На правах рукописи

Горошкевич Сергей Николаевич

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРОНЫ КЕДРА СИБИРСКОГО

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения РАН, г. Томск

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор

Данченко Анатолий Матвеевич

доктор биологических наук, профессор

Санников Станислав Николаевич

доктор биологических наук, профессор

Третьякова Ираида Николаевна

Ведущая организация: Центральный сибирский ботанический

сад СО РАН, г. Новосибирск

Защита состоится 17 марта 2011 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Факс: (3822) 529853.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет».

Автореферат разослан « » января 2011 года.

Ученый секретарь диссертационного совета, доктор биологических наук

Morphouse

В.П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Крона дерева представляет собой большую, сложную, морфологически физиологически целостную динамичную, И систему. Исследованию ее структуры и развития у лесных древесных растений исследований. частных Последние сотни крупные Е.Г.Мининой (1960, 1983) и Т.П.Некрасовой (1972, 1983) вышли 25-30 лет назад. Современных обобщающих публикаций по этой теме практически нет. Поэтому специального фундаментального выполнение пространственно-временной и структурно-функциональной организации кроны: оригинального, но при этом интегрирующего все известные Настоящая работа как раз и является таким исследованием.

Актуальность темы определяется также выбором объекта исследования. Несколько родов семейства *Pinaceae* являются эдификаторами растительного покрова на огромной территории бореальной зоны северного полушария. Очевидно, что познание механизмов формирования и функционирования кроны у этих важнейших в природном и хозяйственном отношении растений для разработки любых научно необходимо рекомендаций, призванных сохранить устойчивость природных и повысить искусственных Темнохвойные продуктивность экосистем. доминированием кедра сибирского (Pinus sibirica Du Tour) – это, бесспорно, сложные по структуре и развитию, а также самые продуктивные из сибирских экосистем (Кедровые леса..., 1985). Актуально всестороннее исследование кедра сибирского - эдификатора этих сообществ.

В ботанике традиционным объектом репродуктивной анализа дифференциации являются однолетние покрытосеменные растения, преимущественно c обоеполыми цветками. Имеется огромное публикаций, в том числе серьезные обобщающие работы (Bernier et al., 1981; Чайлахян, 1988 и др.). Тема репродуктивной дифференциации многолетних, голосеменных, раздельнополых растений менее широко представлена в научной литературе. Еще меньше работ по взаимодействию репродуктивной и генеративной сферы. При этом большинство публикаций решают сугубо частные вопросы: анализ различных форм изменчивости репродуктивных выявление отдельных причинно-следственных репродуктивной сфере, разработка конкретных практических рекомендаций в области семеноводства, лесовосстановления и селекции. Актуальна работа, призванная убедительно интерпретировать обильный фактический материал и организовать его в некую систему.

Если половая репродукция *Abies, Larix, Picea* и большинства *Pinus* важна только как способ воспроизводства, то у видов *Pinus* из подсекции *Cembrae* (кедровых сосен) ее значение в природе и хозяйстве неизмеримо больше. Семена этих видов, в первую очередь, кедра сибирского являются ключевым звеном в трофических цепях лесных экосистем и ценным пищевым продуктом, что определяет особую актуальность исследования строения и развития кроны как структурной основы для формирования репродуктивных структур.

Цель исследования — на примере кедра сибирского установить закономерности пространственно-временной и структурно-функциональной организации кроны, позволяющие моделировать изменчивость комплекса характеризующих ее признаков на разных уровнях организации и в разных формах изменчивости.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- изучить структуру и развитие побегов различных половых типов, выявить закономерности регуляции их морфогенеза;
- установить характер погодичной динамики комплекса вегетативных и репродуктивных признаков, выявить корреляции между ними и их зависимость от внутренних и внешних (погодные условия) факторов;
- выявить факторы и структуру разнообразия вегетативных побегов в кроне молодых деревьев, исследовать природу связи между ростом и полом побегов в системе ветвления, установить физиологический механизм дифференциации кроны на генеративные ярусы;
- установить закономерности сопряженного изменения вегетативной и генеративной структуры систем ветвления в онтогенезе дерева на ювенильном, виргинильном и генеративном этапах.

Научная новизна. Настоящее исследование – первая специальная работа по пространственно-временной и структурно-функциональной организации кроны хвойных, претендующая на создание целостной концепции. Работа продолжает и творчески развивает классические исследования в этой области (Минина, 1960; Некрасова, 1972; Воробьев, 1974, 1983; Минина, Третьякова, 1983 и др.), а также в области репродуктивной биологии лесных древесных растений (Некрасова, 1961, 1983; Минина, Ларионова, 1979; Третьякова, 1990 и др.). При этом впервые широко и последовательно использовано выдвинутое ранее (Воробьев, Воробьева, Горошкевич, 1983, 1989) представление о взаимосвязи роста и плодоношения, вегетативных и генеративных процессов как основы для многообразных явлений репродуктивной интерпретации В Репродуктивные структуры преимущественно "гетеротрофны", следовательно, формируются и функционируют исключительно на основе вегетативных структур. Для познания закономерностей репродуктивной дифференциации нами впервые в полном объеме изучена вегетативная дифференциация и комплекс причинно-следственных взаимосвязей в системе "вегетативное генеративное".

Анализ пространственно-временной и структурно-функциональной организации кроны кедра сибирского проведен в настоящей работе проведен на следующих иерархических уровнях: элементарный побег \rightarrow годичный побег \rightarrow ветвь \rightarrow элементарная система ветвления \rightarrow локальная система ветвления \rightarrow крона в целом \rightarrow крона в онтогенезе. Научная новизна заключатся в самой попытке построения такой цепи на основе единых методических и теоретических принципов и подходов. К числу безусловно новых, впервые проведенных исследований относятся следующие:

- многолетний наблюдений получен уникальный ряд 3a ростом плодоношением большой группы деревьев, на его основе проведен сопряженный анализ погодичной динамики сложного комплекса вегетативных и репродуктивных признаков в связи с изменчивостью климатических факторов;
- на примере молодых генеративных деревьев изучена структурнофункциональная организация кроны как динамической совокупности ветвей, разнообразных по происхождению, собственному возрасту и характеру взаимодействия;
- выявлены закономерности заложения и развития латентных почек, а также формирование на их основе вторичных ветвей, вторичных систем ветвления и вторичной кроны;
- трансформация кроны в онтогенезе дерева рассмотрена как диалектическое единство и взаимодействие двух принципиально разных моделей ветвления акропетальной (первичная крона) и базипетальной (вторичная крона);
- установлен физиологический механизм половой дифференциации кроны, предложена динамическая модель ее изменения в онтогенезе дерева.

Практическая значимость. Научные представления о пространственновременной и структурно-функциональной организации кроны основных лесообразующих видов необходимы для ведения лесного хозяйства. Поэтому все результаты настоящей работы в той или иной мере являются практически значимыми. Они могут быть использованы при разработке правил рубок, организации орехопромысла, лесного семеноводства, лесокультурного производства и лесной селекции.

Особое место видов *Pinus* из подсекции *Cembrae* среди остальных лесных древесных растений бореальной зоны определяется, главным образом, их орехоплодностью. "Кедровый промысел" имеет многовековую историю и до сих пор распространен очень широко. Он является важнейшей частью концепции комплексного использования кедровых лесов (Спиридонов, 1968; Парфенов, 1979; Воробьев, 1983; Парамонов, 1992). Очевидно, что необходимы научно обоснованные меры по его рационализации. Однако принципиальное решение проблемы — это переход от орехопромысла в естественных лесах к плантационному хозяйству. При том уровне продуктивности, который могут обеспечить "дикие" виды, их культивирование малоэффективно. Необходимо выведение высокопродуктивных сортов. Практическое значение настоящей работы состоит в том, что она представляет крону кедра сибирского как структурную основу для его половой репродукции, что открывает новые возможности введения этого вида в культуру как орехоплодного.

Фундаментальные исследования по теме диссертации проводились в рамках проектов СО РАН, а также по проектам РФФИ №№ 04-04-49795, 07-04-00593 и 10-04-01497 (2004-2010 гг.). Прикладные исследования с 1994 по 2002 год финансировались ГНТП "Исследования по приоритетным направлениям развития науки и техники" (программы "Биоразнообразие" и "Российский лес"), а также ФЦП "Интеграция науки и высшего образования России".

Защищаемые положения:

- признаки Генеративные многолетних древесных растений принципиально отличаются вегетативных ПО уровню погодичной OT изменчивости, характеру погодичной динамики, а также по структуре определяющих их факторов. Эти различия имеют адаптивное происхождение: целесообразность регулярного роста и нерегулярного плодоношения.
- 2. Апикальное доминирование как главный фактор формирования кроны состоит их двух принципиально разных элементов: взаимодействия терминального апекса с латеральными (1) и взаимодействия осевой ветви с боковыми (2). Имея различное функциональное назначение и предположительно различную физиологическую основу, они характеризуются противоположными закономерностями пространственно-временной организации.
- 3. Корреляционные связи между вегетативными признаками побегов в системе ветвления не всегда линейные, но всегда однозначные: либо прямые, либо обратные. Связь между вегетативным ростом побегов и половой репродукцией очень тесная, но сложная: мужская и женская сексуализация побегов возможны только в определенных оптимальных диапазонах вегетативного роста, внутри этих диапазонов размер и функциональная полноценность репродуктивных структур снижаются в обе стороны от ростового оптимума.
- 4. Связь между вегетативным ростом и половой репродукцией реализуется через бикомпонентный физиологический механизм: прохождение определенных этапов сезонного цикла развития побегов в оптимальные сроки обеспечивает возможность генеративного морфогенеза, которая реализуется Репродуктивная зависимости от баланса фитогормонов. реализуется дифференциация кроны осуществляется посредством взаимодействия этого физиологического механизма с градиентами вегетативного роста в системе ветвления.
- 5. Крона кедра сибирского образована элементарными системами ветвления двух принципиально разных типов: (1) первичными, которые развиваются из обычных почек возобновления, и (2) вторичными, которые развиваются из латентных почек. Это две по-настоящему дискретные модели морфогенеза акропетальная и базипетальная, которые сосуществуют и взаимодействуют на всем протяжении онтогенеза дерева. Их баланс существенно изменяется с возрастом дерева, определяя внешний облик и внутреннюю структуру кроны.
- 6. На всем протяжении генеративного этапа онтогенеза половая дифференциация побегов как в первичной, так и во вторичной кроне, определяется уровнем их вегетативного роста и осуществляется на основе универсального принципа: весь ростовой "спектр" делится на четыре диапазона женский, верхний бесполый, мужской и нижний бесполый. Изменение генеративной структуры кроны в онтогенезе дерева объясняется, главным образом, изменением распределения побегов по размеру внутри кроны.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 110 научных работ, в том числе монография и 31 статья в рецензируемых журналах из «Перечня...» ВАК.

Апробация работы. Материалы диссертации апробированы на следующих научных мероприятиях: четырех международных конференциях IUFRO по 5-хвойным соснам (Швейцария, 1992; США, 2001; Румыния, 2006; Корея, 2008); Международном симпозиуме "Biology and control of reproductive processes in forest trees" (Канада, 1993); 20-м всемирном лесном конгрессе (Финляндия, 1995); съездах Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998; Новосибирск-Барнаул, 2003); 5-м съезде Общества физиологов растений России (Пенза, 2003); международных научных конференциях (Хабаровск, 1996; Сыктывкар, 1998; Белая церковь, 1999; Екатеринбург, 1999; Новосибирск, 2000, 2009; Владивосток, 2001, 2003, 2006; Санкт-Петербург, 2002; Пекин, 2002; Харбин, 2004; Томск, 2006, 2008; Барнаул, 2009); всероссийских научных конференциях (Томск, 1995, 1997, 1998, 2002, 2004, 2005, 2006; Москва, 1995; Санкт-Петербург, 1996; Кемерово, 1997; Сочи, 1999; Барнаул, 2001; Красноярск, 2001, 2004; Иркутск, 2007).

Структура и принципы построения работы. Диссертация представляет собой рукопись объемом 611 страниц, состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Число рисунков 110, таблиц 44. Список литературы включает 833 наименований, в том числе 467 на иностранных языках. Вся работа, за исключением главы 1, построена в соответствии с принципом подразделения публикаций на такие разделы, как введение, материал и методика, результаты, обсуждение результатов. Смешение этих разделов, за редкими исключениями, не допускается. Все главы, кроме методической, завершается резюме (первый уровень генерализации), а работа в целом – краткими выводами (второй уровень генерализации).

Благодарности. Настоящая работа является итогом 30-летний исследований автора. Их проведению содействовали многие люди. Автор выражает свою признательность:

- В.Н.Воробьеву и Н.А.Воробьевой, встреча с которыми в 1978 году определила выбор профессии и научную специализацию;
- Ф.Д.Аврову другу и учителю, который на протяжении последних 25 лет оказывал неоценимое позитивное воздействие на направление и содержание исследований, помогал словом и делом;
- С.Н.Велисевич и О.В.Хуторному сначала студентам, затем аспирантам и, наконец, научным сотрудникам соавторам некоторых публикаций, за плодотворную совместную работу;
- руководству и всему коллективу Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН за многообразное содействие;
- лаборантам М.Малетиной, Е.Алексеевой, Л.Ельчаниновой, А.Шоршуновой, Е.Софьянниковой, Ю.Ивановой и Н.Поповой, а также нескольким десяткам студентов Биологического института Томского государственного университета (особенно Е.Коверчик, А.Красовскому, Н.Дутовой, Е.Кустовой, С.Верещагиной, Н.Козюбердо, М.Ямбурову и А.Сафроненко) за участие в сборе и обработке научного материала.

Глава 1. ТЕРМИНОЛОГИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Сосны относятся к числу растений, у которых имеются вегетативные побеги двух качественно разных типов: удлиненные (ауксибласты) и укороченные (брахибласты). Ауксибласт представляет собой ось (стебель) с растянутыми междоузлиями и однообразными листьями (катафиллами). Последние выполняют функцию почечных чешуй. подразделяются на стерильные (без пазушных образований) фертильные. В пазухах последних встречаются 5 типов пазушных образований: латеральные ауксибласты, брахибласты, мужские и женские репродуктивные структуры, а также латентные (спящие) почки. Для последних A.W.Borthwick (1899) предложил термин "криптобласты" (от греческого kryptos - тайный, скрытый). В настоящей работе сделана попытка ввести термин "криптобласты" в современную литературу, рассмотрев их как самостоятельный тип пазушных образований. Термин "криптобласт" не отменяет термина "латентная почка". Подобно тому, как из латерального ауксибласта развивается боковая ветвь, так из криптобласта – многолетняя латентная почка.

Мужской пазушный побег — это настоящий *микростробил*. Он состоит из оси и микроспорофиллов с микроспорангиями. Женский пазушный орган по происхождению представляет собой не побег, а систему побегов (собрание мегастробилов) (Hagerup, 1933; Chamberlain, 1935). Это *шишка*. Чешуи, которые несут хотя бы одно семя, мы называли *фертильными*, а лишенные семян — *стерильными*. *Семенем* считали не плоское (трехмерное) образование любого размера, возникшее из семязачатка. Семена делили на *развитые* (нормального размера) и *недоразвитые* (явно меньшего размера); развитые - на *пустые*, *полные* и *семена с недоразвитым эндоспермом*.

Побег сосны имеет членистое, метамерное строение. *Метамер* — это узел с пазушным органом или без оного + междоузлие. После растяжения почки формируется элементарный побег, который состоит из серии стерильных (в проксимальной части) и серии фертильных катафиллов с пазушными образованиями. Побег, растяжение которого произошло на протяжении одного вегетационного периода — это годичный побег. Он может состоять из одного (моноциклический) или нескольких (полициклический) элементарных побегов. Последние делили на два типа по происхождению: (1) весенние (заложение почки и растяжение побега разделены периодом зимнего покоя) и летние (заложение почки и растяжение побега происходит на протяжении одного вегетационного периода).

Ряд последовательно расположенных годичных побегов (моноподий) — это многолетняя *ветвь*. Ветви, возникающие из почек возобновления, т.е. на основе латеральных ауксибластов — *первичные*. Ветви, возникающие из латентных почек, т.е. на основе криптобластов — *вторичные*. Все ветви развиваются как боковые на осях предыдущего порядка, т.е. являются элементами *систем ветвления* различного ранга. Системы ветвления также могут быть *первичными* и *вторичными*. Это определяется соответственно первичным или вторичным происхождением их исходной, главной, осевой ветви. Крупные, выходящие на периферию кроны оси первого порядка, к которым прикреплены разнообразные

по размеру первичные и мелкие вторичные системы ветвления низших рангов — это *скелетные ветви*. В совокупности они образуют *первичную крону* дерева. Средние по размеру и крупные вторичные системы ветвления, прикрепленные к стволу и к основаниям скелетных ветвей, имеют принципиально иную структуру, которая впервые изучена в настоящей работе. Они в совокупности образуют *вторичную крону* дерева.

Весь материал получен в районах с оптимальными для кедра сибирского климатическими условиями: в южной подзоне тайги на Западно-Сибирской равнине и в нижней части лесного пояса Алтайско-Саянской горной страны. Постоянные пробные площади и другие опытные объекты расположены в трех районах: (1) низкогорье Северо-Восточного Алтая, долина Телецкого озера; (2) юго-восточная часть Западно-Сибирской равнины, Кеть-Чулымское междуречье; (3) юго-восточная часть Западно-Сибирской равнины, долина р. Томь и Томь-Обское междуречье, окрестности г. Томска в радиусе 30-40 км.

При выборе объектов исследования учитывали три группы факторов. (1) Характер экотопа. Мы стремились выбрать для работы типичные и наиболее широко распространенные экотопы. (2) Возраст сообщества и отдельных дифференциации деревьев. Для исследования кроны онтогенезе использовались возрастные ряды насаждений в пределах максимально однородного экотопа. Для решения большинства других вопросов использовали молодые генеративные деревья. (3) Наличие и степень вмешательства человека в ход развития насаждения. На естественных объектах проведено исследование закономерностей изменения структуры кроны в онтогенезе. Анализ развития кроны на предгенеративных этапах онтогенеза, а также решение всего круга вопросов на уровне организма и его элементов осуществлялось, в основном, на более удобных для работы объектах полуестественного (припоселковые кедровники) или искусственного происхождения.

Анализ дифференциации кроны в онтогенезе проведен в междуречье рек Кеть и Чулым (Верхнекетский район Томской области, урочище "Виссарионов бор". Использовали 3 пробных площади, представляющие послепожарный восстановительно-возрастной ряд кедровников кустарничково-зеленомошных. Средний возраст первого поколения кедра — 150, 250 и 350 лет (молодые, средневозрастные и старые генеративные деревья, соответственно).

Главный объект исследования, на котором собрано более половины материала – это так называемые припоселковые кедровники. Один из них (Яйлинский) расположен в нижней части черневого подпояса Северо-Нижне-Сеченовский, Восточного Алтая, три других Некрасовский Смокотинский – в южной части южной подзоны тайги Западно-Сибирской равнины. Большая часть работы проведена в Нижне-Сеченово (20 км к западу от г. Томска). Это типичный припоселковый кедровник разнотравного типа. Возраст 160-180 лет, ІІІ класс бонитета, полнота 0,5, сомкнутость крон – 50-60%, средняя высота 22 м, средний диаметр ствола - 53 см. Постоянная пробная площадь 1,5 га со сплошной нумерацией 150 деревьев была заложена в 1990 г. На ней проведены многолетние наблюдения за ростом и плодоношением.

В работе использованы также производственные лесные культуры. Участок расположен около с. Некрасово недалеко от Некрасовского

припоселкового кедровника. Культуры заложены в 1962 году по стандартной технологии. Исследование дифференциации кроны на предгенеративных этапах онтогенеза проводили на специальных опытных объектах Научного стационара "Кедр" Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. Он расположен в п. Курлек, 30 км к югу от г. Томска.

При исследовании кроны основной задачей было ее расчленение на фрагменты, которые относительно однородны внутри существенно отличаются от соседних. Для этого применялось несколько взаимодополняющих подходов. Первый - формально-морфометрический: расположение частей кроны по отношению к ее основанию и вершине, периферической поверхности и стволу, т.е. выделение, например, верхней, средней и нижней; периферической и глубинной частей кроны. Второй подход основан на анализе системы ветвления, т.е. собственного возраста и происхождения ее отдельных элементов. В относительно молодых и симметричных кронах это мутовки ветвей или группы мутовок. В более старых кронах это просто отрезки ствола или крупных скелетных ветвей разного собственного возраста с расположенными на них ветвями и системами ветвления. В очень старых кронах учитывалось также происхождение крупных фрагментов кроны. В этом случае они подразделялись на два типа по происхождению их скелетных осей на первичные (возникшие из почек возобновления) и вторичные (возникшие из латентных почек). Наконец, третий подход – это учет генеративной ярусности кроны, т.е. положения ее частей по отношению к границам распространения мужских и женских побегов. При расчленении кроны практически всегда использовалась комбинация трех перечисленных подходов, что позволяло делить ее на качественно однородные части. Для подсчета общего числа тех или иных объектов в кроне дерева брали среднюю по размеру систему ветвления в качестве модельной, подсчитывали число систем ветвления этого порядка в данной части кроны и число интересующих нас объектов в модельной системе ветвления.

Принципы взятия образцов для анализа, позволяющих охарактеризовать какую-то часть кроны или дерево в целом, были разнообразны в зависимости от характера изучаемых явлений. (1) Исследование структуры и развития систем ветвления обычно проводили на тех из них, которые были взяты в качестве модельных. (2) Исследование структуры и развития побегов различных половых типов, а также погодичной динамики их органогенеза и роста, проводили на ветвях, у которых на протяжении последних 10-15 лет половой статус побегов был относительно стабильным. (3) Исследование переломных моментов развития ветвей, проводили на тех из них, у которых на протяжении последних 10-15 лет отмечалась явная смена полового статуса побегов.

В работе довольно широко использовались прямые фенологические, в том микрофенологические наблюдения, которые проводились ПО стандартным методикам. Однако большая часть материала получена Наиболее ретроспективных методов. простой вариант краткосрочная, 1-2-летняя ретроспектива. Она использовалась при анализе генеративных структур, которые живут недолго и после выполнения своей функции опадают с дерева. У кедровых сосен полный репродуктивный цикл (от заложения шишек до созревания семян) занимает около двух лет. По структуре

зрелой шишки можно не только судить о его результатах (числе и массе полноценных семян), но и о ходе развития репродуктивных структур. В работе использована специально разработанная система признаков, характеризующих весь ход формирования шишки от ее дифференциации до созревания семян.

Вегетативные побеги и системы побегов живут десятки и сотни лет. Поэтому исследование их морфогенеза и роста возможно в длительной ретроспективе. После начала роста растяжения побега на нем не возникает никаких новообразований. Следовательно, на зрелом побеге, можно легко и с высокой точностью установить, какие органы заложились в почке, в каком количестве и в какой последовательности. Если это молодой, только что растянувшийся побег, то каждый из боковых органов фактически присутствует на нем. В дальнейшем большая часть органов постепенно опадают, но оставляют на коре характерные следы, по которым можно легко определить их состав и элементарных побегов. Обычная количество каждом ИЗ ретроспективы – 12-14 лет.

Ретроспективный анализ был также использован для исследования структуры и развития систем ветвления различного ранга. Если из-за вторичного утолщения ветвей поверхностный осмотр результатов, давал последовательность ветвления восстанавливали анализа путем серии продольных распилов зоны ветвления в разных плоскостях. Собственный возраст относительно молодых (до 20-25 лет) ветвей подсчитывали по мутовкам боковых ветвей, а в случае их отсутствия – по числу годичных побегов. Возраст ветвей старше 25-30 лет восстанавливали по числу годичных колец древесины в их основании. Происхождение ветвей (первичное или вторичное), а также возраст латентных почек, в котором произошла их пролиферация, определяли путем сопоставления возраста осевой и боковой ветвей.

В большинстве случаев в качестве исходного материала использовались массовые наблюдения, а элементарными объектами анализа были вариационные ряды. Число отдельных наблюдений в вариационном ряду никогда не было меньше 10, обычно составляло 15-25, а иногда достигало нескольких сотен. Для математического анализа вариационных рядов и их сравнения между собой использовались только простые, стандартные статистические методы.

Глава 2. СТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ ПОБЕГОВ

Анализ структуры и развития побегов кедра сибирского показал, что лишь в мужском ярусе кроны за сезон формируется одна зимующая почка, а годичный побег всегда состоит из одного — весеннего — элементарного побега. В женском ярусе кроны ежегодно формируются две почки и два элементарных побега. Из зимующей почки развивается первый, весенний побег. Кроме того, в начале сезона закладывается временная почка, из которой без периода покоя развивается второй, летний побег. Весенний и летний побеги принципиально различаются по структуре и функциям. Плодоношение осуществляется исключительно на весеннем побеге. "Вегетативные функции" совмещены, но распределяются между элементарными побегами крайне асимметрично. Нарастание и фотосинтез осуществляются почти исключительно за счет

весеннего побега. Главной функцией летнего побега является ветвление. Лишь функция регенерации, за которую "ответственны" криптобласты, разделена между элементарными побегами примерно поровну.

Наиболее характерной чертой структуры элементарных вегетативных побегов является ярко выраженный акропетальный градиент размера боковых органов и явное доминирование дистального полюса. Это обеспечивает устремленность всего растения вверх, к выходу в первый ярус насаждения, отражает фитоценотический статус вида как типичного лесного дерева первой величины. Акропетальный градиент проявляется только в наличии выраженности "осевого компонента" пазушных структур. На всех трех уровнях организации элементарных побегов (наличие пазушных структур, их тип и размер в пределах типа) наблюдается ярко выраженная акротония. По направлению от проксимального полюса побега к дистальному стерильные катафиллы сменяются фертильными, мелкие и простые пазушные структуры – Это свойств крупными сложными. изменение последовательно расположенных метамеров побега происходит поступательно, но неравномерно. результаты деятельности пазушных меристем выразить интегральным показателем, характеризующим наличие, размер и сложность пазушных структур, то изменение этого показателя вдоль оси побега будет "аппроксимироваться" S-образной кривой с длинной экспоненциальной и короткой логарифмической ветвями. На протяжении стерильной и большей фертильной 30НЫ ЭТОТ показатель возрастает (большинство брахибластов), затем все быстрее и быстрее (самые последние брахибласты, криптобласты), затем вновь медленно (латеральные ауксибласты) и, наконец, стабилизируется у дистального полюса (шишки).

Процесс формирования семени может прерываться на любом этапе. Поэтому в зрелой шишке имеется довольно широкий "спектр" образований, развившихся из семяпочек: от мелких плоских остатков до полноценных семян. При этом, как правило, отсутствуют или представлены в незначительном количестве переходные варианты от мелких плоских остатков семяпочек к недоразвитым семенам, от недоразвитых к пустым, а от пустых – к полным. Поэтому в распределении развившихся из семяпочек структур по массе обычно ярко выражены 4 пика, которые приходятся на плоские остатки семяпочек, недоразвитые, пустые и полные семена. Это свидетельствует об объективном наличии в процессе формирования семян кедра сибирского, по крайней мере, трех критических периодов, когда "смертность" семяпочек резко возрастает.

Шишки имеют принципиально иную по сравнению с вегетативными побегами продольную структуру. Это проявляется не только в наличии проксимальной и дистальной стерильных зон, но и в строении медиальной фертильной зоны. Доля недоразвитых и пустых семян, а также семян с недоразвитым эндоспермом во всех продольных отрезках фертильной зоны была одинаковой. Таким образом, для шишек характерна ярко выраженная мезотония. Этот тип дифференциации вполне органичен для генеративной меристемы "одноразового использования", так же как акротония - для "вечных" вегетативных меристем дерева. Мезотония шишек весьма специфическая: в их

медиальной части выражено мощное "плато", состоящее из большого числа очень похожих друг на друга функционально полноценных семенных чешуй.

Анализ результатов и обобщение литературы позволили в общих чертах регуляции побегообразования. представить закономерности внутреннего содержания годичного регулируется большая часть (полностью - последовательность этапов, почти полностью - состав этапов, в значительной мере - относительная продолжительность этапов и число метамеров каждого типа); климатически – целиком начало и окончание годового цикла, отчасти – его внутреннее содержание (состав этапов, их относительная продолжительность и число метамеров каждого типа); фотопериодически, возможно, сексуализация. Автономная регуляция морфогенеза в пределах элементарного побега, скорее всего, осуществляется посредством изменения размера периодически отчленяющихся от апикальной меристемы зачаточных метамеров, который, по-видимому, неуклонно возрастает внутри одного цикла побегообразования. Поскольку листовые примордии в пределах элементарного побега почти не различаются, это отражается почти исключительно на базовом размере пазушных меристем, который и определяет их дальнейшую судьбу.

Глава 3. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА РОСТА И ПЛОДОНОШЕНИЯ

Генеративные признаки многолетних древесных растений принципиально отличаются от вегетативных по характеру погодичной изменчивости. Самое явное отличие — это размах флуктуаций: обычный — у вегетативных $(M \pm 1.5-2 \sigma)$ и огромный (от 0 до $+\infty$) – у генеративных. Второе, не менее важное отличие – форма распределения. У вегетативных признаков оно обычно близко к Распределение генеративных нормальному. признаков, как правило, депрессивное, причем, низкие значения признака отмечаются в несколько или во много раз чаще, чем высокие. Из всех генеративных признаков только число заложившихся шишек имеет очень низкий уровень изменчивости. Напротив, абортивность шишек и все остальные признаки, формирующиеся весной в год опыления – наиболее вариабельны. Это и определяет очень высокий уровень погодичной изменчивости семенной продуктивности.

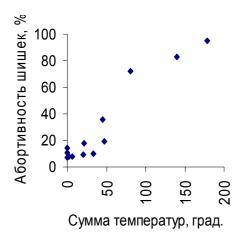
В структуре цикличности вегетативных признаков преобладают длинные, а генеративных — короткие циклы (Воробьев, 1983 и др.). В динамике плодоношения хвойных возможно доминирование довольно длинных (до 10-14 лет) циклов, предположительно связанных с климатическими циклами такой же продолжительности (в основном, у *Pinus*); и очень коротких циклов, предположительно эндогенного происхождения (например, у *Abies*). Еще чаще встречаются ситуация, когда циклы внешнего и внутреннего происхождения ощутимо присутствуют в одной и той же репрохронологии. Есть основания полагать, что также возможен и принципиально иной вариант — нециклическая (случайная) динамика плодоношения. Описанная в настоящей работе для кедра сибирского, а также в некоторых других публикациях, относящихся к роду *Pinus*, она предполагает полное отсутствие автокорреляций и точно такой же — совершенно случайный — характер многолетней динамики влияющих на плодоношение внешних факторов.

Многолетняя динамика роста – это всегда циклический процесс с преобладанием длинных климатически обусловленных циклов и четко выраженной положительной автокорреляцией (Fritts, 1976 и др.). Динамика плодоношения может быть случайной и закономерной, циклической и периодической, эндогенно и экзогенно обусловленной, содержащей и не содержащей автокорреляцию; однако, она всегда характеризуется чередованием очень высоких и очень низких урожаев семян на протяжении очень коротких периодов. Эти различия являются частью закрепленной естественным отбором стратегии выживания. Без ежегодного и достаточно стабильного роста немыслим успех в борьбе за существование. Напротив, равномерное по годам плодоношение, по-видимому, поддерживается отбором, не продолжительности жизни в десятки и сотни лет, оно не дает носителям этого признака никаких существенных преимуществ. Более того, есть основания полагать, что нерегулярное плодоношение у многих видов, особенно тех, семена которых используются животными в качестве корма, является полезным признаком. В неурожайные годы численность потребителей семян резко снижается. Это обеспечивает обильное возобновление вида в урожайные годы. Кедр сибирский явно относятся к числу именно таких растений.

Климатическая регуляция погодичной динамики вегетативного роста относительно проста и универсальна. Относительно репродуктивных признаков научная литература изобилует противоречиями и разногласиями. В нашей работе, в основном, подтвердился вывод Т.П.Некрасовой (1972): у кедра сибирского в южной части равнинного ареала заложение репродуктивных структур возрастает с увеличением увлажнения. Однако совокупности научной литературы показывает, что регуляция репродуктивной дифференциации имеет несколько уровней и несколько разных относительно автономных физиологических механизмов. В хорошем состоянии вегетативной сферы древесное растение "заинтересовано" всегда. Поэтому естественный отбор действует по одному и тому же "сценарию". Стабильное плодоношение чаще всего "не выгодно" растению, а "выгодны" его более или менее резкие колебания по годам. В этом отношении виды весьма разнообразны. В каждом конкретном случае набор факторов сугубо индивидуален, так же как и конкретная величина критериев естественного отбора. Поэтому климатическая регуляция заложения репродуктивных структур представляет собой сложный многоуровневый процесс. Общими для видов и популяций, по-видимому, являются только отдельные элементы регуляторного механизма, которые комбинируются в зависимости от множества причин.

Весна и начало лета в год опыления являются важнейшим периодом в развитии репродуктивных структур. Все без исключения исследователи либо считают опасными только поздние заморозки, либо вообще отрицают их негативное воздействие. По нашим данным, именно ранние весенние заморозки (до начала второго деления мейоза и даже до начала его первого деления), являются важнейшим негативным фактором (Рис. 1). Более того, именно эти заморозки в большинстве случаев определяют весь ход развития данной генерации шишек. Пока нет оснований предполагать, что эта закономерность универсальна для всех экотипов кедра сибирского. Однако ее целесообразность

не вызывает сомнения. Шишкам все равно суждено нормально развиваться один раз в несколько лет. Следовательно, чем раньше они погибнут, тем меньше будет неоправданных затрат вещества и энергии. Идеальное время для гибели — начало весны в год опыления, идеальный "погубитель" — весенние заморозки, а идеальный механизм — приобретение и закрепление в генофонде популяции такой связи между весенним накоплением тепла и сезонным циклом развития репродуктивных структур, при которой они лишь раз в несколько лет избегают убийственного воздействия заморозков. Очевидно, что мороз при той или иной



сумме эффективных температур — это не циклическое в многолетней динамике событие. Будучи главным фактором, определяющим развитие репродуктивных структур, он вызывает такую же — нециклическую - динамику плодоношения.

Рис. 1. Связь между абортивностью шишек в год опыления и суммой эффективных температур, при которой наблюдался последний заморозок с температурой -3.0-4.5°C

Погодные условия лета И осени ГОД опыления обычно В рассматриваются как ограничивающие развитие шишек у Pinus. Если в отношении лета мы можем с этим согласиться, то погода осени, а точнее, сентября, по нашим данным, оказывает значительное влияние на итоговый урожай семян: с увеличением температуры этого месяца существенно возрастают потери семяпочек. Возможно, что это новое, не описанное в литературе явление, связано с выходом отдельных семяпочек из состояния покоя под влиянием теплой погоды, и с их последующим повреждением осенними заморозками. Таким образом, у кедра сибирского в год опыления четко выражены два критических периода в развитии репродуктивных структур. В течение первого определяется - будет или не будет урожай семян в следующем году, в течение второго – каким он будет (хорошим или средним).

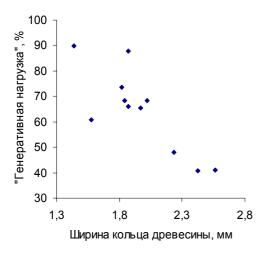
Вторым по значимости фактором, определяющим характер погодичной динамики признаков, является внутреннее взаимодействие органов и тканей. Обычно считается, что признаки, характеризующие вегетативный органогенез и рост, положительно связаны между собой. По нашим данным, даже внутри одной системы органов, например, в женском ярусе кроны, отдельные вегетативные процессы (морфогенез и рост, первичное растяжение и вторичное утолщение оси) могут быть совершенно не связаны между собой. В различных же частях дерева (ствол и крона, мужской и женский ярусы) даже признаки, характеризующие рост одной и той же ткани или заложение одного и того же типа органов варьируют совершенно независимо. Это происходит из-за половой репродукции, сильно и не однозначно влияющей на вегетативные процессы.

Шишки у *Pinus* являются последними пазушными структурами почки возобновления. Чем лучше растет побег и чем активней формируется вегетативная часть почки возобновления, тем больше закладывается шишек в

данном году. В свою очередь, заложившиеся шишки уже на самых ранних этапах своего развития положительно влияют на вегетативный морфогенез, особенно на формирование летнего побега. Это укрепляет плодоносящую ветвь, обеспечивает усиленное развитие ее проводящих тканей, способствует повышению ее ассимиляционного потенциала.

У родов *Pinaceae* с 2-летним циклом развития шишек они сугубо отрицательно влияют на рост побега текущего года. При 3-летнем цикле развития шишек (род *Pinus*) растущий побег располагается между двумя генерациями шишек. Их взаимоотношения с вегетативными тканями, во всяком случае, у кедра сибирского, не являются конкурентными (Некрасова, 1972 и др.). В нашей работе впервые установлено, что 1-летние шишки значительно более существенно, чем 2-летние, влияют на рост ксилемы. В годы с большим числом 1-летних шишек это как бы предвосхищает их будущие потребности. В этой связи представляется вполне естественным, что заранее обеспеченные питанием 2-летние шишки *Pinus* не влияют отрицательно на побег, которые растягивается и утолщается одновременно с ними.

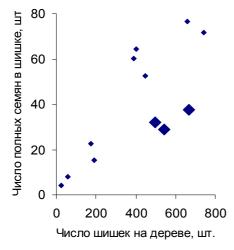
В научной литературе широко обсуждается зависимость радиального прироста ствола от числа созревающих в данном году шишек. Лишь у *Picea* обратная связь между этими признаками выражена ярко и проявляется всегда. У остальных *Pinaceae* шишки образуются не вместо вегетативных побегов, а вдобавок к ним. Видимо, поэтому у них, в том числе и у кедра сибирского, обсуждаемая зависимость проявляется слабо. Физиологический механизм взаимодействия между половой репродукцией и ростом ствола, по-видимому, складывается из двух элементов: (1) генеративные органы потребляют ассимиляты, которые в случае их отсутствия могли бы использоваться для роста вегетативных тканей; (2) генеративные органы активно "перераспределяют" вегетативный рост, усиливая его в кроне и ослабляя — в стволе. В действии микростробилов и 2-летних шишек явно преобладает первый, а в действии 1-



второй летних шишек элемент механизма. Каждый ИЗ трех типов репродуктивных структур не очень сильно влияет на рост ствола. Однако в совокупности они являются главным фактором радиального прироста, во всяком случае, в припоселковых кедровниках из южной части ареала, которые находятся в благоприятных почвенно-климатических условиях (Рис. 2).

Рис. 2. Связь между суммарной "генеративной нагрузкой" и приростом ствола по диаметру

Число шишек в погодичной динамике положительно и довольно тесно связано с качеством семян (Рис. 3). Это происходит потому, что судьба каждой генерации почти целиком определяется в самом начале ее развития. Вызванные весенними заморозками нарушения сказываются на всем протяжении развития репродуктивных структур, а проявляются спорадически, в критические периоды.



Неблагоприятная погода сентября в год опыления существенно ослабляет корреляции между итоговым числом шишек и числом полноценных семян в них, делает возможной ситуацию, когда при обильном урожае шишек урожай семян оказывается средним.

Рис. 3. Связь между числом шишек на дереве и числом полных семян в шишке. Крупные маркеры – годы с теплым сентябрем

Взаимоотношения между двумя изучены. ЭТОМ последовательными генерациями шишек основательно отношении роды Ріпасеае целесообразно разделить, по крайней мере, на 3 группы. Первая характеризуется терминальным расположением микростробилов и шишек (Picea, Tsuga, Larix) и прямой трансформацией вегетативных апексов в репродуктивные. В год массовой трансформации она происходит у всех способных к ней апексов, а для восстановления вегетативной сферы требуется не менее двух лет. Вторая группа – роды с латеральным расположением шишек и 2-летним циклом их развития (Abies, Pseudotsuga). При наличии шишек побег текущего года, лишенный активных потребляющих центров, обделен питанием, а заложение новых шишек затруднено. Это при прочих равных условиях обеспечивает тенденцию к 2-летней периодичности плодоношения. Наконец, третья группа – это род *Pinus*, сочетающий латеральное расположение шишек с 3-летним циклом их развития: побег текущего года располагается между двумя последовательными генерациями шишек отлично снабжается И необходимым, что скорее способствует, чем препятствует заложению новых шишек. У кедра сибирского шишек никогда не закладывается больше, чем нужно для обильного и полноценного урожая, причем, даже такой урожай не оказывает негативного воздействия на дальнейшие рост и плодоношение. Для введения кедра сибирского в культуру этот вывод представляется очень важным, ибо он демонстрирует большие резервы повышения семенной продуктивности.

Глава 4. СТРУКТУРА КРОНЫ МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ

Принципиальные вопросы структуры кроны изучены на примере молодых (70-80 лет) деревьях из припоселковых кедровников, которые вступили в генеративную фазу онтогенеза 20-30 лет назад. У них развитие отдельных ветвей и их коррелятивное взаимодействие между собой обусловливают распределение побегов ПО при котором наблюдается размеру, преобладание мелких, некоторый дефицит очень мелких, а также острый дефицит средних и особенно крупных побегов. Для молодых деревьев характерен ярко выраженный акропетальный градиент вегетативного роста побегов в системах ветвления любого ранга. По направлению от вершины и периферии кроны уровень разнообразия и средний размер побегов сокращаются сначала очень резко, затем очень плавно.

Уровень роста побегов определяется сочетанием двух основных факторов: порядка ветвления и собственного возраста ветви. С увеличением порядка ветвления уровень роста снижается криволинейно: чем старше порядок, тем меньше различия между ним и предшествующим порядком. В начале развития ветвей возможен любой уровень роста побегов (от очень высокого до очень низкого), в конце - уровень роста всегда одинаково низок. Поэтому на протяжении развития крупных ветвей он снижается сильно, у средних — "средне", у мелких — остается неизменным, а у очень мелких — повышается.

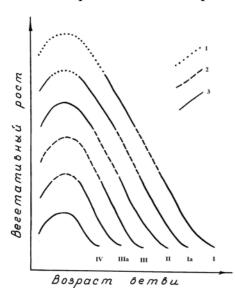
Характерной чертой дерева как жизненной формы является высокий уровень апикального доминирования. Специальное исследование, проведенное на примере самых разнообразных по размеру побегов и ветвей, показало, что апикальное доминирование состоит, по крайней мере, из двух принципиально разных явлений: (1) взаимодействия терминального апекса с латеральными и (2) взаимодействия осевой ветви с боковыми. Имея разное назначение, они пространственнохарактеризуются противоположными закономерностями временной организации и отчасти нейтрализуют друг друга. В верхней части кроны терминальные почки относительно слабо доминируют над латеральными, но в ходе развития многолетних ветвей апикальное доминирование постоянно возрастает. В нижней части кроны, напротив, доминирование одних почек над другими выражено очень сильно, но развивающиеся из них ветви достаточно быстро выравниваются по скорости роста.

Два компонента разнообразия побегов (собственный возраст ветвей и порядок ветвления) и две группы факторов (внешние, в основном, освещенность; и внутренние, в основном, "корнеобеспеченность") согласованно (усиливая действие друг друга) влияют на изменчивость размера побегов. Эта согласованность настолько тесная, что другие свойства и признаки побегов можно даже не анализировать в этой системе терминов. Достаточно рассмотреть зависимость этих признаков и свойств от размера побегов. С увеличением размера сдвигаются вперед сроки начала и окончания морфогенеза и роста побегов, увеличивается их продолжительность и интенсивность, возрастает сложность метамерной организации побега и усиливается его полярная дифференциация (акротония). Корреляционные связи между вегетативными признаками всегда являются либо прямыми, либо обратными: исключены ситуации, когда с увеличением значения одного из признаков значение другого сначала увеличивалось бы, а затем снижалось, или наоборот.

Репродуктивная дифференциация кроны на всех уровнях ее организации определяется состоянием вегетативных процессов, их изменениями в пространстве и во времени. Женская сексуализация ограничена только нижним, мужская — верхним и нижним порогами вегетативного роста. При этом нижний порог роста женских побегов всегда существенно выше, чем верхний порог роста мужских побегов. Поэтому все побеги по уровню вегетативного роста четко делятся на 4 морфофизиологических типа (по направлению от крупных побегов к мелким): женские, средние бесполые, мужские и мелкие бесполые.

Происходящее в ходе развития ветвей изменение уровня вегетативного роста обусловливает смену 4 этапов: женского, первого бесполого, мужского и второго бесполого (Рис. 4). На женском и мужском этапах в благоприятные годы

закладываются, а в неблагоприятные не закладываются генеративные органы. На бесполых этапах их нет даже в самые благоприятные годы. Это позволяет рассматривать крону как совокупность ветвей, находящихся на одном из 4 этапов развития. Все разнообразие ветвей укладывается в рамки 4 основных



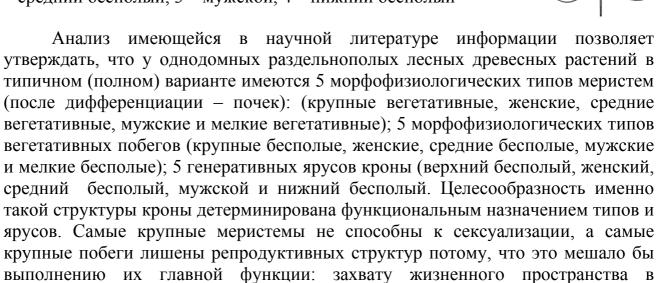
типов развития. Число этапов сокращается по направлению от вершины к основанию кроны, т.к. именно в этом направлении снижается исходная ростовая активность. Развитие наиболее крупных ветвей состоит из 4 этапов (тип I). По мере снижения исходного уровня роста из развития ветвей исключаются сначала женский (тип II), затем женский и первый бесполый (тип III), наконец, женский, первый бесполый и мужской этапы (тип IV).

Рис. 4. Типы развития ветвей (I - IV). Этапы развития: 1 – женский, 2 – мужской, 3 - бесполые

Новая типология побегов и закономерное распределение их морфофизиологических типов в полярной по уровню вегетативного роста системе ветвления позволяют предложить естественную схему генеративной

ярусности кроны кедра сибирского взамен существовавшей ранее искусственной схемы Т.П.Некрасовой (1972), основанной на морфологической типологии побегов. Женские побеги образуют женский, мужские — мужской ярус. Смешанный ярус отсутствует. Бесполых яруса два: первый, образованный средними по размеру бесполыми побегами, находится между женским и мужским ярусам; второй, образованный мелкими бесполыми побегами, располагается в нижней части кроны.

Рис. 5. Схема генеративных ярусов кроны кедра: 1 – женский, 2 – средний бесполый, 3 – мужской, 4 – нижний бесполый

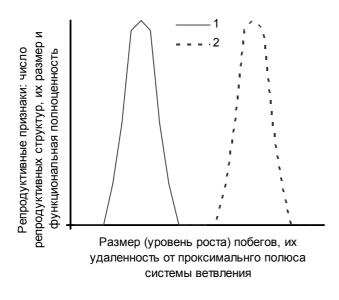


конкурентной борьбе за свет. Сексуализация самых мелких меристем и

заложение репродуктивных структур на мелких побегах бессмысленно из-за их низкого трофического статуса: нормальное развитие генеративных органов здесь затруднено, а ущербное – не целесообразно. Целесообразна же приуроченность репродуктивных структур к побегам среднего размера, которые не так важны для успеха в конкуренции, но имеют достаточно возможностей плодоношения. Наличие средних вегетативных меристем, средних бесполых побегов и среднего бесполого яруса вызвано двумя основными причинами: (1) необходимостью принципиальных различий в физиологических условиях женской сексуализации для формирования функционально полноценных репродуктивных структур, (2) необходимостью ограничить автогамию. Для формирования женских репродуктивных структур - мощных и долгоживущих - требуется гораздо больше энергетических ресурсов, чем для формирования мужских - относительно мелких и "эфемерных". Наиболее благоприятные условия для опыления, а также для распространения семян, складываются при расположении шишек на мощных побегах в периферической части кроны. Поэтому женская сексуализация характерна для относительно крупных меристем, приуроченных к относительно крупным побегам; мужская же, напротив, свойственна относительно мелким меристемам, приуроченным к относительно мелким побегам. Соответственно, женский ярус кроны всегда располагается выше мужского.

Если вегетативная дифференциация кроны осуществляется сравнительно единообразно у всех лесных древесных растений, то в отношении половой дифференциации кроны имеются значительные различия между родами и видами. Свойственная им генеративная структура кроны складывается под действием множества разнородных во всех отношениях факторов: способа распространения семян (зоо- или анемохория); уровня автостерильности; характера расположения репродуктивных структур на вегетативных побегах (терминальное, смешанное); латеральное ИЛИ другими особенностями морфогенеза (например, заложением репродуктивных структур на брахибластах или ауксибластах); световым режимом кроны (ее проницаемостью для света); приуроченностью вида к определенному типу фитоценозов (сомкнутым или открытым) и, видимо, многих других. Общими для всех однодомных лесных древесных растений, по-видимому, являются лишь упомянутые выше 5 типов меристем. Типов вегетативных побегов и генеративных ярусов кроны может быть больше (при наличии обоеполых побегов и образуемого ими смешанного яруса) или меньше (при отсутствии крупных или средних бесполых побегов, соответственно, верхнего и среднего бесполого ярусов).

Собственно генеративные (женский и мужской) ярусы кроны имеют значительный объем. Каждый из них включает один тип побегов, который представлен всем возможным в пределах типа разнообразием. Анализ собственных и литературных данных показывает, что связь между размером побегов и характеризующими эти побеги репродуктивными признаками является тесной, но неоднозначной и имеет форму параболы с двумя более или менее симметричными ветвями. Поэтому число, размер и функциональная полноценность репродуктивных структур характеризуются максимальными значениями у примерно средних по размеру мужских и женских побегов,



расположенных в средней части соответствующих ярусов кроны, а минимальными — у самых мелких и самых крупных мужских и женских побегов, расположенных на границах ярусов (Рис. 6).

Рис. 6. Связь между ростом побегов и репродуктивными признаками (гипотетическая схема). 1- мужские побеги, 2 - женские побеги

Репродуктивная дифференциация органично

"встроена" в вегетативную. Однако регулируются они принципиально разными механизмами. Вегетативная дифференциация осуществляется в биполярной системе координат: побеги и отдельные меристемы от мельчайших до закономерно организованы в системе ветвления, проксимальный и дистальный полюсы. При этом все без исключения вегетативные признаки однонаправлено возрастают ИЛИ убывают направлению от одного полюса к другому. Репродуктивная дифференциация происходит в принципиально иной системе координат. Она организована вокруг двух ростовых оптимумов - мужского и женского: численность и свойства меристем соответствующим направлением сексуализации, также развивающихся них репродуктивных структур ИЗ изменяются центростремительно или центробежно в обе стороны от оптимумов.

В результате этих различий вегетативные и генеративные органы характеризуются совершенно разными уровнем и характером изменчивости внутри кроны. Уровень изменчивости вегетативных побегов очень высок, а распределение – растянутое, асимметричное и эксцессивное. Это отражает огромное разнообразие и полифункциональность "вездесущих" вегетативных побегов, а также характеризует отсутствие физиологического "центра", вокруг которого организовывалось бы их разнообразие. У генеративных побегов (микростробилов и шишек) такие центры есть. Это наиболее благоприятные для сексуализации участки кроны, где концентрация мужских и женских меристем генеративные побеги – максимальная, сами наиболее развитые функционально безупречные. В обе стороны от оптимумов условия для репродуктивной дифференциации ухудшаются. Поэтому уровень изменчивости репродуктивных признаков низок, а распределение – близко к нормальному.

Календарные сроки, в течение которых возможна детерминация пола, как правило, ограничены, что предположительно связано с фотопериодической индукцией цветения (Рис. 7). Последняя происходит лишь в апексах, находящихся в это время на определенной стадии развития. У кедра сибирского сроки достижения апексом каждой из этих стадий тесно связаны с его положением в системе ветвления. При этом наблюдается четко выраженный градиент: чем выше в кроне расположена почка, тем позже начинается и позже

заканчивается заложение катафиллов и пазушных образований, а также дифференциация последних. Различия в сроках достигают 1 месяца. Этого вполне достаточно, чтобы наличие кроне четко выраженных микрофенологических градиентов рассматривать как главное звено в механизме ее дифференциации на генеративные ярусы. Детерминация первых пазушных образований как микростробилов происходит только у побегов из мужского яруса потому, что все остальные побеги достигают стадии детерминации типа первых пазушных примордиев слишком рано или слишком поздно, когда внутренние и внешние условия еще или уже неблагоприятны для мужской сексуализации меристем. Детерминация последних пазушных образований как шишек происходит лишь у побегов из женского яруса потому, что лишь у них в оптимальный ДЛЯ заложения шишек период имеются недифференцированные пазушные примордии, а у всех остальных побегов они уже дифференцировались.

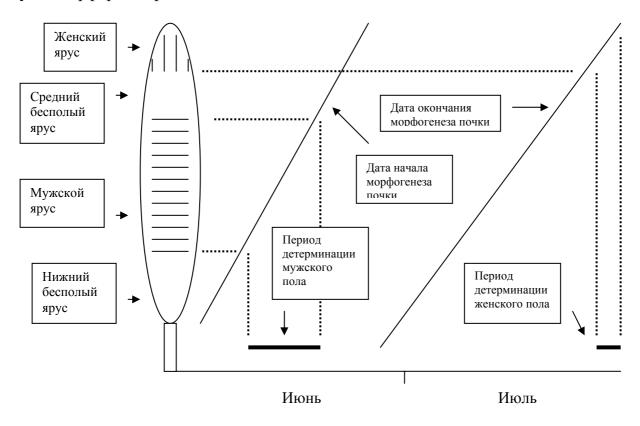


Рис. 7. Микрофенологические градиенты как фактор половой дифференциации кроны кедра сибирского (гипотетическая схема)

Предложенная гипотеза позволяет объяснить лишь потенциальную способность меристем развиваться в том или ином направлении. Реализуется эта способность под действием фитогормонов, включающих соответствующие морфогенетические программы. Вопрос о значении фитогормонов для определения пола основательно разработан М.Х.Чайлахяном и В.Н.Хряниным (1982) на примере травянистых *Angiospermae*. Преобладание образующихся в активных корневых окончаниях цитокининов над образующимися в растущих листьях гиббереллинами определяет женскую, а обратное соотношение - мужскую сексуализацию меристем. У *Pinopsida* генеративную ярусность кроны

обычно объясняют либо просто распределением гиббереллинов, либо их соотношением с ауксинами (Pharis, King, 1985 и др.). Анализ собственных результатов и научной литературы позволяет предположить, что в данном случае для половой дифференциации решающее значение также имеет баланс цитокининов и гиббереллинов.

У родов с не одновременным заложением микростробилов и шишек (например, у *Pinus*) первые инициируются в период активного роста побегов (следовательно, в условиях преобладания гиббереллинов), а вторые — в период активного роста корней (следовательно, в условиях преобладания цитокининов). Оптимальный для заложения генеративных органов гормональный баланс складывается именно в тех почках, которые по срокам сезонного развития предрасположены к мужской и женской сексуализации. Поэтому изменения в концентрации и соотношении гормонов являются лишь последним звеном в механизме реализации внутрикроновых различий по срокам и интенсивности процессов морфогенеза и роста.

Число мужских и женских побегов, а также размер генеративных ярусов кроны в каждом конкретном году складываются под влиянием двух групп факторов. (1) Сезонный ход накопления тепла определяет диапазон размера побегов, в котором возможна сексуализация: его широту и положение в общем диапазоне размера побегов. (2) Состояние внешней и внутренней среды в оптимальный для сексуализации период, определяет уровень реализации имеющейся возможности: она реализуется полностью, частично или вовсе не реализуется.

Глава 5. СТРУКТУРА КРОНЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ ДЕРЕВА

Онтогенез кедра сибирского состоит из трех этапов: ювенильного, виргинильного и генеративного. Ювенильный этап - это очень короткий переходный период от эмбрионального морфогенеза к дефинитивному. Ювенильный побег — ось длиной в 2-3 мм и несколько одиночных хвоинок - вносит мизерный вклад в фотосинтез, рост и ветвление сеянца. В этом отношении кедр сибирский не похож на другие виды *Pinus*. Очевидно, редуцированный до предела ювенильный побег — это адаптация к суровому сибирскому климату.

Суть виргинильного этапа состоит в том, чтобы вывести лучшие по комплексу адаптивных признаков генотипы в верхний ярус насаждения. На этом этапе крона дерева формируется как некая матрешка, у которой ежегодно появляется новый периферический слой все более мощных побегов. Разнообразие побегов непрерывно увеличивается за счет верхнего предела размера и физиологической активности. Качественно изменяются с возрастом и внешне одинаковые, близкие по размеру, побеги. Это происходит потому, что закономерно меняется физиология целого дерева. В самом общем виде эти изменения маркируются двумя противонаправленными тенденциями: (1) сокращением продолжительности сезонного цикла роста и (2) увеличением его интенсивности "плато". В терминах корне-листовой c выходом на функциональной корреляции последнее (2) предположительно интерпретируется

как увеличение "валового" корне-листового обмена, первое (1) — как снижение обеспеченности кроны водой и корневыми метаболитами. Взаимодействие этих двух тенденций обеспечивает в дальнейшем переход дерева от виргинильного этапа онтогенеза к генеративному.

Этот переход осуществляется в условиях относительной стабилизации вегетативного роста на максимально высоком уровне. Заложение шишек и микростробилов первоначально происходит на очень ограниченном числе побегов, очень близких по положению в кроне, морфологическим признакам и физиологическим свойствам. Это предположительно происходит вследствие совмещения у этих побегов, по крайней мере, двух физиологических факторов. Каждый из них имеют по две актуальных для проявления пола градации (первая - для мужской, вторая - для женской сексуализации). Один из факторов в онтогенезе распространяется по кроне сверху вниз (это предположительно концентрация клеточного сока в меристемах), другой - снизу вверх (это предположительно баланс фитогормонов корневого и листового происхождения, соответственно). гиббереллинов, Увеличение разнообразия мужских и женских побегов в начале генеративного этапа происходит, онтогенеза по-видимому, взаимопроникновения вследствие областей с оптимальными для сексуализации градациями двух факторов.

Виргинильные и генеративные деревья кедра сибирского существенно ПО сезонной ритмике органогенеза И роста виргинильных деревьев все этапы сезонного цикла развития заканчиваются значительно позже. Когда у зрелых деревьев вегетативный рост и органогенез завершаются, и происходит заложение шишек, у виргинильных деревьев продолжается относительно активный рост побегов и заложение в почке новых Это позволяет предположить, органов. что виргинильных деревьев, в частности, к женской сексуализации можно объяснить тем, что вегетативные этапы органогенеза заканчиваются слишком поздно, когда период, благоприятный для заложения шишек, уже закончился.

Эта гипотеза не противоречит широко распространенным представлениям о том, что причиной перехода виргинильных растений к цветению являются те или иные возрастные изменения в метаболизме. Напротив, она скорее дополняет эти представления, ибо говорить о специфическом воздействии концентрации и соотношения каких-либо веществ на органогенез имеет смысл лишь по отношению к реальному состоянию побега и его апикальной меристемы в цикле их сезонного развития, равно как и потенциальная готовность меристематических тканей к развитию в определенном направлении может реализоваться только при наличии оптимальной внутренней среды.

Физиологические условия, необходимые формирования ДЛЯ функционально полноценных репродуктивных структур, в начале генеративного этапа онтогенеза возникают крайне редко и не в полном объеме. Это обусловливает нестабильность морфогенеза мужских и женских побегов, нерегулярность заложения микростробилов и шишек, высокий уровень их абортивности. 3a первые несколько десятилетний генеративного этапа большинство проявлений недостаточности репродуктивной минимизируются в результате оптимизации внутренней физиологической среды.

Переход от виргинильного этапа к генеративному происходит на пике вегетативного роста. Поэтому в дальнейшем последний неуклонно сокращается. Женскими всегда являются наиболее крупные побеги. Признаки вегетативного роста женских побегов убывают с возрастом дерева не параллельно, с разной скоростью. Очень сильно убывает то, что связано с активностью органогенеза и линейного роста оси побегов. Жизненно важные проявления роста (формирование нормальной хвои, полноценных проводящих тканей) снижаются меньше или не снижаются вовсе. Максимальное заложение шишек и максимальная их сохранность отмечаются в середине генеративного этапа.

Неоднозначная, криволинейная связь показателей возрастом деревьев представляется вполне естественной. Само (предгенеративного) начале виргинильного этапа В сенильного И (постгенеративного) этапа В конце онтогенеза многолетних растений предполагает, что условия внутренней среды, совместимые с плодоношением, сначала отсутствуют, затем появляются и, наконец, снова исчезают. По этой же логической схеме на протяжении собственно генеративного этапа внутренние физиологические условия для заложения и развития репродуктивных структур должны сначала улучшаться, затем достигать оптимума и, наконец, ухудшаться. Наши результаты по возрастным изменениям женских побегов полностью согласуются с этой идеей. Если обсуждать ее в терминах соотношения процессов, вегетативных генеративных TO связь плодоношения интенсивностью органогенеза, а также с линейным ростом оси побега и хвои, сначала неоднозначной: обратной (c ослаблением плодоношение усиливается), затем – прямой.

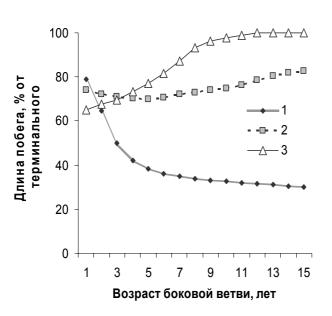
Это не означает, что репродуктивные процессы в начале и а конце генеративного этапа протекают совершенно одинаково. Более или менее зеркальна лишь "результирующая" факторов и "валового продукта" половой репродукции. Их структура существенно различается. В начале генеративного этапа шишки закладываются в минимально возможном количестве, ни в коем случае не за счет более актуальных в этом возрасте вегетативных органов, причем, от уже заложившихся шишек дерево не прочь "избавиться" на самой ранней стадии их развития, чтобы они не мешали вегетативному росту. Старые генеративные деревья уже вышли на "финишную прямую". Их основная задача – дать "напоследок" максимально возможный урожай семян, в том числе, за счет уже "работающей на износ" вегетативной сферы. Шишки у таких деревьев закладываются в максимально возможном количестве, в том числе, за счет сокращения числа вегетативных органов. Но максимум этот уже совсем не тот, что прежде. Поэтому в абсолютном измерении шишек закладывается не особенно много. Возможности их "вынашивания" из-за ослабления вегетативной основы у старых деревьев существенно снижены. Поэтому высок уровень абортивности шишек на поздних этапах их развития.

Основные закономерности развития первичных ветвей остаются, в основном, неизменными на протяжении онтогенеза дерева: вегетативный рост все время снижается, на фоне этого снижения сменяются 4 этапа развития: женский, 1-й бесполый, мужской и 2-й бесполый. Возрастные различия между деревьями выражаются как в абсолютных показателях роста ветвей, так и в его

связи с сексуализацией. Минимальные размеры побега практически не меняются с возрастом дерева, максимальные — все время убывают. С возрастом дерева изменяется абсолютная и относительная ширина ассоциированных с полом диапазонов вегетативного роста. Если его выражать в относительных единицах (например, в % от максимума), то при использовании любого признака ярко проявляется важная закономерность: ширина мужского и женского диапазонов на протяжении генеративного этапа онтогенеза дерева сначала растет, затем снижается. Это значит, что параллельно изменяется и объем совместимых с сексуализацией внутренних физиологических условий.

На протяжении генеративного этапа онтогенеза наблюдается закономерная смена акропетального усыхания ветвей базипетальным. При этом меняется не только направленность усыхания ветвей, но и его характер. Ветви молодых деревьев "смертны закономерно": они гибнут индивидуально, каждая в свой срок, после прохождения всех этапов развития. Ветви старых деревьев "внезапно смертны": они могут гибнуть на любом этапе развития, как поодиночке, так и целыми системами ветвления, состоящими из осей разных порядков. Очевидно, это явление отражает, с одной стороны, прогрессирующую с возрастом дезинтеграцию кроны, с другой – обострение в этом же направлении проблем снабжения кроны водой.

С возрастом дерева апикальное доминирование не просто снижается, как это считалось ранее (Минина, Третьякова, 1983 и др.). В первичной кроне два основных компонента апикального доминирования противонаправлены в своей онтогенетической динамике (Рис. 8). У молодых деревьев терминальные почки относительно слабо доминируют над латеральными, но в ходе развития



возникших из них многолетних ветвей апикальное доминирование постоянно усиливается. У средневозрастных особенно у старых деревьев, напротив, доминирование ОДНИХ почек над другими выражено сильнее, развивающиеся из них ветви достаточно выравниваются быстро ПО скорости роста.

Рис. 8. Линейный рост крупнейших боковых ветвей в сравнении с осевыми ветвями у молодых (1), средневозрастных (2) и старых (3) деревьев

На всем протяжении генеративного этапа онтогенеза половая дифференциация побегов определяется уровнем их вегетативного роста и осуществляется на основе универсального принципа: весь ростовой "спектр" делится на четыре диапазона - женский, верхний бесполый, мужской и нижний бесполый. С возрастом появляется и усиливается обратное позитивное влияние половой репродукции на рост побегов. Вместе с общим сдвигом метаболизма от

роста к плодоношению это способствует стабильности мужской и женской сексуализации побегов, что вызывает прогрессирующую бимодальность в распределении ветвей по размеру с тенденцией к их дифференциации на 2 дискретных класса: мелкие (мужские) и крупные (женские).

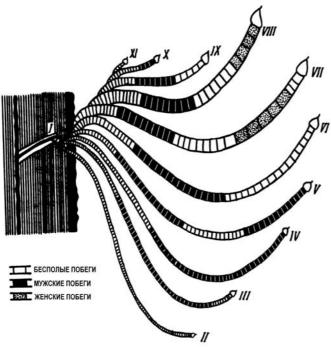
работе настоящей впервые ДЛЯ хвойных основательно последовательно изучены латентные почки, а также возникающие из них вторичные ветви и системы ветвления. Процессы вторичного побегообразования лимитируются не столько наличием или количеством латентных почек, сколько возможностями их пролиферации и возможностями роста возникающих на их основе ветвей и систем ветвления. Если в первичной системе ветвления ростовой потенциал ветвей прямо и очень тесно связан с размером почки, из развиваются, то во вторичных системах ветвления закономерность скорее обратная, чем прямая.

В первичной кроне кедра сибирского основным содержанием вегетативного развития ветвей является закономерное снижение роста. Для вторичных ветвей характерен совершенно иной ход роста: одинаково хорошо выражены восходящая и нисходящая части возрастной кривой. Очевидно, что основной причиной различий является разный исходный уровень роста: первичные ветви развиваются из крупных пазушных меристем в активной привершинной части материнской ветви, а вторичные - из самых мелких меристем латентных почек на более или менее значительном удалении от активных доминирующих побегов.

Разнообразие первичных ветвей по типам развития определяется, в первую очередь, размером почек возобновления, из которых они развивались. Все латентные почки – примерно одинаковые по размеру. Поэтому разнообразие вторичных ветвей вызвано совсем другими причинами, в первую очередь, положением в кроне. У молодых деревьев пролиферация латентных почек на некотором удалении от дистального полюса данной системы ветвления является результатом ослабления апикального доминирования, но его общий уровень, повысоким, обеспечивает является достаточно что образовавшейся вторичной ветви только самый минимальный уровень роста. В дерева разнообразие вторичных ветвей онтогенезе непрерывно исключительно за счет верхнего предела. В результате у старых деревьев при одинаковом исходном уровне роста вторичных ветвей наблюдается широкий спектр вариантов их дальнейшего развития.

У молодых деревьев условия питания и водоснабжения ветвей определяются их положением по отношению к вершине дерева. Поэтому в кроне наблюдается ярко выраженный акропетальный градиент вегетативного роста. С возрастом ситуация меняется. Все большее значение приобретает другой фактор разнообразия побегов и ветвей — близость к корням. Поэтому не подверженные апикальному доминированию и находящиеся ближе к стволу вторичные ветви обладают большим ростовым потенциалом.

Среди латентных почек, способных к пролиферации, особое место занимают те из них, которые закладываются в самом начале жизни ветвей и поэтому располагаются в их проксимальной части. Именно из этих почек обычно развиваются наиболее мощные вторичные ветви, в том числе способные



превосходить материнскую ветвь по уровню роста. Следствием такого типа ветвления является образование "зоны кущения" настоящей формирование кустообразного пучка вторичных ветвей (Рис. 9). Явное преимущество проксимальных вторичных ветвей над другими особенностями связано гидравлической архитектуры. Малая продолжительность латентных почек обусловливает длительный (до нескольких сотен лет) процесс развития элементов вторичной кроны – "пучков".

Рис. 9. Строение и развитие мощного пучка вторичных ветвей из средней части старого дерева. Показаны только осевые ветви последовательных генераций. II-XII – порядки ветвления

В первичной кроне число порядков ограничено апикальным доминированием и акротонным характером ветвления. Во вторичных системах ветвления с их отчетливой базитонией и слабо выраженным апикальным доминированием число порядков ветвления не ограничено. В первичной кроне деревьев с моноподиальным ветвлением уровень роста ветвей закономерно снижается с увеличением порядка ветвления. Во вторичной кроне не только возможна, но и обычна противоположная зависимость, особенно если речь идет о скелетной основе "пучка": с увеличением порядка ветвления ростовой потенциал ветви увеличивается.

Вторичные системы ветвления образуются путем циклической генерации новых осей последовательных порядков в "узлах кущения", что обусловливает "пучковую" структуру элементов, причем, "пучки" тяготеют к проксимальным полюсам старых осей. Функциональное назначение вторичных систем ветвления состоит в том, чтобы заполнить живыми ветвями внутреннюю часть кроны и тем самым эффективно использовать захваченное жизненное пространство на поздних этапах онтогенеза, когда дальнейшее увеличение размера кроны невозможно и не нужно. Есть основание предполагать, что именно непрерывное "омоложение" кроны за счет формирования все более мощных вторичных систем ветвления позволяет кедру сибирскому иметь наиболее высокую среди сибирских хвойных продолжительность видов жизни сохранять доминирующее насаждениях положение поздних этапах восстановительно-возрастной динамики.

В развитии вторичных ветвей и в системе ветвления вторичной кроны проявляются те же закономерности связи роста и пола побегов, которые характерны для первичной кроны. Даже конкретные ростовые диапазоны, в которых возможна сексуализация побегов, в основном, совпадают (Рис. 10).

Значительные различия между первичными и вторичными ветвями есть только в количестве и последовательности этапов развития, но они объясняются исключительно обсужденными выше различиями в ходе роста.

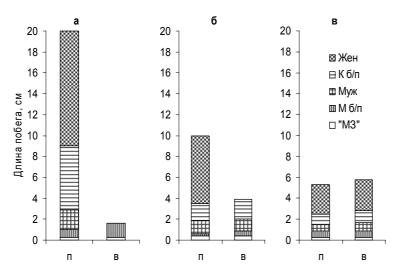
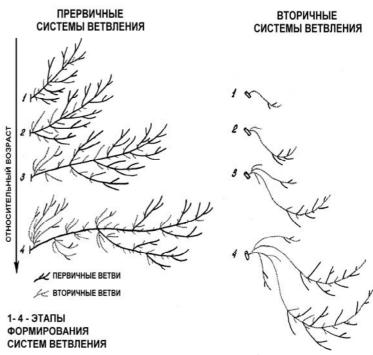


Рис. 10. "Ростовые спектры" по длине побега первичных (п) и вторичных (B) ветвей молодых (а), средневозрастных (б) и старых (в) генеративных деревьев. Жен женские побеги, δ/n крупные побеги, бесполые Муж мужские побеги, $M \, 6/n$ — мелкие бесполые побеги. "M3" "мертвая зона" (нет побегов с таким значением признака)

У кедра сибирского практически нет сколько-нибудь значительных по размеру реальных систем ветвления, состоящих исключительно из первичных и вторичных осей. Но если от отдельных осей перейти на другой уровень организации — к первичным и вторичным системам ветвления, то ситуация существенно меняется: каждая из них является либо первичной, либо вторичной, промежуточные варианты почти не встречаются (рис. 11). В первичных системах ветвления есть оси вторичного происхождения, но ведут они себя точно так же, как сравнимые с ними по размеру мелкие первичные оси, иными словами, полностью подчиняются принципам, на которых основана система. Вторичные системы ветвления возникают не сами по себе, а исключительно на основе первичных. Маленькая вторичная веточка лишь тогда становится основополагающим элементом новой вторичной системы ветвления, когда в ее основании вырастает боковая вторичная ветвь, превосходящая материнскую по

уровню роста. В дальнейшем вся скелетная часть данной системы ветвления будет иметь вторичное происхождение. Спустя какое-то время на крупных осях в значительном количестве появляются боковые первичные оси, но они являются элементами вторичной системы ветвления.

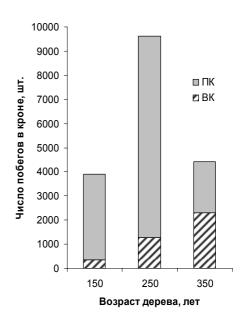
Рис. 11. Схема взаиморасположения первичных и вторичных элементов (ветвей) в первичных и вторичных системах ветвления



На всем протяжении генеративного этапа онтогенеза в кроне кедра сибирского сосуществуют и взаимодействуют две дискретных модели ветвления. Первую модель можно условно назвать акропетальной. В ее рамках однозначно и абсолютно доминирует дистальный полюс любой системы ветвления. Статус каждого элемента в этой подсистеме определяется, в основном, "прямизной" проводящих корне-листовых коммуникаций: чем меньше изгибов (развилок) тем выше статус. Эта закономерность обеспечивает формирование агрессивной "центробежной" кроны. Акропетальная модель эффективно действует на этапе захвата "жизненного пространства". С возрастом ее значение постоянно снижается (Рис. 12). Вторая модель — условно базипетальная. В ее рамках при формировании скелетной основы более или менее явно доминирует проксимальный полюс данной системы ветвления. Статус новых элементов скелетной основы при прочих равных условиях

определяется близостью данного элемента корневой системе: чем ближе, тем выше статус. Это исключает иерархическое соподчинение порядков ветвления апикальное И доминирование, обеспечивает формирование "пассивной центростремительной" Базипетальная модель актуальна для освоения "жизненного пространства". захваченного систем ветвления действует смолоду. С возрастом дерева ее роль в сложении кроны постоянно возрастает.

Рис. 12. Число побегов в первичной (ПК) и вторичной (ВК) кроне у деревьев разного возраста



Развитие вторичной кроны у кедра сибирского не является строго базипетальным. Так, нижняя часть ствола не имеет живых ветвей, очевидно, изза того, что в молодом возрасте высокая скорость камбиального прироста ствола вызывает массовую гибель латентных почек, сильное апикальное доминирование ограничивает возможности их пролиферации. Кроме того, протяженность нижней лишенной живых ветвей части ствола непрерывно увеличивается с возрастом дерева, т.к. наиболее старые проксимальные "пучки" постепенно отмирают, а новые появляются все выше и выше по стволу. "Пучки" с наиболее активным ростом побегов всегда располагаются в средней части вторичной кроны.

У кедра сибирского, в отличие от плодовых деревьев (Шитт, 1952 и др.) и лиственных лесных видов (Busgen, Munch, 1929 и др.), не проходит полного перехода от акропетального градиента роста к базипетальному в ходе возрастного развития кроны. На протяжении всей второй половины онтогенеза в кроне дерева существуют два пространственно разобщенных полюса наиболее активного роста: периферия первичной и центр вторичной кроны. Значение первого неуклонно снижается по мере снижения его корнеобеспеченности, но он



обычно сохраняется до конца жизни дерева. Второй полюс активного роста - центральная часть вторичной кроны - появляется при выходе дерева в первый ярус. Его значение непрерывно возрастает, и к возрасту 250-300 лет он занимает лидирующее положение по скорости роста (Рис. 12).

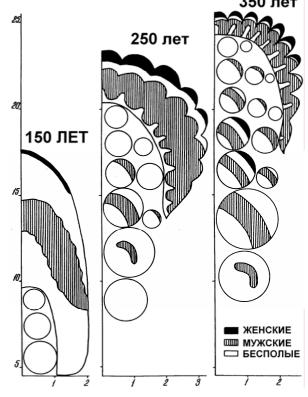
Рис. 13. Внешний вид молодых, средневозрастных и старых деревьев

Установленный для относительно молодых растений характер связи роста и пола побегов полностью сохраняется на всем протяжении онтогенеза дерева. При очень существенном сокращении с возрастом верхнего предела роста побегов весь его диапазон всегда оказывается разделенным тремя "порогами" на четыре "отрезка" по

характеру сексуализации. При этом самые крупные побеги являются женскими, средние по размеру - мужскими, а бесполые побеги четко разделены на два типа: (1) промежуточные по размеру между мужскими и женскими и (2) самые мелкие. Всеобщее свойство полярности систем ветвления в отношении размера и скорости роста побегов вызывает в такой же мере полярное расположение генеративных зон. Если в пределах данной системы ветвления имеются побеги с оптимальным для женской сексуализации уровнем роста, то кроме женской зоны в этой системе ветвления обязательно присутствуют и три другие зоны. С сокращением максимального размера побегов происходит последовательное выпадение женской, медиальной бесполой и мужской зон. Изменение

генеративной структуры кроны онтогенезе дерева объясняется, главным образом, изменением распределения побегов кроны. ПО размеру внутри Собственно генеративные ярусы традиционном понимании (Некрасова, 1972; Горошкевич, Воробьев, 1991) имеются только в кроне молодых деревьев. возрастом структура кроны усложняется и говорить о генеративной ярусности становится возможным только в отношении отдельных локальных первичных и вторичных систем ветвления.

Рис. 14. Генеративные ярусы кроны у молодых (150 лет), средневозрастных (250 лет) и старых (350 лет) деревьев



Доля мужских и женских побегов существенно растет от молодых деревьев к средневозрастным, затем снижается от средневозрастных деревьев к старым. Это, а также единство принципов связи между ростом и полом побегов генеративного протяжении этапа онтогенеза делает правомерным предположение, что и физиологический механизм половой дифференциации кроны (Горошкевич, 1993; Горошкевич, Меняйло, 1996) остается в такой же мере неизменным. Нами предложена его гипотетическая модификация применительно к изменению генеративной структуры кроны в онтогенезе сибирского. Она удовлетворительно кедра позволяет интерпретировать все имеющиеся факты.

Результаты анализа возрастных изменений в структуре кроны являются основой для прикладных исследований. Новые представления о происхождении различных элементов кроны и их участии в половой репродукции на протяжении онтогенеза дерева позволят разработать методику оценки состояния репродуктивной способности популяций для целей мониторинга экосистем, в том числе дистанционными методами, а также решить проблему разграничения возрастной и индивидуальной изменчивости генеративной структуры кроны. Это даст возможность более точно оценивать селекционный потенциал отдельных генотипов и вести эффективный искусственный отбор исходного материала для селекции.

ВЫВОДЫ

- 1. На крупных ветвях, составляющих основу кроны, в любом возрасте ежегодно формируются две почки и два элементарных побега: весенний и летний. Главной функцией дополнительного летнего побега является ветвление. Для элементарных вегетативных побегов на всех уровнях их организации характерна ярко выраженная акротония, для генеративных побегов (шишек) мезотония. Мезотония шишек весьма специфическая: в их медиальной части располагается много единообразных функционально полноценных чешуй.
- 2. Генеративные признаки принципиально отличаются от вегетативных по уровню и характеру погодичной изменчивости. У генеративных признаков размах флуктуаций многократно выше, а распределение депрессивное. Многолетняя динамика роста это климатически обусловленная цикличность с четко выраженной положительной автокорреляцией. Динамика плодоношения это нециклический (случайный) процесс с полным отсутствием автокорреляций.
- 3. На юге таежной зоны важнейший этап в развитии репродуктивных структур это весна в год опыления, а главный негативный фактор заморозки. Вызванные ими нарушения сказываются на всем протяжении развития шишек, а проявляются спорадически, в критические периоды. Половая репродукция является главным фактором динамики радиального прироста в кедровниках, которые находятся в благоприятных почвенно-климатических условиях.
- 4. Коррелятивное взаимодействие соподчиненных осей включает два принципиально разных явления: доминирование терминального апекса над латеральными (1) и доминирования осевой ветви над боковыми (2). В верхней части кроны терминальные почки относительно слабо доминируют над

латеральными, но в ходе развития ветвей апикальное доминирование постоянно возрастает. В нижней части кроны, напротив, доминирование одних почек над другими выражено очень сильно, но развивающиеся из них ветви достаточно быстро выравниваются по скорости роста.

- 5. Развитие отдельных ветвей и их коррелятивное взаимодействие между собой обусловливают такое распределение побегов по размеру, при котором наблюдается явное преобладание мелких, некоторый дефицит очень мелких, острый дефицит средних и особенно крупных побегов. С увеличением размера побегов сдвигаются вперед сроки начала и окончания морфогенеза и роста, увеличивается их продолжительность и интенсивность, усложняется метамерная структура побега, усиливается его полярная дифференциация. Корреляционные связи между вегетативными признаками всегда являются либо прямыми, либо обратными.
- 6. Репродуктивная дифференциация кроны на всех уровнях ее организации определяется состоянием вегетативных процессов. Все побеги по их уровню четко делятся на 4 морфофизиологических типа (по направлению от крупных побегов к мелким): женские, средние бесполые, мужские и мелкие бесполые. Закономерное распределение этих типов в полярной по уровню вегетативного роста системе ветвления обусловливает наличие в кроне 4 генеративных ярусов.
- 7. Связь между размером побегов и их репродуктивными характеристиками является тесной, но неоднозначной: число, размер и функциональная полноценность репродуктивных структур максимальные у средних по размеру мужских и женских побегов, а минимальные у самых мелких и самых крупных.
- 8. Календарные сроки, в течение которых возможна детерминация пола, ограничены, что предположительно связано с фотопериодической индукцией цветения. Последняя происходит лишь в апексах, находящихся в это время на определенной стадии развития. Наличие четко выраженных микрофенологических градиентов позволяет рассматривать их как главное звено в механизме дифференциации кроны на генеративные ярусы.
- 9. Потенциальная способность меристем развиваться в том или ином направлении реализуется под действием фитогормонов. Преобладание образующихся в активных корневых окончаниях цитокининов над образующимися в растущих листьях гиббереллинами определяет женскую, а обратное соотношение мужскую сексуализацию меристем.
- 10. Крона кедра сибирского образована системами ветвления двух принципиально разных типов: (1) первичными, которые развиваются из обычных почек возобновления, и (2) вторичными, которые развиваются из латентных почек. В первичной кроне основным содержанием вегетативного развития ветвей является закономерное снижение роста. У вторичных ветвей одинаково хорошо выражены восходящая и нисходящая части возрастной кривой.
- 11. Среди латентных почек особый статус имеют те, которые располагаются в проксимальной части материнских ветвей. Из них обычно развиваются наиболее мощные вторичные ветви, в том числе способные превосходить материнскую ветвь по уровню роста. Следствием такого типа

ветвления является формирование основного структурного элемента вторичной кроны - кустообразного пучка ветвей.

- 12. На протяжении всей второй половины онтогенеза в кроне дерева существуют две пространственно разобщенных зоны наиболее активного роста. (1) Периферия первичной кроны; ее значение и выраженность неуклонно снижается по мере снижения корнеобеспеченности. (2) Центральная часть вторичной кроны; ее значение непрерывно возрастает. Регулярное "омоложение" кроны за счет формирования все более мощных вторичных систем ветвления позволяет кедру сибирскому сохранять доминирующее положение в насаждениях на поздних этапах их восстановительно-возрастной динамики.
- 13. На всем протяжении генеративного этапа онтогенеза половая дифференциация побегов в первичной и вторичной кроне определяется уровнем их вегетативного роста и осуществляется на основе универсального принципа: весь ростовой "спектр" делится на четыре упомянутые выше диапазона. С возрастом дерева изменяется лишь их абсолютная и относительная ширина: сначала она растет, затем снижается.
- 14. Изменение генеративной структуры кроны в онтогенезе дерева объясняется, главным образом, изменением распределения побегов по размеру внутри кроны. Собственно генеративные ярусы в их традиционном понимании имеются только в кроне молодых деревьев. С возрастом структура кроны сильно усложняется, и говорить о генеративной ярусности становится возможным только в отношении отдельных первичных и вторичных систем ветвления.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ

Монография

1. Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., **Горошкевич С. Н.** Рост и пол кедра сибирского. – Новосибирск: Наука, 1989. – 167 с.

Статьи в рецензируемых журналах из «Перечня...» ВАК

- 2. **Горошкевич С. Н.**, Воробьев В. Н. Выделение половых типов деревьев кедра сибирского // Лесоведение. $-1989. \text{N}_{\text{2}} 6. \text{C}. 16-23.$
- 3. Воробьев В. Н., **Горошкевич С. Н.** Методика ретроспективного изучения динамики мужского "цветения" *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. -1989. Т. 74, № 4. С. 554-557.
- 4. **Горошкевич С. Н.** Динамика заложения микростробилов на мужских побегах сосны кедровой сибирской в связи с погодными условиями // Экология. -1989. № 6. С. 33–39.
- 5. **Горошкевич С. Н.** Связь роста и пола в развитии ветвей кедра сибирского // Онтогенез. 1990. Т. 21, № 2. С. 207–214.
- 6. **Горошкевич С. Н.** Рост и сексуализация побегов кедра сибирского // Лесоведение. 1991. № 1. С. 70—75.
- 7. Воробьев В. Н., **Горошкевич С. Н.** Генеративная ярусность кроны кедра сибирского // Лесоведение. -1991. № 1. C. 42-48.

- 8. **Горошкевич С. Н.** Взаимосвязь вегетативного и генеративного органогенеза и роста женских побегов кедра сибирского в погодичной динамике // Известия РАН. Серия биологическая.— 1992.— № 3.— С. 368—377.
- 9. **Горошкевич С.Н.**, Велисевич С.Н. О соотношении вегетативного и генеративного органогенеза у кедра сибирского // Онтогенез. -1992. Т. 23, № 3. С. 268–276.
- 10. **Горошкевич С. Н.** Различия в фенологии органогенеза как фактор дифференциации кроны кедра сибирского на генеративные ярусы // Физиология растений. -1993. Т. 40, № 2. С. 278–282.
- 11. **Горошкевич С. Н.** О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica (Pinaceae)* // Ботанический журнал. -1994. T. 79, № 5. -C. 63-71.
- 12. **Горошкевич С. Н.** Возрастные различия в сезонных ритмах органогенеза и роста побегов как фактор генеративного развития древесных растений // Журнал общей биологии. 1994. Т. 55, № 3. С. 337–346.
- 13. **Горошкевич С. Н.**, Велисевич С.Н. Структура и развитие элементов вторичной кроны кедра сибирского // Онтогенез. 1996. Т. 27, № 1. С. 53–61.
- 14. **Горошкевич С.Н.**, Меняйло Л.Н. Градиенты фитогормонов как фактор дифференциации кроны кедра сибирского на генеративные ярусы // Физиология растений. -1996. Т. 43, № 2. С. 208–212.
- 15. **Горошкевич С. Н.**, Хуторной О.В. Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica*. 1. Уровень и характер изменчивости // Растительные ресурсы. − 1996. − Т. 32, № 3. − С. 1–11.
- 16. **Горошкевич С. Н.**, Хуторной О.В. Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica*. 2. Фенотипические корреляции // Растительные ресурсы. 1996a. Т. 32, N2 3. С. 12—21.
- 17. **Горошкевич С. Н.** О возможности гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в Прибайкалье // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 9. С. 48–57.
- 18. **Горошкевич С. Н.** Селекция кедра сибирского как орехоплодной породы // Лесное хозяйство. -2000. -№ 4. C. 25-27.
- 19. **Горошкевич С. Н.** и др. Внутрипопуляционная изменчивость морфологии женских побегов *Pinus sibirica* // Растительные ресурсы. -2000. T.36, вып. 2. C.61-73.
- 20. **Горошкевич С. Н.**, Кустова Е.А. Морфогенез жизненной формы стланика у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.
- 21. **Горошкевич С. Н.** Связь роста и сексуализации в развитии ветвей как фактор половой дифференциации популяций кедра сибирского // Лесоведение. -2004. -№ 6. C. 42-49.
- 22. **Горошкевич С. Н.**, Попов А.Г. Структура побегов у видов *Pinus* из группы *Cembrae* // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 7. С. 1077–1092.
- 23. Велисевич С. Н., **Горошкевич С. Н.** Соотношение ростовых и генеративных процессов деревьев кедра сибирского различного возраста // Лесоведение. -2004. № 6. С. 66–69.
- 24. **Горошкевич С. Н.** О регуляции развития побегов кедра сибирского // Хвойные бореальной зоны. -2006. Т. 23, № 2. С. 43-54.

- 25. **Горошкевич С.Н.** и др. Эколого-географическая дифференциация и интеграционные процессы в группе близкородственных видов с трансконтинентальным ареалом (на примере 5–хвойных сосен Северной и Восточной Азии) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2–3.
- 26. Ямбуров М.С., **Горошкевич С.Н.** "Ведьмины метлы" кедра сибирского как спонтанные соматические мутации // Хвойные бореальной зоны. -2007. -T. 24, № 2-3. -C. 317-324.
- 27. **Горошкевич С.Н.**, Васильева Г. В., Попов А. Г. О гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика в западной части Станового нагорья // Лесное хозяйство. -2008. -№ 6. C. 25–27.
- 28. **Горошкевич С. Н.** Структура кроны у молодых генеративных деревьев *Pinus sibirica* (Pinaceae). Факторы разнообразия побегов // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, N 9. С. 1378–1393.
- 29. **Горошкевич С. Н.** Динамика роста и плодоношения кедра сибирского. Уровень и характер изменчивости // Экология. – 2008. – № 3. – С. 181–188.
- 30. **Горошкевич С. Н.** Структура урожая семян в таежных и припоселковых кедровниках: уровень, характер и природа различий // Лесное хозяйство. 2010. № 2. С. 30-31.
- 31. **Горошкевич С.Н.** и др. Межвидовая гибридизация как фактор сетчатой эволюции 5-хвойных сосен Северной и Восточной // Хвойные бореальной зоны. -2010. T. 27, № 1-2. C. 50-57.
- 32. Жук Е.А., **Горошкевич С.Н.** Изменчивость фенологических признаков у широтных и горных экотипов кедра сибирского: исследование *ex situ* // Вестник Томского гос. педагогического ун-та. 2010. Вып. 3 (93). С. 12–17.

Статьи в других научных изданиях

- 33. **Горошкевич С.Н.** Индивидуальная изменчивость морфоструктуры генеративных ярусов кроны кедра сибирского // Проблемы кедра. Томск: Томский научный центр СО АН СССР, 1989. Вып. 1. С. 108 113.
- 34. **Горошкевич С.Н.** Погодичная изменчивость роста и плодоношения женских побегов кедра сибирского // Проблемы кедра. Томск: Томский научный центр СО АН СССР, 1990. Вып. 4. С. 24 33.
- 35. **Горошкевич С.Н.** Влияние погодных условий на органогенез и рост мужских и женских побегов кедра сибирского в условиях средней подзоны тайги // Проблемы кедра. 1992. Вып. 5. С. 19-28.
- 36. Vorobjev V.N., **Goroshkevich S.N.**, Savchuk D.A. New trend in dendrochronology: Method of retrospective study of seminiference dynamics in *Pinaceae* // Proceedings International workshop on subalpine stone pines and their environmen; 1992 September 5-11; St. Moritz, Switzerland. Ogden, UT: Intermountain Research Station. 1994. Tech. Rep. INT-GTR-309. P. 201-204.
- 37. Велисевич С. Н., **Горошкевич С.Н.** Особенности развития латентных почек *Pinus sibirica* // Украинский ботанический журнал. -1997. Т. 54, № 3. С. 261–265.
- 38. Горошкевич С.Н. Проблемы и принципы введения кедровых сосен в культуру для создания промышленных орехоплодных плантаций // Труды

- Совещания по проблемам интродукции хвойных растений в России 27-28 апреля 1999 г., г. Сочи.- Сочи: Ботанический сад Кубани, 1999.- С. 78-84.
- 39. **Горошкевич С.Н.**, Велисевич С.Н. О соотношении первичных и вторичных систем ветвления в структуре кроны кедра сибирского на генеративном этапе онтогенеза // Изучение онтогенеза растений. Материалы 2-й международной конференции. Белая церковь, 1999. С. 67-71.
- 40. **Горошкевич С. Н.**, Велисевич С.Н. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica*) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia. Сибирский ботанический журнал. -2000. Т. 2, № 1. С. 110-122.
- 41. **Горошкевич С. Н.** Морфогенез побега в группе *Cembra* рода *Pinus*: внутри- и межвидовая изменчивость в связи с климатическими условиями // Вестник Томского гос. ун-та. 2002. Приложение № 2. С. 22-27.
- 42. **Goroshkevich S.N.** Siberian stone pine as nut-bearing species: reproductive differentiation researches and kinds breeding // Proceedings of second international conference on sustainable agriculture for food, energy and industry, Sep. 8-13, 2002, Beijing, China.- Beijing, 2002. P. 1006-1011.
- 43. **Горошкевич С.Н.** Структура элементарного побега кедра сибирского: опыт причинной интерпретации // Проблемы кедра. Вып. 7. Томск: Изд-во ИОА СО РАН, 2003. С. 39-47.
- 44. **Горошкевич С.Н.** Динамика роста и плодоношения кедра сибирского: опыт сопряженного анализа // Структурно-функциональная организация и динамика лесов: Материалы Всероссийской конференции. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2004. С. 414-416.
- 45. **Goroshkevich S.N.** Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*) // Breeding and genetic resources of five-needle pines; 2001 July 23-27; Medford, OR, USA. RMRS-P-32. Fort Collins, CO, Rocky Mountain Research Station., 2004.- P. 169-171.
- 46. **Goroshkevich S.N.**, Petrova E.A. Modern system of management in Siberian stone pine forests // Biodiversity Conservation of Ecosystem. Workshop. China, Harbin, April 26. Harbin: North-East Forest University, 2004. P. 102-106.
- 47. **Горошкевич С.Н.** О системе ведения хозяйства в кедровых лесах: как совместить их сохранение и использование // Материалы школы-семинара «Рациональное использование природных ресурсов и комплексный мониторинг». Томск, 14-16 декабря 2006 г. Томск, ТПУ, 2006. С. 97-106.
- 48. **Горошкевич С.Н.** Дендроэкология в узком и широком смысле // Материалы всероссийской научной конференции «Новые методы в дендроэкологии». Иркутск, 10-13 сентября 2007 г. Иркутск, 2007. С. 67-69.
- 49. **Горошкевич** С.**Н.** Генофонд кедра сибирского: сохранение, исследование и резервация // Опыт создания генетико-селекционного комплекса. Новосибирск: Филиал ФГУ "Российский центр защиты леса", 2008. С. 40-56.
- 50. **Goroshkevich S.N.**, Popov A.G., Vasilieva G.V. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Annals of Forest Research. Vol. 51. 2008. P. 43-52.
- 51. **Горошкевич С. Н.**, Попов А.Г. Морфоструктура и развитие побегов у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. -2009. № 2(1). -C. 54–80.