

обоих форм хлорофилла во всех исследованных органах, для двух сортов (Фаленская 4 и Кировская 89) изменение содержания пигментов было противоположным также во всех органах. Для остальных сортов совпало только изменение содержания пигментов в подфлаговом листе.

6. Необходимо отметить как общую закономерность сохранения структуры фотосистем хлоропластов (т. е. неизменность под влиянием стрессового воздействия распределения пигментов между светособирающими комплексами и реакционными центрами) в половине исследованных случаев. Особо выделились сорта Ниоба (не обнаружено достоверных изменений структуры во всех органах) и Графиня (в отличие от первого сорта содержание пигментов в светособирающих комплексах значительно снизилось в обоих исследованных листьях и в междоузлии). Для флагового листа и верхнего междоузлия более характерно повышение доли пигментов в светособирающих комплексах, а для подфлагового листа, наоборот, повышение содержания пигментов в реакционных центрах фотосистем.

7. У трети исследованных сортов озимой ржи содержание каротиноидов повысилось в ответ на стрессовое воздействие, а у четверти всех сортов не изменилось. В остальных 40 % случаев наблюдалось снижение содержания каротиноидов. В целом для флагового листа и верхнего междоузлия у 66 % сортов изменения доли хлорофиллов в светособирающем комплексе совпадают по направлению с изменением содержания каротиноидов, тогда как для подфлагового листа, наоборот, у 66 % сортов эти изменения противоположны по направлению.

8. Показанные различия говорят о возможности направленной селекции озимой ржи на повышение эффективности работы фотосинтетического аппарата в условиях почвенных стрессов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Hoekenga O.A., Maron L.G., Piñeros M.A., Cañado G.M. A., Shaff J., Kobayashi Y., Ryan P.R., Dong Bei, Delhaize E., Sasaki T., Matsumoto H., Yamamoto Y., Koyama H., Kochian L.V. *AtALMT1*, which encodes a malate transporter, is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in Arabidopsis // PNAS. 2006. Vol. 103(25). P. 9738–9743.
2. Kochian, L.V. Cellular Mechanisms of Aluminum Toxicity and Resistance in Plants // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1995. Vol. 46. P. 237–260

CONDITIONS OF FORMATION OF THE WOOD FALSE RINGS IN TRANSCAUCASIA

Lobzhanidze E.D.¹, Chkoidze M.S.¹, Lobzhanidze V.E.¹, Tsertsvadze D.K.², Gabunia M.D.³

¹ V. Gulisashvili Institute of Forestry. Tbilisi. Georgia. E-mail: <nqurage@yahoo.com>

² G.Peradze University of Tbilisi. Tbilisi. Georgia.

³ Kutaisi State University. Kutaisi. Georgia.

Abstract. It has been ascertained, that formation of the wood false rings is a frequent phenomenon in Transcaucasia. They may be formed in any period of the year. However, this phenomenon is more often observed in the second half of summer and autumn. False rings are more often formed in the branches, then in the stems. The definite period should exist between the first and second foliation for formation the false rings.

УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ЛОЖНЫХ КОЛЕЦ ДРЕВЕСИНЫ В ЗАКАВКАЗЬЕ

Лобжанидзе Э.Д.¹, Чкоидзе М.С.¹, Лобжанидзе В.Э.¹, Церцвадзе Д.К.², Габуня М.Д.³

¹ Институт леса им. В.З. Гулисашвили, Тбилиси, Грузия. E-mail: <nqurage@yahoo.com>

² Тбилисский университет им. Г.Перадзе, Тбилиси, Грузия

³ Кутаисский Гос. Университет им. А. Церетели, Кутаиси, Грузия

У древесных растений умеренного пояса, где существует резкое климатическое различие между зимой и летом, вследствие наличия годовой периодичности деятельности камбия, образованный им вегетационный прирост древесины носит явные признаки годичных слоев.

В условиях тропического климата, где на протяжении круглого года температурные условия почти одинаковы, камбий не переходит в состояние покоя, поэтому в стволах и ветвях тропических деревьев не образуются годичные кольца древесины.

В условиях умеренного пояса, как правило, один годичный слой соответствует одному году, что и лежит в основе определения возраста деревьев. Однако под воздействием факторов среды формируются и так называемые ложные кольца древесины, которые вводят нас в заблуждение при определении возраста деревьев.

Ритм деятельности камбия соответствует смене климатических условий. В засушливые годы летом при раннем израсходовании почвенной влаги, деятельность камбия рано прекращается, и завершается формирование годичных колец. Потепление климата и увеличение почвенной влаги в осенний период вызывают развитие новой верхушечной почки и массы новых листьев. В результате повторного побегообразования наблюдается формирование двух и более ложных колец древесины [1, 2, 5, 6.]

Проведенные нами многолетние анатомические исследования камбиальной активности позволяют сделать вывод, что в условиях Закавказья ложные кольца древесины могут образовываться в любой период года, однако чаще всего это наблюдается во второй половине лета и осенью, а позже, накануне зимы, даже при более благоприятных климатических условиях, камбий функционирует редко [3, 4].

У многих древесных растений в Грузии почти ежегодно развиваются ложные кольца древесины. К таким растениям относятся: *Cedrus deodara* Loud., *Criptomeria japonica* L., *Cupressus sempervireus* L., *Laurocerasus officinalis* Roem, *Magnolia denudata* Desr. и др.

В молодых органах растений, в ветках, ложные кольца древесины образуются более часто, чем в стволах. За один вегетационный период в ветках часто развиваются 2–3 ложных кольца, тогда как в стволах этих пород формируется одно нормальное кольцо [4].

Приведём несколько примеров. На черноморском побережье Аджарии с влажно-субтропическим климатом, в Батумском приморском парке в январе, при средней температуре воздуха +7,6°, было зафиксировано повторное, зимнее облиствление у буддлеи Давида (*Buddleia Davidi* Franh.), акации серебристой (*Acacia dealbata* Link.) и жимолости Грузинской (*Lonicera iberica* M.). Повторный прирост по высоте у веток жимолости Грузинской в этот период составлял 0,6 м. Это было вызвано потеплением и влажностью почвы (по данным метеорологической станции Батумского ботанического сада, в ноябре этого года средняя температура воздуха составляла +14,0°, и количество осадков – 360,5 мм, а в декабре – +11° и 258,1 мм). Такие, подобные весне, благоприятные условия для роста, так сказать «выманили», некоторые растения начать вегетацию в зимнее время. Анатомический анализ веток этих растений показал реактивацию камбия и формирование ложных колец древесины. С ухудшением погоды в феврале и марте деятельность камбия прекратилась.

В Абхазии, в окрестностях старой Гагры, климат которой также является влажно-субтропическим (среднегодовая температура воздуха составляет 15,2°, а годовая сумма осадков – 1271 мм), в декабре было отмечено повторное побегообразование у пятнадцати экземпляров Колхидского дуба Гартвиса (*Quercus hartvissiana* Stev.). Аналогичный факт повторного облиствления дуба Грузинского (*Quercus iberica* Stev.) в зимний период наблюдался в Восточной Грузии (Кварельский лесхоз).

Анатомический анализ веток этих дубов показал, что в декабре камбий этих растений активно функционировал, в результате чего в ветках сформировались узкие ложные кольца древесины, однако этот процесс не распространился в стволах (1,3 м) этих деревьев (рис. 1).

В окрестностях г. Тбилиси в начале ноября также отмечалось повторное цветение и облиствление сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.), жасмина Кавказского (*Philadelphus caucasicus* Koehne) и сосны эльдарской (*Pinus eldarica* Medw.). Это было также вызвано тем, что после засушливых августа и сентября настал тёплый октябрь со значительными осадками. В ветках сирени образовались ложные кольца древесины на протяжении 30–35 см от новой верхушечной почки, а в ветках Кавказского жасмина появились лишь группы проводящих элементов на расстоянии 10–15 см от терминальной почки (рис. 2).

Образование ложных колец древесины в Закавказье явление частое, однако следует учесть, что повторное облиствление побегов, особенно у рассеяносудистых пород, не всегда вызывает реактивацию камбия. Так, например, в декабре и январе (1966–1967 гг) в окрестностях г. Тбилиси наблюдалось повторное цветение и облиствление платана восточного, боярышника, кизила, лещины обыкновенной, яблони и виноградной лозы, но это явление не привело даже к образованию в ветках ранних элементов древесины.



Рисунок 1. Первый этап формирования ложного кольца в начале декабря и развитие кольцеобразующих сосудов в ветках дуба грузинского *Quercus iberia* Stev. из Восточной Грузии. Увел. 90х.

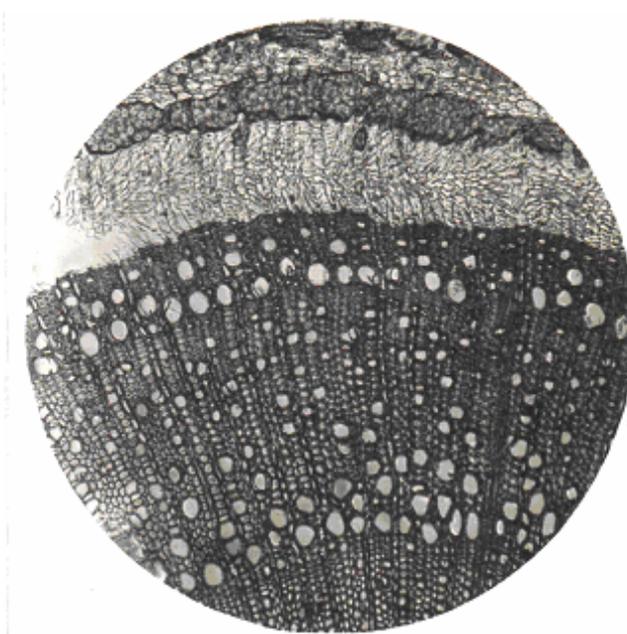


Рисунок 2. Ложное кольцо с дифференцированной ранней и поздней древесиной в ветке сирени обыкновенной *Syringa vulgaris* L., сформированное в ноябре в результате повторного побегообразования. Увел. 90х.

Для формирования ложных колец древесины, между первым и вторым побегообразованиями должен существовать определенный промежуток времени (по нашим материалам не меньше одного месяца), в течение которого хотя бы частично сформируются элементы поздней древесины.

Повторное цветение, облиствление и зимняя реактивация камбия нами наблюдалась также в ноябре-декабре 2010 г. в восточной Грузии (Сигнахи) у некоторых древесных пород (*Juglans regia* L., *Syringa vulgaris* L., *Corylus avellana* L., *Staphylea colchica* Stev., др.).

Ложные кольца древесины легко можно опознать даже макроскопически, так как из-за слабого развития элементов поздней древесины, границы между ложными слоями выражены слабо (рис. 3).

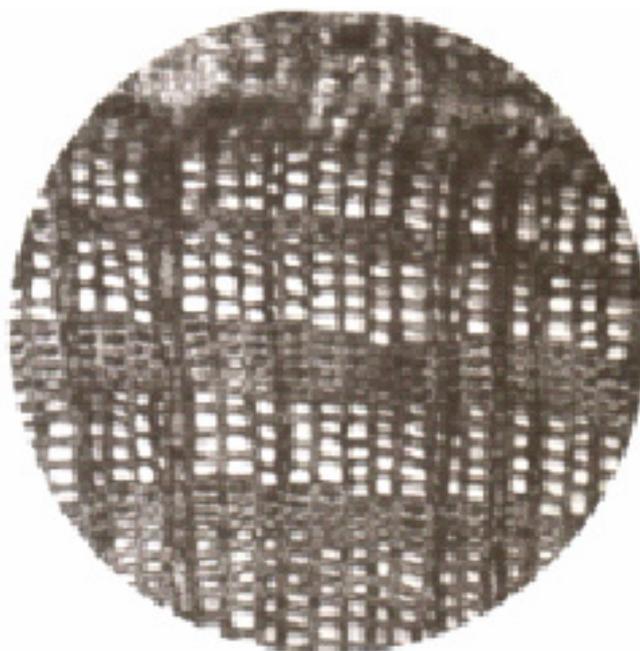


Рисунок 3. Три ложных кольца, сформированные в ветках *Cedrus deodara* Loud. за один вегетационный период (окрестности г. Тбилиси). Увел. 200х.

Следует отметить также, что в течение одного вегетационного периода годовые кольца древесины не только удваиваются, а иногда совершенно не образуются, выпадают. Это наблюдается в лесу у угнетённых деревьев, когда ассимилятов, вырабатываемых слаборазвитой кроной в процессе фотосинтеза, не хватает на прирост древесины в нижней части ствола, и здесь происходит выпадение годового кольца древесины.

Анатомические исследования камбиальной активности у сосны пицундской (*Pinus pithyusa* Stev.) с нормальной и со слаборазвитой кронами, проведённые нами на Пицундском мысу, показали, что у двадцати экземпляров сосны со слаборазвитой кроной в стволе (1,3 м) камбий вовсе не функционировал или же, в редких случаях, образовывал только ранние трахеиды шириной 50–360 мкм. Такие явления необходимо учитывать при проведении дендрохронологических исследований.

Таким образом, в годовых кольцах древесины ярко выражены структурные отклонения от нормального роста под воздействием факторов внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Артюшенко З.Т. Взаимодействие точки роста и камбия у иберийского дуба (*Quercus iberica* Stev.) // Интродукция растений. Вып.2. Изд.АН СССР. М. 1952.
2. Грузинская И.А. Зависимость строения годового кольца древесины от развития побегов у дуба // Физиология древесных растений. Изд. АН СССР. М. 1962
3. Лобжанидзе Э.Д. Камбий и формирование годовых колец древесины.Изд.АН ГССР. Тбилиси, 1961. 158 с.
4. Лобжанидзе Э. Д., Габуня М.Д. Экология камбиальной активности и формирования древесины. Изд. «Лампари».Тбилиси, 2008. 512 с.
5. Раскатов П.Б. Прирост годовых побегов сосны как показатель засухи // ДАН СССР. М. 1948. Т. 60..№ 7.
6. Ladefogel R. The periodicity of Wood formation //Dansk Biol. 1952. Skr.7..№ 3.