

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ПОБЕГА КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ПРОФИЛЯ: ИССЛЕДОВАНИЕ *EX SITU*

Е.А. Жук

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055 Томск, пр. Академический, 10/3; e-mail: eazhuk@yandex.ru

В клоновом архиве (юг лесной зоны Западной Сибири) исследована структура побега у широтных экотипов кедра сибирского (от лесостепи до лесотундры). Высокий уровень генотипической изменчивости характерен для тех признаков, которые предположительно влияют на адаптацию экотипов. У северных экотипов возрастает доля метамеров, отвечающих за ветвление, вплоть до появления дополнительной зоны латентных почек в проксимальной части побега; снижается длина побега за счет резкого сокращения доли стерильных катафиллов на весеннем побеге, вплоть до ее полного выпадения. В морфогенезе побега у северных экотипов выявлен также ряд других аномалий.

Ключевые слова: кедр сибирский, структура побега, внутривидовая изменчивость

Shoot structure of the Siberian stone pine latitudinal ecotypes was analyzed. A number of anomalies in metamere shoot structure were revealed. High level of genotypic variability in metamere shoot structure was typical for traits that have an effect on adaptation of ecotypes. In northern ecotypes part of metamere responsible for branching increase right up to formation of additional latent buds zone in proximal part of shoot; shoot length decrease because of abrupt reduction in spring shoot sterile cataphylls right up to their lack.

Key words: siberian pine, shoot morphogenesis, intraspecific differentiation

ВВЕДЕНИЕ

Морфогенез побега кедра сибирского неплохо изучен (Горошкевич, 1994, 2006; Горошкевич, Попов, 2004). На мощных лидирующих ветвях годичный побег может состоять из одного (моноциклический) или из нескольких (полициклический) элементарных побегов. Возможны элементарные побеги двух типов: весенние и летние. Весенние побеги развиваются из зимующих почек, заложившихся в предшествующем году. Летние побеги формируются из временных (летних) почек без периода зимнего покоя. Иногда летний побег отсутствует в составе годичного побега. В основании весеннего побега располагаются стерильные катафиллы, а остальную часть побега последовательно занимают фертильные катафиллы с брахибластами, спящими почками, латеральными ауксибластами и шишками. Для летнего побега характерно такое же расположение органов, но шишки на нем всегда отсутствуют. Нарушение этого порядка, например, перемена типов местами или их прерывистое расположение на оси побега – крайне редкое явление.

Из многочисленных и многообразных признаков, характеризующих годичный побег, у широтных экотипов хвойных видов хорошо изучена лишь его длина.

Значительное убывание длины побега с юга на север отмечено многими авторами как в природе (Vincent, 1965; Schoettle, Rochelle, 2000; Wada et al., 2005; Takahashi, 2006), так и в географических культурах (Ирошников, 1977; Колегова, 1977; Кузнецова, 2001, 2007; Oleksyn et al., 2001). Об измен-

чивости других признаков не известно ничего. Длина побега у сосен зависит, в основном, от числа метамеров в почке, из которой развился данный побег (Lanner, 1978). Другие признаки годичного побега определяют структуру кроны, а также продуктивность и устойчивость (Воробьев и др., 1989 и др.). Поэтому есть основания предполагать, что метамерная структура побега как система адаптивно значимых признаков должна существенно различаться у широтных экотипов. Цель настоящей работы – изучить эту изменчивость на примере широтных экотипов кедра сибирского (от лесостепи до лесотундры) в клоновом архиве, расположенном в южной части лесной зоны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Широтный профиль был представлен 7 западносибирскими экотипами из следующих природных зон (табл. 1): (1) северная лесостепь; (2) южная часть южной подзоны тайги; (3) граница средней и южной подзоны тайги; (4) северная часть средней подзоны тайги; (5) южная часть северной подзоны тайги; (6) северная часть северной подзоны тайги; (7) южная подзона зоны предтундровых редколесий. Все экотипы широтного профиля были взяты из равнинных местообитаний. В общей сложности широтный профиль имеет протяженность около 1500 км.

В каждом из естественных насаждений были выбраны средние по размеру деревья. Собранные с них черенки были привиты весной 1997 г. на 6-7-летние привои местного экотипа и выращены в однородных условиях с размещением 3×6 м на прививочной плантации, расположенной в подзоне южной тайги (Научный стационар «Кедр» ИМКЭС СО

* Работа поддержана СО РАН (проект фундаментальных исследований № VI.44.2.6.), СО и УРО РАН (интеграционный проект № 53)

РАН, 30 км к югу от г. Томска, 56°13' с.ш., 84°51' в.д., 78 м над ур. моря). Каждый экотип состоял из 15–25 клонов, каждый из которых, в свою очередь, включал 10 рамет.

На зрелом побеге можно легко и с высокой точностью установить, какие органы заложились в почке, в каком количестве и в какой последовательности, т.к. заложение всех элементов побега происходит в почке, и после начала роста растяжением на побеге не возникает никаких новообразований.

Если это молодой, только что растянувшийся побег, то каждый из боковых органов фактически присутствует на нем. В дальнейшем большая часть органов постепенно опадает. Все органы после опадения оставляют на коре характерные следы, по которым можно легко определить их состав и число

на каждом из элементарных побегов (Воробьев, Горошкевич, 1989; Vorobjev et al., 1994). В 2009 г. проводили ретроспективный анализ структуры побегов у всех клонов за 10 последних лет. В случае перевершинивания не включали в анализ побег того года, когда оно произошло, и два следующих за ним. У прививок на побеге каждого года измеряли длину оси и хвои весеннего и летнего лидирующего побега, а также число и расположение на них пазушных органов: стерильных катафиллов, брахибластов, спящих почек, ауксибластов и шишек. В случае опадения пазушных структур их число восстанавливали по следам на коре побегов.

Статистическую обработку материала производили с помощью пакета программ Statistica 6.0, для анализа значимости различий между выборками использовали тест Шеффе.

Таблица 1 - Характеристика природных экотипов широтного профиля

Эко-тип	Географическое положение и климат					Характеристика насаждения		Характеристика маточных деревьев		
	Широта	Долгота	Высота над уровнем моря, м	Тип местообитания, рельеф	Сумма температур выше 10 °С	Состав	Класс бонитета	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см
1	55°55' с.ш.	84°55' в.д.	100	Коренной берег р. Томь	2065	9к	II	180	6	10
2	56°14' с.ш.	84°30' в.д.	150	Вершина водораздела рек Обь и Томь	2000	7к1е1п1б	III	170	17	25
3	58°13' с.ш.	84°32' в.д.	110	Плоский водораздел р. Карбат и р. Нибега	1935	8к1п1е	III	350	25	44
4	60°45' с.ш.	77°30' в.д.	40	2-ая надпойменная терраса р. Оби	1650	10к	IV	140	16	28
5	63°10' с.ш.	75°20' в.д.	110	Пойма р. Кагаяха в верховьях (10 км от истока)	1260	3к3е1л3б	V	210	15	30
6	64°40' с.ш.	77°41' в.д.	40	1-ая надпойменная терраса р. Пякупур	1130	6к2е2б	Va	250	13	28
7	65°50' с.ш.	78°10' в.д.	40	1-ая надпойменная терраса р. Пур	1065	бл4к	Va	100	6	10

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Встречаемость годовых побегов с летним побегом уменьшалась с юга на север с 85 до 64 % от общего числа годовых побегов. Длина годового побега, а также длина хвои на весеннем и летнем побеге значительно варьировала от экотипа к экотипу (табл. 2). Длина зрелого годового побега с юга на север уменьшалась в 1,5 раза. При этом значимо уменьшалась только длина весеннего побега, а длина летнего побега оставалась примерно одинаковой. Длина междоузлий имела тенденцию к сокращению с юга на север, однако значимых различий между экотипами выявлено не было.

Длина хвои вдоль широтного профиля постепенно уменьшалась и на весеннем, и на летнем побеге, однако различия по длине хвои весеннего побега были значимыми только между двумя крайними экотипами. Длина хвои на весеннем побеге у

южного экотипа была в 1,6 раз больше, чем у северного. По длине хвои летнего побега, которая уменьшается с юга на север в 1,5 раз, значимые различия выявлены между самым северным и тремя южными экотипами.

По общему числу пазушных образований северные экотипы значительно уступали южным. Число стерильных катафиллов на весеннем побеге значимо убывало с юга на север. Соответственно, на зону стерильных катафиллов у всех экотипов приходилась разная доля от длины весеннего побега. У северного экотипа она составляла 3-10%, причем около 10 % побегов вообще не имели ее, тогда как у южных она достигала 20 % от длины побега. Стерильная зона на летнем побеге занимала незначительное место у всех экотипов – не более 3 % от длины побега.

Число брахибластов значимо убывало с юга на север, однако доля брахибластов от общего числа

метамеров на весеннем побеге сохранялась на уровне 70–73 % у всех экотипов. На летнем побеге число брахибластов было невелико, и они занимали разную долю от общего числа метамеров на побеге или вообще отсутствовали. Из-за высокой внутри-популяционной изменчивости признака различия между экотипами были недостоверны.

Спящие почки присутствовали на весенних по-

беге единично у всех экотипов и составляли незначительную долю от общего числа метамеров. На летнем побеге у всех экотипов число спящих почек было больше, чем на весеннем. Различий между экотипами по числу и доле латентных почек не было. С юга на север число ауксибластов на весеннем побеге возрастало в 1,4 раза, а на летнем - оставалось без изменений.

Таблица 2 - Характеристика размеров годичного побега у широтных экотипов кедр сибирского

Признак	Экотип						
	55°55'с.ш.	56°14'с.ш.	58°13'с.ш.	60°45' с.ш.	63°10' с.ш.	64°40' с.ш.	65°50' с.ш.
Длина весеннего побега, см	21,5 b*	20,2 b	20,1 b	18,6 b	17,5 ab	18,2 ab	14,3 a
Длина летнего побега, см	1,03 a	1,56 a	1,25 a	0,94 a	1,0 a	1,1 a	1,3 a
Длина хвои весеннего побега, см	12,5 b	10,5 ab	10,3 ab	9,6 ab	8,3 ab	8,4 ab	7,7 a
Длина хвои летнего побега, см	6,9 b	6,3 b	7,1 b	7,0 ab	5,9 ab	5,8 ab	5,5 a
Длина междоузлий, мм	2,0 a	2,3 a	2,0 a	2,1 a	2,2 a	2,2 a	1,9 a
Число ауксибластов на весеннем побеге,	2,6 a	3,1 ab	2,7 a	3,8 b	3,5 b	3,6 b	3,7 b
Число ауксибластов на летнем побеге, шт.	3,9 a	3,5 a	4,1 a	3,7 a	4,1 a	4,0 a	3,7 a
Число брахибластов на весеннем побеге, шт.	76,1 b	76,2 b	82,5 b	75,1 b	72,0 b	70,1 ab	60,1 a
Число брахибластов на летнем побеге, шт.	4,8 a	5,5 a	5,1 a	5,3 a	5,4 a	5,9 a	6,1 a
Число спящих почек на весеннем побеге, шт.	2,0 ab	1,7 ab	2,3 b	1,1 ab	1,2 a	1,1 a	1,7 a
Число спящих почек на летнем побеге, шт.	2,0 a	1,1 a	1,3 a	1,8 a	2,2 ab	1,2 a	2,7 b
Число стерильных катафиллов, шт.	9,4 b	9,9 b	9,3 b	7,7 ab	5,7 a	5,7 a	5,2 a

Примечание: * – наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов означает отсутствие различий между ними при $P = 0,95$.

В морфогенезе побега у некоторых клонов встречались явные аномалии. Доля деревьев, имеющих побеги с какой-либо аномалией развития, была невелика и различалась от экотипа к экотипу (рис.). Наибольшее число аномалий было обнаружено у северного экотипа, а два самых южных не имели их вообще.

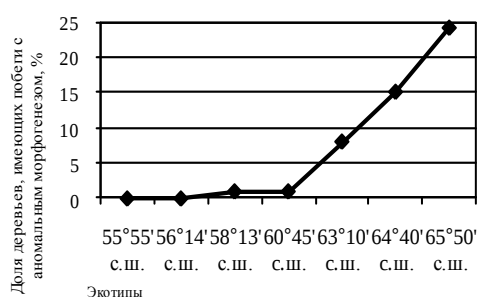


Рисунок - Доля деревьев, имеющих аномалии в морфогенезе побегов у экотипов широтного профиля

Все нарушения морфогенеза можно разделить на 3 группы, в зависимости от того, в какой части побега появилась аномалия и какие пазушные структуры при этом заложились.

1. Дополнительная зона латеральных ауксибластов в проксимальной части побега. Такое нарушение морфогенеза было самым редким явлением, встречающимся у 3 % деревьев самого северного экотипа, у остальных экотипов такого типа аномалий обнаружено не было. Число аномально зало-

жившихся ауксибластов составляло 1 – 3 шт., чаще всего 2 шт. Заложившиеся перед зоной брахибластов ауксибласты начинали удлинение в тот же год и продолжали рост как обычные латеральные побеги.

2. Дополнительная зона спящих почек в проксимальной части годичного побега у самого северного экотипа встречалась в 2 раза чаще, чем дополнительная зона ауксибластов. Кроме того, 1 – 4 % деревьев из более южных экотипов также имели такую зону, лишь самый южный и местный экотип не имели ее вообще. Число почек в этой зоне достигало 6 шт., чаще всего 2 – 4 шт. Такие почки в наших условиях не давали побегов, в отличие от стандартно расположенных почек в дистальной части побега.

3. Нестандартный порядок заложения пазушных структур в дистальной части побега был обнаружен лишь у трех северных экотипов, где доля деревьев, обладающих побегами с такой аномалией, достигала 15 % у самого северного экотипа и 4 – 10 % у двух других. Порядок заложения органов изменялся самым разным образом. Чаще всего пазушные структуры размещались строго по парастихам, однако их порядок отличался от обычного: за ауксибластами могли закладываться спящие почки, затем брахибласты, затем снова спящие почки или ауксибласты.

В аномальные зоны, как правило, входит небольшая доля метамеров побега – не более 10 %, но, т.к. эти метамеры отвечают за ветвление, изме-

нение их числа или расположения может оказать значительное влияние на жизнеспособность дерева.

Угнетение роста северных популяций хвойных после перемещения в южном направлении более, чем на 2 – 3° широты – хорошо известное явление, которое, вероятно, связано с более коротким периодом роста перемещенных деревьев по сравнению с местными (Oleksyn et al., 2001). Деревья из теплых районов имеют гораздо большие годовые приросты, чем деревья из менее теплообеспеченных частей ареала (Giertych, Oleksyn, 1992; Oleksyn et al., 2001). Некоторые авторы отмечают преимущество в росте культур местного происхождения, а также происхождений, климатические условия которых сходны с условиями выращивания (Кузьмина и др., 2004). Наши результаты показали наличие в изменчивости длины побега генетического компонента, который эволюционировал в том же направлении, что и у других видов.

Уменьшение длины побега у экотипов из северной части ареала происходит не только за счет заложения меньшего числа брахибластов, но и за счет сокращения, а иногда и полного отсутствия стерильной зоны. Деревья южного происхождения имеют мощную стерильную зону на годичном побеге, что в природе предположительно способствует скорейшему вынесению кроны в верхний ярус, т.е. является преимуществом во внутри- и межвидовой конкуренции.

Известно, что в суровых природных условиях кедр практически не формирует летний побег (Горошкевич, 1994). На протяжении как широтного, так и высотного профиля важно полное завершение годичного цикла побегообразования до первых осенних заморозков, и если в южной части ареала кедр продолжительность вегетационного сезона позволяет иметь два функционально специализированных элементарных побега (Горошкевич, 1994), то в северной части ареала безморозного периода достаточно в лучшем случае только для формирования весеннего побега. Видимо, поэтому, у северного экотипа есть генетически обусловленное ограничение на развитие летнего побега даже в благоприятных климатических условиях.

Значение аномалий в морфогенезе побега пока можно оценить лишь приблизительно. В связи с тем, что дополнительная зона ауксибластов обнаружена только у северных экотипов, ее функция, вероятно, заключается в ускорении восстановления роста после обмерзания лидерного побега. Несмотря на то, что в условиях клонового архива спящие почки в проксимальной зоне побега не прорастали, возможно, в природе они рано или поздно дают побеги, в этом случае наличие такой зоны является одним из способов смягчить последствия обмерзания побегов в суровых условиях. Такой тип аномалий, как нестандартный порядок заложения пазушных структур в дистальной части побега, сложно объяснить адаптацией к природной среде обитания. Вполне возможно, что такова реакция деревьев, перемещенных в несвойственную им среду обитания, т.к. заложение метамеров в почке, которая на следующий год дает годичный побег, происходит в

принципиально иных условиях.

Закономерное снижение числа метамеров у экотипов северного происхождения характерно и для других видов хвойных (Oleksyn et al., 2001; Chuine et al., 2006). В суровых условиях севера часто требуется восстановление роста после обмерзания. Видимо, именно поэтому с юга на север в составе годичного побега у клонов возрастают доли метамеров, отвечающих за ветвление и возобновление роста побега в случае его повреждения. Кроме того, часть аномалий в морфогенезе побега, число которых увеличивается с широтой происхождения экотипа, может ускорять возобновление роста дерева после повреждения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Различия широтных экотипов по структуре побегов довольно велики и затрагивают признаки, влияющие на адаптацию особей к природной среде их обитания и, следовательно, на выживаемость популяций. У северного предела распространения кедр жизненно необходимым свойством является способность к возобновлению роста после повреждения побега, поэтому формируется больше пазушных органов, благодаря наличию которых это возможно. В условиях климатического оптимума это приводит к более обильному ветвлению прививок северных экотипов по сравнению с другими. В южной части ареала для успеха в конкуренции необходим быстрый рост дерева в высоту. В то же время, обмерзание побегов происходит там очень редко. Поэтому южные экотипы характеризуются большим числом брахибластов и мощной стерильной зоной на весеннем побеге, имеют меньшее число латеральных ауксибластов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Горошкевич, С.Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) / С.Н. Горошкевич // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79. – № 5. – С. 63-71.
- Горошкевич, С.Н. О регуляции развития побегов кедров сибирского / С.Н. Горошкевич // Хвойные бореальной зоны. – 2006. – №1. – С. 43-54.
- Горошкевич, С.Н. Структура побегов у российских видов *Pinus* из группы *Cembrae* (Pinaceae) / С.Н. Горошкевич, А.Г. Попов // Бот. журн. – 2004. – Т. 89. – № 7. – С. 1077-1092.
- Ирошников, А.И. Географические культуры хвойных в Южной Сибири / А.И. Ирошников // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 4-64.
- Колегова, Н.Ф. Географические прививочные плантации сосны и кедр в Красноярской лесостепи / Н.Ф. Колегова // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 154-166.
- Кузнецова, Г.В. Изучение изменчивости у климатипов кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на юге Красноярского края / Г.В. Кузнецова // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – № 4-5. – С. 423-426.
- Кузнецова, Г.В. Особенности роста и развития кедровых сосен на лесосеменных объектах Средней Сибири:

- автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 00.03.05. / Г.В. Кузнецова. – Красноярск, 2001. – 25 с.
- Кузьмина, Н.А. Дифференциация сосны обыкновенной по росту и выживаемости географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин, Л.И. Милютин // Хвойные бореальной зоны. – 2004. – № 2. – С. 48–55.
- Chuine, I. Height growth determinants and adaptation to temperature in pines: a case study of *Pinus contorta* and *Pinus monticola* / I. Chuine, G.E. Rehfeldt, S.N. Aitken // Can. J. For. Res. – 2006. – № 36. – P. 1059–1066.
- Giertych, M. Studies on genetic variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) coordinated by IUFRO / M. Giertych, J. Oleksyn // *Silvae Genetica*. – 1992. – № 41. – P. 133–143.
- Lanner, R.M. Development of the terminal bud and shoot of Slash pine saplings // *Forest Sci.* – 1978. – Vol. 24, № 2. – P. 167–179.
- Oleksyn, J. Biogeographic differences in shoot elongation pattern among European Scots Pine populations / J. Oleksyn, P. B. Reich, M. J. Tjoelker, W. Chalupka // *Forest Ecology and Management*. – 2001. – V. 148. – P. 207–220.
- Schoettle, A.W. Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird-dispersed pine, across a range of elevations / A. W. Schoettle, S. G. Rochelle // *American Journal of Botany*. – 2000. – V. 87. – P. 1797–1806.
- Takahashi, K. Shoot Growth Chronology of Alpine Dwarf Pine (*Pinus pumila*) in Relation of Shoot Size and Climatic Conditions: A Reassessment / K. Takahashi // *Polar Biosci.* – 2006. – Vol. 19. – P. 123–132.
- Vorobjev, V.N. Method of retrospective study of seminiference dynamics in Pinaceae / V.N. Vorobjev, S.N. Goroshkevich, D.A. Savchuk // *Proc. Of international workshop on sub-alpine stone pines and their environment: the*
- Wada, N. Climate Change and Shoot Elongation of Alpine Dwarf Pine (*Pinus pumila* Regel.): Comparisons between Six Japanese Mountains / N. Wada, K. Watanuki, K. Narita, S. Suzuki, G. Kudo, A. Kume // *Phyton (Austria)*. – 2005. – Vol. 45, №4. – P. 253–256.
-

Поступила в редакцию 23 октября 2009 г.
Принята к печати 25 февраля 2010 г.