

УДК 631.524.82: 630*181.65: 630*181.522:582.475.2

Возрастная изменчивость морфогенеза генеративных побегов кедра сибирского

С.Н. Велисевич*, С.Н. Горошкевич

*Институт мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН
Россия 634055, Томск, пр. Академический, 10/3¹*

Received 4.03.2011, received in revised form 11.03.2011, accepted 18.03.2011

На примере женских и мужских побегов у молодых (140 лет), средневозрастных (235 лет) и старых (346 лет) генеративных деревьев кедра сибирского (Кеть-Чулымское междуречье, юго-восточная часть Западной Сибири) исследовано влияние возраста дерева на соотношение вегетативных и генеративных процессов. Установлено, что значения признаков, характеризующих вегетативное развитие женских побегов, сокращаются в течение репродуктивного периода онтогенеза линейно. Признаки генеративного развития побегов и опосредованно связанные с ними вегетативные изменяются по параболе, достигая максимальных значений у средневозрастных деревьев. Аналогичные изменения происходят и в структуре мужских побегов. На пике репродукции усиливаются прямые и обратные связи между вегетативными и генеративными признаками развития побегов: повышенный вегетативный органогенез у молодых деревьев отрицательно сказывается на возможности заложения шишек, снижение уровня вегетативного развития в среднем возрасте положительно влияет на формирование шишек, а сохранение этой тенденции в процессе старения деревьев даже усиливает эту связь. Высказано предположение, что природа наблюдаемых возрастных различий обусловлена: (1) изменением баланса между вегетативным и генеративным органогенезом в сезонном цикле развития побегов и (2) онтогенетическими изменениями корнелистовой функциональной корреляции.

Ключевые слова: побег, органогенез, рост, онтогенез, кедр сибирский, Pinus sibirica Du Tour.

Рост древесных растений является «базовым» процессом, на основе которого осуществляется дифференциация кроны на качественно различные элементы – вегетативные и генеративные. В отличие от монокарпических растений, у которых при вступлении в

плодоношение прекращается рост, у многолетних поликарпических растений, к которым относятся все хвойные древесные виды, репродуктивный этап развития представлен ежегодными параллельными циклами вегетативного и генеративного морфогенеза.

* Corresponding author E-mail address: velisevich@imces.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

Онтогенез дерева, как и онтогенез любого растения, характеризуется одновершинной кривой: активность всех жизненных процессов сначала увеличивается, достигает максимума и, наконец, снижается (Синнот, 1963; Kozłowski, 1971). Само наличие прегенеративного периода в начале и постгенеративного в конце онтогенеза предполагает, что и в течение репродуктивного периода генеративные процессы подчиняются той же закономерности, что и ростовые, т.е. изменяются по параболе. Известно также, что пики этих процессов у кедров сибирского не совпадают по времени: вступление в половую репродукцию происходит на фоне общего снижения роста (Воробьев, 1983; Велисевич, Петрова, 2006).

В общем виде схема возрастных изменений связи роста и генеративного развития кроны на протяжении довольно продолжительного репродуктивного этапа развития выглядит следующим образом: первоначально преобладают ростовые процессы на фоне постепенно нарастающих генеративных; достижение пика половых процессов происходит после некоторого снижения роста (это период оптимального соотношения вегетативных и генеративных процессов); дальнейшее сокращение роста приводит к ослаблению, а затем и прекращению заложения репродуктивных структур. То есть на протяжении всего онтогенеза вегетативные и генеративные процессы тесно связаны между собой.

Аналогичная зависимость наблюдается и на уровне отдельных элементов кроны – систем ветвления (Горошкевич, Велисевич, 1996, 2000), ветвей (Горошкевич, 1990) и побегов (Горошкевич, 1991; 2006). В частности, изучение онтогенеза крупных скелетных ветвей у деревьев кедров сибирского различного возраста (Велисевич, Горошкевич, 2004) показало, что высокий уровень роста побегов в

начале онтогенеза ветви определяет их женскую сексуализацию, низкий во второй половине – мужскую. Однако в предшествующих исследованиях сделан акцент в основном на качественной стороне связи ростовых и генеративных процессов. Ее количественная сторона в онтогенезе дерева ранее специально не рассматривалась. Настоящая работа призвана восполнить этот пробел и ставит своей задачей показать влияние возраста дерева на соотношение вегетативных и генеративных процессов на уровне побега. В отличие от предшествующих исследований, выполненных на примере относительно молодых деревьев из полустественных насаждений – припоселковых кедровников, эти вопросы будут рассмотрены на примере деревьев более широкого возрастного ряда из таежных кедровников.

Материалы и методы

Район исследования расположен в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины в междуречье Кети и Чулыма (Верхнекетский район Томской области, урочище «Виссарионов бор», окрестности пос. Нибега, 58°13'с.ш., 84°32' в.д., высота над уровнем моря 104-116 м). По результатам комплексной экспедиции сотрудников Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (ранее филиала Института леса СО РАН) по изучению почвы, структуры древостоя, состояния возобновления и характера напочвенного покрова для данной работы выбраны три пробные площади. Все они представляют собой послепожарный восстановительно-возрастной ряд наиболее продуктивных из широко распространенных в данном районе кедровников кустарничково-зеленомошных.

На момент исследования пробная площадь № 1 была 140-летним осинником с не-

сколькими пережившими пожар старыми деревьями кедров (1-й ярус: 9Ос1К+Б, 2-й ярус: 8К2Е+П). Осиновый полог начал распадаться, в нем появились «окна». Второе поколение кедров, которое и было объектом исследования, одного возраста с осиною, но находится во втором ярусе. Возраст модельных деревьев кедров, восстановленный по годичным приростам ксилемы ствола на спилах, в среднем 140 лет (lim 117-160), высота ствола 16 м; диаметр ствола 17 см.

Пробные площади № 2 и № 3 – последние стадии развития точно такого же насаждения примерно через 100 и 200 лет соответственно. На пробной площади № 2 послепожарное поколение лиственных деревьев выпало полностью, а более молодые по сравнению с кедром ель и пихта уже «вросли» в верхний, преимущественно кедровый, полог (1-й ярус: 7К2П1Е+Б+Ос). Средний возраст модельных деревьев 235 лет (lim 229-261), высота ствола 22,8 м, диаметр ствола 34,1 см.

На пробной площади № 3 первое поколение ели и пихты уже погибло, а второе располагается во втором ярусе (1-й ярус: 10К+С, 2-й ярус: 5П4Е1Б). Первый – кедровый – ярус находится на начальной стадии распада. Средний возраст модельных деревьев кедров 346 лет (lim 325-360); высота 24,5 м; диаметр ствола 43,6 см.

Согласно схеме послепожарной восстановительно-возрастной динамики кедровников (Смолоногов, 1990), пробная площадь №1 относится к периоду формирования одноярусных елово-пихтово-кедровых насаждений после окончательного распада лиственной части древостоя. Пробная площадь №2 соответствует периоду достижения наивысших запасов и технической спелости. Пробная площадь №3 относится к заключительной фазе развития насаждения, снижения урожайности и начала отмирания деревьев.

Согласно классификации, принятой в онтогенетической морфологии древесных растений (Уранов, 1975), модельные деревья этих пробных площадей соответствуют молодым (g1), средневозрастным (g2) и старым (g3) генеративным деревьям.

Их отбор производился в два этапа. Вначале были определены средние таксационные показатели 100 деревьев каждой пробной площади. Затем из их числа отобрано по 10 средних по росту и развитию (всего 30 деревьев). С каждого дерева собрано по 15 женских и мужских ветвей из соответствующих генеративных ярусов кроны. Основным критерием отбора ветвей была стабильность заложения репродуктивных структур как минимум на протяжении последних 15 лет. Для минимизации влияния погодных условий на морфогенез побегов использовали средне-многолетние (средние за последние 12 лет) значения каждого признака. Объем выборки определялся числом модельных деревьев и числом модельных ветвей и составлял по 150 побегов на каждую пробную площадь. Тип и количество заложившихся метамеров устанавливали по следам от опавших органов на коре побегов (Vorobjev et al., 1994; Воробьев, Горошкевич, 1989).

Учитывая, что спецификой данной работы является детальный анализ морфоструктуры генеративных побегов, перед изложением результатов исследования кратко охарактеризуем их строение у кедров сибирского. Женские побеги, несущие макростробилы (шишки), формируются на крупных ветвях в верхней части кроны. Как правило, годичный побег состоит из двух элементарных – весеннего и летнего. Весенний побег развивается из зимующей почки, где последовательно формируется серия стерильных, а затем фертильных катафиллов, в пазухах которых в акропетальном направлении закла-

дываются брахибласты, ауксибласты (побеги регулярного возобновления, латентные почки и вторичные побеги, развивающиеся из них) и шишки. Заложение шишек в зимующей почке весеннего побега предопределяет формирование почки летнего побега и ее растяжение в течение следующего вегетационного сезона (Горошкевич, 1994). Летний побег содержит примерно в 10 раз меньше метамеров, чем весенний побег, и имеет лишь два типа пазушных органов – брахибласты и ауксибласты. Число ауксибластов на весеннем побеге во все годы невелико, поэтому достаточно высокая интенсивность ветвления достигается за счет увеличения числа ауксибластов летнего побега. Возможный антагонизм между плодоношением и ветвлением устраняется за счет разделения этих функций между весенним и летним побегими. Это характерно и для других видов сосен, имеющих летние побеги (Lanner, 1978; Greenwood, 1980).

При анализе женских побегов дополнительно были определены диаметр сердцевинки и ширина первого годичного кольца ксилемы на поперечном срезе каждого годичного побега, поскольку размер этих тканей связан с заложением и созреванием шишек – крупных органов – акцепторов ассимилятов (Воробьев и др., 1989).

Результаты

Женские побеги. Анализ органогенеза и роста женских побегов показывает, что молодые деревья отличаются от средневозрастных и старых максимальным растяжением междоузлий и наиболее активным заложением пазушных органов на оси побегов (рис. 1). Это сказывается на их итоговой длине, поскольку известно, что на изменение длины побега в равной мере влияет изменение как количества заложившихся в почке метамеров, так и длины междоузлий (Lanner, 1978). У средне-

возрастных деревьев длина побега сокращается благодаря уменьшению не только числа метамеров, но и длины междоузлий. У старых деревьев размеры уменьшаются преимущественно за счет числа метамеров, длина междоузлий при этом остается практически на том же уровне, что и у средневозрастных деревьев.

Радиальный рост женских побегов, в отличие от линейного, имеет иной характер возрастных изменений: ширина первого кольца ксилемы побегов 235-летнего дерева на 14 % больше, чем у 140-летнего, и на 17 % больше, чем у 346-летнего (рис. 1). По диаметру сердцевинки побега наблюдаются аналогичные изменения, хотя между молодыми и старыми деревьями отсутствуют достоверные различия по этим двум признакам.

С возрастом изменяется и соотношение метамеров весеннего и летнего побегов (рис. 2). Если на весеннем побеге число пазушных образований сокращается с возрастом, то на летнем побеге у средневозрастных деревьев число метамеров увеличивается на 44 % по сравнению с молодыми и к старости снижается на 21 %. Происходит также возрастная перестройка и в самой структуре летнего побега. Так, у молодых деревьев при небольшом общем количестве метамеров доля брахибластов ($1,55 \pm 0,22$) и ауксибластов ($1,51 \pm 0,14$) почти равная. К 235-годам сумма пазушных образований летнего побега увеличивается, но доля ауксибластов сокращается до 34 % ($1,86 \pm 0,12$) за счет увеличения количества брахибластов ($3,71 \pm 0,30$). У старых деревьев общее число метамеров уменьшается при равномерном сокращении числа брахибластов ($2,90 \pm 0,30$) и ауксибластов ($1,52 \pm 0,10$).

Для характеристики возрастной изменчивости морфоструктуры весеннего побега мы оперировали количественными показателями трех основных типов метамеров – бра-

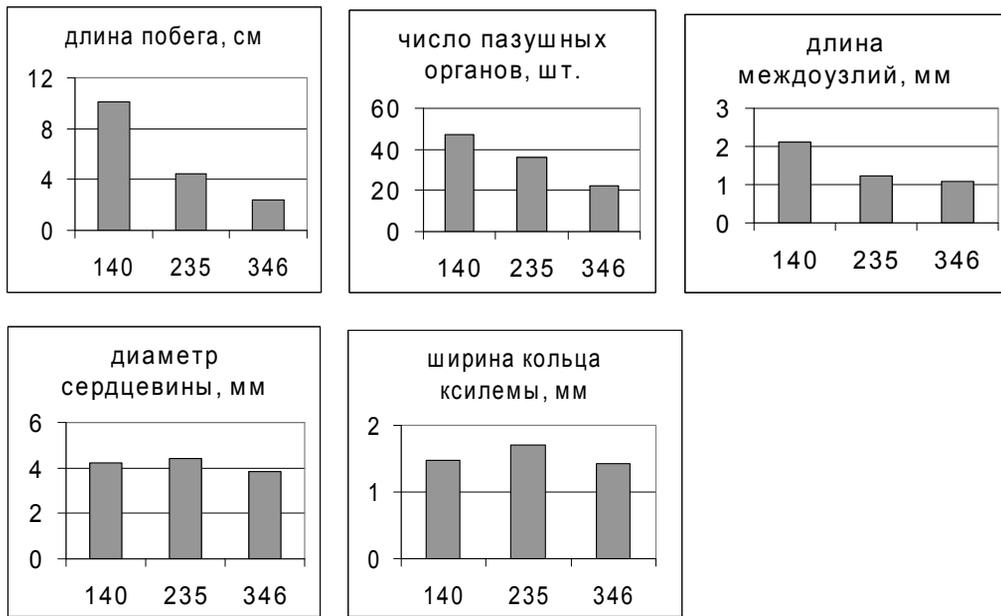


Рис. 1. Изменение показателей роста и органогенеза женских побегов у 140-, 235- и 346-летних деревьев кедров сибирского в Кеть-Чулымском междуречье. По оси абсцисс – возраст деревьев, лет

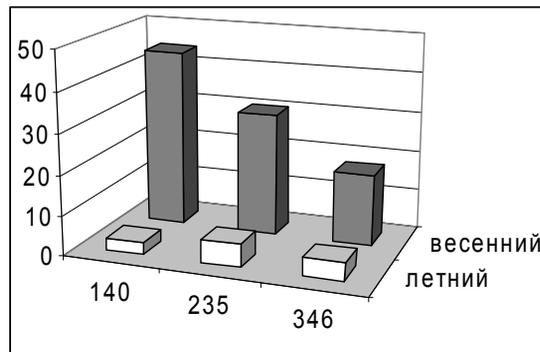


Рис. 2. Соотношение метамеров весеннего и летнего побегов у 140-, 235- и 346-летних деревьев кедров сибирского в Кеть-Чулымском междуречье. По оси абсцисс – возраст деревьев, лет; по оси ординат – число метамеров, шт.

хиластов, ауксибластов и шишек. Количество стерильных катафиллов мы в данной работе не учитывали, поскольку этот признак слабо изменяется с возрастом (Горошкевич, Велисевич, 1992). По нашим данным, количество брахибластов и ауксибластов снижается на протяжении анализируемого периода (табл. 1). По заложению шишек, напротив, минимальными значениями характеризуются

молодые и старые деревья, максимальными – средневозрастные.

Анализ корреляционных взаимосвязей между вегетативным и генеративным морфогенезом женских побегов показывает, что у средневозрастных деревьев число заложившихся шишек положительно связано с линейным ростом побега ($r = 0,52, n = 150, p < 0,05$). У молодых деревьев избыточный рост препят-

Таблица 1. Возрастная изменчивость морфоструктуры весеннего побега у 140-, 235- и 346-летних деревьев кедра сибирского в Кеть-Чулымском междуречье

Признак	Возраст, лет		
	140	235	346
Число брахибластов, шт.	41,5* ± 1,65*** ^a	27,5 ± 1,05 ^б	15,7 ± 0,73 ^в
Число ауксибластов, шт.	1,58 ± 0,16 ^а	0,40 ± 0,07 ^б	0,20 ± 0,04 ^б
Число шишек, шт.	1,35 ± 0,12 ^а	2,15 ± 0,12 ^б	1,75 ± 0,08 ^а

* Среднее значение, ** ошибка. Разными буквами обозначены достоверные различия, $p < 0,05$.

ствуется заложению шишек на побеге ($r = -0,58$, $n = 150$, $p < 0,01$), а у старых деревьев он не оказывает существенного влияния на этот процесс. Кроме того, во всех возрастных группах наличие однолетних шишек на побеге однозначно положительно влияло на их заложение в следующем году (рис. 3). Происходит как бы стабилизация генеративной функции, предполагающая установление прямой и обратной связи между ростом и полом побегов (Воробьев и др., 1989). Мы полагаем, что очень активная органообразовательная деятельность меристем почек молодых деревьев, которую мы оцениваем по количеству пазушных органов, отрицательно сказывается на возможности заложения шишек. Некоторое снижение органогенеза в среднем возрасте слабо положительно влияет на формирование шишек, а сохранение тенденции в ходе старения деревьев даже усиливает эту связь.

Диаметр сердцевины побега – признак, характеризующий размер апикальной меристемы побега на эмбриональном этапе его развития (Скупченко, 1974; O'Reilly, Owens, 1988). По нашим данным, влияние размера сердцевины на активность вегетативного органогенеза (его мы оценивали по сумме пазушных структур, заложившихся в почке) заметно ослабевало по мере старения деревьев, что вполне логично, если учесть закономерное возрастное снижение ростовой активности. Связь диаметра сердцевины побега с числом

заложившихся шишек, напротив, усиливалась с возрастом. Это свидетельствует о важности поддержания вегетативной функции на определенном уровне, обеспечивающем генеративный морфогенез. Ширина первого кольца ксилемы побегов во всех возрастных группах была слабо положительно связана с количеством заложившихся шишек.

Мужские побеги. Мужские побеги формируются на ветвях средней и нижней частей кроны и существенно уступают женским побегам по размеру. Почка мужского побега всегда моноциклическая, т.е. все ее метамеры закладываются в течение одного вегетационного сезона. После серии стерильных катафиллов на оси побега последовательно располагаются серии микростробилов (мужских шишек), затем брахибластов и ауксибластов.

Анализ морфоструктуры мужских побегов у деревьев трех групп показал, что с возрастом длина побега сокращается, однако не так существенно, как это мы наблюдаем у женских побегов. По этому признаку нет различий между молодыми ($1,31 \pm 0,03$) и средневозрастными ($1,28 \pm 0,07$) деревьями, и лишь у старых ($1,05 \pm 0,07$) происходит достоверное сокращение длины побегов. Число метамеров побега определяется возрастными изменениями числа микростробилов, которое максимальных значений достигает у средневозрастных деревьев (рис. 4). Число брахибластов изменяется противоположно числу

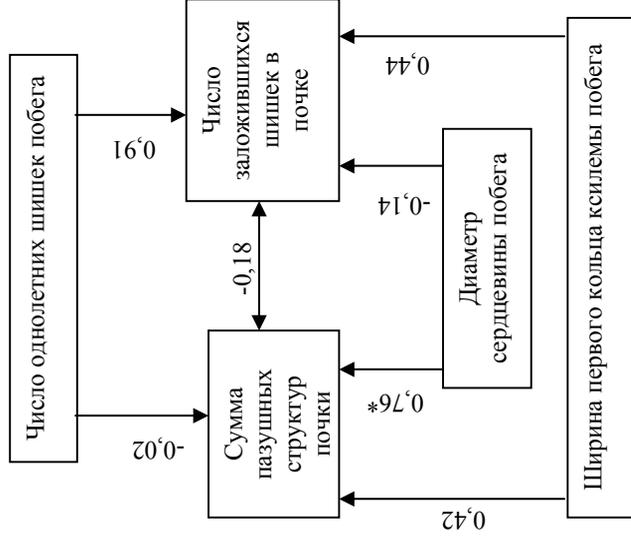
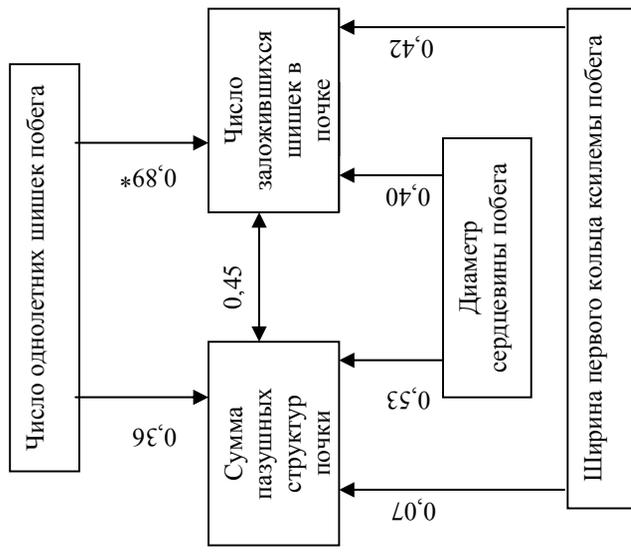
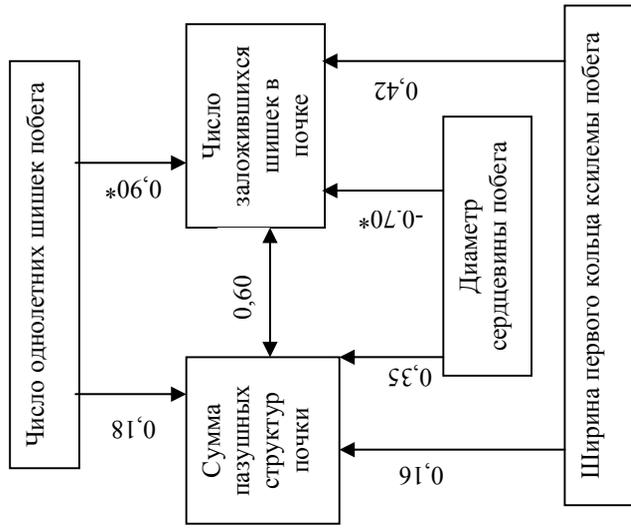
А**Б****В**

Рис. 3. Влияние роста и развития однолетнего побега на формирование почки у 140- (А), 235- (Б) и 346-летних (В) деревьев кедр сибирского в Кеть-Чулымском междуречье. Числами указаны коэффициенты корреляции ($n = 150$ в каждой возрастной группе), * – коэффициенты, достоверные при $p < 0,05$

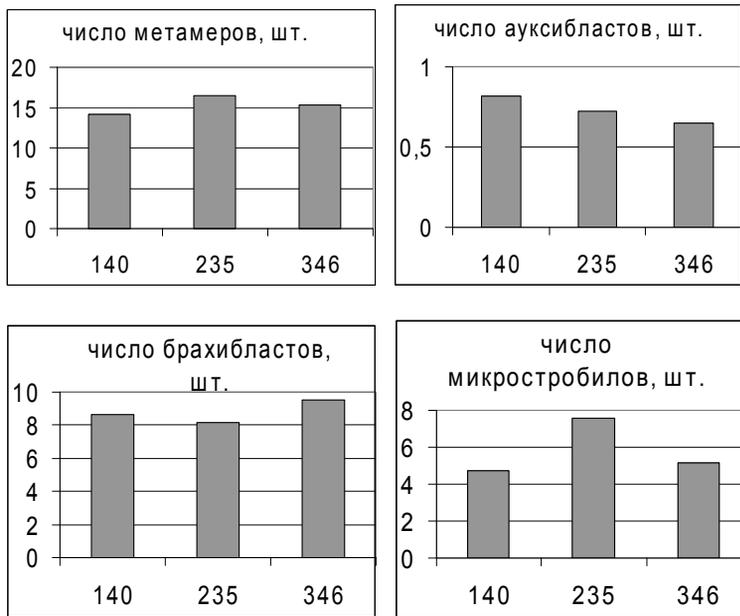


Рис. 4. Структура мужских побегов у 140-, 235- и 346-летних деревьев кедр сибирского в Кеть-Чулымском междуречье. По оси абсцисс – возраст деревьев, лет

микростробилов: у молодых и у старых деревьев их больше, чем у средневозрастных.

Полученные данные свидетельствуют о том, что с возрастом изменяется не столько размер мужских побегов, сколько их структура по типам пазушных образований. Так, в среднем возрасте наблюдается существенный сдвиг морфогенеза в генеративную сторону, что выражается в увеличении доли микростробилов и сокращении доли брахибластов. Противоположная картина наблюдается у молодых и старых деревьев, что свидетельствует о преобладающей вегетативной направленности их морфогенеза.

Обсуждение

Установленная в настоящей работе направленность в изменениях морфоструктуры женских побегов находится в соответствии с общим ходом изменений роста и семенной продуктивности в онтогенезе. Так, линейный характер зависимости основных параметров

вегетативного развития от возраста деревьев вполне объясним, если учесть их «положение» на онтогенетической кривой роста – их возраст соответствует трем последовательно расположенным точкам на нисходящей ветви. Молодые деревья находятся ниже максимума, в средней части кривой располагаются средневозрастные и ближе к концу – старые деревья.

Напротив, активность заложения шишек на побеге, а также значения тех вегетативных признаков, которые непосредственно связаны с репродуктивной деятельностью (радиальный рост и заложение ауксибластов на летнем побеге), имеют криволинейную связь с возрастом дерева. Учитывая временной сдвиг кривой семеношения относительно кривой роста (Воробьев, 1983 и др.), мы можем расположить наши модельные деревья в следующем порядке: молодые деревья будут находиться в нижней части восходящей ветви, средневозрастные – на вершине, а старые – на

нисходящей ветви возрастной кривой активности семеношения. В этом случае изменение активности генеративного органогенеза женских побегов и непосредственно связанного с ним вегетативного по характеру будет совпадать с общей направленностью репродуктивных процессов. Это, однако, не объясняет причин возрастных различий в морфоструктуре побегов, а, скорее всего, подтверждает правильность выбора объектов исследования.

Объяснение причин этого явления, по нашему мнению, следует искать в возрастных особенностях сезонного развития побегов. В работе Гринвуда (Greenwood, 1980), проведенной на примере сосны ладанной, было высказано предположение, что причиной отсутствия шишек у молодых деревьев является слишком продолжительный период формирования вегетативных органов, а переход в генеративную фазу онтогенеза осуществляется в результате более раннего заложения зимующей почки. Сосна ладанная имеет полициклические годичные побеги. Сокращение периода вегетативного органогенеза с возрастом дерева выражается в том, что у нее образуется меньше летних побегов, например один вместо 2-3 (Boyer, 1970). У кедра сибирского на женских ветвях в любом возрасте образуется в течение 1-го года два элементарных побега – весенний и летний. Тем не менее, принцип гипотезы Гринвуда может быть действителен и для этого вида.

Календарные сроки, в течение которых у хвойных возможна детерминация пола, ограничены. Некоторые авторы связывают это с определенной длиной фотопериода (Giertych, 1967; Owens, Molder, 1979). У сосен шишки закладываются как пазушные органы, а их дифференциация происходит после заложения серии катафиллов. Поэтому невозможно точно определить начало и продолжитель-

ность периода детерминации пола. Однако у кипарисовых, у которых шишки занимают терминальное положение и образуются путем непосредственного перехода от заложения листьев к заложению брактеей, период перехода апекса из вегетативного состояния в генеративное может быть установлен с высокой точностью. Исследования Оуенса с соавторами (Owens, Pharis, 1971; Owens, Molder, 1974) показали, что у туи складчатой и гемикипариса нутканского переход к заложению брактеей может происходить только в течение 2-3 первых недель июля – по достижении побегом определенной стадии развития, а именно после заложения 3-4 пар листьев. Нет никаких оснований предполагать, что у сосен процесс детерминации пола протекает по-иному. Вполне можно допустить, что и в этом случае ограничен период, в течение которого возможна индукция заложения генеративных органов, причем к этому способны лишь апексы, находящиеся в это время на определенной стадии развития.

У кедра сибирского детерминация и заложение шишек в южной подзоне тайги Западно-Сибирской равнины происходят во второй половине июля (Некрасова, 1973). Результаты предшествующих исследований (Горошкевич, Велисевич, 1992) показали, что у зрелых деревьев в это время резко замедляется или полностью заканчивается рост побегов. Но у виргинильных деревьев во второй половине июля продолжалось достоверное увеличение диаметра оси побега за счет интенсивного прироста ксилемы. В связи с этим было высказано предположение: слишком позднее завершение вегетативного роста виргинильными растениями можно считать одной из причин отсутствия у них женского “цветения”. Регулярное и обильное заложение шишек зрелых деревьев, напротив, происходит в результате благоприятного

наложения режима органогенеза и роста на сезонный ход внешних условий. Заложение вегетативных органов прекращается именно тогда, когда существуют оптимальные условия для женской сексуализации. Отсутствие шишек у молодых деревьев можно объяснить тем, что заложение вегетативных органов заканчивается слишком поздно, когда период, благоприятный для заложения шишек, уже завершен.

Согласно этой гипотезе, причиной больших различий по числу брахибластов и ауксибластов весеннего побега у молодых деревьев может служить чрезмерно продолжительный период их заложения. В результате этого у побегов слишком поздно происходит «переключение» программы морфогенеза с «вегетативной» на «генеративную», что и подтверждается столь незначительным заложением шишек на побеге. У средневозрастных деревьев рост заканчивается именно тогда, когда существуют благоприятные внешние условия для женской сексуализации. Обильное заложение шишек на побегах свидетельствует о сбалансированности внутренних циклов органогенеза и роста побегов и сезонного развития.

Можно предположить, что тенденция к сокращению продолжительности периода вегетативного органогенеза сохраняется на протяжении всего жизненного цикла дерева. Поэтому у старых деревьев вполне вероятен более ранний переход к заложению генеративных органов, что сказывается на сокращении длины оси побегов и активности заложения вегетативных органов. Возможно также, что сдвиг внутренних циклов органогенеза касается не только вегетативных, но и генеративных процессов, т.е. у старых деревьев возможно более раннее заложение зимующей почки и сокращение периода, в течение которого происходит заложение ши-

шек, что отражается на уменьшении их численности.

По аналогии с женскими побегами можно предположить, что в среднем возрасте циклы сезонного развития мужских побегов наиболее оптимальны для заложения микростробилов. Это означает, что большая часть пазушных примордиев подвергается сексуализации, а меньшая – остается вегетативной. При неоптимальном режиме сезонного развития – слишком растянутом у молодых или слишком коротком у старых деревьев – большая часть примордиев дифференцируется как брахибласты.

Еще одним фактором общего возрастного снижения уровня органогенеза не только генеративных побегов, но и всех побегов, составляющих крону дерева, является ослабление связи между кроной и корневой системой (Казарян, 1969). Известно, что основную роль в процессах старения играет функциональная корреляция между корнями и листьями, т.е. причиной ослабления роста и наступления старения может быть отставание развития корневой системы. Согласно этой концепции старение во время формирования плодов определяется угнетением роста корней из-за прекращения поступления в них ассимилятов, уменьшение активности корней приводит к нарушению водного режима, фотосинтеза, синтеза белков и т.д., что снижает общую жизнедеятельность растения (Ryan, Waring, 1992; Кефели, 1994). Кроме того, недостаточное функционирование корневой системы приводит к уменьшению поступления цитокинина в надземные органы и снижению активности апикальных меристем побегов, что также способствует старению всего растения (Кулаева, 1973; Полевой, 1982; Чайлахян, 1988 и др.). У монокарпических растений старение протекает очень быстро, в течение одного вегетационного сезона. У деревьев,

цветущих много раз, по мере увеличения высоты ствола связь между листьями и корнями также ухудшается, но этот процесс растягивается во времени и происходит постепенно, нарастая к старости (Казарян, 1969).

Обобщая вышесказанное, наблюдаемые возрастные различия морфогенеза генеративных побегов предположительно можно объяснить следующим. У молодых деревьев избыточная корнеобеспеченность и несбалансированность органогенеза в сезонном цикле служат причинами преобладания ростовых процессов над генеративными. У средневозрастных деревьев оптимальное сочетание этих двух факторов способствует гармонизации процессов роста и плодоношения. У старых деревьев нарушение корнелистовой корреляции с одной стороны и предположительное сокращение длительности сезонных циклов формирования репродуктивных структур приводят к снижению не только генеративного, но и вегетативного развития побегов.

Список литературы

- Велисевич С.Н., Горошкевич С.Н. (2004) Соотношение ростовых и генеративных процессов деревьев кедров сибирского различного возраста. Лесоведение 6: 66-69.
- Велисевич С.Н., Петрова Е.А. (2006) Рост и вступление в плодоношение деревьев орехоплодной плантации и производственных культур кедров сибирского. Лесное хозяйство 3: 39-40.
- Воробьев В.Н. (1983) Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск: Наука, 253 с.
- Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. (1989) Рост и пол кедров сибирского. Новосибирск: Наука, 167 с.
- Воробьев В.Н., Горошкевич С.Н. (1989) Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (*Pinaceae*). Ботанический журнал 74 (4): 554-557.
- Горошкевич С.Н. (1994) О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (*Pinaceae*). Ботанический журнал 79 (5): 63-71.
- Горошкевич С.Н. (2006) О регуляции развития побегов кедров сибирского. Хвойные бореальной зоны 2: 43-54.
- Горошкевич С.Н. (1991) Рост и сексуализация побегов кедров сибирского. Лесоведение 1: 70-75.
- Горошкевич С.Н. (1990) Связь роста и пола в развитии ветвей кедров сибирского. Онтогенез 21 (2): 207-214.

Заключение

Исследование влияния возраста деревьев кедров сибирского на морфогенез их генеративных побегов показало, что признаки, характеризующие вегетативное развитие, сокращаются в течение репродуктивного периода онтогенеза линейно. Признаки генеративного развития и опосредованно связанные с ними вегетативные достигают максимальных значений у средневозрастных деревьев, причем стабилизация их генеративной функции проявляется в усилении прямых и обратных связей между вегетативным и генеративным морфогенезом. Предполагается, что природа наблюдаемых возрастных различий обусловлена сопряженным влиянием двух факторов: (1) изменением баланса между вегетативным и генеративным органогенезом в сезонном цикле развития побегов и (2) онтогенетическим изменением корнелистовой функциональной корреляции.

Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. (1992) О соотношении вегетативного и генеративного органогенеза у кедров сибирского. *Онтогенез*. 23 (3): 268-279.

Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. (1996) Структура и развитие элементов вторичной кроны кедров сибирского. *Онтогенез* 27 (1): 53-61.

Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. (2000) Структура кроны кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза. *Сибирский ботан. журн.* 2 (1): 110-122.

Казарян В.О. (1969) Старение высших растений. М.: Наука, 312 с.

Кефели В.И. (1994) Физиологические основы конструирования габитуса растения. М.: Наука, 269 с.

Кулаева О.Н. (1973) Цитокинины, их структура и функции. М.: Наука, 263 с.

Некрасова Т.П. (1973) Вопросы биологии семенного размножения хвойных. В: Труды Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск: Наука, с. 40-52.

Полевой В.В. (1984) Гормональная регуляция онтогенеза растений В: Роль ауксина в регуляции роста и развития растений. (В.В. Полевой, ред.). М.: Наука, с. 87-100.

Синнот Э. (1963) Морфогенез растений. М.: Изд-во иностранной литературы, 603 с.

Скупченко В.Б. (1974) Морфофункциональная характеристика меристем почек ели, сосны, лиственницы и пихты в подзоне средней тайги Коми АССР. В: Биологические исследования на северо-востоке Европейской части СССР. Сыктывкар, с. 47-53.

Смолоногов Е.П. (1990) Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины (эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства). Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 288 с.

Уранов А.А. (1975) Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. *Биол. науки*. 2: 7-34.

Чайлахян М.Х. (1988) Регуляция цветения высших растений. М., Наука, 560 с.

Boyer W.D. (1970) Shoot growth patterns of young loblolly pine. *Forest Sci.* 16 (4): 472-482

Giertych M.M. (1967) Analogy of the differences between male and female strobiles in *Pinus* to the differences between long- and short-day plants. *Can. J. Bot.* 45 (3): 1907-1910

Greenwood M.S. (1980) Reproductive development in loblolly pine: I. The early development of male and female strobili in relation. *Amer. J. Bot.* 67 (10): 1414-1422

Kozlowski T.T. (1971) Growth and development of trees (V.1). New-York, Academic press, 443 p.

Lanner R.M. (1978) Development of the terminal bud and shoot of slash pine saplings. *Forest Sci.* 24 (2): 167-179

O'Reilly C., Owens J.N. (1988) Reproductive growth and development in seven provenances of lodgepole pine. *Canad. J. Forest Res.* 18 (1): 43-53

Owens J.N., Molder M. (1974) Cone initiation and development before dormancy in yellow cedar (*Chamaecyparis nootkatensis*). *Can. J. Bot.* 9: 2075-2084

Owens J.N., Molder M. (1979) Sexual reproduction of *Larix occidentalis*. *Can. J. Bot.* 57 (23): 2673-2690

Owens J.N., Pharis R.P. (1971) Initiation and development of western red cedar cones in response to gibberellin induction and under natural conditions. *Can. J. Bot.* 49: 1165-1175

Ryan M.G., Waring R. (1992) Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology*. 73(6): 2100-2108

Vorobjev V.N., Goroshkevich S.N., Savchuk D.A. (1994) New trend in dendrochronology: 2. Method of retrospective study of seminiference dynamics in Pinaceae. Proceedings of International workshop on Subalpine Stone Pines and their environment: the status of our knowledge; 1992 September 5-11; St.Moritz, Switzerland. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-309. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, p. 201-204

Age-Related Variability of Generative Shoots Morphogenesis of Siberian Stone Pine

Svetlana N. Velisevich and Sergey N. Goroshkevich

*Institute for Monitoring of Climatic
and Ecological Systems SB RAS*

10/3 Academichesky pr., Tomsk, 634055 Russia

On the example of male and female shoots in young (140 years), middle-aged (235 years) and old (346 years) generative trees of Siberian stone pine (Ket-Chulym rivers, south-eastern part of Western Siberia) the effect of tree age on the ratio of vegetative and generative processes is studied. The traits characterizing vegetative development of generative shoots are reduced linear during the reproductive period of ontogenesis. The traits of the generative development of shoots and indirectly related vegetative traits reached maximum values in middle-aged trees. At the peak of reproduction increases the direct and indirect relationship between vegetative and generative traits of shoots: increased vegetative organogenesis in young trees has effected the cone initiation, reduced vegetative development in middle age has a positive effect on the cone formation and continuation this trend due to tree aging even strengthens this relationship. It is suggested that observed differences due to: (1) changing the balance between vegetative and generative organogenesis in the seasonal cycle of development of shoots and (2) ontogenetic changes in the root-leaf functional correlation.

Keywords: shoot, organogenesis, growth, ontogenesis, Siberian stone pine, Pinus sibirica Du Tour.
