

УДК 581.4/143.4:582.475.4:630*161.4/181.62/65

СТРУКТУРА КРОНЫ ВЕГЕТАТИВНОГО ПОТОМСТВА МОЛОДЫХ И ЗРЕЛЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ КЕДРОВОЙ СИБИРСКОЙ

С. Н. Велисевич, А. В. Попов, С. Н. Горошкевич

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3

E-mail: velisevich@imces.ru, tomskceltic@gmail.com, gorosh@imces.ru

Поступила в редакцию 27.04.2018 г.

На примере 25-летнего потомства молодых и зрелых генеративных деревьев сосны кедровой сибирской *Pinus sibirica* Du Tour из припоселковых кедровников юга Западной Сибири, привитых на молодой подвой, изучали влияние возраста маточника на вегетативную и генеративную структуру кроны привоев и оценивали степень эпигенетического наследования возраст-специфических черт морфогенеза. Анализ результатов показал, что различия между привоями молодых и зрелых деревьев по генеративной структуре кроны выражены на порядок меньше, чем по вегетативной. Онтогенетически более старые привои зрелых деревьев при меньших размерах кроны превосходили привои молодых деревьев по эффективности генеративных процессов в пересчете на единицу объема кроны. По уровню роста, который оценивали по размерам ствола и кроны, они, напротив, существенно уступали привоям молодых деревьев. Наиболее интересным результатом является значительное различие между двумя группами деревьев по характеру ветвления. Привои молодых деревьев ветвились за счет осей старших порядков, сформированных преимущественно из почек регулярного возобновления, за счет чего существенно возрастало суммарное число побегов в кроне, а вследствие этого в 3 раза увеличивалась ее плотность. У привоев зрелых деревьев существенно возрастала доля латентных почек, а ветвление осуществлялось в основном за счет осей первого и второго порядков ветвления, вследствие чего кроны привоев зрелых деревьев визуально походили на отдельно взятые ветви из верхних частей кроны онтогенетически старых деревьев. На основании полученных результатов высказано предположение, что в вегетативном потомстве деревьев различного онтогенетического состояния эпигенетически наследуется прежде всего ростовой потенциал. Качественные преобразования в морфогенезе, к числу которых относится и половая репродукция, следует рассматривать как явления второго порядка, как маркеры эпигенетического наследования ростового потенциала.

Ключевые слова: кедр сибирский, возраст, вегетативное размножение, рост, репродукция, Томская область, Россия.

DOI: 10.15372/SJFS20180606

ВВЕДЕНИЕ

Вегетативное размножение древесных растений на основе клонирования генотипов является давней и широко распространенной мировой практикой. Древнейшие записи уже говорят о прививках как об известном приеме в садоводстве, однако первые попытки научного объяснения сущности совершающихся при этом явлений были сделаны лишь в XVIII в. Обобщение огромного экспериментального материала по изменчивости привитых растений изложе-

но в книге Ч. Дарвина «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» (1941), но большинство опытов с привитыми растениями было ориентировано на получение межвидовых химер. Возрастному аспекту уделялось значительно меньше внимания, и лишь с появлением работ И. В. Мичурина (1929) началось целенаправленное изучение влияния возраста материнского растения на развитие его вегетативного потомства. Многочисленные опыты с плодовыми деревьями показали, что прививкой черенка с плодоносящего дерева на молодой подвой

можно значительно ускорить начало половой репродукции. В тот период, когда еще не было известно об «эпигенетической памяти» у растений, И. В. Мичуриным (1929) был сделан очень важный вывод о том, что вновь приобретенные признаки могут наследоваться.

У лесных древесных растений интерес к вопросу сохранения возраст-специфических черт материнского растения при вегетативном размножении возник в середине XX в. – в период расцвета клонального лесоводства (Kleinschmit et al., 1993; Плантационное лесоводство, 2007 и др.). Многочисленные опыты по созданию клоновых плантаций быстрорастущих видов хвойных в СССР, России (Северова, 1968; Колегова, 1977; Пааль, 1981; Роне, 1990; Долголиков, Попивший, 1992; Ненюхин, 1997; Тараканов и др., 2001; Титов, 2004 и др.) и за рубежом (Greenwood, Hutchinson, 1993; Menzies et al., 2000; Aimers-Halliday et al., 2003 и др.) показали, что использование прививочного материала с онтогенетически зрелых деревьев-доноров не позволяет получить вегетативное потомство с высоким уровнем роста. Поэтому сейчас в селекциях на скорость роста используются молодые маточники (Menzies et al., 2004; Wendling et al., 2014 и др.). Известно также, что при прививке в крону молодых неплодоносящих деревьев черенков онтогенетически зрелых деревьев у последних сохраняется способность к формированию генеративных органов (Greenwood et al., 2010).

Постепенное накопление сведений о способности отделенных частей растений сохранять память о «ростовых привычках», свойственных материнским растениям, стало причиной изучения механизмов, лежащих в основе этих явлений. На сегодняшний день известно, что многие биохимические процессы, морфогенез, рост и половая репродукция зависят от соотношения физиологических и эпигенетических факторов (Greenwood et al., 2010; Day, Greenwood, 2011), но разграничить их влияние на конкретные процессы и признаки довольно сложно. Особенно это касается репродуктивного периода онтогенеза у древесных видов с продолжительным жизненным циклом, на протяжении которого рост и репродукция происходят параллельно. Обычно для решения таких задач исследователи методом прививки черенка со зрелого дерева на молодой сеянец переносят ткани привоя с известным состоянием генома в новые условия корнеобеспеченности. Сохранение возраст-специфических признаков (простых или комплексных) в этом

случае свидетельствует об их эпигенетической памяти, т. е. зависимости от необратимых изменений в экспрессии генов, а изменение признаков под влиянием новой физиологической среды (гормонального статуса молодого подвоя) – об их зависимости от этой среды: напрямую или через обратимые изменения в экспрессии генов.

Сосна кедровая сибирская (кедр сибирский), как орехоплодный и при этом медленнорастущий вид, привлекал внимание исследователей прежде всего с точки зрения раннего получения урожая семян, поэтому основные подходы при его клонировании связаны с плюсовой селекцией и использованием в качестве подвоя сосны обыкновенной (Храмова, 1962, 1974; Северова, 1968; Колегова, 1973, 1974; Кузнецова, 2007; Матвеева и др., 2016 и др.). Как правило, маточниками служили зрелые генеративные деревья, что позволяло получить первый урожай через несколько лет после прививки (Яблоков, 1960; Титов, 2007 и др.). Однако при изучении этих клоновых культур основное внимание уделялось индивидуальной и географической изменчивости. Влияние возраста маточника на характер развития привоев у кедра сибирского на данный момент не изучено.

Цель данной работы – на примере 25-летнего вегетативного потомства молодых и зрелых генеративных деревьев кедра сибирского, привитых на однородный молодой подвой, исследовать влияние возраста маточника на вегетативную и генеративную структуру кроны привоев и оценить степень эпигенетического наследования возраст-специфических признаков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Черенки для прививок собраны с деревьев кедра сибирского в двух районах, расположенных в радиусе 20 км от г. Томска (зона подтайги Западной Сибири). Первый район – с. Нижне-Сеченово, припоселковый кедровник разнотравный, III класса бонитета, полнотой 0.6. В нем с 1990 г. ведется ежегодный учет плодоношения. Почвы серые лесные. Средняя высота деревьев на момент сбора черенков составила 24.5 м, средний диаметр ствола – 66 см. Несмотря на относительно небольшой возраст деревьев кедра – 180–220 лет, насаждение характеризуется возрастной деградацией, что проявляется в явном снижении роста и массовом поражении стволовой гнилью.

Второй район сбора черенков – с. Некрасово, производственные культуры кедра сибирского

го из местных семян. Почвы серые лесные. Деревья размещены в рядах на расстоянии 0.75 м друг от друга, с шириной междурядий 3 м. На момент сбора черенков их возраст составил 29 лет, средняя высота 10.5 м, средний диаметр ствола 17 см. Около 4 % деревьев насаждения вступили в плодоношение, именно с них собраны черенки.

Обе группы деревьев формально находятся на репродуктивном этапе развития, но при этом значительно дистанцированы друг от друга по «шкале» онтогенеза.

Весной 1992 г. черенки привиты на пятилетние подвой кедр, размещенные на участке клонового архива научного стационара «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (30 км южнее Томска). Подвой выращены в полиэтиленовых контейнерах из семян кедра сибирского местного происхождения. В год прививки деревья высажены в почву на постоянное место с шириной междурядий 4 м и расстоянием в рядах 3 м.

Для анализа вегетативной и генеративной структуры кроны в каждой мутовке ствола выбирали одну среднюю скелетную ветвь, на которой подсчитывали общее число побегов, отдельно учитывали побеги с микро- и макростробилами. Полученные значения признаков умножались на число эквивалентов таких скелетных ветвей в мутовке ствола, чтобы определить суммарное количество побегов в каждой мутовке, а затем и во всей кроне. Измеряли длину генеративных ярусов вдоль по стволу.

На женских побегах учитывали число однолетних шишек (озими) текущего года. Количество первичных (из обычных почек возоб-

новления) и вторичных (из латентных почек) элементов кроны подсчитывали на спиленных модельных ветвях в 5, 10 и 15-й мутовках.

Измерение доли просветов на вертикальной проекции кроны проводили при помощи программного обеспечения AutoCAD 2014 (Autodesk..., 2014) путем обрисовки общего контура кроны дерева и последующей обрисовки просветов замкнутыми контурами. Далее производили заливку внутреннего контура кроны дерева и при помощи встроенной функции подсчета площадей вычисляли площадь просветов относительно общей площади вертикальной проекции кроны.

При расчетах вариационным рядом служила вся совокупность деревьев каждой возрастной группы: 26 шт. молодых и 32 шт. зрелых генеративных дерева. Статистические различия между выборками оценивали с помощью модуля ANOVA. Статистическая обработка проведена с помощью программы Statistica 6.0 (2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных результатов показал, что привои деревьев различного онтогенетического состояния существенно различались по развитию ствола и кроны (табл. 1).

Из привитых черенков молодых деревьев-доноров сформировались высокие деревья со сбежистыми стволами, протяженной и широкой кроной, крупными ежегодными приростами в высоту и по диаметру. Их кроны большего размера превосходили зрелые деревья по числу побегов на единицу объема. Вегетативное потомство зрелых генеративных деревьев значительно

Таблица 1. Вегетативная структура кроны

Признак	Привои деревьев	
	молодых	зрелых
Высота дерева, м	7.7 ± 0.4* (lim 5.4–9.8)	5.6 ± 0.1 (lim 4.4–7.4)
Диаметр ствола, см	19.1 ± 1.0* (lim 12.1–22.1)	11.1 ± 0.4 (lim 7.7–17.2)
Отношение высоты к диаметру	40.9 ± 1.6* (lim 34.3–53.0)	51.7 ± 2.3 (lim 39.7–59.2)
Протяженность кроны, м	7.5 ± 0.5* (lim 5.3–9.8)	5.6 ± 0.2 (lim 4.8–6.6)
Диаметр кроны, м	4.5 ± 0.3* (lim 2.8–5.4)	3.2 ± 0.2 (lim 1.9–4.6)
Число побегов в кроне, шт.	5428 ± 55.2* (lim 4923–6000)	2297 ± 39.1 (lim 1524–3339)
Число побегов на единицу длины ствола, шт./м	712 ± 47.1* (lim 645–781)	370 ± 56.7 (lim 257–525)
Доля просветов на вертикальной проекции кроны, %	11.6 ± 5.3* (lim 2–17.6)	38.8 ± 9.8 (lim 18.6–55.3)

Примечание. Приведены средние значения ± ошибка среднего; * – различия между возрастными вариантами достоверны при $p = 0.05$.

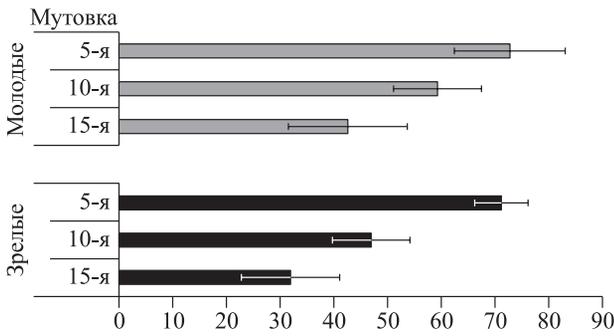


Рис. 1. Соотношение длины ствола и длины боковой ветви, %. Интервалами обозначена ошибка среднего значения.

ниже по высоте, с более тонкими стволами и небольшими по размеру кронами. По количеству ветвей на единицу длины ствола, которая характеризует «ветвистость» кроны, молодые деревья почти вдвое превосходили зрелые.

Результаты инструментального анализа ажурности и формы кроны показали, что у молодых деревьев она существенно плотнее, относительно цельная и с небольшими просветами. У зрелых деревьев крона более рыхлая, с явными признаками дезинтеграции и обособления отдельных крупных скелетных ветвей в верхней части. Это придает ей характерную для возрастного состояния канделябровидную форму вершины. Доля просветов в этой группе увеличивается более чем в 3 раза.

Уровень апикального доминирования оценивали по соотношению длины ствола к длине боковой ветви в трех мутовках ствола (рис. 1).

Наблюдаемое сокращение длины боковых ветвей у обеих групп деревьев по направлению к основанию кроны мы связываем с постепенным снижением освещенности нижних ветвей. Однако средний уровень апикального доминирования был на 8.2 % больше у зрелых привоев, нежели у молодых, поскольку ветви у последних были длиннее. Визуально кроны зрелых привоев похожи на отдельно взятые ветви из верхней части кроны онтогенетически старого дерева с длинными приростами оси первого и короткими второго порядка.

В структуре ветвления крон молодых деревьев наблюдается большее разнообразие по порядкам ветвления (рис. 2).

Максимальное участие в ее сложении принимают ветви второго и третьего порядков, что играет значительную роль в увеличении плотности кроны в этом возрасте. Крона зрелых деревьев менее разнообразна по участию ветвей старших порядков ветвления. Существенно пре-

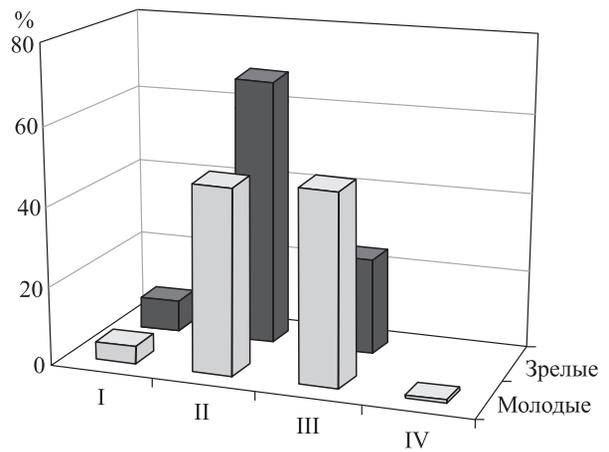


Рис. 2. Соотношение по порядкам ветвления деревьев различного онтогенетического состояния. По горизонтальной оси – порядки ветвления, по вертикальной – доля побегов различных порядков ветвления, %.

обладают оси второго порядка, относительно высока доля скелетных ветвей первого порядка. Доля осей третьего порядка у них существенно меньше, чем у молодых деревьев. Такой характер распределения способствует формированию ажурной кроны у зрелых деревьев.

Специфическим для кедра сибирского признаком возрастных изменений в вегетативной структуре кроны является изменение соотношения первичных (из почек регулярного возобновления) и вторичных (из латентных почек) элементов. Для этого древесного вида весьма характерно формирование мощной вторичной кроны на поздних этапах онтогенеза (Скороходов, 1992), поэтому постепенное увеличение доли вторичных ветвей рассматривается как характерный возрастной симптом онтогенетической зрелости (Горошкевич, Велисевич, 1996). Чтобы определить роль первичных и вторичных элементов в сложении систем ветвления, рассчитали их долю на единицу длины побега на модельных ветвях из 5, 10 и 15-й мутовок каждого дерева. Анализ полученных результатов показал, что привои молодых деревьев ветвились преимущественно за счет почек регулярного возобновления, роль латентных почек была несущественной (табл. 2).

У вегетативного потомства зрелых деревьев доля латентных почек в 2 раза и более превышала долю почек регулярного возобновления. Возрастные различия в генеративной структуре кроны в отличие от признаков вегетативного развития оказались менее выраженными. По всем приведенным показателям не обнаружено существенных различий между возрастными

Таблица 2. Доля почек различного происхождения на 10 см длины побега у привоев различного онтогенетического состояния

Признак	Привои деревьев	
	молодых	зрелых
Доля почек, %:		
регулярного возобновления	1.1 ± 0.12 (lim 0.4–1.7)	0.91 ± 0.26 (lim 0.3–1.5)
латентных	0.54 ± 0.12* (lim 0.2–1.2)	1.37 ± 0.32 (lim 0.5–2.1)

Примечание. Расшифровку значений см. в табл. 1.

Таблица 3. Генеративная структура кроны деревьев различного онтогенетического состояния

Признак	Привои деревьев	
	молодых	зрелых
Доля женского яруса от длины кроны, %	63.6 ± 11.2 (lim 41–77)	64.9 ± 7.2 (lim 53–78)
Доля мужского яруса от длины кроны, %	67.7 ± 10.9 (lim 46–79)	55.6 ± 9.4 (lim 39–71)
Доля женских побегов от числа всех побегов кроны, %	1.1 ± 0.2 (lim 0.9–1.6)	2.0 ± 0.6 (lim 1.0–3.0)
Доля мужских побегов от числа всех побегов кроны, %	29.9 ± 8.8 (lim 12.5–40.4)	35.8 ± 13.6 (lim 13.6–60.3)
Число шишек на площадь проекции кроны, шт.	2.2 ± 0.65 (lim 0.4–6.7)	2.4 ± 0.36 (lim 0.9–4.2)

Примечание. Расшифровку значений см. в табл. 1.

группами (табл. 3). Тем не менее зрелые деревья превосходили молодые по протяженности женского генеративного яруса, по концентрации женских и мужских побегов в кроне и по количеству шишек в пересчете на площадь проекции кроны. Меньшая протяженность мужского генеративного яруса кроны у онтогенетически более зрелых деревьев является следствием общего уменьшения размеров их кроны.

Эти результаты свидетельствуют о том, что у зрелых деревьев генеративные процессы протекают с большей эффективностью на единицу

объема кроны. Об этом же свидетельствует и характер корреляционных связей между наиболее важными показателями вегетативного и генеративного развития кроны (рис. 3).

У зрелых деревьев ростовые процессы связаны с количеством шишек и генеративных побегов в кроне слабо, тогда как у молодых, напротив, активный рост отрицательно влияет на генеративную функцию. Чем больше площадь горизонтальной проекции кроны, тем больше генеративных побегов у молодых деревьев, но меньше закладывается шишек. Разнонаправлен-

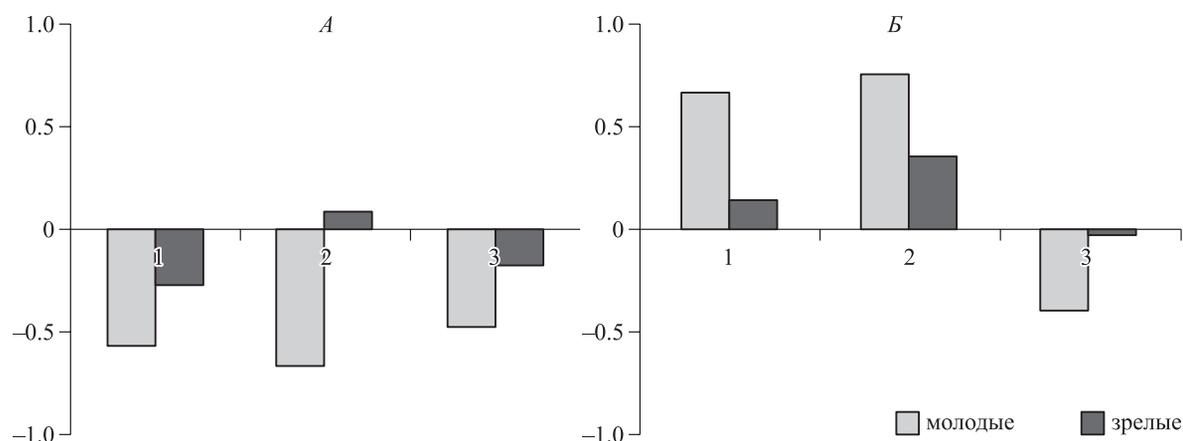


Рис. 3. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмэна между признаками вегетативного и генеративного развития кроны: А – среднегодовой прирост ствола; Б – площадь горизонтальной проекции кроны; количество: 1 – женских побегов; 2 – мужских побегов; 3 – шишек.

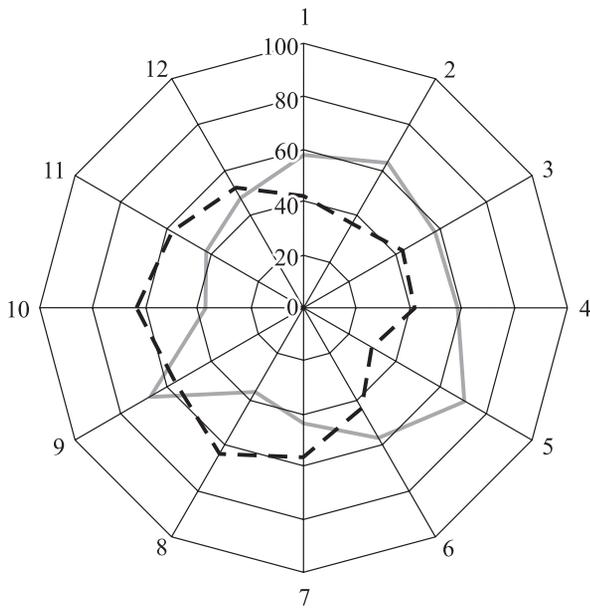


Рис. 4. Структура кроны молодых (сплошная серая линия) и зрелых (пунктирная черная линия) деревьев по признакам вегетативного и генеративного развития. Цифрами обозначены номера признаков: 1 – высота ствола; 2 – диаметр ствола; 3 – длина кроны; 4 – диаметр кроны; 5 – число побегов в кроне; доля: 6 – ауксибластов; 7 – латентных почек; 8 – женского яруса; 9 – мужского яруса; 10 – женских побегов; 11 – мужских побегов; 12 – число шишек на площадь проекции кроны.

ность морфогенеза кроны у деревьев с разным возрастом вступления в половую репродукцию показана на рис. 4.

Более высокие значения признаков, по которым можно судить об уровне вегетативного развития в целом (признаки 1–7), имеют молодые деревья. По признакам генеративного развития кроны (признаки 7–12) более высокие значения имеют зрелые деревья.

Анализ научной литературы показывает, что целью многочисленных экспериментов, основанных на клоновых подходах, является поиск возраст-специфических морфологических признаков, имеющих устойчивое наследование при перемещении растительного материала в новые физиологические условия. Однако результаты этих исследований свидетельствуют о сложности разграничения эпигенетического и макрофизиологического факторов онтогенеза, а зачастую и о комплексном его контроле (Day, Greenwood, 2011).

С одной стороны, есть доказательства того, что онтогенетический возраст маточника влияет на развитие его вегетативного потомства, демонстрируя, таким образом, сохранение эпи-

генетической памяти. На примере сосны ладанной *Pinus taeda* L. (Greenwood, 1984), сосны лучистой *Pinus radiata* D. Don (Bolstad, Libby, 1982), лиственницы американской *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch (Greenwood et al., 1989), псевдотсуги Мензиса *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Ritchy, Keeley, 1994), сосны Эллиота *Pinus elliottii* Engelm. (Parker et al., 1995), ели красной *Picea rubens* Sarg. (Greenwood et al., 2010) и сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (Долголиков, 1970; Пихельгас, 1973) показано, что характер ветвления и способность к половой репродукции практически целиком зависели от внутреннего эпигенетического регулирования.

Другие исследователи считают, что истинное старение лежит не на клеточном уровне, а является свойством системного уровня, т. е. оно проявляется в меристеме под воздействием макрофизиологических факторов. К примеру, однолетние семена сосны ладанной (Schmidting, Greenwood, 1993), привитые в крону взрослого дерева, давали женские и мужские стробилы уже через 3–5 лет, и их количество было в 20 раз больше, чем у пятилетних интактных деревьев на плантации. Аналогичные данные получены по лиственнице сибирской *Larix sibirica* Ledeb. (Авров, 1981), ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. и пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. (Проказин, 1973). На основании этого высказано предположение, что способность к половой репродукции в большей мере зависит от физиологического статуса подвоя. При прививке разновозрастных черенков ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L., клена белого *Acer pseudoplatanus* L., сосны обыкновенной (Mencuccini et al., 2005), псевдотсуги Мензиса (Bond et al., 2007) и ели сибирской (Проказин, 1973; Долголиков, 1984) на молодой подвой скорость роста стала одинаковой у черенков разного возрастного состояния, хотя у материнских деревьев она резко уменьшалась по мере увеличения их абсолютного возраста, т. е. возраст-специфические черты морфогенеза на системном уровне вернулись к ювенильному состоянию, что выразилось в одинаковом размере растений. С одной стороны, эти результаты ставят под сомнение необратимость изменений физиологической активности, которые запускаются экспрессией генов внутри клеток меристемы в процессе их возрастного развития. С другой стороны, данные выводы были сделаны через несколько лет после прививки, и, возможно, по этой причине не учли кратковременный эффект реювенилизации.

Усложняет познание сути механизмов, движущих онтогенезом, и тот факт, что одни и те же признаки (простые или комплексные) могут быть отнесены к эпигенетически стабильным или лабильным в зависимости от возраста экспериментальных объектов или от их видовой принадлежности, которая определяет различия в скорости онтогенеза и выраженности топофизиса. Например, большинство исследователей сходится во мнении, что особенности структуры листового аппарата (Greenwood et al., 1989; Hutchison et al., 1990 и др.) и характер ветвления (Greenwood et al., 1989, 2010; Schmidting, Greenwood, 1993; Ritchy, Keeley, 1994 и др.) проявляют устойчивое эпигенетическое наследование. Способность к половой репродукции зависит как от возраста маточника (Mirov, 1951; Barnes, Bingham, 1963; McDaniel, Einert, 1976; Greenwood, Gladstone, 1978; Greenwood et al., 2010 и др.), так и от физиологического статуса подвоя (Авров, 1973; Проказин, 1973; Mencuccini et al., 2005; Bond et al., 2007 и др.). Характер апикального доминирования имеет комплексную природу регулирования (Greenwood et al., 2010). Все эти факты говорят о том, что проблема регуляции онтогенеза древесных видов весьма далека от разрешения и находится на этапе накопления информации.

Особенности роста и семеношения прививок кедрового сибирского в большинстве случаев изучали на примере географических культур (Храмова, 1962, 1974; Колегова, 1973, 1977; Кузнецова, 2007 и др.), реже – орехоплодных плантаций (Титов, 2007). Маточниками при этом служили онтогенетически зрелые деревья. Их возраст, судя по публикациям, не всегда известен, поскольку не ставилась цель оценить влияние возраста деревьев-доноров на развитие их вегетативного потомства. Тем не менее они дают общее представление о способности кедрового к половой репродукции в течение первых лет после прививки.

Из опытов по интродукции этого вида за пределами ареала известно, что черенки, привитые на сосну обыкновенную, начинают семеношение на второй-четвертый год после прививки (Рябчинская, Рябчинский, 1958; Северова, 1958, 1968; Алимбек, 1965; Камалтинов, 1965 и др.). Если черенки собраны с дерева, не вступившего в половую репродукцию, цветение у привоев начинается гораздо позже (Вересин, Улюкина, 1970). Аналогичные сведения приводят Н. Ф. Храмова (1974) по прививкам кедрового на сосне и Е. В. Титов (2007) по прививкам на кедровом подвое в пределах ареала.

Другие опыты не подтвердили раннее семеношение у прививок. По данным А. В. Хохрина (1966), привитые мужские и женские побеги в течение 10 лет функционировали как ростовые. По наблюдениям Н. Ф. Колеговой (1973, 1977) у пятилетних прививок кедрового на сосне не отмечено случаев женского цветения, хотя мужские стробилы формировались. Отсутствие семеношения у прививок кедрового на сосне в Красноярской лесостепи А. И. Ирошников с соавт. (1971) объясняют обильным приростом органической массы, которая тормозит закладку генеративных почек. Н. Ф. Храмова (1974), анализируя особенности развития черенков столетних деревьев кедрового на пяти-шестилетних подвоях сосны обыкновенной, отмечает, что усиленный рост и ветвление в первое десятилетие после прививки находятся в антагонизме с семеношением.

Отсутствие единого мнения по поводу наследования способности к половой репродукции у привоев зрелых деревьев кедрового на молодом подвое, по нашему мнению, следует рассматривать как свидетельство комплексной регуляции этого сложного процесса. С одной стороны, привои зрелых деревьев вступают в половую репродукцию гораздо раньше молодых. С другой стороны, явно прослеживается эффект реювенилизации, сопровождающийся усилением роста привоев и ослаблением или прекращением семеношения.

По формированию вегетативной структуры кроны кедрового сибирского литературные данные весьма ограничены, особенно в отношении влияния возраста маточника на развитие привоев. Мы можем сослаться лишь на одну публикацию Е. В. Титова (2006), в которой обсуждается опыт создания плантаций на получение кедровой древесины с использованием быстрорастущих гетерозисных гибридов. В ней обращается внимание на устойчивое наследование скорости роста и характера ветвления у привоев быстрорастущих гибридов, а в качестве наиболее характерной особенности рассматривается слабое развитие боковых ветвей на фоне преобладающего роста терминального побега.

Анализ результатов, полученных в ходе настоящего исследования, показал, что различия между молодыми и зрелыми деревьями по генеративной структуре кроны выражены на порядок меньше, чем по вегетативной структуре. Онтогенетически зрелые деревья при меньших размерах кроны превосходили молодые по эффективности генеративных процессов в пересчете на единицу объема кроны. По уровню ро-

ста, который мы оценивали по размерам ствола и кроны, они, напротив, существенно уступали молодым деревьям. Однако наиболее интересным результатом, на наш взгляд, являются различия между двумя группами деревьев по характеру ветвления, причем это проявляется на различных уровнях организации кроны. У молодых деревьев более активное участие в формировании систем ветвления принимали ветви старших порядков, за счет чего существенно возрастало суммарное число побегов в кроне, а вследствие этого в 3 раза увеличивалась плотность кроны. Наши результаты в целом согласуются со сделанными ранее выводами о том, что характер ветвления, вероятнее всего, обусловлен эпигенетически (Greenwood et al., 1989, 2010; Schmidting, Greenwood, 1993; Ritchy, Keeley, 1994 и др.).

Весьма неожиданными оказались возрастные различия по уровню апикального доминирования. Считается, что преобладание роста ствола над ростом ветвей является неотъемлемой чертой морфогенеза молодых деревьев на прегенеративном этапе онтогенеза. Это вполне логично объясняется жизненной стратегией лесных древесных видов, которые должны занять место в верхнем пологе насаждения до наступления половой репродукции. В данном случае мы наблюдаем пример «сверхдоминирования» у зрелых деревьев, и этот результат свидетельствует о том, что сложные «морфологические блоки», которые проявляются в характере соподчинения осей различного ранга, представляют собой итог комплексного регулирования со стороны эпигенетических и физиологических факторов.

Важным результатом является увеличение доли латентных почек в структуре систем ветвления у онтогенетически зрелых привоев. Известно, что у многих видов вторичные системы ветвления из латентных почек формируются по мере старения дерева, в процессе регенерации кроны после ее повреждения или, наоборот, после резкого улучшения условий освещенности в распадающихся насаждениях (Ляшенко, 1964; Ishii, 2011 и др.). Однако кроны исследованных нами деревьев обеих возрастных групп не повреждены и развивались в одинаковых условиях. Это позволяет предположить, что формирование вторичной кроны на поздних этапах онтогенеза зависит не столько от изменения внешних условий, сколько от реально происходящих эпигенетических изменений, связанных со старением древесного организма.

Как согласуются наши результаты с имеющимися на данный момент представлениями в прикладной и фундаментальной биологии? В прикладной биологии еще со времен И. В. Мичурина (1929) известно, что прививка зрелого черенка в крону молодого подвоя дает раннее и обильное плодоношение. В фундаментальной науке общепринятая теория онтогенеза основывается на идее появления, усиления и исчезновения способности к половой репродукции, что проявляется в последовательной смене виргинильного, генеративного и сенильного этапов, т. е. в ходе онтогенеза рост изменяется в основном по макрофизиологическим причинам (Казарян, 1969). Связано это с изменением корнелистовой функциональной корреляции, которая постепенно усиливается по мере взросления молодого дерева и увеличения его вегетативной мощности. Каждому уровню этой вегетативной мощности соответствует новое качественное состояние морфогенеза: включаются или выключаются гены, ответственные за эти качественно новые явления. Предполагается, что в этом и состоит сущность онтогенеза, поэтому любая из существующих периодизаций онтогенеза основывается на качественных новообразованиях в морфогенезе.

Судя по нашим результатам, последовательная смена этапов онтогенеза, как процесса реализации генетической программы развития, характеризуется не качественными преобразованиями в морфогенезе, а ростовым потенциалом – увеличением и убыванием вегетативной мощности. Поэтому в вегетативном потомстве эпигенетически наследуется именно ростовой потенциал. Качественные же преобразования в морфогенезе, включая половую репродукцию, – всего лишь маркеры этого процесса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У 25-летних привоев молодых и зрелых генеративных деревьев наиболее существенные различия наблюдаются в вегетативной структуре кроны и, по-видимому, в значительной мере зависят от эпигенетического фактора регуляции онтогенеза. Возрастные особенности вегетативного морфогенеза проявляются на различных уровнях организации кроны: в соотношении количества латентных почек и почек регулярного возобновления, в структуре систем ветвления, в соотношении осей различного порядка ветвления, в характере апикального доминирования, в результате чего у привоев со временем фор-

мируются кроны, похожие на фрагменты крон маточных деревьев. Возрастные различия в генеративной структуре кроны привоев выражены гораздо меньше, поэтому мы полагаем, что в вегетативном потомстве эпигенетически наследуется прежде всего ростовой потенциал. Качественные преобразования в морфогенезе, к числу которых относится и половая репродукция, следует рассматривать как маркеры эпигенетического наследования ростового потенциала и явления второго порядка.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 18-16-00058).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авров Ф. Д.* Вступление в репродуктивную фазу привоев лиственниц в условиях Средней Сибири // Половая репродукция хвойных: мат-лы I Всесоюз. симп., 16–20 апреля 1973 г., Новосибирск. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. С. 151–153.
- Авров Ф. Д.* Биологические основы формирования прививочных плантаций лиственницы в Южной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Воронеж: Воронеж. лесотех. ин-т, 1981. 17 с.
- Алимбек Б. М.* Опыт разведения кедра прививками // Вопросы состояния и развития лесного хозяйства в Марийской АССР. Йошкар-Ола: Поволжск. лесотех. ин-т, 1965. № 57. Вып. 2. С. 85–103.
- Вересин М. М., Улюкина М. И.* Создание семенных прививочных плантаций кедра сибирского на сосну в условиях лесостепи // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 476–482.
- Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н.* Структура и развитие элементов вторичной кроны кедра сибирского // Онтогенез. 1996. Т. 27. № 1. С. 53–61.
- Дарвин Ч.* Изменение животных и растений в домашнем состоянии. Пер. П. П. Сушкина и Ф. Н. Крашенинникова / Под ред. К. А. Тимирязева. Вновь пересмотренный проф. Ф. Н. Крашенинниковым и проф. С. Н. Боголюбским. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1941. 619 с.
- Долголиков В. И.* О репродуктивных способностях молодых прививок сосны и ели // Лесная генетика, селекция и семеноводство: сб. науч. ст. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 225–231.
- Долголиков В. И.* Семенное потомство быстрорастущих деревьев хвойных пород // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги: сб. ст. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. С. 55–60.
- Долголиков В. И., Поповицкий И. И.* Положительные стороны и недостатки клоновой селекции ели // Лесоведение. 1992. № 2. С. 11–18.
- Ирошников А. И., Авров В. Д., Колегова Н. Ф.* Географические семенные прививочные плантации хвойных пород в Сибири // Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. Мат-лы 1-й Забайкальск. конф. по лесн. хоз-ву. Вып. 54. Чита, 1971. С. 84–97.
- Казарян В. О.* Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 312 с.
- Камалтинов Г. Ш.* Сравнительное изучение пыльцы привитых и маточных кедров // Тр. Поволжск. лесотех. ин-та. 1965. № 57. Вып. 12. С. 83–91.
- Колегова Н. Ф.* Плодоношение сосны обыкновенной и кедра сибирского на прививочной плантации в Красноярской лесостепи // Половая репродукция хвойных: мат-лы I Всесоюз. симп. Т. 2. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. С. 122–124.
- Колегова Н. Ф.* Семенные прививочные плантации // Лесн. хоз-во. 1974. № 11. С. 50–52.
- Колегова Н. Ф.* Географические прививочные плантации сосны и кедра в Красноярской лесостепи // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. С. 154–166.
- Кузнецова Г. В.* Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 217–224.
- Ляшенко Н. И.* Биология спящих почек. М.; Л.: Наука, 1964. 88 с.
- Матвеева Р. Н., Буторова О. Ф., Щерба Ю. Е.* Семенное и вегетативное размножение отобраных деревьев сосны кедровой сибирской. Красноярск: СибГТУ, 2016. 206 с.
- Мичурин И. В.* Итоги полувексовых работ по выведению новых сортов плодовых растений. М.: Новая деревня, 1929. 160 с.
- Ненюхин В. Н.* Рост и плодоношение клонов сосны на плантации первого порядка // Лесн. хоз-во. 1997. № 2. С. 36–38.
- Пааль Х. П.* Отбор клонов сосны по интенсивности роста // Разработка основ систем селекции древесных пород: тез. докл. совещ., 22–25 сент. 1981 г., Рига. Ч. 1. Рига: Зинатне, 1981. С. 101–103.
- Пихельгас Э. И.* Качество семян и рост культур сосны обыкновенной в зависимости от окраски семян // ИВУЗ. Лесн. журн. 1973. № 1. С. 24–27.
- Плантационное лесоводство / Под общ. ред. И. В. Шутова. СПб.: Изд-во Политех. ун-та, 2007. 366 с.
- Проказин Е. П.* Урожайность лесных деревьев: эколого-биологические предпосылки и возможности регулирования // Половая репродукция хвойных: мат-лы I Всесоюз. симп., 16–20 апреля 1973 г. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. С. 31–42.
- Роне В. М.* Клоновое лесоводство // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига: Зинатне, 1990. С. 22–36.
- Рябчинская В. В., Рябчинский А. В.* Итоги работ по прививкам кедра // Сб. тр. по лесн. хоз-ву. Вып. 3. Башкир. лесн. опыт. ст. ВНИИЛМ. Уфа, 1958. С. 183–205.
- Северова А. И.* Вегетативное размножение хвойных древесных пород. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Гослесбуиздат, 1958. 143 с.

- Северова А. И. Семеношение прививок хвойных пород // Лесн. хоз-во. 1968. № 2. С. 58–61.
- Скорородов С. Н. Некоторые экологические аспекты формирования крон кедра сибирского // Проблемы кедра. Экология кедровых лесов. Вып. 5. Томск: ИЭПК СО РАН, 1992. С. 131–137.
- Тараканов В. В., Демиденко В. П., Ишутин Я. Н., Бушков Н. Т. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 2001. 230 с.
- Титов Е. В. Плантационное выращивание кедровых сосен: учеб. пособ. Воронеж: Воронеж. гос. лесотехн. акад., 2004. 165 с.
- Титов Е. В. Гибридизация кедра сибирского. Воронеж: Воронеж. гос. лесотех. акад., 2006. 128 с.
- Титов Е. В. Кедр – царь сибирской тайги. М.: Колос, 2007. 152 с.
- Хохрин А. В. Культура кедра сибирского *Pinus sibirica* (Rupr.) Maug на Среднем Урале: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск: Урал. лесотех. ин-т, 1966. 23 с.
- Храмова Н. Ф. Прививка кедр на сосне в Новосибирской области // Лесн. хоз-во. 1962. № 12. С. 18–20.
- Храмова Н. Ф. Плодоношение кедр сибирского в прививках // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1974. С. 105–115.
- Яблоков А. С. О задачах и методах селекции и семеноводства кедр // Проблемы кедр. Тр. по лесн. хоз-ву Сибири. Вып. 6. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. С. 139–143.
- Aimers-Halliday J., Menzies M. I., Faulds T., Holden D. G., Low C. B., Dibley M. J. Nursery systems to control maturation in *Pinus radiata* cuttings, comparing hedging and serial propagation // New Zealand J. For. Sci. 2003. V. 33. N. 2. P. 135–155.
- Autodesk AutoCAD 2014. <http://www.csoft.ru/catalog/soft/autocad/autodesk-autocad-2014.html>
- Barnes B. V., Bingham R. T. Flower induction and stimulation in western white pine. Res. Pap. INT-12. Ogden, UT: USDA For. Serv., Intermount. For. Range Exp. St., 1963. 10 p.
- Bolstad P. V., Libby W. J. Comparisons of radiata pine cuttings of hedge and tree-form origin after seven growing seasons // Silvae Genet. 1982. V. 31. Iss. 1. P. 9–13.
- Bond B. J., Czarnomski N. M., Cooper C., Day M. E., Greenwood M. S. Developmental decline in height growth in Douglas-fir // Tree Physiol. 2007. V. 27. Iss. 3. P. 441–453.
- Day M. E., Greenwood M. S. Regulation of ontogeny in temperate conifers // Size- and age-related changes in tree structure and function. Tree Physiol. V. 4. / F. C. Meinzer, B. Lachenbruch, T. E. Dawson (Eds.). Dordrecht, Netherlands: Springer, 2011. P. 91–119.
- Greenwood M. S. Phase change in loblolly pine: shoot development as a function of age // Physiol. Plant. 1984. V. 61. Iss. 3. P. 518–522.
- Greenwood M. S., Gladstone W. T. Topworking loblolly pine for precocious flowering. Weyerhaeuser Co. Tech. Rep. 042-3004/78/80. Hot Springs, AR: Weyerhaeuser Co., 1978. 8 p.
- Greenwood M. S., Hopper C. A., Hutchison K. W. Maturation in larch. I. Effect of age on shoot growth, foliar characteristics, and DNA methylation // Plant Physiol. 1989. V. 90. Iss. 2. P. 406–412.
- Greenwood M. S., Day M. E., Schatz J. Separating the effects of tree size and meristem maturation on shoot development of grafted scions of red spruce (*Picea rubens* Sarg.) // Tree Physiol. 2010. V. 30. Iss. 4. P. 459–468.
- Greenwood M. S., Hutchison K. W. Maturation as a developmental process // Clonal forestry I. Genetics and biotechnology / M. R. Ahuja, W. J. Libby (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1993. P. 14–33.
- Hutchison K. W., Sherman C. D., Weber J., Smith S. S., Singer P. B., Greenwood M. S. Maturation in larch. II. Effects of age on photosynthesis and gene expression in developing foliage // Plant Physiol. 1990. V. 94. Iss. 3. P. 1308–1315.
- Ishii H. How do changes in leaf/shoot morphology and crown architecture affect growth and physiological function of tall trees? // Size- and age-related changes in tree structure and function / F. C. Meinzer, B. Lachenbruch, T. E. Dawson (Eds.). Springer Netherlands, 2011. P. 215–232.
- Kleinschmit J., Khurana D. K., Gerhold H. D., Libby W. J. Past, present, and anticipated applications of clonal forestry // M. R. Ahuja, W. J. Libby (Eds.) Clonal Forestry II. Springer, Berlin, Heidelberg, 1993. P. 9–41.
- McDaniel A. T., Einert A. E. A new technique for budding Scots pine // Plant Propagat. 1976. V. 22. 10 p.
- Mencuccini M., Martinez-Vilalta J., Vanderklein D., Hamid H. A., Korakaki E., Lee S., Michiels B. Size-mediated ageing reduces vigour in trees // Ecol. Lett. 2005. V. 8. Iss. 11. P. 1183–1190.
- Menzies M. I., Dibley M. J., Faulds T., Aimers-Halliday J., Holden D. G. Morphological markers of physiological age for *Pinus radiata* // New Zealand J. For. Sci. 2000. V. 30. N. 3. P. 359–364.
- Menzies M. I., Faulds T., Holden D. G., Kumar S., Klomp B. K. Maturation status and genetic improvement effects on growth, form, and wood properties of *Pinus radiata* cuttings up to age 12 years // New Zealand J. For. Sci. 2004. V. 34. N. 3. P. 255–271.
- Mirov N. T. Inducing early production of pine pollen. Res. Note 80. Berkeley, CA: USDA For. Serv., Cal. For. Range Exp. St., 1951. 3 p.
- Parker S. R., White T. L., Hodge G. R., Powell G. L. Effects of rootstock genotype and scion chronological age on growth and flowering of slash pine grafts // Proc. 23rd Southern Forest Tree Improvement Conf., 20–22 June, 1995, Asheville, North Carolina / Compiled by R. J. Weir and A. V. Hatcher. Sponsored publ. No. 45 of the Southern Forest tree Improvement Committee, Asheville, NC, USA, 1995. P. 127–134.
- Ritchie G. A., Keeley J. W. Maturation in Douglas fir: I. Changes in stem, branch and foliage characteristics associated with ontogenetic aging // Tree Physiol. 1994. V. 14. Iss. 11. P. 1245–1259.

Schmidting R. C., Greenwood M. S. Increasing pollen production // Advances in pollen management / D. L. Bramlett, G. R. Askew, T. D. Blush, F. E. Bridgwater, J. B. Jett (Eds.). Agric. Handbook 698. Washington, DC: USDA For. Serv., 1993. P. 33–39.

Statistica 6.0, 2018. <http://statsoft.ru/products/Wendling I., Trueman S. J., Xavier A.> Maturation and related aspects in clonal forestry – part II: reinvigoration, rejuvenation and juvenility maintenance // New Forests. 2014. V. 45. Iss. 4. P. 473–486.

CROWN STRUCTURE OF VEGETATIVE PROGENY OF YOUNG AND MATURE GENERATIVE TREES OF THE SIBERIAN STONE PINE

S. N. Velisevich, A. V. Popov, S. N. Goroshkevich

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Prospekt Akademicheskij, 10/3, Tomsk, 634055 Russian Federation*

E-mail: velisevich@imces.ru, tomskceltic@gmail.com, gorosh@imces.ru

The study was performed on 25-year-old grafted progeny of young and mature generative trees of the Siberian stone pine *Pinus sibirica* Du Tour. The Siberian stone pine forests in the south of Western Siberia, grafted on a young tree stock, the influence of the age of the mother tree on the vegetative and generative crown structure of the grafters and the degree of epigenetic inheritance of age-specific features of morphogenesis were studied. The analysis of the results showed that the differences between the grafting of young and mature trees according to the generative structure of the crown are expressed by an order less than in the vegetative structure. Ontogenetically, older grafts of mature trees with smaller crown sizes were superior to those of young trees due to the efficiency of generative processes in terms of the unit volume of the crown. According to the level of growth, which was estimated by the size of the stem and crown, they were significantly inferior to the grafts of young trees. The most interesting result is a noticeable difference in branching between the two groups of trees. The grafts of young trees were branched in accord with older axes formed mainly from the buds of regular renewal, due to which the total number of shoots in the crown increased substantially and, as a result, its density increased threefold. The share of latent buds in the grafts of mature trees increased substantially, and branching was developing mainly due to the first and second branching axes; as a result, the crowns of the grafting of mature trees visually resembled separate branches from the upper parts of the crown of ontogenetically old trees. The results obtained imply that in the vegetative progeny of trees of a different ontogenetic state, the growth potential is primarily epigenetically inherited. Qualitative transformations in morphogenesis, including sexual reproduction, should be considered as secondary phenomena, as markers of epigenetic inheritance of growth potential.

Keywords: *Pinus sibirica* Du Tour, age, vegetative propagation, growth, reproduction, Tomsk Oblast, Russia.

How to cite: Velisevich S. N., Popov A. V., Goroshkevich S. N. Crown structure of vegetative progeny of young and mature generative trees of the Siberian stone pine // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 6: 69–79 (in Russian with English abstract). DOI: 10.15372/SJFS20180606