

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ЛЕСОВЕДЕНИЕ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В 1967 г.

ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД

I

1970

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

УДК 634.0.164.8 (674.032.475.3)

С. Г. ШИЯТОВ

**АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕНОШЕНИЯ ЛИСТВЕННОЙ ЗА ПРОШЛЫЕ ГОДЫ**

Отмечается, что морфологический метод в том виде, в каком он применяется для изучения динамики семеношения некоторых видов древесных растений (при помощи подсчета следов от ножек опавших плодов и шишек), неприемлем по отношению к представителям рода лиственницы в связи с особенностями в биологии семеношения и строения побегов. Рассматриваются некоторые анатомо-морфологические признаки побегов лиственницы, которые позволяют определить биологический и календарный возраст ветвей. Излагается метод определения возраста шишек, основанный на подсчете разницы в возрасте между живыми ветвями и ветвями, прекратившими свой рост в результате образования генеративных органов.

При изучении динамики семеношения некоторых видов древесных растений (*Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Pinus silvestris* L., *P. sibirica* Mayr, *Picea obovata* Ledb. и др.) широко используется так называемый морфологический метод (Renvall, 1912; Нестеров, 1914; Горчаковский, 1947, 1958; Некрасова, 1957). В основу этого метода положен подсчет следов (или рубцов), которые остаются на ветвях от ножек опавших плодов или шишек. Возможности морфологического метода подробно рассмотрены в обзорной статье А. А. Корчагина (1960), где отмечается, что этот метод неприемлем по отношению к тем видам древесных растений (например, к представителям рода *Larix*), у которых генеративные органы возникают на побегах разного возраста. Ближайшей задачей, указывает А. А. Корчагин, является дальнейшая разработка морфологического и других методов применительно к различным видам хвойных и лиственных древесных растений.

Морфологический метод, как он применяется для указанных выше видов, невозможно использовать для изучения семеношения лиственницы не только потому, что шишки у нее образуются на побегах разного возраста. Имеет значение и то обстоятельство, что закладка генеративных органов у лиственницы происходит лишь на укороченных побегах. Кроме того, шишки после созревания долгое время держатся на дереве, а следы после их опадения обнаружить не удастся.

В связи с отмеченными особенностями в биологии семеношения и строении побегов лиственницы была предпринята попытка отыскать другие значимые критерии для определения урожайности за прошлые годы. Оказалось, что используя некоторые анатомо-морфологические признаки, можно довольно легко определить календарную дату образования той или другой шишки.

Ниже излагается разработанный нами анатомо-морфологический метод изучения динамики семеношения лиственницы. Объектами исследования служили лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ldb.) с Полярного Урала и лиственница Сукачева (*Larix Sukaczewii* Dyl.) из окрестностей Свердловска.

В основу предлагаемого метода положен подсчет возраста ветвей. Поэтому сначала необходимо рассмотреть строение побегов лиственницы и выявить признаки, при помощи которых можно определить возраст ветвей.

Согласно литературным данным (Дылис, 1961 и др.) для представителей рода *Larix* характерно наличие двух типов побегов — удлиненных (ауксибластов) и укороченных (брахибластов). Строение удлиненных однолетних побегов лиственницы во многом сходно со строением побегов других видов хвойных. На стеблях побегов спирально расположены единичные ассимилирующие хвоинки. Но в отличие от других хвойных, у лиственницы в основании удлиненного однолетнего побега имеется густая розетка (или пучок) более длинных хвоинок, которые появляются первыми при распускании почек. Сначала нам представлялось, что эта розетка хвоинок есть результат наличия сильно сближенных междоузлий в основании удлиненного побега. Однако более детальное изучение показало, что это не совсем так.

Розетка хвоинок является частью совершенно другого типа побега — укороченного, по строению ничем не отличающегося от обычных укороченных побегов, о которых речь пойдет ниже. Хвоинки в основании удлиненных побегов сидят на сильно вытянутых листовых основаниях, покрытых белесоватыми волосками. Таким образом, у лиственницы нет типичных удлиненных побегов. То, что называют удлиненным побегом, по существу является совокупностью укороченного и удлиненного побегов. Мы предлагаем такой побег называть комбинированным.

В пазухах некоторых хвоинок на всем протяжении удлиненной части комбинированного побега формируются мелкие полушаровидные почки (рис. 1, рис. 2, а). Иногда наблюдается ветвление наиболее интенсивно растущих побегов на осях высших порядков в год их образования. Только что сформированные верхушечная и пазушные почки могут после небольшого перерыва тронуться в рост, образуя Ивановы побеги.

Анатомическое строение вегетативной пазушной почки на комбинированном побеге первого года жизни показано на рис. 2, а. В центре почки находится конус нарастания и чашевидный укороченный стебель с

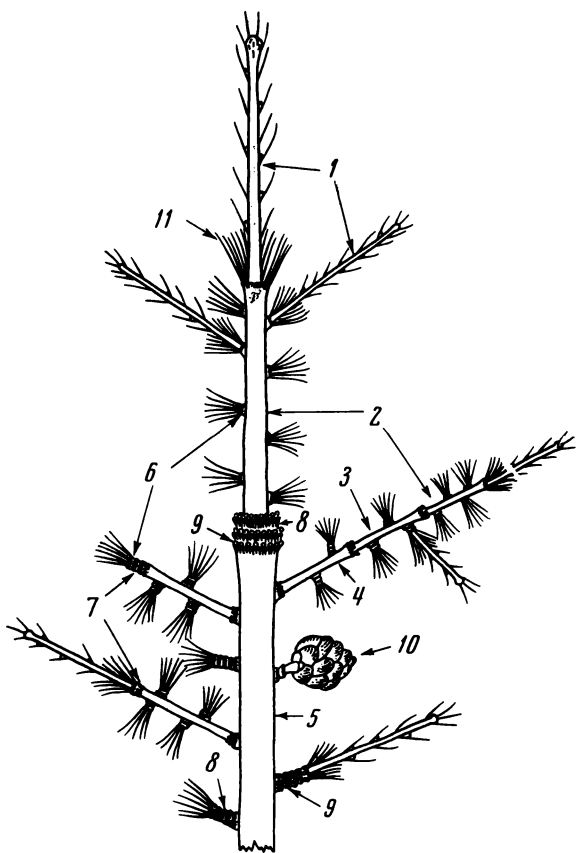


Рис. 1. Схема формирования побегов лиственницы.

Комбинированные побеги: 1 — однолетние, 2 — двухлетние, 3 — трехлетние, 4 — четырехлетние, 5 — пятилетние. Укороченные побеги: 6 — однолетние, 7 — двухлетние, 8 — трехлетние, 9 — четырехлетние; 10 — шишка, появившаяся три года назад, 11 — пучок хвои в основании комбинированного побега

зачатками листьев. Между основанием этого укороченного стебля и сердцевинной паренхимой пазушной почки имеется воздухоносная сердцевинная полость. В хлорофиллоносной паренхиме (феллодерме) побегов часто встречаются небольшие смоляныеместилища, особенно вблизи основания почек. Сверху конус нарастания прикрыт плотным слоем почечных чешуй.

На втором году жизни комбинированного побега из пазушных и верхушечной почек могут сформироваться как новые комбинированные,

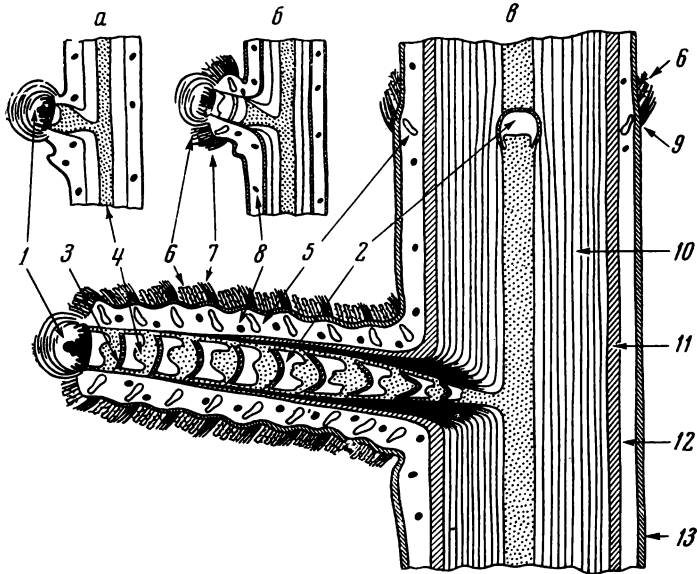


Рис. 2. Схема строения пазушной почки (а), однолетнего укороченного побега (б) и укороченной ветви лиственницы (в), состоящей из девяти укороченных побегов в безлистном состоянии:

1 — конус нарастания и чашевидный укороченный стебель с зачатками листьев; 2 — сердцевинная воздухоносная полость, образующаяся под почками возобновления; 3 — узловая диафрагма; 4 — сердцевинная паренхима; 5 — кольцевая воздухоносная полость в хлорофиллоносной паренхиме; 6 — листовые основания с волосками (светлый воротничок); 7 — остатки почечных чешуй (темный воротничок); 8 — смоляныеместилища в хлорофиллоносной паренхиме; 9 — граница соседних комбинированных побегов; 10 — ксилема; 11 — луб; 12 — хлорофиллоносная паренхима; 13 — перидерма

так и укороченные побеги. Первые обычно образуются из верхушечной и наиболее развитых пазушных почек, которые расположены в верхней части побега. Так как закладка генеративных органов у лиственницы происходит лишь на укороченных побегах, то рассмотрим их анатомо-морфологическое строение более детально, тем более, что имеющиеся литературные данные по этому вопросу весьма скудны и отрывочны (Шахт, 1857; Drooz, Meyer, 1955; Дылис, 1961).

В отличие от удлиненной части комбинированного побега, укороченный побег имеет сильно сближенные междоузлия и очень короткий стебель, в результате чего хвоинки сосредоточены в пучке. Кроме того, на укороченных побегах очень сильно развиты листовые основания, длина которых колеблется от 1 до 1,5 мм, а ширина равна ширине оснований хвоинок. На укороченных побегах листовые основания к тому же покрыты довольно густыми белесоватыми волосками (рис. 2, б, в). По мнению Н. В. Дылиса (1961), эти волоски представляют собой выросты эпидермальной ткани и образуются одновременно с появлением новой хвои. В конце периода вегетации на укороченных побегах формируются

верхушечные почки, как вегетативные, так и генеративные. Последние отличаются более крупными размерами и приплюснутой верхинкой.

После опадения хвои на внешней поверхности укороченного побега даже невооруженным глазом хорошо различаются светлый и темный воротнички. Светлый воротничок, непосредственно примыкающий к основанию верхушечной почки, состоит из двух-трех слоев плотно прижатых друг к другу волосистых листовых оснований. Ниже светлого расположен более тонкий темный воротничок, состоящий из остатков почечных чешуй. К концу вегетационного периода под верхушечной почкой укороченного побега образуется новая воздухоносная сердцевинная полость, которая отделена от полости, образовавшейся под пазушной почкой, нешироким слоем сердцевинной паренхимы (рис. 2, б, в). Светлый и темный воротнички и сердцевинная воздухоносная полость образуются также и на контакте соседних комбинированных годичных побегов. Сердцевинные воздухоносные полости под почками возобновления образуются у многих видов хвойных, например у представителей родов *Abies* и *Picea*. Более плотный слой клеток, расположенный в нижней части сердцевинной перегородки, называют узловой диафрагмой, которая вместе с воздухоносной полостью образует сердцевинный узел (Venn, 1965; Прудня, 1967).

Кроме того, в хлорофиллоносной паренхиме комбинированных и укороченных побегов лиственницы образуется еще одна воздухоносная полость, отсутствующая у других наших хвойных деревьев. Она находится на контакте соседних годичных побегов и кольцом опоясывает центральную часть стебля. На срезах, сделанных вдоль центра побега, эта полость имеет каплеобразную форму, тупым концом обращенную к сердцевине побега (рис. 2). На комбинированных побегах эти полости со временем становятся трудно различимыми вследствие ежегодного утолщения ксилемы. По-видимому, кольцевые воздухоносные полости образуются в начале вегетационного периода, когда побеги трогаются в рост. В работах по анатомии и морфологии растений нам не удалось найти упоминания о существовании подобного рода полости. Мы предлагаем именовать ее воздухоносной кольцевой полостью в хлорофиллоносной паренхиме.

Описанные выше анатомо-морфологические структурные элементы появляются ежегодно на новых укороченных и комбинированных побегах лиственницы. Они позволяют довольно легко отчленять соседние годичные побеги и тем самым определять их биологический и календарный возраст. О возможности определения количества укороченных побегов по некоторым из упомянутых выше анатомо-морфологических признаков имеются указания в работах Г. Шахта (1857), А. Друза и Д. Майра (Drooz, Meyer, 1955) и Н. В. Дылиса (1961).

В литературе под термином «укороченный побег» понимается как годичное образование, так и многолетнее, состоящее из совокупности укороченных побегов, образовавшихся в разные годы. Мы считаем, что этот термин правильнее употреблять лишь в первом смысле, присоединяясь к определению термина «побег», которое дается И. Г. Серебряковым (1952). Совокупность укороченных побегов вдоль какой-либо оси предлагаем называть укороченной ветвью. По этому признаку ветви лиственницы можно подразделить еще на ростовые, состоящие только из комбинированных побегов, и сложные, состоящие из комбинированных и укороченных побегов.

На рис. 2, в показано строение укороченной ветви, состоящей из пяти укороченных годичных побегов. Здесь можно насчитать девять пар светлых и темных воротничков, девять воздухоносных кольцевых полостей в хлорофиллоносной паренхиме и десять воздухоносных полостей в сердцевине. С течением времени наружные покровы у старых укороченных побегов постепенно разрушаются, а разница в цвете между светлым и темным воротничками становится менее заметной. К тому же,

наружные покровы годичных побегов, расположенных в основании укороченной ветви, постепенно смещаются дальше от центра удлиненной части стебля, по мере его утолщения. В то же время воздухоносные сердцевинные полости и паренхимные перегородки остаются на прежнем месте. В связи с этим происходит некоторый сдвиг анатомо-морфологических структур по отношению друг к другу. Чем больше возраст укороченной ветви и чем интенсивнее нарастает ксилема стебля, тем сдвиг сильнее.

С увеличением возраста укороченной ветви происходит крайне незначительное утолщение слоя ксилемы, которая не дифференцирована на годичные слои. На рис. 2, *в* она обозначена черным цветом. В основании ветвей прослеживается также тонкий слой луба. Это говорит о том, что укороченные ветви имеют хотя и жизнедеятельный, но очень малоактивный камбий. В том случае, если из верхушечной почки укороченного побега сформируется комбинированный побег, то камбиальная деятельность в зоне расположения укороченных побегов резко возрастает, и здесь уже начинает формироваться ксилема, дифференцированная на годичные слои. Переход одного типа побегов в другой, т. е. укороченных в комбинированные и наоборот, у лиственницы распространен очень широко. Изредка наблюдается ветвление укороченных побегов за счет почек, закладываемых в пазухах листовых оснований.

В пределах таежной зоны укороченные ветви лиственницы живут сравнительно недолго — до 10—15 лет. В экстремальных для произрастания деревьев условиях (на верхней и полярной границах лесов) продолжительность жизни укороченных ветвей возрастает. Н. В. Дылис (1961) насчитывал до сорока укороченных побегов на отдельных ветвях у гербарного экземпляра лиственницы, собранного с полярного предела леса на Колыме. На Полярном Урале и прилегающих к нему равнинных территориях нам неоднократно приходилось находить укороченные ветви, возраст которых достигал 50—60 лет. К такому возрасту ветви достигают 1,5—2 см длины.

Суть предлагаемого метода, при помощи которого можно определить календарную дату образования той или другой шишки в кроне лиственницы, состоит в следующем. Живые ветви (укороченные, ростовые и сложные), которые сформировались из пазушных почек в пределах какого-либо комбинированного годичного побега, имеют одинаковый возраст. Генеративные почки у лиственницы закладываются лишь на укороченных ветвях. Ветви, на которых образовались генеративные органы (шишки и мужские колоски), прекращают дальнейший рост и отмирают, в то время как ветви с вегетативными почками продолжают расти, откладывая ежегодно новые побеги. Отсюда следует, что если в пределах какого-либо комбинированного побега мы определим разницу в возрасте между живыми ветвями и ветвями, прекратившими свой рост в результате образования генеративных органов, то полученная цифра покажет, сколько лет назад появилась та или другая шишка. Так как при определении возраста ветвей используются анатомо-морфологические признаки (светлые и темные воротнички, воздухоносные полости в сердцевине и хлорофиллоносной паренхиме, годичные слои ксилемы), то предложенный метод можно назвать анатомо-морфологическим.

Количество светлых и темных воротничков соответствует количеству имеющихся укороченных и комбинированных побегов на ветви. Воротнички довольно хорошо различимы даже невооруженным глазом. Однако во избежание ошибок подсчет лучше производить под увеличительной лупой или бинокулярным микроскопом МБС-2. Смачивание ветвей в воде перед обработкой увеличивает контрастность между светлыми и темными воротничками, что облегчает их подсчет. При помощи подсчета воротничков можно определить возраст лишь сравнительно молодых ветвей (до 10—15 лет). У более старых ветвей наружные покровы начи-

нают разрушаться, покрываются эпифитными лишайниками, в связи с чем подсчет возраста ветвей при помощи внешнего осмотра становится затруднительным. В этом случае необходимо бритвой сделать разрез вдоль оси ветви. На таких срезах светлые и темные полосы от воротничков хорошо различимы и количество годичных побегов можно подсчитать и у более старых ветвей.

Количество кольцевых и сердцевинных воздухоносных полостей легко подсчитывается на продольном разрезе ветви. При этом, если число кольцевых полостей в хлорофиллоносной паренхиме соответствует количеству укороченных побегов, то число сердцевинных полостей будет на единицу больше за счет полости, образовавшейся под пазушной почкой. Как кольцевые, так и сердцевинные полости лучше прослеживаются не на свежих, а на подсушенных ветвях. При подсчете сердцевинных полостей разрез вдоль ветви необходимо делать до сердцевины комбинированного побега.

Возраст живых ветвей можно также определить при помощи подсчета годичных слоев ксилемы на срезах, сделанных в непосредственной близости от основания ветвей, на комбинированных побегах. В этом случае нужно из числа годичных слоев вычесть единицу. Полученная цифра будет соответствовать количеству побегов на ветви. Материнские комбинированные побеги всегда на год старше сидящих на них ветвей. Подсчет годичных колец древесины особенно полезен тогда, когда рядом с шишкой, в пределах одного побега, не осталось живых ветвей. Однако следует учитывать то обстоятельство, что у угнетенных ветвей может происходить выпадение годичных колец. При определении возраста самых молодых шишек (1—2-летних) довольно хорошим дополнительным признаком является их цвет и степень выветренности. Другими словами, при определении возраста ветвей необходимо использовать все упоминавшиеся выше анатомо-морфологические признаки, чтобы свести к минимуму возможные ошибки.

В кроне деревьев часто встречаются усохшие ветви разных порядков с шишками. Возраст этих шишек, особенно календарный, определить гораздо труднее. Для этого необходимо знать дату, когда усохла та или другая ветвь или ее часть. Дату отмирания ветви можно определить при помощи использования дендрохронологических методов (анализа ширины годичных колец древесины), а также при помощи определения возраста ветвей в зоне контакта живой и отмершей частей. Определить количество и возраст шишек, сорванных птицами и зверьками, предлагаемым методом невозможно.

Анатомо-морфологическое строение Ивановых побегов и побегов из спящих почек в принципе ничем не отличается от обычных побегов лиственницы, поэтому предлагаемый метод определения возраста шишек действителен и в этом случае. Кроме того, такие побеги, как правило, не плодоносят.

Техника определения календарного возраста той или другой шишки особого пояснения не требует. Если, например, анализ производился осенью 1968 г. и возраст живых ветвей в пределах комбинированного материнского побега оказался равным восьми годам, а ветви с шишкой — пяти годам (включая год образования шишки), то данная шишка сформировалась три года назад, т. е. в 1965 г.

После созревания шишки в кроне лиственницы держатся довольно длительное время — до десяти лет и более. Поэтому предлагаемым методом можно получить данные о динамике семеношения за довольно длительный промежуток времени. Кроме того, метод дает возможность выявлять закономерности формирования генеративных органов в пределах кроны дерева, не прибегая к помощи долголетних стационарных наблюдений. Возможно, что предложенная методика с соответствующими поправками окажется применимой и для представителей родов *Gingo*, *Cedrus* и *Pseudolarix*.

## ЛИТЕРАТУРА

- Горчаковский П. Л. Новые возможности в изучении динамики плодоношения некоторых хвойных. Природа, № 2, 1947.
- Горчаковский П. Л. Новое в методике исследований динамики семеношения хвойных пород. Ботан. ж., т. 43, № 10, 1958.
- Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. Изд-во АН СССР, М., 1961.
- Корчагин А. А. Методы учета семеношения древесных пород и лесных сообществ. Сб. «Полевая геоботаника», т. II, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1960.
- Придня М. В. Опыт определения возраста у подроста ели сибирской по сердцевинным узлам. Лесоведение, № 5, 1967.
- Некрасова Т. П. К методике изучения динамики плодоношения у хвойных. Изв. Зап.-Сибирск. фил. АН СССР, № 6, 1957.
- Нестеров Н. С. К вопросу о методике исследования плодоношения деревьев. Лесо-промышленный вестник, № 26, 1914.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. «Советская наука», М., 1952.
- Шахт Г. Дерево. Ученые исследования над внутренним строением и жизнью высших растений. М., 1857.
- Dröoz A. T., Meyer D. Determination of the age of tamarack twigs and an indification of aborted elongation. J. Forestry, v. 53, N 6, 1955.
- Renval A. Die periodischen Erscheinungen der Reproduction der Kiefer an der polaren Waldgrenze. Acta forest. fennica, B. 1, 1912.
- Venn K. Nodal diaphragms in *Picea abies* (L.). Karst and other conifers. Reports of the Norwegian Forest Research Institute, Vollbekk, Bd 20, H. 2, 1965.

Институт экологии растений и животных  
УФ АН СССР

Поступила  
29 I 1969

S. G. SHIATOV

### DETERMINATION OF SEED PRODUCTION OF LARCH FOR PAST YEARS BY ANATOMY-MORPHOLOGICAL METHOD

A method of estimation the seed production dynamics for past years is elaborated on the base of the study of anatomy-morphological structures of sprouts. It is based on the statement, that the living branches (shortened, growing and complicated), formed from axil buds on a certain complicated annual sprout, have the same age. Generative buds of larch are formed only on shortened branches. Branches with generative organs (cones and masculine spokelets) stop their growth and die, while sprouts with vegetative buds continue to grow forming new buds every year. Consequently, if the difference in age between living branches and branches, that stopped to grow, developing on the same complicated sprout, will be calculated, the figure obtained will be the age of a certain cone.

---