

Минобрнауки России
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
(КарНЦ РАН)

На правах рукописи

Афошин Никита Валерьевич

НАУЧНЫЙ ДОКЛАД
об основных результатах научно-квалификационной работы (диссертации)
на тему: СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ КАМБИЯ *PINUS SYLVESTRIS* L.
В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ,
подготовленный в соответствии с требованиями
Федерального государственного образовательного стандарта
высшего образования по направлению 06.06.01. Биологические науки
(уровень подготовки кадров высшей квалификации)

Научный руководитель:
старший научный сотрудник ИЛ КарНЦ РАН,
кандидат биологических наук,
Тарелкина Т. В.

Петрозаводск – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Основная часть.....	4
Объекты и методы исследования.....	4
Результаты исследования.....	5
Фазы камбиальной активности.....	5
Фазы флоэмогенеза.....	7
Фаза растяжения трахеид.....	9
Фаза формирования вторичной клеточной стенки трахеид.....	10
Зрелые трахеиды.....	12
Заключение.....	16
Список литературы.....	17
Приложение.....	18

Введение

Актуальность и новизна темы исследования

Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. – один из основных лесообразующих видов в Республике Карелия; на долю сосновых лесов приходится до 65% площади лесного фонда региона (Ананьев, Мошников, 2016). Последние исследования указывают на то, что сроки начала и окончания камбиальной активности у сосны обыкновенной могут сильно отличаться как между районами исследования, так и в пределах одного района в зависимости от климатических условий года (Ломов, 1979, Schmitt et al., 2004, Антонова, Стасова, 2006, Астраханцева и др., 2010, Журавлева и др., 2020, Matveev et al., 2020). Детальное изучение особенностей камбиальной активности у сосны обыкновенной на территории Карелии ранее не проводилось.

Изучение строения и функционирования клеток камбия сосны обыкновенной представляет большой интерес, как с точки зрения изучения фундаментальных механизмов развития и функционирования живых организмов, так и с точки зрения дальнейших физиологических, биохимических, молекулярно-генетических и селекционно-генетических исследований (Антонова, 1999, Ваганов, Шашкин, 2000, Судачкова и др., 2012).

Цель и задачи исследования

Целью работы было изучение особенностей протекания фенологических фаз камбиальной активности и основных фаз дифференциации проводящих тканей ствола сосны обыкновенной в условиях Республики Карелия.

В задачи исследования входило изучение следующих особенностей:

- прохождения фенологических фаз камбиальной активности у деревьев сосны обыкновенной, отличающихся по интенсивности камбиального роста;
- протекания основных фаз ксило- и флоэмогенеза у деревьев сосны обыкновенной, отличающихся по интенсивности камбиального роста;
- влияние погодных условий на сроки и интенсивности прохождения основных фаз камбиальной активности, ксило- и флоэмогенеза у деревьев сосны обыкновенной, отличающихся по интенсивности камбиального роста;

- прохождения основных фаз ксило- и флоэмогенеза у деревьев сосны обыкновенной разного возраста.

Теоретическая и практическая значимость работы

Результаты выпускной квалификационной работы дополняют полученные ранее знания о функционировании камбия древесных растений бореальной зоны. Исследование способствует углублению и расширению знаний о процессах ксило- и флоэмогенеза у древесных растений.

Научно-квалификационная работа выполнена на базе лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского научного центра Российской академии наук.

Основная часть

Объекты и методы исследования

Изучение динамики камбиальной активности у 45-летних деревьев сосны обыкновенной проводили на территории Петрозаводской лесосеменной плантации (ЛСП) I порядка в 15 км от г. Петрозаводска. На основании морфологического анализа годичных приростов за предыдущие 5 лет, были подобраны деревья с низкой интенсивностью радиального роста (I группа, 40-60 клеток ксилемы в год) и с высокой интенсивностью радиального роста (II группа, 60-100 клеток ксилемы в год). Для сравнительных исследований по срокам камбиальной активности у деревьев сосны разного возраста также был использован материал, отобранный с 80-летних деревьев, произрастающих в сосняке брусничном на постоянной пробной площади ИЛ КарНЦ РАН (ПП1), расположенной в буферной зоне Государственного природного заповедника «Кивач».

Образцы для оценки активности камбия были отобраны в сезонной динамике в 2022-2023 гг. Фиксацию образцов и изготовление поперечных срезов тканей проводили по общепринятым методикам (Mollenhauer, 1964). Поперечные срезы для светоптического анализа толщиной 15-20 мкм изготавливали на ультрамикротоме на криотоме Tissue-TekCryo3 Flex (Sakura Finetek, USA) и окрашивали 1% спиртовым раствором сафранина и 1% спиртовым раствором альцианового голубого (Yeung et al., 2015). Измерения количественных

показателей на микрофотографиях проводили с использованием программы ImageJ. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программы Statistica, v. 10.

Результаты исследования

Фазы камбиальной активности

Деление клеток в камбиальной зоне было отмечено в начале мая в оба года исследования (Рисунок 1, 2). У деревьев I группы в первые 2 недели после возобновления камбиальной активности деления были единичными, ширина камбиальной зоны не превышала 10-15 клеток. В первой половине июня скорость отложения новых клеток камбием значительно снизилась у обеих групп деревьев. В образцах, отобранных в начале августа, у всех деревьев не были зафиксированы деления камбиальных клеток, что свидетельствовало об окончании камбиальной активности.

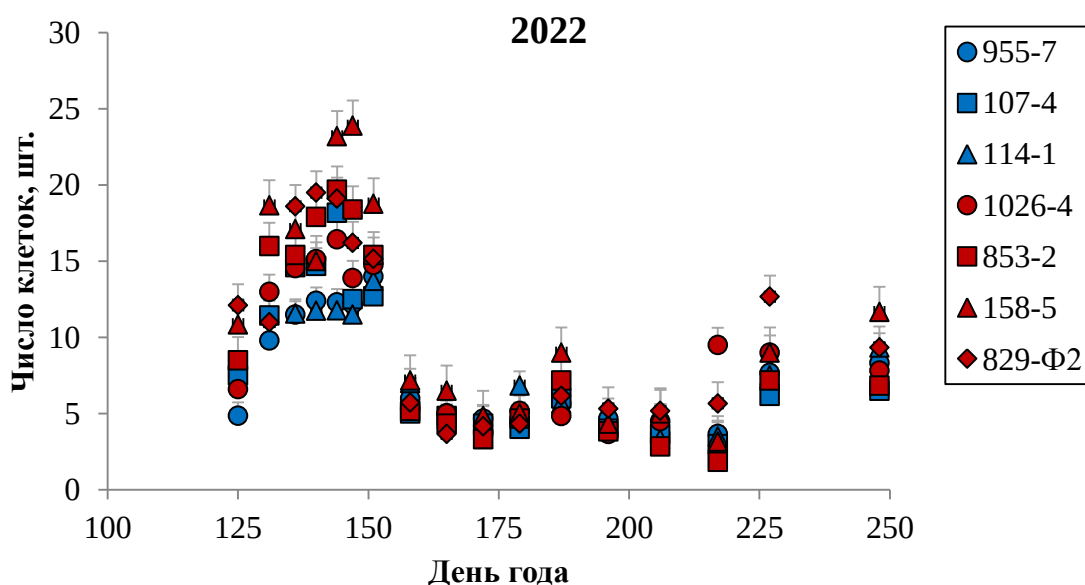


Рисунок 1. Число клеток в камбиальной зоне исследованных деревьев в 2022 г.

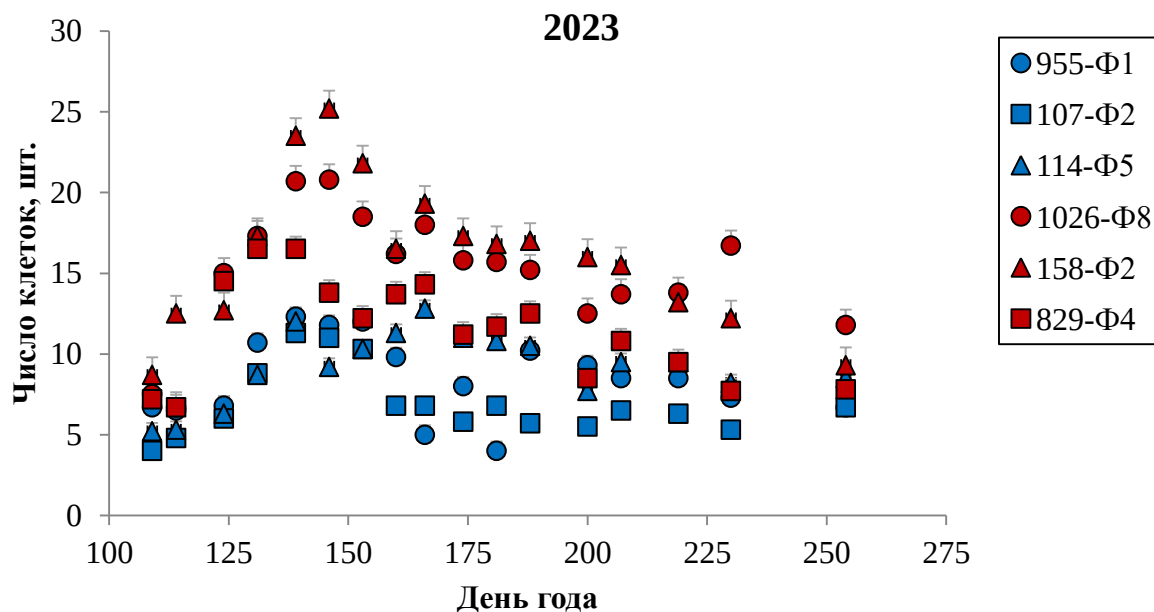


Рисунок 2. Число клеток в камбиальной зоне исследованных деревьев в 2023 г.

Различия в ширине годичных приростов у деревьев I и II группы в оба года исследований были обусловлены различиями в скорости отложения камбием клеток флоэмы и ксилемы, что обусловило различную динамику формирования годичных приростов. Были выявлены сильные отрицательные корреляции между температурой воздуха и почвы в предшествующие отбору дни и шириной камбиальной зоны у обеих групп деревьев.

У 80-летних деревьев на ПП 1 максимальное среднее число камбиальных клеток в ряду отмечалось в конце мая (Рисунок 3). С середины июля, после достижения пиков количества клеток в течение вегетационного периода, последовало постепенное плавное снижения числа клеток в камбиальной зоне у всех деревьев. Сроки завершения деления камбиальных клеток совпадали с полученными результатами для деревьев, произраставших на Петрозаводской ЛСП.

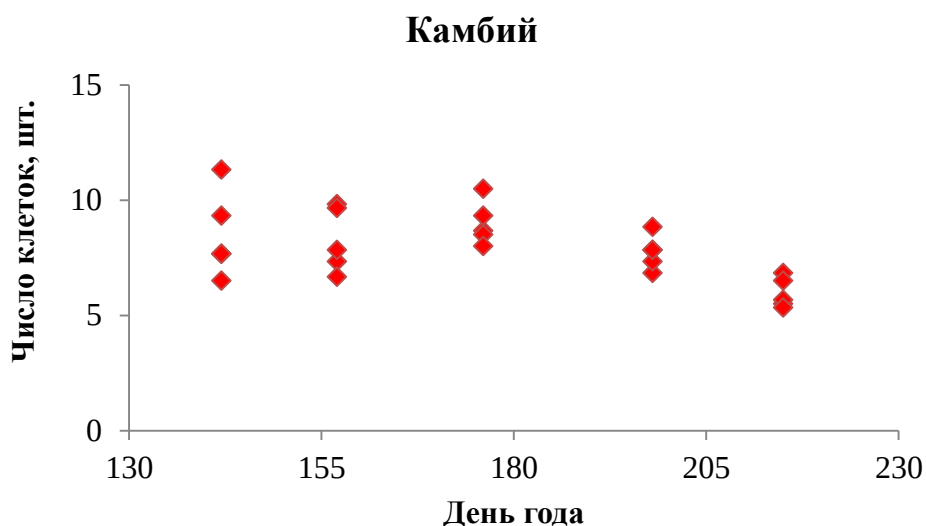


Рисунок 3. Число клеток в камбиальной зоне деревьев, произрастающих на ПП 1, за 2023 г.

Фазы флоэмогенеза

В 2022 и 2023 годах формирование клеток флоэмы начиналось во второй половине апреля – начале мая, что совпадало по срокам с периодом камбиальной активности (Рисунок 4, 5). Формирование элементов ранней флоэмы продолжалось до второй половины мая. В конце мая в составе флоэмы отмечались первые паренхимные клетки поздней флоэмы у деревьев обеих групп. Формирование поздней флоэмы продолжалось до окончания камбиальной активности в оба года исследования. Завершение флоэмогенеза было отмечено в первой декаде августа у деревьев двух групп.

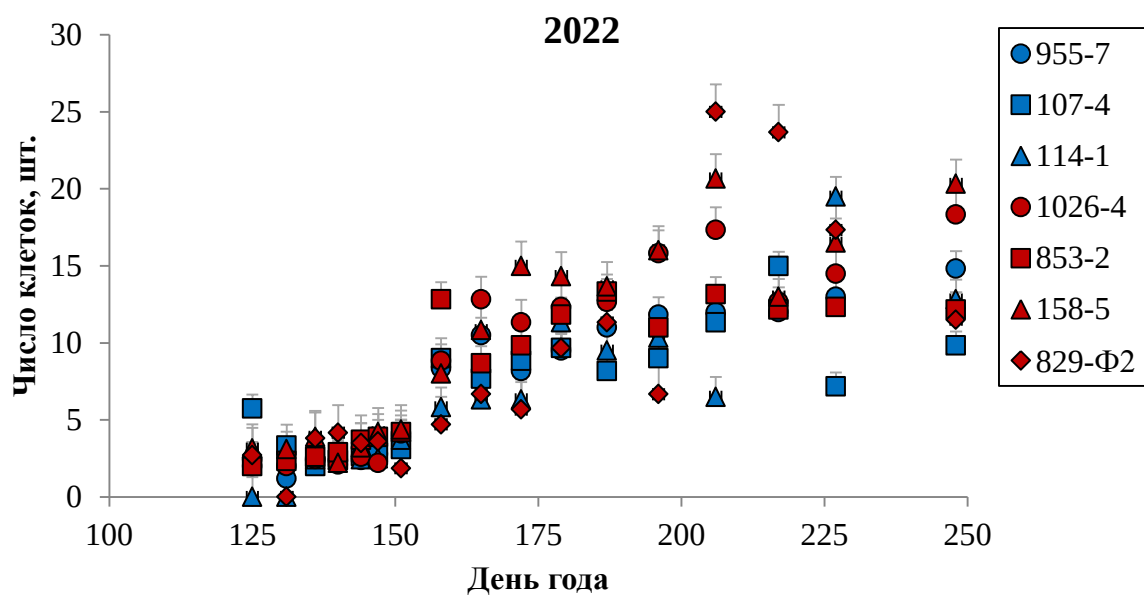


Рисунок 4. Число клеток флоэмы, отложенных камбием исследованных деревьев в 2022 г.

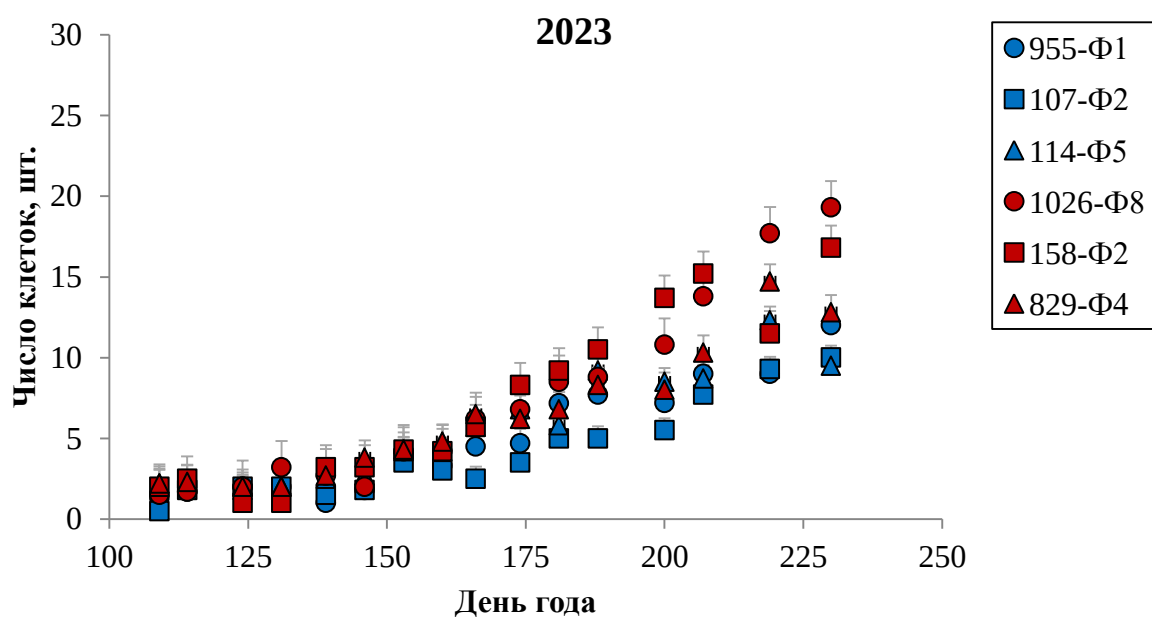


Рисунок 5. Число клеток флоэмы, отложенных камбием исследованных деревьев в 2023 г.

У 80-летних деревьев сосны обыкновенной на ПП 1 отложение камбием клеток флоэмы по продолжительности совпадало с периодом камбиальной активности и продолжалось с мая до начала августа (Рисунок 6). Появление

паренхимных клеток, относящихся к поздней флоэме, совпадало с результатами отборов на Петрозаводской ЛСП. Отложение новых клеток поздней флоэмы продолжалось в течение всего периода отбора.

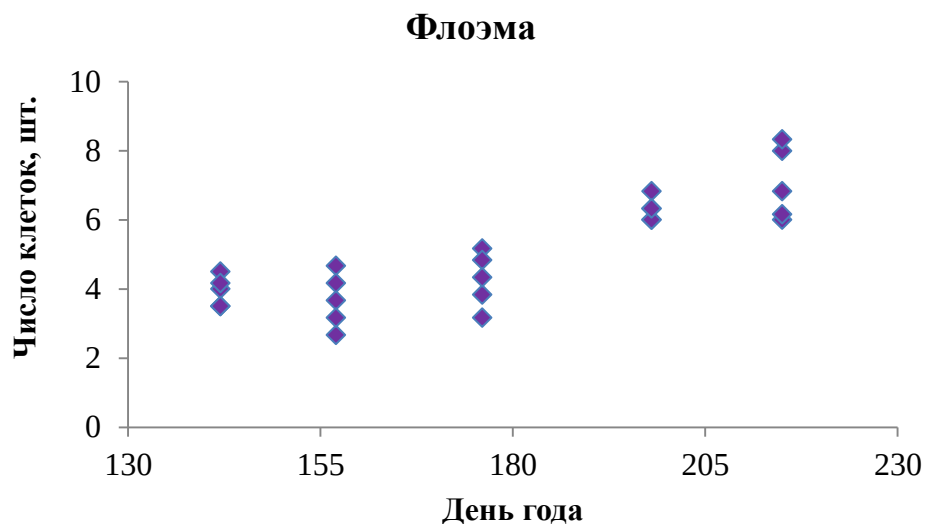


Рисунок 6. Число клеток флоэмы, отложенных камбием деревьев, произрастающих на ПП 1, в 2023 г.

Фаза растяжения трахеид

В 2022 и 2023 гг. начало продукции камбием трахеид ксилемы отмечалось в середине мая (Рисунок 7, 8). Максимальное число клеток ксилемы в зоне растяжения в отобранных образцах у обеих групп деревьев было зафиксировано в конце мая – начале июня. Фаза растяжения трахеид в 2022 г. завершилась в начале августа, в 2023 г. – в конце июня. Повышение температуры окружающей среды оказывало умеренное отрицательное влияние на процесс растяжения трахеид. У 80-летних деревьев сосны обыкновенной на ПП 1 первые трахеиды в зоне растяжения были отмечены во второй половине мая (Рисунок 13).

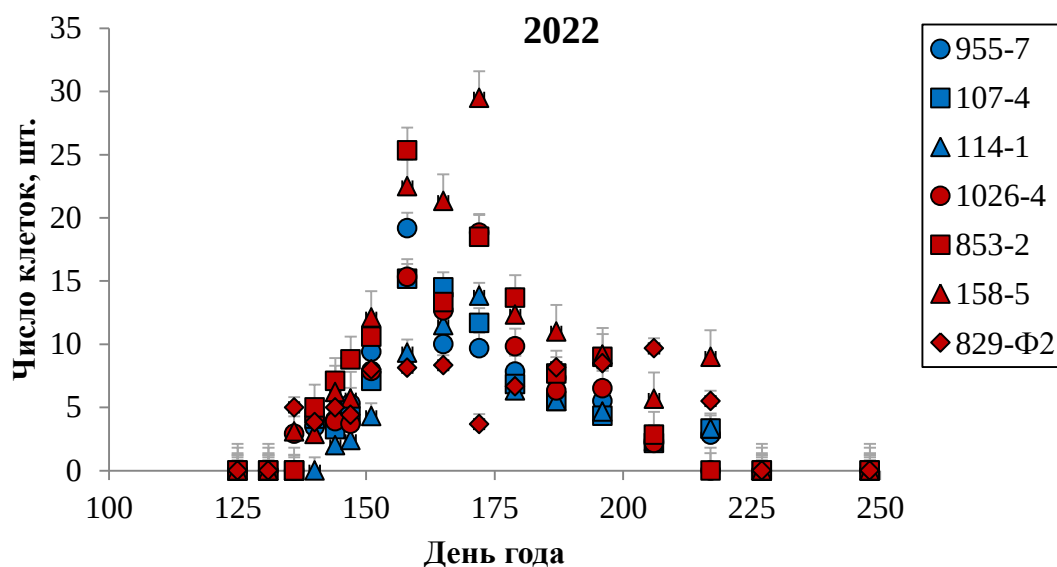


Рисунок 7. Число клеток в зоне растяжения клеток ксилемы у исследованных деревьев в 2022 г.

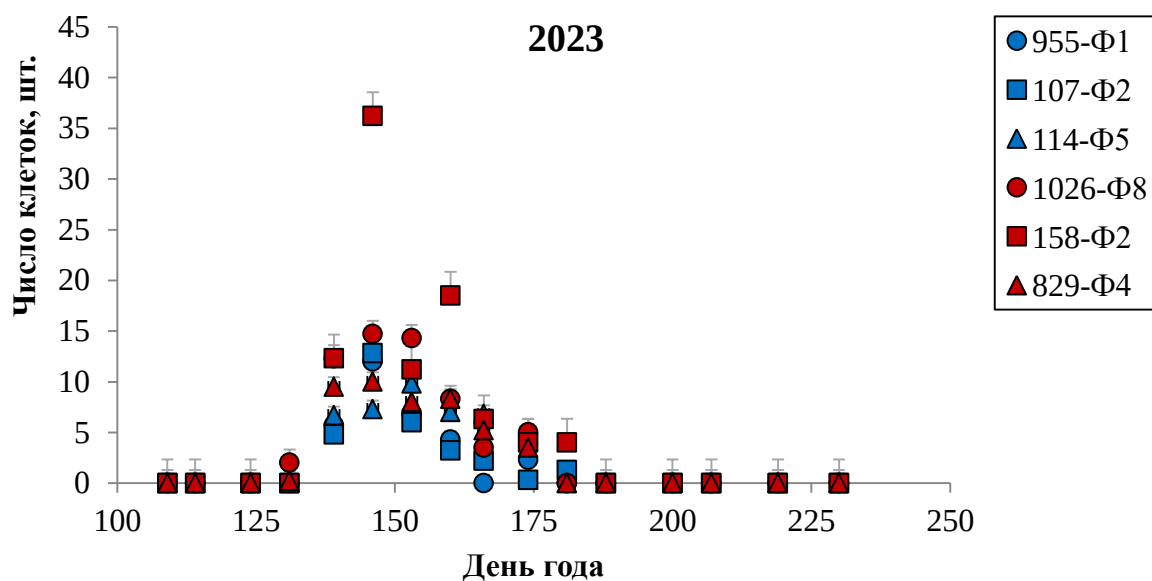


Рисунок 8. Число клеток в зоне растяжения клеток ксилемы у исследованных деревьев в 2023 г.

Фаза формирования вторичной клеточной стенки трахеид

Формирование вторичной клеточной стенки у ранних трахеид сосны обыкновенной наблюдалось в начале июня в оба года исследования у деревьев обеих групп интенсивности радиального роста (Рисунок 9, 10). Максимальная

ширина зоны формирования вторичной клеточной стенки трахеид у обеих групп деревьев была отмечена в образцах, отобранных в середине июня – начале августа. Корреляционный анализ показал сильное положительное влияние роста температуры окружающей среды на число клеток в зоне формирования вторичной клеточной стенки трахеид. У большинства изученных деревьев ширина этой зоны снижалась к началу сентября. В образцах, отобранных в первой декаде октября, все клетки ксилемы имели полностью сформированные клеточные стенки. У 80-летних деревьев сосны обыкновенной на ПП 1 формирование вторичной клеточной стенки отмечалось в начале июня.

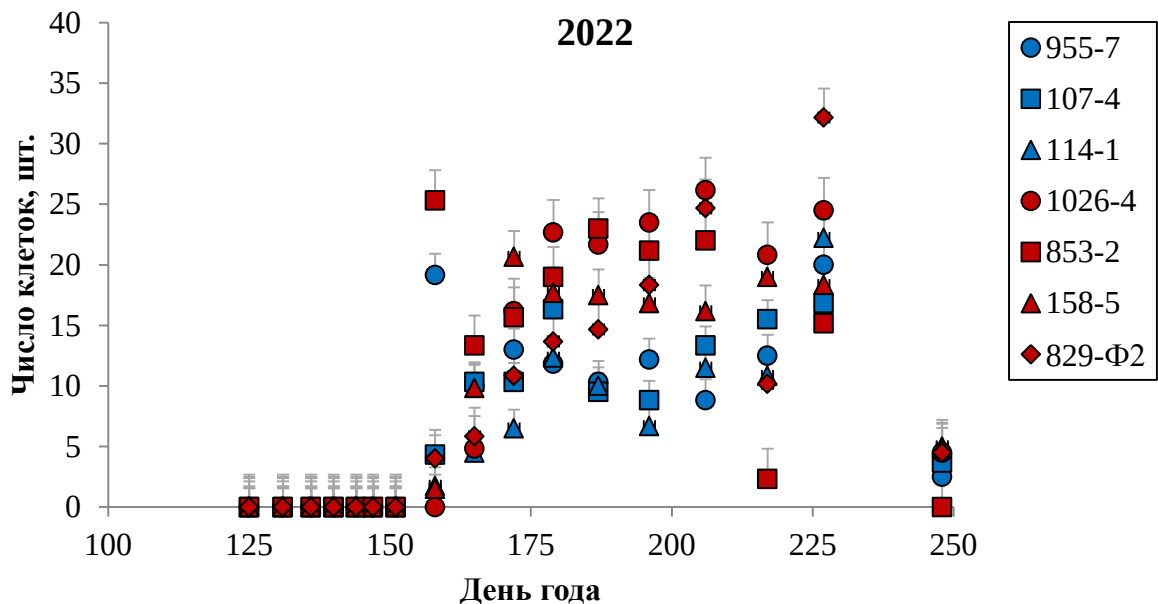


Рисунок 9. Число клеток ксилемы в зоне формирования вторичной клеточной стенки у исследованных деревьев в 2022 г.

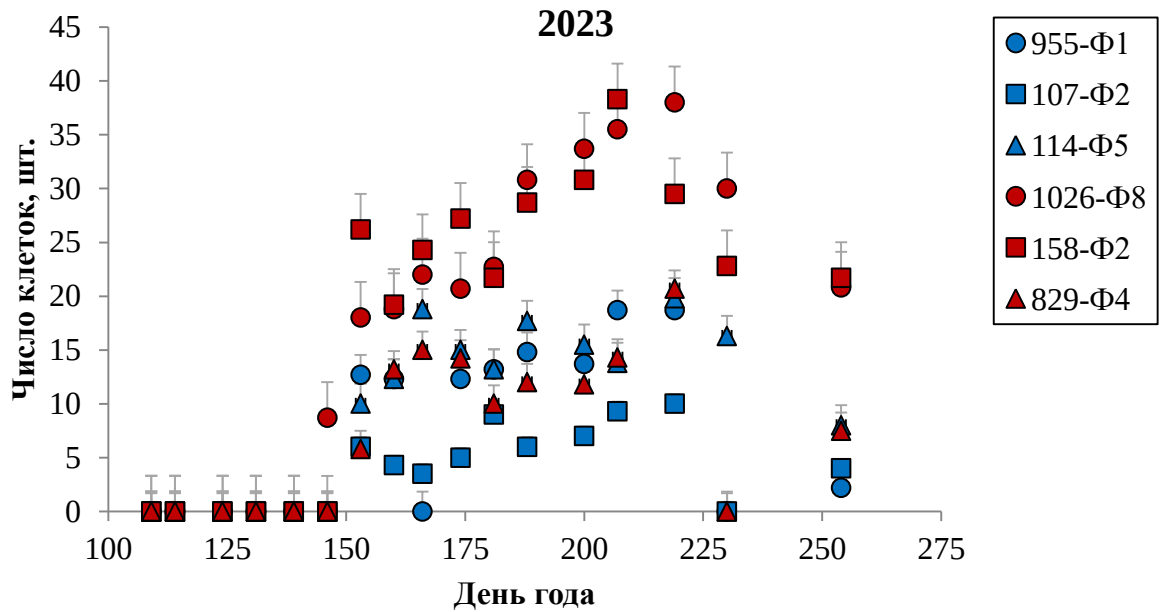


Рисунок 10. Число клеток ксилемы в зоне формирования вторичной клеточной стенки у исследованных деревьев в 2023 г.

Зрелые трахеиды

В оба года исследований первые зрелые трахеиды ксилемы с полностью сформированной вторичной клеточной стенкой были отмечены в конце июня – начале июля (Рисунок 11, 12). У деревьев обеих групп интенсивности роста сроки появления первых зрелых трахеид совпадали. Полностью сформированный прирост ксилемы наблюдался в образцах, отобранных в первой декаде октября. За весь сезон деревья сосны обыкновенной отложили большее число поздних трахеид в 2023 году, чем в предыдущем.

Сроки появления первых зрелых трахеид у деревьев сосны обыкновенной на ПП 1 совпадали с результатами, полученными на Петрозаводской ЛСП (Рисунок 13). Зрелые трахеиды ксилемы с полностью сформированной вторичной клеточной стенкой были отмечены в конце июня. Переход от формирования ранних трахеид к отложению поздних трахеид произошёл в конце июня. В начале августа большая часть клеток ксилемы дифференцировались в поздние трахеиды.

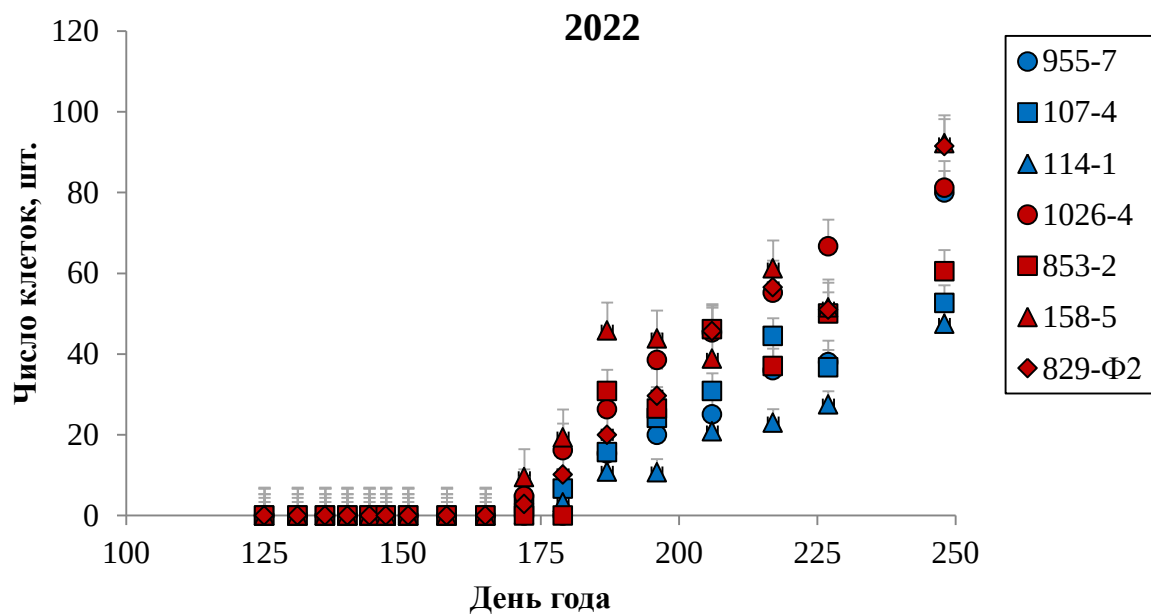


Рисунок 11. Число зрелых клеток ксилемы у исследованных деревьев в вегетационном периоде 2022 г.

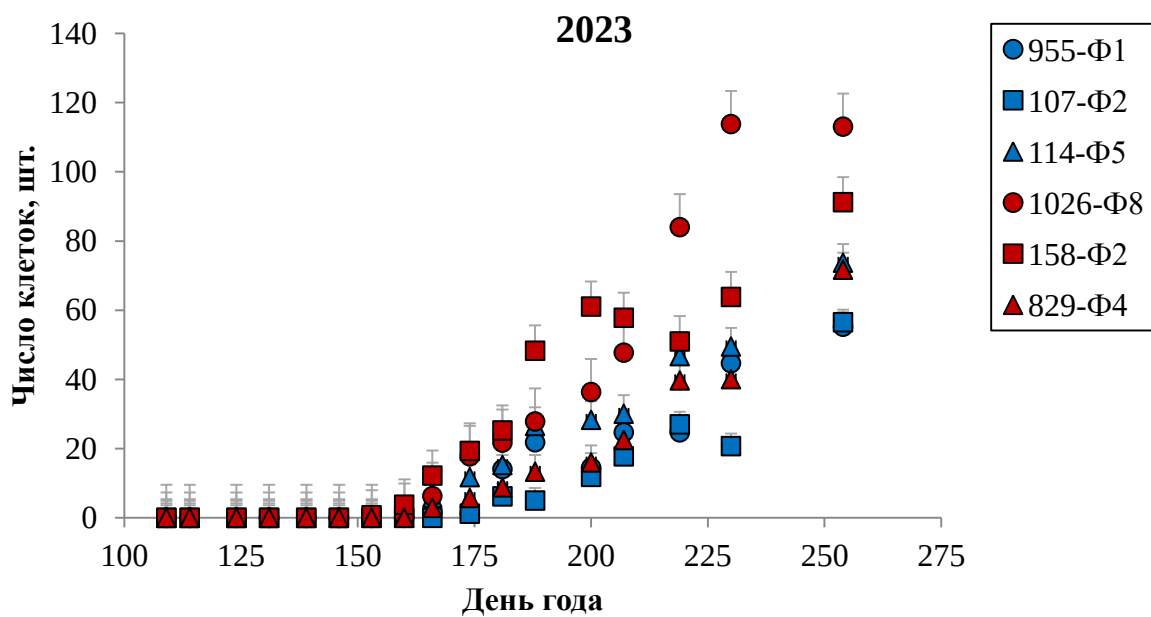


Рисунок 12. Число зрелых клеток ксилемы у исследованных деревьев в вегетационном периоде 2023 г.

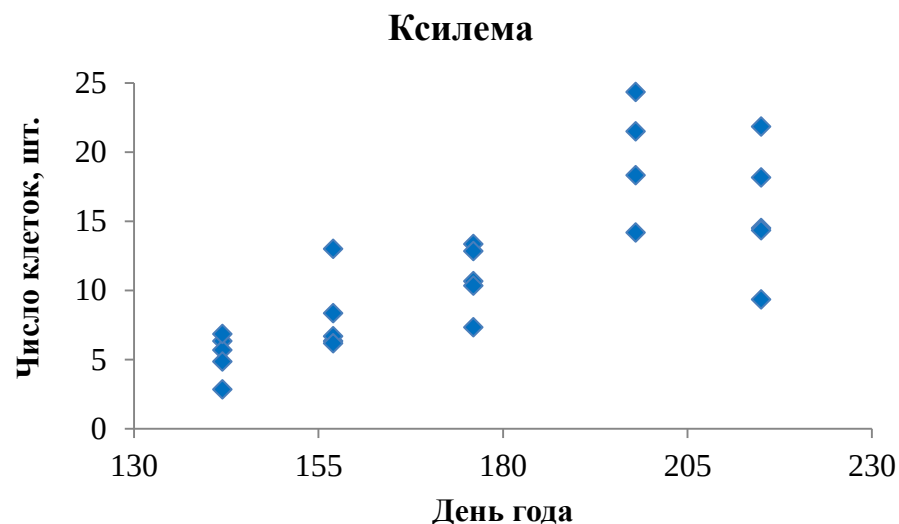


Рисунок 13. Число клеток ксилемы у 80-летних деревьев, произрастающих на ПП 1, в вегетационном периоде 2023 г.

В полностью сформированных приростах ксилемы соотношение ранней и поздней ксилемы у исследованных деревьев колебалось от 42% до 64% (Рисунок 14). В 2023 году соотношение доли ранних и поздних трахеид примерно совпадали с предыдущим годом (Рисунок 15).

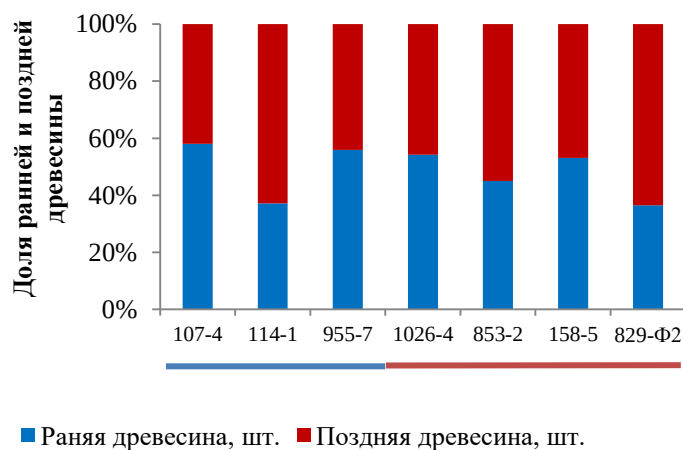


Рисунок 14. Доля ранних и поздних трахеид в приростах ксилемы, сформированных исследованными деревьями в 2022 г.

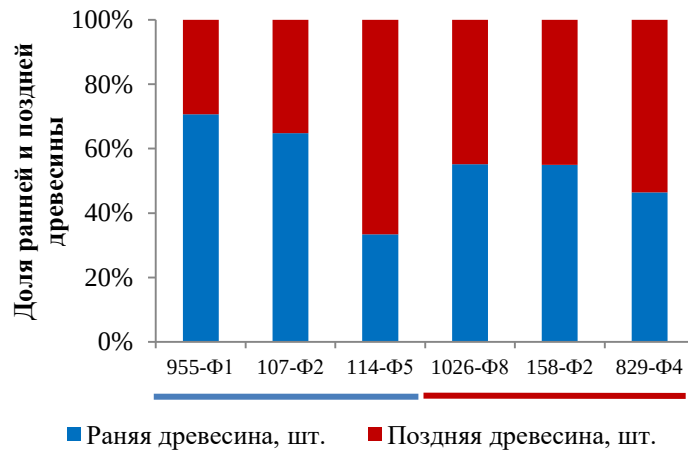


Рисунок 15. Доля ранних и поздних трахеид в приростах ксилемы, сформированных исследованными деревьями в 2023 г.

Полученные результаты показали, что у деревьев сосны обыкновенной в условиях южной Карелии клетки камбия выходят из состояния покоя в конце второй – начале третьей декады апреля. Камбиальная активность у деревьев сосны обыкновенной разного возраста в районе исследования наблюдалась с начала мая по первую декаду августа. Отложение камбием клеток в сторону флоэмы совпадало по продолжительности с камбиальной активностью, и отмечалось с мая по август. Формирование и растяжение первых ранних трахеид ксилемы начиналось в середине мая. Формирование вторичной клеточной стенки ранних трахеид было приурочено к росту температуры в июне в оба года исследования. Появление первых зрелых трахеид наблюдалось в конце июня. Полностью сформированные приросты ксилемы выявлялись в образцах, отобранных в октябре. Прекращение формирования поздних трахеид отмечалось в октябре, что означает завершение ксилогенеза.

При этом различия в годичных приростах ксилемы у деревьев, различающихся по интенсивности камбиального роста, не имели связи с продолжительностью периода камбиальной активности. Разные результаты по величине прироста были связаны с различной скоростью продукции клеток камбием.

В ходе корреляционного анализа между различными характеристиками камбиального роста и погодными условиями были выявлены значимые положительные корреляции между температурой окружающей среды и скоростью

продукции камбием трахеид ксилемы. Рост температуры имел негативное влияние на процесс увеличения размеров клеток, однако оказывал сильное положительное влияние на формирование вторичной клеточной оболочки трахеид.

Заключение

В ходе выполнения научно-квалификационной работы были изучены особенности сезонной активности камбия деревьев сосны обыкновенной разного возраста в условиях южной Карелии. Все поставленные цели и задачи были выполнены в полном объёме.

Полученные данные могут быть полезны для дальнейших исследований при проведении мониторинга роста сосны обыкновенной в условиях меняющегося климата и после лесохозяйственных мероприятий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананьев В. А., Мошников С. А. Структура и динамика лесного фонда Республики Карелия // Лесной журнал. 2016. № 4. С. 19–29.
2. Антонова Г. Ф. Рост клеток хвойных. Новосибирск: Сибирская издательская фирма «Наука» РАН, 1999. 227 с.
3. Антонова Г. Ф., Стасова В. В. Сезонное развитие флоэмы в стволах сосны обыкновенной // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 5. С. 368–383.
4. Астраханцева Н. В. и др. Строение и развитие вторичной ксилемы и луба в стволах деревьев *Pinus sylvestris* (Pinacea) разного темпа роста // Ботанический журнал. 2010. Т. 95. № 2. С. 190–202.
5. Ваганов Е., Шашкин А. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
6. Журавлева И.В., Тишин Д.В., Чижикова Н.А., Искандиров П.Ю. Ксилогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях Среднего Поволжья // Хвойные бореальной зоны. 2020. Т. 38. № 1–2. С. 28–33.
7. Ломов В.Д. Исследование формирования и строения годичных слоев сосны и березы при их произрастании в древостоях разного состава. Дисс. канд. с.-х. наук. Москва: Московский лесотехнический институт. 1979. 153 с.
8. Судаchkova Н. Е., Милютинa И. Л., Романова Л. И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Гео, 2012. 175 с.
9. Matveev S., Tishin D., Maximchuk P., Zhuravleva I. Seasonal radial growth dynamics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Voronezh region (Russia) // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2020. Vol. 595. № 1. P. 012044.
10. Mollenhauer H. H. Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy // Stain Technol. – 1964. – Т. 39. – Pp. 111–114.
11. Schmitt U., Jalkanen R., Eckstein D. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland // Silva Fennica. 2004. Vol. 38. № 2. P. 167–178.
12. Yeung E. C. T., Stasolla C., Sumner M. J., Huang B. Q. Plant Microtechniques, Protocols. Springer International Publishing, Cham. 2015. 572 p.

Приложение

Таблица 1. Список основных научных работ, опубликованных по результатам научно-квалификационной работы (диссертации)

№	ФИО авторов	Название публикации	Название журнала/сборника, год, том, номер, страницы.
Статьи в периодических изданиях			
1.	Galibina N.A., Moshchenskaya Y.L., Tarelkina T.V., Nikerova K.M., Korzhenetskii M.A., Serkova A.A., Afoshin N.V. , Semenova L.I., Ivanova D.S., Guljaeva E.N., Chirva O.V.	Identification, Expression Profile of CLE41/44-PXY-WOX Genes in Adult Trees <i>Pinus sylvestris</i> L. Trunk Tissues during Cambial Activity	Plants, 2023. – 12(4), 835. https://doi.org/10.3390/plants12040835 (Web of Science и Scopus)
База данных			
2.	Галибина Н.А., Чирва О.В., Гуляева Е. Н., Ершова М.А., Игнатенко Р.В., Раевский Б.В., Софронова И.Н., Прокопюк В.М., Афошин Н.В. , Новичонок Е.В.	База данных "Анатомо-морфологическая характеристика и химический состав древесины растений сосны обыкновенной на лесосеменной плантации первого порядка" (Св-во о гос. регистрации базы данных № 2021622432 от 09 ноября 2021 г.)	Официальный бюллетень «Программы для ЭВМ. Базы данных. Топологии интегральных микросхем». № 11 (20.11.2021). 2021(РИНЦ)
Материалы конференций			
3.	Афошин Н.В. , Тарелкина Т.В., Галибина Н.А., Мошников С.А., Иванова Д.С., Семенова Л.И.	Особенности камбиальной активности у <i>Pinus sylvestris</i> L. в сосняках брусничных разного возраста	Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (г. Санкт-Петербург, 25–29 апреля 2022 года). – СПб.: БИН РАН, 2022. – С. 150.

4.	Афошин Н.В., Тарелкина Т.В., Галибина Н.А., Мошников С.А., Иванова Д.С., Семенова Л.И.	Особенности строения камбиальной зоны у деревьев <i>Pinus sylvestris</i> L. разного возраста	Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и Годичного собрания Общества физиологов растений России «Физиология растений и феномика как основа современных фитобиотехнологий» (г. Нижний Новгород, 27-30 сентября 2022 г.).– Нижний Новгород: Изд- во ННГУ. 2022. С. 18.
5.	Афошин Н.В., Тарелкина Т.В., Галибина Н.А., Мошников С.А., Иванова Д.С., Семенова Л.И.	Особенности строения камбиальной зоны у деревьев <i>Pinus sylvestris</i> L. разного возраста	Тезисы докладов X Съезда общества физиологов растений России «Биология растений в эпоху глобальных изменений климата» (г. Уфа, 18-23 сентября 2023 г.) – Уфа: УИБ УФИЦ РАН. 2023. С. 54.
6.	Афошин Н.В., Тарелкина Т.В., Галибина Н.А., Мошников С.А., Иванова Д.С., Семёнова Л.И.	Изменчивость характеристик камбиальной зоны сосны обыкновенной по высоте ствола	Материалы XXX Всероссийской молодёжной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (с элементами научной школы) в Сыктывкаре (г. Сыктывкар, 20-24 марта 2023 г.). – Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2023. С. 14-16.
7.	Афошин Н.В., Тарелкина Т.В., Серкова А.А., Семёнова Л.И., Иванова Д.С.	Влияние погодных условий на формирование проводящих тканей ствола <i>Pinus sylvestris</i> L. в условиях Южной Карелии	Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и Годичного собрания Общества физиологов растений России «Экспериментальная

			биология растений и климатические вызовы» (г. Екатеринбург 3–8 октября 2024 г.).– Екатеринбург: ИЗДАТЕЛЬСТВО АМБ. 2024. С. 94.
8.	Афошин Н.В., Тарелкина Т.В., Серкова А.А., Семёнова Л.И., Иванова Д.С.	Сезонная активность камбия <i>Pinus sylvestris</i> L. в условиях Южной Карелии	Материалы XXXI Всероссийской молодёжной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (с элементами научной школы) в Сыктывкаре(г. Сыктывкар, 18–22 марта 2024 г.). – Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2024. С. 218-220.
9.	Афошин Н.В., Тарелкина Т.В., Серкова А.А., Семёнова Л.И., Качанова Е.В.	Влияние погодных условий на сезонную активность камбия сосны обыкновенной в условиях Южной Карелии	Материалы VI (XIV) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (г. Санкт-Петербург, 21–25 апреля 2025 г.). – СПб.: БИН РАН, 2025. 172 с.