

УДК 634.0.416.1.:582.475.4
doi: 10.17223/19988591/28/3

С.Н. Горошкевич

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

Структура и развитие элементарного побега кедрового сибирского

Работа выполнена на средства СО РАН (базовый проект № VI.52.2.6.
и Междисциплинарный интеграционный проект № 140)

*Проанализированы собственные и литературные данные о структуре элементарного вегетативного побега кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в связи с адаптивным значением и механизмом формирования различных морфологических элементов. Наиболее характерной чертой структуры побега является ярко выраженный акропетальный градиент размера боковых органов, который проявляется только в наличии и выраженности «косевого компонента» пазушных структур. По направлению от проксимального полюса побега к дистальному стерильные катафиллы сменяются фертильными, мелкие и простые пазушные структуры – крупными и сложными. Если результаты деятельности пазушных меристем выразить неким интегральным показателем, характеризующим наличие, размер и сложность пазушных структур, то изменение этого показателя вдоль оси побега «аппроксимируется» S-образной кривой с длинной экспоненциальной и короткой логарифмической ветвями. На протяжении стерильной и большей части фертильной зоны побега этот показатель возрастает очень медленно (большинство брахибластов), затем все быстрее и быстрее (самые последние брахибласты, латентные почки), затем вновь медленно (латеральные ауксисы) и, наконец, стабилизируется у дистального полюса побега (шишки).*

Ключевые слова: *Pinus sibirica*; элементарный побег; структура и развитие побега.

Введение

В научной литературе имеется значительное количество публикаций по органогенезу и росту побегов кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour 1803). Работы проводились в южной тайге Западной Сибири [1, 2], в низкогорье Западного Саяна [3, 4], в европейской части России [5]. 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 кото-

рых проведен анализ морфогенеза побега кедра сибирского и разрешены некоторые противоречия [6–9]. Однако в наших работах, как и в большинстве других, интерпретация полученных результатов была недостаточно глубокой, например, почти не рассматривались адаптивное значение признаков и механизмы их формирования.

Настоящая публикация представляет собой попытку такой интерпретации на основе всех имеющихся и некоторых новых фактов. Цель – проанализировать структуру элементарного побега на примере крупных осей первого порядка ветвления из женского яруса кроны как наиболее сложноорганизованных и при этом наиболее важных для формирования кроны. Побег, в отличие от корня, имеет членистое (метамерное) строение. По Д.А. Сабинину [10], заложение и дифференциация метамера представляет собой элементарный этап развития. Метамеры в пределах элементарного побега различаются по степени растяжения междоузлий, характеру листьев и пазушных образований. Если типы метамеров, последовательность их заложения и дифференциации, количество и соотношение в упомянутых выше публикациях описаны более или менее основательно, то разнообразию метамеров внутри их качественно однородных серий уделено значительно меньше внимания.

В общем виде эта задача решена классической органографией растений [11]. У абсолютного большинства видов зависимость размера листьев и длины междоузлий от их расположения вдоль оси побега выражается более или менее симметричной одновершинной кривой, в большей или меньшей степени напоминающей параболу. В изменении размера пазушных побегов такого единства нет. У одних растений этот показатель увеличивается в акропетальном (акротония), у других – в базипетальном направлении (базитония). Возможно и параболическое изменение размера латеральных побегов (мезотония). Характер метамерной изменчивости вообще и тип ветвления в частности определяют многие свойства растений: от собственно жизненной формы до некоторых частных особенностей вегетативной и репродуктивной дифференциации кроны [12–14]. Очевидно, что их исследование актуально для всех важных видов. Кедр сибирский практически не изучен в этом отношении. Настоящее сообщение призвано отчасти восполнить этот пробел.

Материалы и методики исследования

Материал был собран в трех припоселковых кедровниках. Один из них (Яйлинский) расположен в нижней части черневого подпояса Северо-Восточного Алтая (Алтайский государственный заповедник), два других (Нижне-Сеченовский и Смокотинский) – в южной подзоне тайги Западно-Сибирской равнины (юго-восток Томской области). Это окультуренные разреженные кедровники, одновозрастные и почти чистые. Из-за разреженности древостоя (полнота 0,6) моховой покров развит слабо, в напочвенном покрове преобладают разнотравье и папоротники. Все три насаждения по

продуктивности занимали примерно промежуточное положение между II и III классами бонитета, а различались по возрасту: 70–80 лет (Смокутино), 100–110 лет (Яйлю) и 160–170 лет (Нижне-Сеченово). В каждом из них взято по 10 согосподствующих (II класса Крафта) деревьев, на каждом дереве – по 5 ветвей из женского яруса кроны. На них фиксировали морфологическую структуру 10 последних годичных побегов (ГП), т.е. определяли число и последовательность расположения различных типов метамеров.

У кедрa сибирского ГП может состоять из одного (моноциклический) или двух (дициклический) элементарных побегов (ЭП) [8]. Моноциклический ГП всегда является весенним побегом (ВП), у которого формирование почки и ее растяжение разделены периодом зимнего покоя. Дициклический ГП включает дополнительный летний побег (ЛП), у которого формирование почки и ее растяжение происходят на протяжении одного вегетационного периода. ВП и ЛП – это удлиненные побеги, или ауксибласты (АБ). АБ представляет собой ось с растянутыми междоузлиями и однообразными чешуйчатыми (не ассимилирующими) листьями (катафиллами). Катафиллы (КФ) подразделяли на стерильные (без пазушных образований) (СКФ) и фертильные (ФКФ). У кедрa сибирского каждый ЭП включает серию СКФ и серию ФКФ. В пазухах последних определяли наличие и число 4 основных типов пазушных образований: латеральных ауксибластов (ЛАБ), 5-хвойных укороченных побегов, или брахибластов (ББ), микростробилов и шишек.

Кроме этих 4 типов пазушных органов, у сосен, как и у других древесных растений, имеется еще один – латентные (спящие) почки. Их, как правило, не упоминают в качестве самостоятельного типа. По-видимому, это связано с представлением о латентных почках как «недоделанных» АБ, «уснувших» на ранних этапах развития и способных возобновить это развитие в дальнейшем. Действительно, из латентных почек АБ возникают чаще, чем другие типы пазушных структур. Однако вполне возможна также их пролиферация в ББ [15] и даже в микростробилы [16]. Более того, из латентных почек могут формироваться не только органы «побеговой» природы, но и придаточные корни [17]. Таким образом, латентные почки поистине тотипотентны, причем направление их развития невозможно предсказать при заложении. Очевидно, именно эти свойства латентных почек имел в виду A.W. Borthwick [18], когда предложил для их обозначения термин «криптобласты» (гр. *kryptos* – тайный, скрытый). По нашему мнению, этот термин хорошо отражает и «незаметность», и потенциальную полифункциональность латентных почек. Кроме того, в силу созвучия с терминами ББ и АБ он отлично вписывается в сложившуюся систему терминов, описывающих морфоструктуру побегов. В настоящей работе сделана попытка ввести термин «криптобласты» (КБ) в современную литературу, а сами КБ рассматриваются как отдельный, самостоятельный тип пазушных образований. Термин «КБ» не отменяет термина «латентная почка». Подобно тому, как из ЛАБ развивается боковая ветвь, так из КБ – многолетняя *латентная почка*.

Мы учитывали число криптобластов и латентных почек, а также их расположение на побеге относительно других пазушных структур.

В Смокотинском кедровнике был собран материал для изучения внутренней структуры метамерных серий. Для работы использовали 5 деревьев. В год обильного урожая на них было отобрано по 10 ветвей первого порядка из верхней части женского яруса кроны, имеющих собственный возраст от 5 до 8 лет. Их осторожно спилили в конце июля, когда шишки уже почти созрели, но еще достаточно прочно держались на ветвях. Таким образом, всего в работе использовано около 300 ГП, в том числе примерно 50 побегов с шишками. Ретроспективным методом определяли длину междуузлий, число и взаиморасположение метамеров на осевых побегах, а также восстанавливали размер и структуру боковых органов (ЛАБ и шишек) в зависимости от порядка их расположения на генетической спирали осевого побега. Из этого исходного массива информации для различных целей отбирали и использовали однородные в том или ином отношении объекты. Число объектов в каждом из вторичных массивов (вариационных рядов, на основе которого получены приведенные ниже результаты) было не менее 25 шт. Данные по вегетативным органам представляют собой смешанную выборку побегов 4–5 календарных лет, а все, что касается шишек, относится к одному году. Индивидуальную изменчивость признаков не анализировали, но стремились обеспечить по возможности равное представительство деревьев в выборках.

О различиях между вариантами судили по результатам дисперсионного анализа (метод линейных контрастов Шефе). Статистически значимыми считались различия при $P = 0,95$.

Результаты исследования

В женском ярусе кроны ГП состоит из двух ЭП – весеннего и летнего, которые сильно различаются по размеру [6]. Оба ЭП в типичном случае содержат полный набор вегетативных пазушных структур. В начале развития все пазушные структуры выглядят одинаково: состоят из апикальной меристемы и серии базальных СКФ. В дальнейшем апикальная меристема у ББ полностью «расходуется» на заложение 5 листовых примордиев, а у шишек – на заложение кроющих чешуй. У КБ и ЛАБ она сохраняется, соответственно переходя в состояние покоя или образуя серию собственных ФКФ с пазушными меристемами. Перечисленные типы пазушных структур закладываются, дифференцируются и располагаются на зрелом побеге всегда в одном и том же порядке: ББ → КБ → ЛАБ. На ВП к этому ряду добавляются еще шишки. На обоих ЭП наиболее представленным типом метамеров являются ФКФ с ББ (табл. 1). На ВП их в десятки раз, а на ЛП – в 2–2,5 раза больше, чем всех остальных пазушных структур, вместе взятых. КБ и ЛАБ на обоих типах ЭП в небольшом и примерно равном количестве. Их общее число на ВП в среднем несколько меньше или примерно равно числу ши-

шек. Обычное число шишек – 2–3 шт., максимальное – 5 шт. (6% побегов), крайне редко – 6 шт. (2 случая из 480). При количестве шишек 5 и больше довольно редко в период интенсивного роста (первая половина июня в год созревания) происходит «выдавливание» одной из них или физический разрыв тканей побега расположившимися в одной плоскости шишками.

Таблица 1 / Table 1

**Структура элементарных побегов в женском ярусе кроны /
Structure of elementary shoots in the female crown layer**

Признак / Characteristic	Район исследования / Survey area					
	Смокотино / Smokotino		Яйля / Yaylya		Нижне-Сеченово / Nizhne-Sechenovo	
	ВП / Spring shoot	ЛП / Summer shoot	ВП / Spring shoot	ЛП / Summer shoot	ВП / Spring shoot	ЛП / Summer shoot
Число брахибластов, шт. / Number of short shoots	67,3c	3,98d	53,0c	3,23c	30,6c	2,42c
Число криптобластов, шт. / Number of cryptoblasts	0,78a	0,90b	0,85a	0,94b	0,93a	0,98b
Число латеральных ауксбластов, шт. / Number of lateral auxiblasts	1,5ab	2,45c	1,05a	1,8b	0,59a	1,6b
Число шишек, шт. / Number of cones	2,10b	0a	2,11b	0a	2,43b	0a

* Буквы при числах демонстрируют статистическую значимость различий между средними значениями признаков в столбцах. /

* Letters with numbers show a statistical significance of differences between the mean values of characteristics in the columns.

В дистальной части ЭП, кроме перечисленных выше, встречаются еще два типа органов переходного или комбинированного характера. Это брахибласты-криптобласты (ББ-КБ) и брахибласты-ауксбласты (ББ-АБ). Очевидно, они образуются в тех случаях, когда меристема пазушного органа, который начал развиваться как ББ, после заложения 5 листовых примордиев не «расходуется», а сохраняется, образуя соответственно КБ или АБ. В основании такого комбинированного органа имеются 5 хвоинок ББ. Сплошной учет ББ-КБ нами не проводился, но выборочный осмотр нескольких десятков ВП и ЛП показал, что почти на каждом из них 2–3 дистальных ББ относились именно к этому типу морфоструктур. Напротив, ББ-АБ на женских побегах зрелых деревьев встречается крайне редко, единично. Их имели 0,4% ВП и 1,4% ЛП. АБ комбинированного органа всегда был самым коротким из всех ЛАБ данного побега. При наличии на побеге ББ-АБ на нем ни разу не было обнаружено КБ, а сам комбинированный орган на генетической спирали всегда располагался между самым последним ББ и самым первым АБ.

Между АБ и шишками также встречаются переходные морфоструктуры. Они выглядят как обычные ЛАБ, но в основании имеют серию кроющих

чешуй шишки. Эти чешуи всегда недоразвиты, никогда не несут семяпочек и очень похожи на проксимальные стерильные чешуи обычной шишки. Очевидно, что они образуются в тех случаях, когда пазушный орган начинает развиваться как шишка, а затем переходит в разряд ЛАБ. Этот переход возможен только на самых ранних стадиях дифференциации. В рассматриваемом материале отмечен всего один такой случай. На других объектах и в других районах органы этого типа встречались, но очень редко (не более 0,01% побегов).

ЛАБ приурочены к той части побегов, где междоузлия слабо растянуты, поэтому когда их бывает несколько, они располагаются на побеге ярко выраженной мутовкой. Разумеется, эта мутовка является ложной, ибо для материнского побега характерно не мутовчатое, а очередное листорасположение. Каждый из ЛАБ, таким образом, имеет определенное место на генетической спирали осевого побега (порядковый номер), а всю серию можно расположить в ряд, отражающий последовательность заложения. Рассмотрим изменчивость некоторых признаков в таких рядах на примере случаев, когда на ВП имеются два, а на ЛП – пять ЛАБ.

Общее число метамеров увеличивается с увеличением порядкового номера ЛАБ на генетической спирали осевого побега (рис. 1).

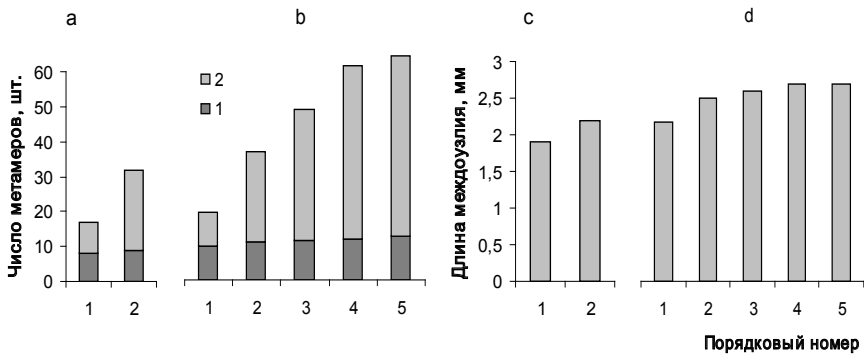


Рис. 1. Число метамеров (а, б) и средняя длина междоузлия (с, д) у латеральных ауксибластов весеннего (а, с) и летнего (б, д) побегов в зависимости от их порядкового номера на генетической спирали.

1 – стерильные катафиллы, 2 – фертильные катафиллы /

Fig. 1. Number of metamers (a, b) and average internode length (c, d) in lateral auxiblasts of spring (a, c) and summer (b, d) shoots according to their sequence number at the genetic spiral.

1 - sterile cataphylls, 2 - fertile cataphylls. On the ordinate axis - the number of metamers (left) and the length of the internode (right), mm; on the abscissa axis - the sequence number

Это в равной мере характерно для ВП и ЛП. Зависимость криволинейна. Так, на ЛП 2-й ЛАБ превосходит 1-й на 90%, а 5-й превосходит 4-й всего на

4%. Различия между последовательными органами статистически значимы только в первой половине ряда, между 3-м и 4-м, 4-м и 5-м ЛАБ они несущественны. Определенный интерес представляет тот факт, что ЛАБ с различными порядковыми номерами отличаются только по числу ФКФ, число СКФ у всех одинаковое. Длина междоузлий, полученная путем деления длины побега на общее число метамеров, также увеличивается с увеличением порядкового номера ЛАБ на генетической спирали (см. рис. 1). Впрочем, различия невелики и статистически значимы только на ЛП и между крайними (1-м и 5-м) членами ряда. Различия в итоговой длине ЛАБ примерно на 90% определяются числом метамеров и лишь на 10% – длиной междоузлий. По всем использованным признакам ЛАБ ВП и ЛП, имеющие одинаковый порядковый номер (в данном случае 1-й или 2-й), статистически не различаются. Общее превосходство ЛАБ ЛП складывается исключительно за счет наличия на нем органов с порядковыми номерами от 3-го до 5-го, отсутствующих на ВП.

Шишки, как и ЛАБ, располагаются на побеге ложной мутовкой, следовательно, возможно установление последовательности их заложения. В имеющейся совокупности побегов наиболее часто встречались такие, на которых заложилось 3 шишки (40% случаев). На их примере рассмотрим изменчивость органов, имеющих различный порядковый номер на генетической спирали. В отличие от вегетативных пазушных структур, шишки могут гибнуть и опадать на всем протяжении 2-летнего цикла своего развития. Мы проанализировали развитие 7 последовательных генераций шишек. Оказалось, что в среднем лишь 52% их опали созревшими. Остальные погибли и опали преждевременно: 24% – до опыления (абортивные женские почки), 10% – после опыления и 14% – в год созревания. Для дальнейшего анализа возьмем только те побеги, на которых заложилось 3 шишки, но хотя бы одна из них опала преждевременно. Уровень и характер преждевременного опадания шишек довольно тесно связаны с их положением на генетической спирали побега (рис. 2).

Анализ рисунка показывает, что с увеличением порядкового номера шишки вероятность ее преждевременной гибели существенно снижается. В этом отношении особенно выделяется шишка, заложившаяся первой. 3-я шишка лишь незначительно превосходит 2-ю по вероятности нормального созревания. Отмеченные различия создаются, главным образом, за счет опадания на самых ранних стадиях развития. Опад шишек после опыления и преждевременный опад в год созревания почти не зависят от их порядкового номера. Абсолютное большинство признаков, характеризующих размер и структуру зрелых шишек, не связаны с последовательностью их заложения (табл. 2).

Некоторые различия имеются только по тем признакам, которые складываются в начальный период дифференциации. Так, с увеличением порядкового номера шишки общее число чешуй и доля дистальной стерильной зоны увеличиваются, а доля проксимальной стерильной зоны снижается.

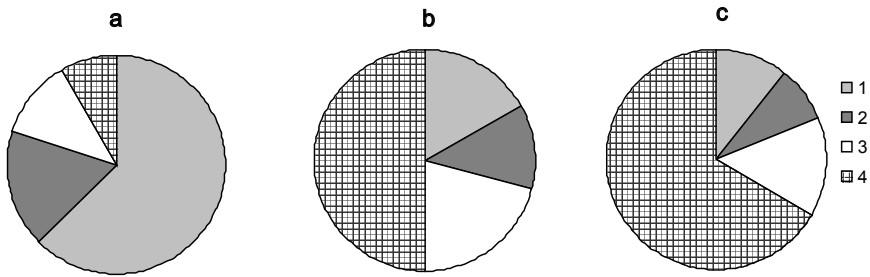


Рис. 2. Уровень и характер преждевременного опада шишек в зависимости от их положения на генетической спирали осевого побега:

а – шишка № 1, б – шишка № 2, с – шишка № 3; 1 – опад до опыления, 2 – опад после опыления, 3 – преждевременный опад в год созревания, 4 – созревшие шишки /

Fig. 2. The level and character of premature cones fall depending on their position at the genetic spiral of the axial shoot :

a - cone N 1, b - cone N 2, c - cone N 3; 1 - fall before pollination; 2 - fall after pollination; 3 - premature fall in the year of ripening; 4 - mature cones

Таблица 2 / Table 2

**Структура шишек в зависимости от их расположения на побеге /
Structure of cones depending on their position on the shoot**

Признаки / Characteristics	Порядковый номер шишки / Cone sequence number		
	1	2	3
Общее число чешуй, шт. / Total number of scales	85,7a	89,0ab	91,1b
Доля проксимальной стерильной зоны, % / Percentage of proximal sterile zone	30,1a	26,7ab	25,2b
Доля фертильной зоны, % / Percentage of fertile zone	60,0a	62,0a	61,4a
Доля дистальной стерильной зоны, % / Percentage of distal sterile zone	9,9a	11,3ab	13,4b
Исходное число семяпочек, шт. / Initial number of seedbuds	102,8a	110,4b	111,8b
Число полных семян, шт. / Number of full seeds	73,2a	76,6a	76,8a
Масса одного полного семени, мг / Weight of one full seed, mg	234a	233a	232a

* Буквы при числах демонстрируют статистическую значимость различий между средними значениями признаков в строках. /

* Letters with numbers show a statistical significance of differences between the mean values of the characteristics in the columns.

Противонаправленность изменений числа чешуй в двух стерильных зонах обуславливает отсутствие статистически значимых различий между шишками по доле фертильной зоны. Однако по исходному числу семяпочек 1-я шишка из-за относительно меньшего общего числа чешуй значительно

уступает двум другим. Различия по итоговым показателям семенной продуктивности невелики и статистически не значимы из-за высокой изменчивости признаков.

Обсуждение результатов

Обсуждая продольную структуру ЭП вообще, безотносительно к конкретным видам древесных растений, логично допустить, что она складывается как результат взаимодействия по крайней мере двух элементарных закономерностей. Первая из них состоит в том, что сама дискретность побегообразования во времени предполагает параболический характер изменения активности морфогенеза в пределах одного элементарного цикла, включающего ее нарастание после периода покоя, пик и убывание с последующим переходом к новому периоду покоя. В соответствии с этим при прочих равных условиях размер и связанная с ним сложность боковых органов должны быть максимальными в средней части побега и убывать к его полюсам (мезотония). Если бы эта закономерность была универсальной и основной, то она сильно ограничивала бы формирование того многообразия жизненных форм семенных растений, которое мы наблюдаем в действительности, следовательно, затрудняла бы освоение растениями всех возможных экологических ниш и полное использование фитоценозами всех ресурсов среды. Очевидно, что именно поэтому в ходе эволюции растений возникла серия закономерностей второго порядка, связанных с перераспределением активности некоторых проявлений морфогенеза в цикле развития побега и обеспечивающих крайние (acro- и базитонию) типы продольной структуры побега. Вполне естественно, что эти закономерности затрагивают не весь морфогенез побега, а лишь ту его часть, которая непосредственно определяет формирование системы ветвления. Основным источником энергии для растений является солнце. Конкуренция за свет – один из главных факторов эволюции. Чтобы выжить, вид должен иметь эффективный механизм выноса своих ассимилирующих органов к свету. Важнейший элемент этого механизма – акротонное ветвление, т.е. увеличение размера пазушных побегов в акропетальном направлении. Оно в той или иной мере характерно для большинства деревьев и многих кустарников [12, 14, 19]. Рассмотрим структуру побега кедр сибирского в свете этих представлений.

К числу признаков, нейтральных по отношению к формированию системы ветвления, относится прежде всего размер зеленых листьев. Очевидно, что именно поэтому у абсолютного большинства древесных растений изменение размера листьев вдоль оси ЭП «аппроксимируется» параболой [20]. У сосен на АБ нет зеленых листьев, а размер КФ никто никогда не изучал из-за очевидной неактуальности этого вопроса. Напротив, изменчивость пазушных структур вдоль оси АБ очень важна и основательно изучена у многих видов. Эта изменчивость проявляется, по крайней мере, на трех уров-

нях: наличие пазушных структур (1), их тип (2), размер и другие свойства в пределах типа (3). Обсудим их последовательно.

Наличие пазушных структур. Органогенез побега как органа с метамерным строением в норме предполагает одновременное заложение листового примордия и группы клеток, «ответственных» за последующее формирование пазушной меристемы [10]. Тем не менее на зрелом побеге пазушные структуры имеются далеко не во всех узлах. У сосновых, за исключением сосны, узлы с пазушными структурами и узлы без оных свободно перемежаются вдоль оси ЭП. При этом на крупных осевых побегах младших порядков ветвления доля первых всегда закономерно увеличивается в акропетальном направлении [21, 22]. У некоторых родов, например у пихты, побег делится на 3 части: проксимальную (без пазушных структур), дистальную (без «пустых» пазух) и медиальную (промежуточную) [23]. У сосен, в том числе кедра сибирского, эта тенденция приобретает вид жесткой закономерности: промежуточная зона отсутствует, СКФ никогда не перемежаются с ФКФ, а ЭП четко разделен на две качественно различные части.

Типы пазушных структур. Различные типы пазушных структур на ЭП деревьев, как правило, располагаются в определенном порядке согласно их относительному размеру: от мелких и простых у проксимального до крупных и сложных у дистального полюса. Например, у яблони этот порядок следующий: спящие почки → кольчатки → копыца → плодовые прутики → ростовые латеральные побеги [24]. Три основных типа вегетативных пазушных структур – латентные почки, ББ и АБ – у абсолютного большинства деревьев приурочены к проксимальной, медиальной и дистальной части побега соответственно [25]. В общем виде эта закономерность характерна и для сосновых. У родов, не имеющих ББ, например у ели [21, 22], пихты [23] и псевдотсуги [26], латентные почки тяготеют к проксимальной, а почки возобновления – к дистальной части побега. У родов, не имеющих специализированных АБ, например у лиственницы, комбинированные (ББ + АБ) органы располагаются преимущественно у дистального полюса осевого побега, а обычные ББ – по всей его длине [27]. Женские шишки ели [21], пихты [28] и псевдотсуги [26] тяготеют к дистальному полюсу побега, но обычно располагаются на некотором расстоянии от него, проксимальнее самых дистальных из латеральных вегетативных почек. Общей чертой всех упомянутых выше родов является вероятностный характер распределения типов пазушных структур вдоль оси: латентные почки вполне могут располагаться между почками возобновления, ББ – между АБ, генеративные органы – между вегетативными и т.д. Побеги сосен имеют два существенных отличия. Оба характеризуют их как значительно более специализированные.

Первое состоит в том, что у сосен отдельные типы пазушных структур не перемежаются на оси побега, а располагаются исключительно непрерывными сериями, причем каждый ЭП содержит только одну серию структур того или иного типа. Это известный факт. Тем не менее некоторые авторы

подвергают его сомнению. Приведем один пример, относящийся к нашему объекту – кедру сибирскому. У этого вида на ветвях из верхней части кроны в дистальной части ВП располагаются ЛАБ и шишки. Т.П. Некрасова дает следующую интерпретацию этого факта: «...нередки случаи, когда женские стробилы чередуются с 1–2 латеральными побегами... По-видимому, при определенных обстоятельствах условия, необходимые для заложения шишек, создаются в каких-то суженных рамках, быстро исчерпываются, затем возникают вновь» [2. С. 46]. Междоузлия в этой части осевого побега очень коротки. Поэтому действительно создается впечатление, что ЛАБ располагаются на одном уровне и «вперемешку» с шишками. Приведенные результаты однозначно свидетельствуют, что это всего лишь иллюзия. ЛАБ не может располагаться на генетической спирали между двумя шишками, а шишка – между двумя ЛАБ. Интерпретация Т.П. Некрасовой была бы вполне уместной для любого рода сосновых, но не для сосны.

Вторая особенность побегов сосен – это не совсем обычная последовательность расположения отдельных типов пазушных структур вдоль оси побега: ББ → латентные почки → ЛАБ → шишки. Общая тенденция – та же, что и у других древесных растений, в том числе у других родов сосновых: увеличение размера в акропетальном направлении. Обращают на себя внимание два обстоятельства: 1) самые «слабые» органы – латентные почки – отнюдь не тяготеют к проксимальному полюсу побега, напротив, располагаются совсем недалеко от его дистального полюса; 2) самыми дистальными пазушными структурами являются не латеральные вегетативные побеги, а шишки.

Как это ни странно, в обширнейшей литературе по морфогенезу сосен вообще отсутствуют сведения о сроках заложения латентных почек и их расположении относительно других типов пазушных структур на зрелом побеге. Исследователи, по-видимому, просто не обращали внимания на эти мелкие и как бы малозначимые органы. Установление положения латентных почек между ББ и ЛАБ – новый, впервые установленный факт. Пока нет оснований полагать, что это характерно для всех сосен. Однако убедительная интерпретация столь необычного расположения латентных почек возможна только исходя из общих родоспецифических особенностей морфогенеза побегов. Дело в том, что ББ сосен специализированы до предела. В отличие от ББ других сосновых, например лиственницы, они в норме не имеют апикальной меристемы, не способны к ежегодному образованию новых листьев и целиком опадают с АБ после нескольких лет жизни. По строению в зрелом состоянии и функциональному назначению они больше похожи на сложный лист, чем на укороченный побег. Более того, имеются виды, например сосна однохвойная (*P. monophylla* Torrey et Frémont 1845), у которых этот «лист» даже не является сложным, ибо редуцирован до единственной хвоинки. В функциональном, морфофизиологическом смысле метамер с ББ – это метамер с листом, но без почки. При таком подходе оказывается уже вполне

естественным, что метамеры с почками, хотя и латентными, закладываются позже метамеров с ББ, но раньше метамеров с ЛАБ (почками возобновления). И дело тут вовсе не в формальной логике, а в объективной логике органогенеза, которая состоит в том, что каждый тип метамеров имеет общие черты с предшествующим и последующим, занимая и в этом отношении промежуточное положение между ними. При морфогенезе ББ его апикальная меристема исчезает: полностью или почти полностью «расходуется» на заложение примордиев хвои. Апикальная меристема латентной почки сохраняется, но становится малоактивной. Апикальная меристема ЛАБ не только сохраняется, но и остается высокоактивной. Таким образом, заложение этих трех типов органов именно в обозначенной последовательности отвечает специфике их морфогенеза и функциональному назначению.

В дистальной части ВП на мощных осевых ветвях у всех сосновых располагаются либо шишки, либо ЛАБ. Это вполне естественно для акротонного ветвления: оба типа пазушных структур – наиболее крупные, сложноорганизованные, физиологически активные. Они могут быть полноценными и адекватно выполнять свои функции только при расположении в самой активной дистальной части побега. Однако какой же из этих двух типов пазушных структур занимает самый «выигрышный» дистальный полюс? Иными словами, какой из двух функций – плодоношению или ветвлению – отдается предпочтение в случае их «конфликта»? Этот вопрос «решается» не одинаково разными родами. У таких родов, как пихта, ель и псевдотсуга, дистальный полюс обычно занимают ЛАБ, что обеспечивает мощным лидирующим побегам возможность обильного и полноценного ветвления, способствуя тем самым выполнению их основной функции – захвату пространства в конкурентной борьбе за «место под солнцем». Перечисленные роды образуют за сезон один ЭП. Вполне естественно, что на нем функция ветвления доминирует, а плодоношение осуществляется «по мере возможности». Для кедра сибирского, а также для других сосен [29, 30] характерно дистальное расположение шишек. Очевидно, что это напрямую связано с другой особенностью рода – сложным устройством ГП. Наличие нескольких ЭП позволяет «развести» функции плодоношения и ветвления, успешно разрешив «конфликт» между ними. Кедр сибирский весьма типичен в этом отношении: на его ВП дистальный полюс занят шишками, а на ЛП – ЛАБ.

Размер и другие свойства пазушных структур. Если типы пазушных структур располагаются на ЭП в порядке увеличения их размера по направлению от проксимального полюса к дистальному, логично предположить, что и внутри каждой из метамерных серий будет иметь место акропетальный градиент размера органов. Действительно, анализ результатов из литературных источников подтверждает это предположение. Однако в разных метамерных сериях обозначенная закономерность проявляется по-разному.

Зрелые, функционирующие ББ сосен не имеют апикальной меристемы. В большинстве случаев она полностью расходуется на заложение примор-

диев хвои, но иногда дифференцируется в латентную почку или АБ. Последнее характерно не только для кедра сибирского, но и для других видов [15]. Комбинированные органы – ББ-АБ – располагаются исключительно в дистальной части ЭП. Очевидно, что это не случайно, а является проявлением общей закономерности: признаки, характеризующие деятельность апикальной меристемы ББ, закономерно возрастают в акропетальном направлении. Акропетальный градиент размера ЛАБ в пределах осевого ЭП описан у многих видов. Собственно говоря, именно это и является главной «целью» акротонии как явления, обеспечивающего формирование жизненной формы дерева. Тем не менее даже у некоторых довольно крупных лесных деревьев, например клена остролистного, дуба черешчатого [12] и дуба острого [31], акротония является «неполной»: самые крупные ЛАБ расположены на некотором, как правило, небольшом, расстоянии от дистального полюса побега. По-видимому, этого оказывается вполне достаточно для успешного центробежного нарастания кроны. У сосновых акротония является предельно строгой: в литературе не описано ни одного сколько-нибудь существенного отклонения от нее. Впрочем, это явление изучено главным образом на примере тех родов, у которых ЛАБ четко делятся на мутовчатые (субтерминальные, сконцентрированные у дистального полюса побега) и межмутовчатые (собственно латеральные, расположенные вперемешку с «пустыми» пазухами вдоль оси побега). У пихты [28], ели [32] и псевдотсуги [33] мутовчатые побеги значительно крупнее межмутовчатых, а размер последних закономерно возрастает в акропетальном направлении.

ЛАБ сосен вплоть до настоящей работы практически не были изучены в этом отношении из-за некоторой сложности восстановления последовательности их заложения. Поскольку мутовка в данном случае является ложной, вполне естественно, что проведенный на примере кедра сибирского анализ показал очень четко выраженный акропетальный градиент размера ЛАБ в пределах этой «мутовки». Средняя длина междоузлий лишь незначительно возрастает с увеличением порядкового номера ЛАБ на генетической спирали осевого побега. Следовательно, различия между ними создаются еще на этапе формирования латеральных почек. Этот этап неоднороден и в плане его влияния на окончательный размер ЛАБ: СКФ у них примерно поровну, а все разнообразие создается почти исключительно за счет числа ФКФ. По-видимому, все пазушные меристемы в данном случае имеют одинаковый исходный уровень активности, но резко различаются по своему потенциалу, который проявляется на относительно поздних этапах формирования латеральных почек.

Зависимость структуры и развития шишек от их положения на генетической спирали осевого побега впервые изучена в настоящей работе. Эта зависимость проявляется прежде всего в различной вероятности гибели репродуктивных структур. Специфической чертой *Pinus* является то, что развитие шишек может прерываться практически на любой стадии. При этом проис-

ходит «автоматическое» отторжение шишки вместе с ее «ножкой» по специальному отделительному слою, а на коре стебля остается характерный след. Пока же мы ограничимся представлением о неоднородности этого процесса во времени, согласно которому в развитии шишек существуют некие критические периоды, когда вероятность их отторжения особенно велика [2]. Из этих критических периодов наиболее четко приурочен к конкретному этапу развития самый ранний – гибель шишек вскоре после дифференциации кроющих чешуй (конец мая – начало июня). Ее обычно, в том числе и у кедра сибирского, связывают с прямым воздействием неблагоприятных погодных условий, особенно поздних заморозков. Судя по результатам настоящей работы, отторжение 10–15% шишек происходит даже в идеальные по погодным условиям годы. При этом судьба шишки определяется исключительно ее положением на генетической спирали осевого побега: гибнет первая, остальные продолжают развиваться. Это наводит на мысль, что погибшая шишка представляет собой как бы орган переходного типа, во многих случаях изначально обреченный на недоразвитие, своего рода «первый блин», от которого лучше избавиться, и чем раньше, тем лучше.

Избирательное отторжение шишки № 1 возможно только на самых ранних этапах дифференциации. На всех последующих этапах гибель шишек уже не связана с их положением на генетической спирали. Более того, все сохранившиеся шишки (включая 1-ю, если она не была отторгнута) на удивление единообразны по размеру и другим признакам. Единственное связанное с порядковым номером различие – соотношение проксимальной и дистальной стерильных зон. Очевидно, период, оптимальный для заложения фертильных чешуй, ограничен, а сроки начала и окончания дифференциации шишек связаны с их порядковым номером. Если предположить, что 1-я шишка начинает дифференцироваться раньше других, то становится понятным, почему у нее особенно высока доля проксимальной стерильной зоны. Если последняя шишка заканчивает дифференциацию позже других, то именно этим обстоятельством можно объяснить свойственную ей повышенную долю дистальной стерильной зоны. При этом число фертильных чешуй, а также все остальные признаки, характеризующие дифференциацию семяпочек, оплодотворение и развитие семян, совершенно не зависят от порядкового номера шишки.

Заключение

Проведенный анализ собственных и литературных данных о структуре элементарного вегетативного побега кедра сибирского показал, что ее наиболее характерной чертой является ярко выраженный акропетальный градиент размера боковых органов, который проявляется в наличии и выраженности «осевого компонента» пазушных структур. По направлению от проксимального полюса побега к дистальному стерильные катафиллы сменяются фертильными, мелкие и простые пазушные структуры – крупными и

сложными. Если результаты деятельности пазушных меристем выразить неким интегральным показателем, характеризующим наличие, размер и сложность пазушных структур, то изменение этого показателя вдоль оси побега «аппроксимируется» S-образной кривой с длинной экспоненциальной и короткой логарифмической ветвями. На протяжении стерильной и большей части фертильной зоны побега этот показатель возрастает очень медленно (большинство брахибластов), затем все быстрее и быстрее (самые последние брахибласты, латентные почки), затем вновь медленно (латеральные ауксибласты) и, наконец, стабилизируется у дистального полюса побега (шишки). Есть основания предполагать, что в общем виде эти закономерности характерны не только для кедр сибирского, но и для всех остальных деревьев.

Литература

1. Некрасова Т.П. Заложение и развитие почек у кедр сибирского // Известия СО АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. 1966. № 12, вып. 3. С. 62–66.
2. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедр сибирского. Новосибирск : Наука, 1972. 272 с.
3. Мишина Е.Г. О морфогенезе кедр сибирского // Лесоведение. 1971. № 4. С. 27–36.
4. Николаева А.Н. Органогенез кедр сибирского на Западном Саяне // Лесоведение. 1975. № 4. С. 86–92.
5. Брынцев В.А. Особенности расположения метамеров у побегов сосны обыкновенной и кедр сибирского // Лесоведение. 1996. № 5. С. 62–66.
6. Горошкевич С.Н. Рост и сексуализация побегов кедр сибирского // Лесоведение. 1991. № 1. С. 70–75.
7. Горошкевич С.Н. Взаимосвязь вегетативного и генеративного органогенеза и роста женских побегов кедр сибирского в погодичной динамике // Известия РАН. Серия биологическая. 1992. № 3. С. 368–377.
8. Горошкевич С.Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 5. С. 63–71.
9. 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.
10. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 195 с.
11. Goebel K. Organographie der Pflanzen // Jena: Shuster, 1928–1933. 487 s.
12. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская наука, 1952. 392 с.
13. Hallé F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin : Springer-Verlag, 1978. XV. 441 p.
14. Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of Botany. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
15. Debazac E.F. Note sur le bourgeon interfasciculaire et les aiguilles surnuméraires chez les pins // Société Botanique France Bulletin. 1962. Vol. 109, № 1–2. P. 1–5.
16. Owens J.N., Molder M. Bud development in western hemlock. II. Initiation and early development of pollen cones and seed cones // Canadian Journal of Botany. 1974. Vol. 52, № 2. P. 283–294.
17. Bannan M.W. Notes of the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers // American Journal of Botany. 1942. Vol. 29, № 5. P. 593–598.

18. *Borthwick A.W.* On the interfoliar buds in pines // *Trans and Proceedings of Edinburgh Botanical Society*. 1899. Vol. 21. P. 154–158.
19. *Lauri P.É.* Differentiation and growth traits associated with acrotony in the apple tree (*Malus × domestica*, Rosaceae) // *American Journal of Botany*. 2007. Vol. 94, № 8. P. 1273–1281.
20. *Кренке Н.П.* Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 135 с.
21. *Owens J.N., Molder M.* Bud development in Sitka spruce. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots // *Canadian Journal of Botany*. 1976. Vol. 54, № 3–4. P. 313–325.
22. *Owens J.N., Molder M., Langer H.L.* Bud development in *Picea glauca*. I. Annual growth cycle of vegetative bud and shoot elongation as they relate to date and temperature sums // *Canadian Journal of Botany*. 1977. Vol. 55, № 21. P. 2728–2745.
23. *Powell G.R.* Shoot and bud development in balsam fir: implications for pruning of Christmas trees // *Forest Chronicle*. 1982. Vol. 58, № 4. P. 168–172.
24. *Коломиец И.А.* Преодоление периодичности плодоношения яблони. Киев : Урожай, 1966. 283 с.
25. *Ляшенко Н.И.* Биология спящих почек. М. ; Л.: Наука, 1964. 88 с.
26. *Allen G.S., Owens J.N.* The life history of Douglas fir. Ottawa: Inform. Canada, 1972. 138 p.
27. *Owens J.N., Molder M.* Bud development in *Larix occidentalis*. I. Growth and development of vegetable long shoot and vegetative shoot buds // *Canadian Journal of Botany*. 1979. Vol. 57, № 7. P. 687–700.
28. *Singh H., Owens J.N.* Sexual reproduction in grand fir (*Abies grandis*) // *Canadian Journal of Botany*. 1982. Vol. 60, № 11. P. 2197–2214.
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 // *American Journal of Botany*. 1980. Vol. 67, № 10. P. 1414–1422.
30. *O'Reilly C., Owens J.N.* Reproductive growth and development in seven provenances of lodgepole pine // *Canadian Journal of Forest Researches*. 1988. Vol. 18, № 1. P. 43–53.
31. *Михалевская О.Б.* Внутрипочечное развитие побега дуба острого // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 1986. Т. 91, вып. 3. С. 93–101.
32. *Marquard R.D., Hanover J.V.* Sexual zonation in the crown of *Picea glauca* and flowering response to exogenous GA_{4/7} // *Canadian Journal of Forest Researches*. 1984. Vol. 14, № 1. P. 27–30.
33. *Jensen E.C., Long J.N.* Grown structure of codominant Douglas-fir // *Canadian Journal of Forest Researches*. 1983. Vol. 13, № 2. P. 264–269.

*Поступила в редакцию 10.12.2013 г.; повторно 15.07.2014 г.;
принята 27.08.2014 г.*

Горошкевич Сергей Николаевич – доцент, д-р биол. наук, зав. лабораторией дендроэкологии Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия).
E-mail: gorosh@imces.ru

Sergey N. Goroshkevich

Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation.

E-mail: gorosh@imces.ru

The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary shoot

The aim of this study was to analyze the structure of the elementary shoot using the example of major axes of the first-order branches from the female crown layer as the most highly organized and the most important for the crown formation. We examined information on Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary vegetative shoot structure with adaptive significance and formation mechanism of various morphological elements. The material was collected in three so called village-side (thinned) Siberian stone pine forests: the first (100-110 years old) was located in the lower part of the forest belt of the North-Eastern Altai. The second (70-80 years) and the third (160-170 years) were located in the southern taiga subzone of the Western Siberian plain (the South-East of Tomsk oblast). 10 co-dominant trees were taken from each of the forests. 5 branches were taken of the upper part of the crown from each tree. We registered the morphological structure of the last 10 annual shoots, i.e. the number and sequence of different types of stem units was fixed.

The most characteristic trait is pronounced acropetal gradient of lateral organs size. The gradient was apparent only in the presence and size of axillary structure "axial component". In the direction of proximal to distal shoot pole, sterile cataphylls gave place to fertile ones; small and simple axillary structures gave place to large and compound ones: short shoots → latent buds → lateral long shoots → seed cones. The length of lateral long shoots increased several times with increasing their sequence number at the genetic spiral of axial shoot almost exclusively due to the number of stem units. Consequently, the differences between them were mainly set at the stage of lateral buds formation. The dependence of the cones structure and development from their position at the genetic spiral of axial shoot appeared principally in that fact that the first cone aborted many times more often than the rest. All living cones (including the first one, if not aborted) were surprisingly uniform by size and other features.

If we express the results of axillary meristem activity in terms of some generalized index, which characterized the axillary structures presence, size, and complexity; then the change of the index was "approximated" as S-shape curve with long exponential and short logarithmic "branches": along the whole sterile zone and the most part of fertile zone, the index increased very slowly (majority of short shoots); then it increased more and more quickly (the last short shoots and dormant buds); then it increased again slowly (lateral long shoots); and at last it stabilized (seed cone).

Acknowledgments: This work was partially supported by the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Basic Grant № VI.52.2.6. and Interdisciplinary Integration Grant № 140.

The article contains 2 figures, 2 tables, 33 ref.

Key words: Siberian stone pine; elementary shoot; structure and development of shoot.

References

1. Nekrasova TP. Zalozhenie i razvitie pochek u kedra sibirskogo [Initiation and development of buds in Siberian stone pine]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologo-meditsinskikh nauk.* 1966;12(3):62-66. In Russian
2. Nekrasova TP. Biologicheskie osnovy semenosheniya kedra sibirskogo [Biological basis of Siberian stone pine sexual reproduction]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. 272 p. In Russian
3. Minina EG. O morfogeneze kedra sibirskogo [On the morphogenesis of Siberian stone pine]. *Lesovedenie.* 1971;4:27-36. In Russian
4. Nikolaeva AN. Organogenez kedra sibirskogo na Zapadnom Sayane [The organogenesis of Siberian stone pine in the Western Sayan]. *Lesovedenie.* 1975;4:86-92. In Russian
5. Bryntsev VA. Osobennosti raspolozheniya metamerov u pobegov sosny obyknovnoy i kedra sibirskogo [Peculiarities of metamer location in Scots pine and Siberian stone pine shoots]. *Lesovedenie.* 1996;5:62-66. In Russian
6. Goroshkevich SN. Rost i seksualizatsiya pobegov kedra sibirskogo [Growth and the sexualization of Siberian stone pine shoots]. *Lesovedenie.* 1991;1:70-75. In Russian
7. Goroshkevich SN. Vzaimosvyaz' vegetativnogo i generativnogo organogeneza i rosta zhenskikh pobegov kedra sibirskogo v pogodichnoy dinamike [The relationship of vegetative and generative organogenesis and growth of female shoots of Siberian stone pine in yearly dynamics]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya.* 1992;3:368-377. In Russian
8. Goroshkevich SN. O morfologicheskoy strukture i razvitiy pobegov *Pinus sibirica* (Pinaceae) [On morphological structure and development of *Pinus sibirica* (Pinaceae) shoots]. *Botanicheskiy zhurnal.* 1994;79(5):63-71. In Russian
9. Goroshkevich SN. Morfogenez pobega v gruppe *Cembra* roda *Pinus*: vnutri- i mezhvidovaya izmenchivost' v svyazi s klimaticheskimi usloviyami [Shoot morphogenesis in the subsection *Cembra* of genus *Pinus*: intra- and interspecific variation in connection with climatic conditions]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. App 2.* 2002;22-27. In Russian
10. Sabinin DA. Fiziologiya razvitiya rasteniy [Physiology of plant development]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1963. 195p. In Russian
11. Goebel K. Organographie der Pflanzen. 3rd ed. Vol. 3. Jena: Shuster; 1928-1933. 487 s. In German
12. Serebryakov IG. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of vegetative organs in higher plants]. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ.; 1952. 392p. In Russian
13. Hallé F, Oldeman RA, Tomlinson PB. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin: Springer-Verlag; 1978. 441 p.
14. Barthelemy D, Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany.* 2007; 99:375-407. doi: [10.1093/aob/mcl260](https://doi.org/10.1093/aob/mcl260)
15. Debazac EF. Note sur le bourgeon interfasciculaire et les aiguilles surnuméraires chez les pins. *Société Botanique France Bulletin.* 1962;109(1-2):1-5. In French
16. Owens JN, Molder M. Bud development in western hemlock. II. Initiation and early development of pollen cones and seed cones. *Canadian Journal of Botany.* 1974;52(2):283-294. doi: [10.1139/b74-037](https://doi.org/10.1139/b74-037)
17. Bannan MW. Notes of the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers. *American Journal of Botany.* 1942;29(5):593-598.
18. Borthwick AW. On the interfoliar buds in pines. *Trans and Proceedings of Edinburgh Botanical Society.* 1899;21:154-158.

19. Lauri PÉ. Differentiation and growth traits associated with acrotony in the apple tree (*Malus × domestica*, Rosaceae). *American Journal of Botany*. 2007;94(8):1273-1281. doi: [10.3732/ajb.94.8.1273](https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1273)
20. Krenke NP. Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy i prakticheskoe ee primeneniye [The theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and their practical application]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1940. 135p. In Russian
21. Owens JN, Molder M. Bud development in Sitka spruce. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots. *Canadian Journal of Botany*. 1976;54(3-4):313-325. doi: [10.1139/b76-029](https://doi.org/10.1139/b76-029)
22. Owens JN, Molder M, Langer HL. Bud development in *Picea glauca*. 1. Annual growth cycle of vegetative bud and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. *Canadian Journal of Botany*. 1977;55(21):2728-2745. doi: [10.1139/b77-312](https://doi.org/10.1139/b77-312)
23. Powell GR. Shoot and bud development in balsam fir: implications for pruning of Christmas trees. *Forest Chronicle*. 1982;58(4):168-172. doi: [10.5558/tfc58168-4](https://doi.org/10.5558/tfc58168-4)
24. Kolomiets IA. Preodolenie periodichnosti plodonosheniya yabloni [Overcoming the periodicity of apple fruiting]. Kiev: Urozhay Publ.; 1966. 283p. In Russian
25. Lyashenko NI. Biologiya spyashchikh pochek [Biology of dormant buds]. Moscow-Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 88p. In Russian
26. Allen GS, Owens JN. The life history of Douglas fir. Ottawa: Information Canada; 1972. 138 p.
27. Owens JN, Molder M. Bud development in *Larix occidentalis*. I. Growth and development of vegetable long shoot and vegetative shoot buds. *Canadian Journal of Botany*. 1979;57(7):687-700. doi: [10.1139/b79-088](https://doi.org/10.1139/b79-088)
28. Singh H, Owens JN. Sexual reproduction in grand fir (*Abies grandis*). *Canadian Journal of Botany*. 1982; 60(11): 2197-2214. doi: [10.1139/b82-270](https://doi.org/10.1139/b82-270)
29. Greenwood MS. Reproductive development in loblolly pine: I. The early development of male and female strobili in relation to the long shoot growth behavior. *American Journal of Botany*. 1980;67(10):1414-1422.
30. O'Reilly C, Owens JN. Reproductive growth and development in seven provenances of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1988;18(1):43-53. doi: [10.1139/x88-008](https://doi.org/10.1139/x88-008)
31. Mikhalevskaya OB. Vnutripochechnoye razvitiye pobega duba ostrogo [Intrabud development of sawtooth oak tree shoots]. *Byuleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdeleniye biologicheskoye*. 1986;91(3):93-101. In Russian
32. Marquard RD, Hanover JV. Sexual zonation in the crown of *Picea glauca* and flowering response to exogenous GA_{4/7}. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1984;14(1):27-30. doi: [10.1139/x84-005](https://doi.org/10.1139/x84-005)
33. Jensen EC, Long JN. Grown structure of codominant Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1983;13(2):264-269. doi: [10.1139/x83-037](https://doi.org/10.1139/x83-037)

Received 10 December 2013;

Revised 15 July 2014;

Accepted 27 August 2014

Goroshkevich SN. The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary shoot. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):37-55. doi: [10.17223/19988591/28/3](https://doi.org/10.17223/19988591/28/3)
In Russian, English summary