продукции трахеид и их радиального диаметра. Вероятно, это связано с тем, что, получая сигнал к запуску формирования вторичной клеточной стенки, трахеиды подвоев, еще не достигнув своего окончательного размера, лишены возможности продолжать рост растяжением, тогда как утолщение клеточной стенки не ограничено такими узкими временными рамками. Продолжительность вегетационного периода у *P. cembra* и *P. sibirica* в целом одинакова, несмотря на разное время его начала и завершения. Этим обстоятельством и объясняются близкие значения толщины клеточной стенки у подвоев этих двух групп.

Контрастирующие данные по размерам трахеид сосны-подвоя для сургутского климата *P. sibirica* (где первая половина клеток ранней древесины не отличается по размеру от клеток контрольных деревьев) связаны с тем, что северные климаты кедр сибир-

ского первыми вступают в фазу вегетации в данных условиях произрастания (Кузнецова, 2007). Таким образом, сроки начала активизации камбиальной деятельности сосны-подвоя и контрольных деревьев сосны могут совпадать. Однако сроки формирования ТКС не связаны с началом вегетации и минимальные (относительно подвоев других прививок) размеры клеточной стенки подвоев СУ могут быть отражением более тонких механизмов регуляции, осуществляемой привоем. Различия в толщине клеточной стенки между привоями скорее является видовой особенностью (в случае *P. cembra*) или свойством климата (в случае *P. sibirica*-СУ). Анатомические характеристики подвоев и привоев зависят от изменений температуры в годы, когда она существенно отклоняется от средних значений.

Прививки местного климата (*P. sibirica*-ЕМ) представляют собой модель, демонстрирующую адаптивные возможности в условиях данного региона, тогда как прививки интродуцированных деревьев должны отражать проявления региональных адаптационных механизмов: *P. sibirica*-СУ – влияние климата, более адаптированного к холодному климату и раннему старту роста в сезоне, а *P. cembra* – приспособленного к условиям достаточного влагообеспечения и более позднему старту в сезонном росте. В целом, исходная реакция сосны-подвоя как вида, адаптированного к данному региону, сохраняется и в годы, близкие по условиям к климатическим условиям региона происхождения привоев, поскольку не наблюдается существенных изменений в анатомической структуре подвоя. К примеру, от СУ климата, как адаптированного к холодному климату, следовало бы ожидать проявления устойчивости к низким температурам. Однако ни сам привой, ни его подвой такой устойчивостью не обладали. Приспособленность кедр европейского кар-

патского климатипа к более влажному климату также не находит своего отражения в характеристиках структуры годичных колец подвоя. Напротив, отмечается проявление привоями реакций, свойственных подвою, что предполагает доминирующую роль второго в контроле дифференцировки ксилемы, и согласуется с данными предыдущей работы (Дарикова и др., 2013). Результаты работы Дариковой и др. (2013) показали наличие у привоев сложного климатического отклика, интегрирующего реакцию исходного климатипа и реакцию подвоя.

Выполненный анализ анатомической структуры годичных колец привоя и подвоя свидетельствует о ведущем влиянии филогенетического фактора на величины РДТ и ТКС. Небольшие изменения размеров и продукции клеток скорее представляют собой результат интеграции факторов негенетической природы либо изменения метаболической активности за счет регуляции генной экспрессии на уровне транскрипции. Например, в опытах на *Hevea brasiliensis* было установлено, что у привоев и подвоев изменяется профиль экспрессии генов, вовлеченных, главным образом, в метаболизм, реакцию на стрессовый фактор и фотосинтез (Yuan et al., 2011). В другой работе (Jensen et al., 2003) характер экспрессии генов привоев зависел от вида подвоя: у привоев яблони в комбинации с подвоями, способствующими снижению чувствительности к патогену, вызывающему бактериальный ожог, повышался уровень экспрессии генов, отвечающих за реакцию на стрессовые факторы. В то же время привои, привитые на подвои, которые не изменяли чувствительность привоев к бактериальному ожогу, демонстрировали высокую активность генов, связанных с процессами транскрипции, трансляции, фотосинтеза и клеточного деления. Использование различных подво-

ев, способных влиять на размер привоев, выявило наличие индивидуальных профилей экспрессии генов привоев, где из множества генных транскриптов 116 были связаны с размером дерева (Jensen et al., 2010). Присутствие различных видов микроРНК во флоэмном соке растений, а также данные о транспорте видоспецифичных мРНК (Yoo et al., 2004; Datt et al., 2008; Turgeon and Wolf, 2009) указывают на осуществление системного контроля этими молекулами. Можно предположить, что клеточная стенка сосны-подвоя, почти в два раза превосходящая таковую у кедр-привоя, может означать высокий уровень активности генов, особенно во второй половине сезона роста, который потенциально может изменяться и у привоя. Значительно менее изученным является механизм гормонального контроля взаимодействия между компонентами прививки и влияния на рост привоя, в частности, изменение концентраций гормонов (Lockard and Schneider, 1981; Jones, 1986; Bangerth, 1994; Albacete et al., 2008; Hooijdonk et al., 2011) и нарушение баланса между ауксином и цитокинином (Sorice et al., 2002). Такой механизм должен четко проявляться в различной активности генов, отвечающих за дифференциацию ксилемы (Schrader et al., 2004; Uggla et al., 2001). Основываясь на полученных нами данных, можно предполагать, что либо зона контакта прививки существенно изменяет уровень ауксина (что ведет к уменьшению толщины клеточной стенки у привоя по сравнению с подвоем), либо, что более вероятно, генетические системы привоя и подвоя по-разному откликаются на один и тот же уровень гормона.

К другим возможным факторам, контролирующим рост привоя, относится повышение доступности воды и почвенных субстратов за счет использования более мощной корневой системы сосны. Сосна обыкновен-

ная благодаря пластичности корневой системы не требовательна к почвенным условиям и способна расти на почвах различного плодородия (Орлов, 1977). Предполагается, что корневая система подвоя играет важную роль в росте привоя, что было показано в экспериментах: карликовый подвой Риху уменьшал рослость европейской сливы до 50 % (Webster 1980), но вызывал незначительный эффект, когда использовался в качестве промежуточного подвоя. Эти наблюдения свидетельствуют о преобладающей роли корневой системы в регуляции роста привоя (Webster, 1995). Межвидовые прививки кедровой сосны с применением в качестве подвоя *P. sylvestris* превосходили по длине на 25,5 %, а диаметру ствола – 56,7 % внутривидовые прививки (Матвеева, Кичкильдеев, 2006), что также служит в поддержку роли корневой системы.

Заключение

Сохранение сезонной динамики анатомических характеристик, свойственной исходным видам деревьев привоя и подвоя, вероятно, указывает на стабильность гене-

тического контроля формирования ксилемы. Увеличение числа трахеид, их радиальных размеров и толщины клеточной стенки у привоев и уменьшение тех же характеристик у подвоев относительно контрольных деревьев обусловлены несоответствием в фенологических фазах между кедром и сосной. Адаптация привоев кедра сибирского сургутского и кедра европейского карпатского климатипа к климатическим условиям региона происхождения не сказывается на структуре годичных колец подвоев. Высокая корреляция между анатомическими характеристиками компонентов прививок, их скоординированный рост указывают на способность подвоя и привоя «подстраиваться» друг под друга.

Благодарности

Работа была выполнена при частичной поддержке проектов №1.7.09 Сибирского федерального университета (темплан: «Анализ основополагающих механизмов координации ростовых процессов первичных и вторичных меристем в морфогенезе древесных растений») и РФФИ №13-04-01671.

Список литературы

1. Боровиков В.В. (2001) STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. СПб.: Питер, 656 с.
2. Ваганов Е.А., Шашкин А.В., Сви́дерская И.В., Высоцкая Л.Г. (1985) Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука, 100 с.
3. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. (2000) Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 232 с.
4. Ваганов Е.А., Кузнецова Г.В., Свистова В.И., Круглов В.Б. (2010) Анатомия годичных колец у прививок кедра сибирского. Лесоведение 3: 59-70.
5. Дарикова Ю.А., Ваганов Е.А., Кузнецова Г.В., Грачев А.М. (2013) Радиальный рост прививок кедровых сосен (*Pinasea*) в условиях Красноярской лесостепи. Журнал Сибирского федерального университета. Биология 1(6): 3-17.
6. Кузнецова Г.В. (2007) Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в красноярской лесостепи. ХБЗ 2-3: 217-224.
7. Матвеева Р.Н., Кичкильдеев А.Г. (2006) Интенсивность роста 18-летнего привитого кедра сибирского (клон 91/55) в зависимости от вида подвоя. Хвойные бореальной зоны 23(2): 220-222.

8. Орлов А.Я., Кошельков С.П. (1977) Почвенная экология сосны. М.: Наука, 323 с.
9. Фурст Г.Г. (1979) Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 155 с.
10. Ahmed W., Pervez M.A., Amjad M., Khalid M., Ayyub C.M., Nawaz M.A. (2006) Effect of stionic combination on the growth and yield of kinnow mandarin (*Citrus reticulata* blanco). Pak. J. Bot. 38(3): 603-612.
11. Albacete A., Ghanem M.E., Martinez-Andujar C., Acosta M., Sanchez-Bravo J., Martinez V., Lutts S., Dodd I.C., Perez-Alfocea F. (2008) Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato. J. Exp. Bot. 59(15): 4119–31.
12. Antonova G.F., Stasova V.V. (1993) Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. Trees – Struct. and Funct. 7(4): 214 – 219.
13. Bellefontaine R., Ferradous A., Alifriqui M., Monteuuis O. (2010) Vegetative propagation of argan tree, *argania spinosa* in morocco: The John Goelet Project. Bois et Forêts des Tropiques. 304: 47-59.
14. Cantin C.M., Pinochet J., Gogorcena Y., Moreno M.A. (2010) Growth, yield and fruit quality of ‘Van’ and ‘Stark Hardy Giant’ sweet cherry cultivars as influenced by grafting on different rootstocks. Scientia Hort. 123(3): 329-335.
15. Datt P.B., Buhtz A., Kehr J., Scheible W.-R. (2008) MicroRNA399 is a long-distance signal for the regulation of plant phosphate homeostasis. Plant J. 53(5): 731–738.
16. Darikova J.A., Savva Y.V., Vaganov E.A., Grachev A.M., Kuznetsova G.V. (2011) Grafts of woody plants and the problem of incompatibility between scion and rootstock (a review). Journal of Siberian Federal University. Biology. 4(1): 54 – 63.
17. Franzon R.C., Goncalves R.D., Antunes L.E.C., Raseira M.D.C.B. (2010) Vegetative propagation of surinam cherry (*Eugenia uniflora* L.) genotypes from southern brazil, through cleft graft. Revista brasileira de fruticultura. 32(1): 262-267.
18. Gandev S. (2009) Propagation of walnut (*Juglans regia* L.) under controlled temperature by the methods of omega bench grafting, hot callus and epicotyl grafting. Bulgarian J. Agr. Sci. 15(2): 105-108.
19. Giorgi M., Capocasa F., Scalzo J., Murri G., Battino M., Mezzetti B. (2005) The rootstock effects on plant adaptability, production, fruit quality, and nutrition in the peach (cv. “Suncrest”). Sci. Hort. 107(1): 36-42.
20. Hibbert-Frey H., Frampton J., Blazich F.A., Hinesley L.E (2010) Grafting Fraser Fir (*Abies fraseri*): Effect of Grafting Date, Shade, and Irrigation. HortScience 45(4): 617-620.
21. Hosomi A., Dan M., Kato A. (2002) Screening of fig varieties for rootstocks resistant to soil sickness. J. Japanese Society Hort. Sci. 71(2): 171-176.
22. Jensen P.J., Rytter J., Detwiler E.A. Travis J.W., McNellis T.W. (2003) Rootstock effects on gene expression patterns in apple tree scions. Plant Mol. Biol. 53(4): 493-511.
23. Jensen P.J., Makalowska I., Altman N., Fazio G., Praul C., Maximova S.N., McNellis T.W. (2010) Rootstock-regulated gene expression patterns in apple tree scions. Tree Genet. Genomes 6: 57-72.
24. Jones O.P. (1986) Endogenous growth regulators and rootstock/scion interactions in apple and cherry trees. Acta Hort. 179: 177–184.

25. Lockard R.G., Schneider G.W. (1981) Stock and scion growth relationships and the dwarfing mechanism in apple. *Hortic. Rev.* 3: 315–375.
26. Mitani N., Matsumoto R., Yoshioka T., Kuniga T. (2008) Citrus hybrid seedlings reduce initial time to flower when grafted onto shiikuwasha rootstock. *Sci. Hort.* 116(4): 452-455.
27. Pio R., Chagas E.A., Barbosa W., Tucci M.L.S.A., Mourao Filho F.D.A.A., Campagnolo M.A. (2010) Production of quince nursery trees by different grafting methods. *Ciencia Rural* 40(5): 1049-52.
28. Prassinis C., Ko J.H., Lang G., Iezzoni A.F., Han K.-H. (2009) Rootstock-induced dwarfing in cherries is caused by differential cessation of terminal meristem growth and is triggered by rootstock-specific gene regulation. *Tree Physiology* 29(7): 927-936.
29. Sanou H., Kambou S., Teklehaimanot Z., Dembélé M., Yossi H., Sina S., Djingdia L., Bouvet J.-M. (2004) Vegetative propagation of *Vitellaria paradoxa* by grafting. *Agroforestry Systems* 60(1): 93-99.
30. Schrader J., Nillson J., Mellerowicz E., Berglund A., Nilsson P., Hertzberg M., Sandberg G. (2004) A high-resolution transcript profile across the wood-forming meristem of poplar identifies potential regulators of cambial stem cell identity. *Plant Cell* 16(9): 2278-92.
31. Souza E.P., Mendonca R.M.N., Silva S.D., Estrela M.A., Souza A.P.D., Silva G.C.D. (2010) Grafting of yellow mombin tree. *Revista brasileira de fruticultura* 32(1): 316-320.
32. Sorce C., Massai R., Picciarelli P., Lorenzi R. (2002) Hormonal relationships in xylem sap of grafted and ungrafted *Prunus* rootstock. *Sci. Hort.* 93(3): 333–342.
33. Turgeon R., Wolf S. (2009) Phloem Transport: Cellular Pathways and Molecular Trafficking. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60: 207-221.
34. Ugglä C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. (2001) Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine. *Plant Physiol.* 125(4): 2029-39.
35. Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. (2006) Growth dynamics of conifer tree rings: an image of past and future environments. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 355 p.
36. Webster A.D. (1980) Pixy, a new dwarfing rootstock for plums, *Prunus domestica* L. *J. Hort. Sci.* 55: 425-431.
37. Webster A.D. (1995) Rootstock and interstock effects on deciduous fruit tree vigour, precocity, and yield productivity. *New Zealand J. Crop and Hort. Sci.* 23(4): 373-382.
38. Wodzicki T.J. (2001) Natural factors affecting wood structure. *Wood Science and Technology* 35(1-2): 5-26.
39. Yoo B.C., Kragler F., Varkonyi-Gasic E., Haywood V., Archer-Evans S., Lee Y.M., Lough T.J., Lucas W.J. (2004) A systemic small RNA signaling system in plants. *Plant Cell* 16(8): 1979-2000.
40. Yuan K., Ding X., Yang L.F., Wang Z.H., Lin W.F., Cao J.H. (2011) Proteome analysis of interaction between rootstocks and scions in *Hevea brasiliensis*. *Afr. J. Biotech.* 10(66): 14816-25.