

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект 04-04-49795.

Анализ собственных результатов и обобщение литературы позволили в общих чертах представить закономерности регуляции побегообразования у кедра сибирского. Автономно регулируется большая часть внутреннего содержания годичного цикла (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, во всяком случае, в пределах элементарного побега, скорее всего, осуществляется посредством изменения размера периодически отчлениющихся 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.

The analysis of own results and the literatures have allowed to present regulative laws of shoot formation of Siberian stone pine. The most part of year cycle is controlled by genome: completely - sequence of stages, almost completely - structure of stages, appreciably - relative duration of stages and number of each type primordia. Beginning and termination of annual cycle entirely depends on climate and partly on structure of cycle - structure of stages, its relative duration and number of each type primordia. It is possible that sex expression is determined by photoperiod. We expected that genetic control of morphogenesis regulation of annual shoot have an effect on size of primordias that periodically came off from apical meristem. The primordias size gradually increase within one shoot formation cycle. Since the primordial leaf within annual shoot almost does not differ genetic control is detected by initial size of exile meristems, which determines its further development.

В научной литературе имеется значительное количество публикаций по органогенезу и росту побегов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Работы проводились в южной тайге Западной Сибири (Некрасова, 1961, 1966, 1972) и в низкогорье Западного Саяна (Николаева, 1965, 1975; Минина, 1971; Минина, Ларионова, 1979). Подробно описаны сезонная динамика активности апикальной меристемы побега, сроки заложения примордиев различных типов и их дифференциации. Тем не менее, в имеющихся работах налицо серьезные разногласия, некоторые важные вопросы остаются спорными, а проблема регуляции морфогенеза и роста побега практически вообще не обсуждается. Нами ранее было также опубликовано несколько статей по рассматриваемому кругу вопросов, в которых проведен системный анализ морфологии вегетативного побега кедра сибирского и разрешены некоторые противоречия (Горошкевич, 1991, 1992, 1994а, 1994б, 2002). Однако в этих работах, как и в большинстве других, интерпретация полученных результатов была недостаточно глубокой, в частности, почти не

рассматривались адаптивное значение признаков и механизмы их формирования. Настоящая публикация представляет собой попытку такой интерпретации на всех имеющихся фактах. Круг рассматриваемых в ней вопросов достаточно широк, а выводы применимы не только для кедра сибирского, но и для других бореальных хвойных.

Наиболее очевидной причиной периодичности органогенеза и роста побега у древесных растений в умеренных широтах считается наличие зимы с отрицательной температурой воздуха. В тропическом сезонном климате такой же, лежащей на поверхности, причиной является регулярное изменение количества атмосферных осадков и, как следствие, запаса влаги в почве. Если бы эти причины были первичными, то в тропическом бессезонном климате побеги древесных растений росли бы непрерывно. На самом деле у абсолютного большинства видов деревьев во влажных тропических лесах имеется четко выраженная периодичность в вегетативном и генеративном развитии побегов (Opler et al., 1980; Borchert, 1983; Killman, Thong, 1995 и др.). Постольку в данном случае она никак не обусловлена климатом, остается

предположить, что ее главная, исходная причина – не внешняя, а внутренняя. По нашему мнению, такой внутренней причиной является "стремление" к дифференциации тела, в частности, к акротонному ветвлению, характерному для деревьев. Непрерывный органогенез и рост сопряжен с относительным единообразием, прерывистый – с повышенным разнообразием метамеров. Первый вариант встречается в некоторых (немногих) чисто тропических таксонах. Это, как правило, не ветвящиеся деревья с листовой кроной. Самый характерный пример – семейство *Palmae* Juss. (Myers, 1984; Steven, 1986; Ash, 1988 и др.). Очевидно, что второй вариант дает гораздо больше возможностей для дифференциации и адаптации, в частности, для формирования множества жизненных форм и для заселения самых разнообразных в климатическом отношении районов.

По-видимому, исходным (в филогенезе) типом регуляции циклов побегообразования является чисто внутренний. Он до сих пор встречается у некоторых тропических древесных растений, например, в родах *Oreopanax* A. Cunn. (*Araliaceae*) (Borchert, 1969) и *Magnolia* L. (*Magnoliaceae*) (Михалевская, Овчинникова, 1989), где заложение почек и рост элементарных побегов происходят автономно у каждого растения и совершенно независимо от сезонных колебаний фотопериода, температуры и влажности. Это редкость, исключение. Абсолютное большинство древесных растений даже во влажных тропических лесах имеют механизмы синхронизации развития побегов внутри вида. Возможно, главная причина появления таких механизмов связана с половой репродукцией. Это целесообразность синхронизации цветения для обеспечения перекрестного опыления, а для зоофильных и зоохорных растений – еще и синхронизация репродуктивных процессов с годичным циклом жизнедеятельности соответствующих животных. В бессезонном климате единственным фактором среды, подходящим для синхронизации циклов побегообразования, является фотопериод. Действительно, даже на экваторе, где длина дня в течение года изменяется едва заметно, именно она является главным регулятором годичного цикла развития деревьев (Loubry, 1994 и др.). Фотопериодическая регуляция (вторичная), разумеется, не заменяет автономную (первичную), а как бы

встроена в нее. В физиологии развития растений общепризнанно, что фотопериод обычно всего лишь индуцирует запуск некой программы морфогенеза, которая в дальнейшем реализуется относительно автономно (Bernier et al., 1981; Чайлахян, 1988 и др.).

Фотопериод, как чисто космический фактор, изменяется в течение года абсолютно регулярно, одинаково во все годы. Для некоторых целей, например, для той же синхронизации цветения в условиях бессезонного климата, это идеальный регулятор. Для многих других целей, особенно в условиях сезонного климата, тем более, климата с морозным периодом, преимущества фотопериода как регулятора сезонного цикла развития оборачиваются недостатками. Ведь растения живут в условиях реальной физической среды, параметры которой (температура, влажность и др.), хотя и связаны с фотопериодом, но не функциональной, а корреляционной связью. Иными словами, одной и той же длине дня в разные годы соответствует довольно широкий спектр погодных условий. Чисто фотопериодическая регуляция сезонного цикла развития в абсолютном большинстве климатов сильно ограничивала бы возможности адаптации растений. Вполне естественно, что расширение этих возможностей происходило за счет появления механизмов регуляции развития климатическими факторами, главным образом, температурой и влажностью среды. Вторичная климатическая регуляция развития, так же как и фотопериодическая, органично встроена в автономную (первичную).

При заселении растениями многообразных экологических ниш возникли, по-видимому, столь же многообразные системы регуляции сезонного цикла их развития, многообразные, в первую очередь, по соотношению трех основных механизмов: автономного, фотопериодического и климатического. Из них первый – исходный, базовый, обязательный. Два других – производные, вторичные, факультативные: они либо отсутствуют совершенно, либо присутствует какой-то один из них, либо оба – в том или ином соотношении. Доля первичного и вторичных механизмов, по-видимому, тоже может быть различной.

Все виды *Pinus* (за исключением *P. merkusii* De Vries в южной части ее ареала на

о. Суматра) естественно произрастают в условиях сезонного климата (Miron, 1967 и др.). В южной половине родового ареала сезонность климата связана, главным образом, с изменением режима увлажнения, в северной – с изменением температурного режима. Вполне естественно, что климатическая регуляция сезонного цикла развития побегов в этих двух частях ареала осуществляется преимущественно лимитирующими факторами среды – влажностью и температурой, соответственно. У тропических видов имеется более или менее продолжительный период покоя, более или менее четко приуроченный к сухому сезону; а в период активности сначала растягиваются один или несколько весенних, затем один или несколько летних побегов, наконец, происходит формирование моно- или полициклической почки возобновления (Bollman et al., 1986; Siricul, Kanninen, 1990 и др.). При попытках плантационного выращивания этих же видов в условиях бессезонного или почти бессезонного климата наблюдаются разнообразные аномалии в развитии побегов, например, их непрерывный рост в течение нескольких лет с образованием многометровых неветвящихся побегов, сплошь покрытых брахибластами (Lanner, 1966; Denffer, 1966; Kozlowski, Greathouse, 1970; Tho Yow Pong, 1979) или, наоборот, лишенных хвои (Slee et al., 1976). Среди районов интродукции, в которых наблюдается аномальный органогенез, есть и такие, которые находятся на широте естественного ареала, следовательно, имеют такой же фотопериодический режим. Очевидно, что аномалии связаны с нарушением климатического компонента в механизме регуляции сезонного цикла развития (Kozlowski, 1971; Slee, 1977). Отсутствие внешнего фактора, индуцирующего переход к покою и выход из него, нарушает действие автономной системы регуляции морфогенеза. Интересно, что практически все исследователи рассматриваемого явления сообщают о поразительном разнообразии генотипов одного происхождения по их реакции на перемещение в иные климатические условия: от полного отсутствия нормальных побегов до полного отсутствия аномалий! Следовательно, для тропических видов характерен чрезвычайно высокий уровень внутривидовой адаптивности признаков, в частности, по соотношению

первичного (автономного) и вторичного (фотопериодического и климатического) элементов регуляторной системы. Наличие в новых условиях генотипов с абсолютно нормальным морфогенезом говорит о том, что для его регуляции у этих генотипов вообще достаточно одного лишь автономного механизма. Причиной высокой доли автономного механизма регуляции и высокого уровня внутривидовой изменчивости по адаптивным признакам у тропических видов может быть только слабость факторов жесткого естественного отбора, в первую очередь, отсутствие среди них такого "убийственного", как мороз.

В северной половине родового ареала этот фактор не только присутствует, но и является важнейшим. Механизм автономной регуляции развития побегов постоянно дает о себе знать и здесь. Это проявляется, например, в преждевременном (до периода зимнего покоя) побегообразовании из почек возобновления, которое довольно часто встречается, в том числе и у кедра сибирского (Храмова, 1964; Дроздов, 1971; Ефремов, 1987). Все генотипы, у которых это свойство сколько-нибудь выражено, время от времени повреждаются морозом, отстают в росте от конкурентов и безжалостно элиминируются естественным отбором. Напротив, у победителей в борьбе за существование сезонный цикл развития побегов находится под полным климатическим контролем: он начинается после получения определенного количества тепла, а заканчивается после своей полной реализации; начало нового цикла возможно только после периода зимнего покоя. Если внешние рамки сезонного цикла детерминированы климатически, то его внутреннее содержание лишь модифицируется внешними условиями, а определяется оно, главным образом, автономно действующей "программой" морфогенеза и роста. Последняя *полностью* определяет последовательность заложения различных типов органов, *почти полностью* – их состав на побегах того или иного типа, а также *в значительной мере* – их количество и соотношение. О существовании такой "программы" убедительно свидетельствуют результаты наших исследований (Горошкевич, 1991, 1992, 1994а, 1994б, 2002). Вот полный ряд метамерных типов, характерных для побегов кедра сибирского (от проксимального полюса к дистальному): стерильные катафиллы → фертильные

катафиллы (с микростробилами → с брахибластами → с брахибластами-ауксибластами или латентными почками → с латеральными ауксибластами → с шишками). Нарушение этого порядка, например, перемена типов местами или их прерывистое расположение на оси побега, - редчайшее явление. Полный набор типов встречается еще реже, главным образом, из-за того, что крупные побеги лишены микростробилов, средние и мелкие – шишек, мелкие - латеральных ауксибластов. Однако в пределах одной размерной категории побегов состав типов метамеров весьма стабилен, а их количество и соотношение меняется в довольно узких пределах.

Если бы у *Pinus*, как у других родов *Pinaceae*, годичный побег состоял из единственного элементарного побега, то детерминация, инициация и дифференциация каждого типа метамеров всегда происходила бы примерно в одни и те же сроки, при более или менее одинаковом состоянии внешней (фотопериод, температура) и внутренней (содержание в тканях первичных и вторичных метаболитов) среды. В этом случае можно было бы обсуждать гипотезу о индуцирующем влиянии внешних и (или) внутренних факторов на смену этапов органогенеза побега. Наличие полного набора вегетативных органов на двух или нескольких элементарных побегах полностью исключает возможность связать смену этапов органогенеза с любым из перечисленных выше факторов. У кедра сибирского лишь на мелких и средних по размеру ветвях за сезон формируется одна зимующая почка, а годичный побег всегда состоит из одного – весеннего – элементарного побега. На крупных ветвях 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 (Горошкевич, 1992, 2002). Получается, что одни и те же типы метамеров на весеннем и летнем побегах детерминируются, иницируются и дифференцируются при совершенно разной длине дня, в очень широком диапазоне температуры воздуха и при существенно различном состоянии внутренней среды. Следовательно, состав, последовательность и относительная продолжительность этапов органогенеза побегов (во всяком случае, вегетативного)

являются элементами автономной "программы" морфогенеза.

Есть основания предполагать, что регуляция генеративного морфогенеза, во всяком случае, детерминация пазушных структур как микростробилов и шишек, имеет некоторые существенные особенности. У кедра сибирского микростробилы и шишки, в отличие от всех без исключения типов вегетативных пазушных структур, закладываются лишь один раз на протяжении сезонного цикла развития и возможны только на весеннем побеге (Минина, 1971; Некрасова, 1972; Горошкевич, 1994 б). Это характерно также и для многих других видов *Pinus*. В литературе есть сообщения о нарушении означенной закономерности. Однако они относятся исключительно к тем случаям, когда генотипы были перемещены за пределы района, где они сформировались (Вехов, 1958; Bollman, Sweet, 1977; Bollman et al., 1986; O'Reilly, Owens, 1988). Приуроченность заложения генеративных органов к конкретному периоду сезонного цикла и ее нарушение у перемещенных генотипов позволяют предположить, что для детерминации пазушных структур как генеративных недостаточно автономного механизма, а требуются еще и какие-то индуцирующие факторы. Все семейство *Pinaceae* относится к однодомным раздельнополым растениям, а у *Pinus* микростробилы и шишки закладываются в разное время и к тому же на разных побегах. В таких случаях для обозначения детерминации направления развития пазушных примордиев используется специальный термин – "сексуализация".

Общая теории сексуализации, детально разработанная М.Х.Чайлахяном и В.Н.Хряниным (1982) на примере травянистых растений, рассматривает ее как весьма лабильный процесс, подверженный влиянию фото- и термопериода, текущей температуры и влажности среды, минерального и органического питания, а также многих других факторов. Факторы, индуцирующие мужскую сексуализацию (длинный день, высокая температура, низкая влажность и др.), ингибируют женскую, и наоборот. Авторы теории полагают, что ближайшей причиной сексуализации является соотношение двух фитогормонов – гиббереллинов и цитокининов, которые образуются в растущих листьях и растущих корнях, соответственно. Преобладание листового фактора пола (гиббереллинов)

вызывает мужскую, а корневого (цитокининов) – женскую сексуализацию. Факторы внешней и внутренней среды считаются влияющими на сексуализацию лишь постольку, поскольку они, главным образом, через изменение интенсивности роста корней и листьев, изменяют баланс цитокининов и гиббереллинов.

Генеративное развитие хвойных большинство исследователей связывают преимущественно с гиббереллинами (Pharis, King, 1985 и др.). Их положительное влияние на заложение мужских и женских шишек доказано многочисленными опытами (Pharis, 1976 и др.). Изучению роли других фитогормонов уделяется значительно меньше внимания. В тех немногих работах, где принимается бикомпонентная концепция гормональной системы регуляции пола, "женским" фитогормоном считаются ауксины (Минина, Третьякова, 1983; Pharis, King, 1985). Несколько десятилетий назад ауксином придавалось большое значение и в сексуализации травянистых растений (Heslop-Harrison, 1963). Однако дальнейшие исследования показали, что их роль в регуляции репродуктивного развития значительно меньше, чем других фитогормонов (Чайлахян, 1988). В отношении раздельнополых растений это убедительно показано М.Х.Чайлахяном и В.Н.Хряниным (1982).

Мы полагаем, что основные элементы механизма сексуализации не могут не быть едиными для голосеменных и цветковых, травянистых и древесных растений. Недооценка роли цитокининов в определении пола у хвойных, возможно, объясняется слабой изученностью этого вопроса. Однако даже анализ имеющейся сейчас информации, по нашему мнению, позволяет предположить, что и у хвойных именно цитокинины являются "женским" гормоном. В работе с *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco установлено, что максимальное содержание эндогенных цитокининов в почках обнаруживается именно в тех вариантах опытов по стимуляции цветения, где отмечается наиболее высокий уровень заложения женских почек (Imbault et al, 1988). У интактных растений этого же вида в экстрактах из женских почек обнаружено новое не идентифицированное вещество цитокининовой природы, отсутствующее в мужских почках (Imbault et al, 1989).

О том, что для сексуализации хвойных вполне применима гипотеза гиббереллино-цитокининового баланса, говорят и некоторые косвенные данные. Это, прежде всего, результаты исследования сезонной динамики различных процессов. Практически у всех хвойных умеренного пояса рост листьев происходит только в первой половине вегетационного периода, а активный рост корневых окончаний продолжается до конца лета (Смирнов, 1964; Луг, Hoffman, 1967 и др.). Вполне естественно, что это отражается на гормональном балансе апекса побега: в период активного роста листьев там явно преобладают гиббереллины, а после окончания этого процесса – цитокинины (Меняйло, 1987 и др.). У родов с неодновременным определением пола, например, у *Pinus*, микростробилы закладываются намного (на месяц и более) раньше, чем шишки (Owens, Molder, 1979 и др.). У кедра сибирского это происходит в конце июня и начале августа, соответственно (Некрасова, 1972). Очевидно, что мужская сексуализация осуществляется в период активного роста хвои и преобладания гиббереллинов, а женская – в период активного роста корней и преобладания цитокининов.

В интактном растении гормональный баланс изменяется в строгом соответствии с изменением общего состояния внутренней среды, в сущности, является медиатором, посредством которого эта среда влияет на морфогенез (Кефели, 1994 и др.). Поэтому для решения вопроса о механизме регуляции сезонного цикла развития побегов не так уж важно, какие именно фитогормоны или их соотношения дают тот или иной морфогенетический эффект. Куда важнее другое, а именно тот вопрос, с которого мы начали обсуждение: является ли заложение репродуктивных структур автономным или оно индуцируется внешними факторами. То, что мужская и женская сексуализация пазушных меристем происходит в течение ограниченного периода и только один раз в год, само по себе еще не исключает автономного характера этого процесса. Возможно, состояние внутренней среды просто изменяется в течение года таким образом, что оно оказывается благоприятным для каждого типа сексуализации лишь однажды и дает соответствующий морфогенетический эффект. Тем не менее, физиологами всегда предпринимались

попытки найти специфический внешний фактор, индуцирующий сексуализацию.

Такие факторы, как количество тепла, влаги и света, слишком изменчивы на протяжении вегетационного периода и при этом изменчивы нерегулярно. Поэтому они влияют только на скорость автономного развития побега, но не могут индуцировать те или иные этапы морфогенеза внутри сезонного цикла развития, в том числе, сексуализацию, если она происходит в год заложения соответствующих пазушных меристем. Если эти два этапа развития (заложение меристемы и сексуализация) в норме разделены периодом зимнего покоя, то температурный фактор, по-видимому, может быть индуцирующим. Характерный пример – род *Quercus* L., у которого женская сексуализация меристем происходит ранней весной (Котов, 1969; Михалевская, 1986 и др.). Специальными опытами доказано, что она невозможна без более или менее длительного охлаждения побегов (Минина, Полозова, 1952). У большинства растений умеренного пояса тип развития пазушной меристемы детерминируется вскоре после ее заложения, если не одновременно с ним (Halperin, 1978 и др.). Поэтому главным из индуцирующих сексуализацию факторов традиционно считается фотопериод как единственный безупречно точный временной ориентир.

Если для травянистых растений проблема наличия и характера фотопериодической индукции репродуктивного развития легко решается экспериментальными методами, то для древесных растений, особенно для лесных деревьев, это сопряжено с большими техническими трудностями. Тем не менее, такие попытки предпринимались некоторыми исследователями (Migita, 1960; Hashizume, 1961; Goo, 1968; Pharis, Morf, 1972; Owens, Molder, 1977; Longman, 1982 и др.). Судя по опубликованным результатам, трудности так и остались не преодоленными: выводы исследователей крайне противоречивы и, взятые в совокупности, не поддаются убедительной интерпретации. Почему? Главная причина очевидна. Проводить опыты на нормально развитых и репродуктивно зрелых деревьях невозможно из-за их большого размера. Поэтому для опытов используется какой-то другой растительный материал, в каждом из опытов – разный, но одинаково ненормальный по своим реакциям. Такие опыты почти ничего

не дают для познания процессов, происходящих у нормально развитых репродуктивно зрелых деревьев. Получается порочный круг, из которого очень сложно выйти.

Из-за трудностей в экспериментальном исследовании фотопериодической реакции у хвойных большая часть теоретических построений в этой области до сих пор строится на морфофизиологических наблюдениях и их сопоставлении с изменением длины дня. Модельным объектом в таких построениях обычно является род *Pinus*, у которого наиболее велики различия в сроках мужской и женской сексуализации. Первая специальная работа на эту тему опубликована М.М. Giertych (1967). Ее идея содержится в самом названии – "Analogy of the differences between male and female strobiles in *Pinus* to the differences between long- and short-day plants". Аналогия, действительно, налицо. Эвокационные изменения в пазушных меристемах мужских побегов происходят в условиях длинного дня, высокого содержания гиббереллинов и низкого уровня азотного питания, т.е. как у длиннодневных растений. Эвокационные изменения в пазушных меристемах женских побегов осуществляются в противоположных условиях, как у короткодневных растений. J.Owens и M.Molder (1979) на основании многолетних исследований североамериканских *Pinaceae* и *Cupressaceae* в целом подтвердили вывод о связи между фотопериодом и половой дифференциацией: у большинства бореальных и неморальных видов с неодновременной мужской и женской сексуализацией: первая происходит на длинном или удлиняющемся, а вторая – на коротком или сокращающемся дне. Вопрос о том, является ли эта связь причинно-следственной, остается пока открытым.

Ответ на вопрос о индукционной роли длины дня могло бы дать изучение морфогенеза и сексуализации при перемещении генотипов из места их происхождения в районы с иным климатом и фотопериодическим режимом. Несмотря на большое количество опытов с географическими культурами лесных древесных растений, такого рода наблюдения на них почти не проводятся. Немногочисленные публикации показывают перспективность подобных исследований. Так, M.U.Slee (1977) провел наблюдения за морфогенезом *Pinus caribaea* Morelet с полуострова Юкатан на плантациях за

пределами ее естественного ареала в различных субтропических и тропических районах. Оказалось, что именно фотопериод является основным регулятором заложения репродуктивных структур: в более высоких по отношению к естественному ареалу широтах шишки почти не образуются, а на экваторе, наоборот, закладываются в огромном количестве вместо вегетативных органов. Для видов из умеренного пояса пока очень мало репрезентативного материала подобного типа. Поэтому в данном случае значение фотопериода как фактора, индуцирующего сексуализацию, остается вполне правомочной, но все-таки гипотезой.

Возвращаясь к обсуждению автономного компонента регуляции побегообразования, следует отметить, что сама по себе целесообразность объясняет только причину его появления в филогенезе, но не механизм действия. Последний хорошо изучен лишь на примере элементарного (пластохронного) цикла развития побега, определяющего метамерную структуру этого органа. Возобновление органообразовательной деятельности апекса после периода зимнего покоя происходит спустя некоторое время после начала митозов, а именно тогда, когда размер меристемы и число клеток в ней достигнет некоего критического уровня (Kozlowski, 1971 и др.). В дальнейшем ритмическое заложение узлов и междоузлий связано с таким же ритмическим изменением размера апикальной меристемы: отчленение бокового органа (узла) сопровождается сокращением размера апикальной меристемы, следующий боковой орган закладывается после восстановления ее размера (Уоринг, Филлипс, 1984 и др.). Надо полагать, что в осеннем прекращении заложения новых боковых органов отмеченное у многих видов сокращение размера апикальной меристемы также играет не последнюю роль. Относительно механизма детерминации типа листовых и пазушных структур такой ясности пока нет. Однако упомянутая выше зависимость органообразовательной деятельности апикальной меристемы от ее размера позволяет предположить, что этот фактор влияет также и на направление (тип) дифференциации примордиев. Само собой разумеется, что здесь и в дальнейшем, обсуждая размер меристемы как фактор морфогенеза, мы не имеем в виду его прямое влияние на направление развития. Это влияние, безусловно, является

опосредованным через связанные с размером физиологические свойства меристем, рассмотрение природы которых не входит в задачу настоящей работы.

Влияние размера самой апикальной меристемы удлиненного побега на характер образуемых ею листьев можно считать доказанным, в том числе и для семейства *Pinaceae*. У *Picea*, *Abies* и *Larix* переход от заложения катафиллов к заложению хвои, кроющих чешуй шишки или микроспорофиллов очень тесно связан с достижением апикальной меристемой определенного размера (Скупченко, 1974 и др.). Параллельное изменение размера апикальной меристемы и характера органогенеза известно также у *Pinus* (Sucoff, 1971; O'Reilly, Owens, 1987 и др.). Если при заложении листового примордия (узла) размер апикальной меристемы сокращается, это можно представить таким образом, что ее доселе единый массив клеток делится на две части: одна остается апикальной меристемой побега, другая становится меристематическим зачатком нового узла. Соотношение этих двух частей зависит от характера морфогенеза того или иного вида: у относительно мелколистных растений апикальная меристема явно доминирует, а у крупнолистных, особенно имеющих супротивный или мутовчатый филлотаксис, она многократно уступает по размеру только что заложившимся листовым примордиям (Эсау, 1980).

Рассматриваемое соотношение, конечно, подвержено и внутривидовой изменчивости, в том числе, меняется на протяжении развития одного элементарного побега. Например, для многих видов древесных *Angiospermae* установлено, что при заложении примордиев зеленых листьев от апикальной меристемы отчленяется значительно больший по размеру "сегмент", чем при заложении почечных чешуй (Romberger, 1963). Тип органа обычно предопределяется уже при его заложении (Halperin, 1978 и др.). Поэтому можно предположить, что именно размер отчленившегося от апикальной меристемы "сегмента", в основном, и определяет его дальнейшую судьбу. Для древесных растений пока не получено прямых доказательств этого предположения. Однако для травянистых растений такие доказательства, в том числе экспериментальные, имеются (Young, 1983 и др.). Все составные части метамера (листовой примордий, пазушная

меристема и зачаточное междоузлие) закладываются и начинают дифференцироваться одновременно (Сабинин, 1963 и др.). Показано, разумеется, опять-таки, на примере травянистых растений (семейство *Araceae*), что метамер представляет собой интегральную единицу, в которой степень развития одного элемента (листа, пазушного побега и междоузлия) обратно связана со степенью развития двух других, причем, соотношение элементов определяется, в основном, исходным количеством меристематической ткани, использованной для заложения каждого из них (Ray, 1986).

Приведенные факты относятся к различным, главным образом, цветковым растениям. Теоретические построения авторов не вполне доказательны даже для тех видов растений, к которым они относятся. Однако, за неимением лучшего, именно этими фактами и построениями нам придется воспользоваться для интерпретации некоторых закономерностей морфогенеза побегов кедра сибирского. На ауксибластах *Pinus* все метамеры имеют листья (катафиллы), которые сугубо единообразны. Пазушные образования, напротив, могут присутствовать и отсутствовать, а в случае их наличия весьма разнообразны во всех отношениях. В период формирования почки их разнообразие проявляется еще до начала дифференциации. На одном и том же этапе своего развития недифференцированные пазушные примордии сильно различаются по размеру: дистальные, из которых впоследствии разовьются латеральные ауксибласты и шишки, значительно крупнее проксимальных – будущих микростробилов и брахибластов (Owens, Molder, 1977a). Следовательно, есть основания предполагать, что автономная регуляция морфогенеза, во всяком случае, в пределах элементарного побега, осуществляется посредством изменения размера периодически отчлениющихся от апикальной меристемы зачаточных метамеров. Этот размер, 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.

Если принять эту концепцию, то морфогенез элементарного побега *Pinus*

можно представить следующим образом. Размер первых зачаточных метамеров невелик: имеющегося массива меристематических клеток достаточно только для формирования стандартного листового примордия, а примордий пазушной меристемы либо не формируется вовсе (у самых первых метамеров), либо ее размер оказывается недостаточным для "самостоятельного" морфогенеза. Постепенное увеличение размера зачаточных метамеров приводит к тому, что имеющегося массива клеток "хватает" уже не только на листовые, и на пазушные примордии. Последние пока невелики по размеру, поэтому могут дифференцироваться только как брахибласты. Дальнейшее увеличение размера вновь образующихся пазушных меристем исключает возможность дифференциации брахибластов, но при этом обеспечивает возможность дифференциации латентных почек. Наконец, этот же механизм обуславливает переход к заложению латеральных ауксибластов и шишек.

Очевидно, что смена типов пазушных структур вдоль оси элементарного побега и направленное изменение свойств этих структур внутри каждого типа обусловлены одними и теми же причинами. Возьмем в качестве примера те пазушные побеги, которые начинают дифференцироваться как брахибласты. В наших работах из различий между ними отмечена лишь пролиферация самых дистальных в комбинированные побеги типа брахибласт-ауксибласт. Специальные исследования P.W.Ewers и R.Schmidt (1985) на примере *Pinus longaeva* D.K.Bailey показали, что свойства брахибластов непрерывно и последовательно изменяются вдоль оси побега. Различия касаются, прежде всего, результатов деятельности их апикальной меристемы. По направлению от проксимального полюса побега к дистальному сменяются следующие категории брахибластов: (1) без каких-либо следов апикальной меристемы; (2) с суберинизированной апикальной меристемой; (3) с паренхиматизированной апикальной меристемой; (4) с малоактивной апикальной меристемой, образовавшей несколько стерильных катафиллов после заложения хвои и способной к возобновлению активности после периода зимнего покоя; (5) с активной апикальной меристемой, образующей не только стерильные, но и фертильные катафиллы брахибластами следующего порядка

ветвления. Сами авторы связывают описанное ими разнообразие с исходным размером апикальной меристемы укороченного побега. По-видимому, в данном случае действует все тот же "остаточный принцип", о котором мы уже говорили. Действительно, даже зрелые брахибласты в пределах одного элементарного побега почти не различаются по размеру хвои. Очевидно, что размер примордиев хвои тем более стандартен. Чем больше исходный размер апикальной меристемы, тем больший массив делящихся клеток остается после заложения 5 стандартных примордиев хвои, и тем больший потенциал дальнейшего развития имеет данный брахибласт.

Скорее всего, примерно так же складываются различия между пазушными структурами в дистальной части побега. Исходный размер пазушной меристемы и здесь увеличивается в акропетальном направлении. Дифференциация начинается с заложения серии собственных стерильных катафиллов, число которых почти не зависит от окончательного размера латерального ауксибласта (Горошкевич, 1991). После заложения этой стандартной серии "остаточный" размер меристематического массива клеток, а значит и его потенциал, по-видимому, зависят от исходного размера пазушной меристемы. Относительно мелкие пазушные меристемы почти целиком "расходятся" на заложение стерильных катафиллов и утрачивают способность к органообразовательной деятельности. Это латентные почки. У остальных пазушных меристем такая способность сохраняется. Это латеральные ауксибласты и шишки. Их размер (число метамеров) при таком подходе оказывается напрямую зависящим от исходного размера пазушной меристемы.

У многолетних растений умеренного пояса с моноциклическими годичными побегами морфогенез складывается из годичных циклов, которые, в свою очередь, состоят из циклов пластохронных. Их природа не вызывает сомнения: первые относятся к индуцированному, вторые – к автономному развитию. Полициклическое устройство годичного побега предполагает наличие еще и промежуточных по продолжительности циклов, включающих формирование отдельного элементарного побега. В научной литературе подробно описана морфоструктура полициклического побега у многих видов *Pinus*, однако, какие-

либо соображения о регуляции развития такого побега встречаются крайне редко. Тем не менее, имеется точка зрения, согласно которой несколько элементарных побегов образуются из-за колебаний внешних, главным образом, погодных условий: при неблагоприятной погоде закладываются серии стерильных, а при благоприятной – фертильных катафиллов (Doak, 1935). По нашему мнению, это вряд ли возможно. Во-первых, сам ход формирования каждого из элементарных побегов, т.е. описанная выше закономерная и последовательная смена весьма стандартных метамерных серий, не предполагает возможности "досрочного" завершения цикла под воздействием какой-то внешней причины из числа не катастрофических. Во-вторых, такой регулярной причины, действующей ежегодно в одно и то же время, просто нет, и не может быть. Все летние побеги похожи друг на друга по числу и составу метамеров, так же как и все весенние (Горошкевич, 1994б). Напротив, между собой два типа элементарных побегов различаются очень сильно. Это характерно не только для кедра сибирского, но и для других видов *Pinus* (Tepper, 1963; Owston, 1968; Lanner, 1978; Greenwood, 1980). По нашему мнению, относительная стабильность соотношений между элементарными побегами по числу метамеров и другим признакам свидетельствует об автономной регуляции перехода от формирования одного элементарного побега к формированию другого.

О механизме этого перехода пока трудно сказать что-то определенное. Применима ли в данном случае использованная выше гипотеза размера меристематических массивов? Вполне. Ведь значение размера апикальной меристемы наиболее очевидно для пластохронного цикла, а цикл формирования элементарного побега представляет собой не что иное, как логически организованную совокупность пластохронов в пределах одного непрерывного сезонного цикла. К тому же у большинства древесных растений на последнем этапе формирования элементарного побега практически всегда закладываются наиболее мощные метамеры, следовательно, от апикальной меристемы отчленяются наиболее крупные массивы клеток. Возможно, отчленение подряд нескольких самых массивных зачаточных метамеров настолько (до критического

уровня) сокращает размер и функциональную активность апикальной меристемы, что это и становится ближайшей причиной перехода к заложению проксимальных стерильных катафиллов следующего элементарного побега. Предложенная интерпретация является сугубо гипотетической, ибо нам неизвестны исследования, подтверждающие или опровергающие ее.

Библиографический список

1. Вехов, В.Н. Особенности роста некоторых видов сосен в условиях лесостепи // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1958.- №2.- С. 97-101.
2. Горошкевич, С.Н. Рост и сексуализация побегов кедров сибирского // Лесоведение. 1991.- № 1.- С. 70-75.
3. Горошкевич, С.Н. Взаимосвязь вегетативного и генеративного органогенеза и роста женских побегов кедров сибирского в погодичной динамике // Известия РАН. Сер. Биол. 1992.- № 3.- С. 368-377.
4. Горошкевич, С.Н. Возрастные различия в сезонных ритмах органогенеза и роста побегов как фактор генеративного развития древесных растений // Журнал общей биологии. 1994а.- Т. 55.- №3.- С. 337-346.
5. Горошкевич, С.Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1994б.- Т. 79.- №5.- С. 63-71.
6. Горошкевич, С.Н. Морфогенез побега в группе *Cembra* рода *Pinus*: внутри- и межвидовая изменчивость в связи с климатическими условиями // Вестник Томского государственного университета. Приложение № 2.- 2002.- С.22-27.
7. Дроздов, И.И. Вторичный прирост у сеянцев кедров сибирского, выращиваемого в питомниках центра Европейской части РСФСР // Исслед. в обл. лес. х-ва, лес. и деревообраб. пром-сти. М.: 1971.- С. 68-70.
8. Ефремов, С.П. Пионерные древостои осушенных болот. Новосибирск: Наука, 1987. 248 с.
9. Минина, Е.Г. О морфогенезе кедров сибирского // Лесоведение. 1971.- № 4.- С. 27 – 36.
10. Минина, Е.Г., Ларионова, Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979.
11. Минина, Е.Г., Третьякова, И.Н. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск: Наука, 1983. -198с.
12. Михалевская, О.Б., Овчинникова М.С. Развитие почек и побегов у магнолии крупноцветковой в Аджарии // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. 1989.- №154.-С. 61-68.
13. Некрасова, Т.П. Плодоношение кедров в Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния АН СССР, 1961.- 70 с.
14. Некрасова, Т.П. Заложение и развитие почек у кедров сибирского. // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. н. 1966.- № 12, Вып. 3.- С. 62-66.
15. Некрасова, Т.П. Биологические основы семеношения кедров сибирского. Новосибирск: Наука, -1972.- 272 с.
16. Николаева, А.Н. Особенности биологии цветения кедров сибирского в условиях Западного Саяна // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. н. 1965.- №8.-, Вып. 2.- С. 76-79.
17. Николаева, А.Н. Органогенез кедров сибирского на Западном Саяне // Лесоведение. 1975. -№4.- С. 86-92.
18. Смирнов, В.В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М.: Наука, 1964.
19. Храмова, Н.Ф. Прививки как метод создания семенных участков кедров и кедровых садов в Новосибирской области // Тр. по лес. х-ву Сибири. 1964.- Вып. 8.- Возобновление и улучшение лесов. С. 139-144.
20. Чайлахян, М.Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988.- 560с.
21. Чайлахян, М.Х., Хрянин, В.Н. Пол растений и его гормональная регуляция. М.: Наука, 1982.- 171 с.
22. Ash, J. Demography and production of *Balaka microcarpa* Burret (arecaceae), a tropical understorey palm in Fiji // Austral. J. Bot. 1988. V. 36, N1. P. 67-80.
23. Bernier, G., Kinet, J.H., Sachs, R.M. The physiology of flowering. Vol. II. Transition to reproductive growth. Boca Ration, Fl.: CRC press, 1981. 231 p.
24. Bollman, M.P., Sweet, G.B. Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand. I. The initiation of the leading shoot of one clone at two sites // N.Z. J. Forest Sci. 1977. V.6, N 3. P. 376-392.
25. Bollman, M.P., Sweet, G.B., Rook D.A. The influence of temperature, nutrient status and short drought on seasonal initiation of primordia and shoot elongation in *Pinus radiata* // Canad. J. Forest Res. 1986. V. 16, N 5. P. 1019-1029.
26. Borchert R. Unusual shoot growth pattern in a tropical tree, *Oreopanax*

(*Araliaceae*) // Amer. J. Bot. 1969. V. 56, N 9. P. 1033-1041.

27. Borchert R. Phenology and control of flowering in tropical trees // Biotropika. 1983. V. 15, N 2. P. 81-89.

28. Denffer D. Ungevoöhnliche Wuchsform der Moterey keifer (*Pinus radiata*) im Kolumbianischen Hochland // Natur. Und Museum. 1966. V. 96, N 2. S. 60-62.

29. Greenwood M.S. Reproductive development in loblolly pine: I. The early development of male and female strobili in relation to the long shoot growth behavior // Amer. J. Bot. 1980. V. 67, N 10. P. 1414-1422.

30. Heslop-Harrison J. Sex expression in flowering plants. Meristem and differentiation // Brookhaven Symp. Biol. 1963. V. 16. P. 109.

31. Imbault N., Tardieu I., Joseph C., Zaerr J.B., Bonnet-Masimbert M. Possible role of isopentenyladenine and isopenteniladenosine in flowering of *Pseudotsuga menziesii*: endogenous variations and exogenous applications // Plant. Physiol. Biochem. 1988. N26. P. 289-295.

32. Imbault N., Doumas P., Joseph C., Bonnet-Masimbert M. Study of endogenous plant growth substances in Douglas Fir. 1. Cytokinin analysis // Ann. Sci. Forest. 1989. V. 46, Suppl. P. 256.

33. Killmann W., Thong H.L. The periodicity of growth in tropical trees with special reference to *Dipterocarpaceae* – A review: [Pap.] Int. Meet. "Growth Period. Trop. Trees", Kuala Lumpur, 16 – 18 Nov., 1994 // IAWA Journal. 1995. V. 16, № 4. P. 239 – 335.

34. Kozlovski T.T. Growth and development of trees. New York: Academic press, 1971. V. 1. Seed germination, ontogeny and shoot growth. 443 p.

35. Kozlowski T.T., Greathouse T.E. Shoot growth and form of pines in the tropics // Unasylva. 1970. V. 24, N 4. P. 6-14.

36. Lanner R.M. The phenology and growth habits of pines in Hawaii // USDA Forest Serv. Res. Pap. PSW-29. 1966. 25 p.

37. Lanner R.M. Development of the terminal bud and shoot of slash pine saplings // Forest Sci. 1978. V. 24, №2. P. 167-179.

38. Loubry D. La phenologie des arbres caducifolies en foret guyanaise (5°C de latitude nord): Illustration d'un determinisme a composantes endogen et exogen // Can. J. Bot. 1994. V. 72, N 12. P. 1843 – 1857.

39. Lyr H., Hoffmann G. Growth rates and periodicity of tree roots // International Review of Forest Researches. New York: Ronald, 1967. V.2. P.181.

40. Mirov N.T. The genus *Pinus*. N.-Y.: Ronald, 1967. 602 p.

41. Myers R.L. Growth form, growth characteristics and phenology of *Raphia taedigera* in Costa Rican palm swamps // Principes. 1984. V. 28, N 2. P. 64-72.

42. Opler P.A., Frankie G.W., Barker H.G. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica // J. Ecol. 1980. V. 68, N 1. P. 167-188.

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

44. Owston P.W. Multiple flushing in eastern white pine // Forest sci. 1968. V.14, N 1. P. 66 – 67.

45. Pharis R.P. Probable roles of plant hormones in regulating shoot elongation, diameter growth and crown form of coniferous trees // Tree physiology and yield improvement. L.; N.Y.: Academic Press, 1976. P. 292.

46. Pharis R.P., King R.W. Gibberellins and reproductive development in seed plants // Ann.Rev. Plant Physiol. 1985. V. 36. P. 517.

47. Siricul W., Kanninen M. Shoot growth and its variation in *Pinus kesiya* // Silva Fennica. 1990. V.24, N3. P. 303 – 313.

48. Slee M.U. A model relating needless shoots and dieback in *Pinus carebaea* to strobilus production and climatic conditions // Silvae Genetica. 1977. V. 26, N 4. P. 135 – 141.

49. Slee M.U., Spidy T., Shim Phiau Soon. Dieback and deformities in *Pinus caribaea* var. *Hondurensis* in lowland Malaysia // Malaysian Forester. 1976. V. 39. P. 1-12.

50. Steven D. Comparative demography of clonal palm (*Oenocarpus mapora* subsp. *Mapora*) in Panama // Principes. 1986. V. 30, N 3. P. 100-104.

51. Tepper H.B. Dimensional and zonal variation in dormant shoots apices of *Pinus ponderosa* // Amer. J. Bot. 1963. V.50, N.6. P. 589-596.

52. Tho Yow Pong. A note on fox tailing and multiple leaders in exotic pines at the Bahau Experimental Pine Plantations // Malays. Forest. 1979. V. 42, N 3. P. 255-258.