

УДК 634.0.416.1: 582.475.4
doi: 10.17223/19988591/33/2

С.Н. Горошкевич

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

Структура и развитие годичного побега кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour)

Работа выполнена за счет базового бюджетного финансирования
(ФАНО) при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03924).

*Проанализированы собственные и литературные данные о структуре годичного побега мужского и женского типа у кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в связи с адаптивным значением различных морфологических элементов. На побегах мужского типа формируется лишь одна (зимующая) почка, а годичный побег состоит из одного (весеннего) элементарного побега. На побегах женского типа из зимующей почки развивается первый, весенний, побег. Кроме того, в начале сезона закладывается временная почка, из которой без периода покоя развивается второй, летний, побег. Весенний и летний побеги существенно различаются по структуре и функциям. Плодоношение осуществляется исключительно на весеннем побеге. Нарастание и фотосинтез осуществляются, в основном, за счет весеннего побега. Главной функцией летнего побега является ветвление. Лишь функция регенерации, за которую «ответственны» криптобласты (спящие почки), разделена между элементарными побегами примерно поровну. Анализ изменчивости длины междоузлий на сложном (дициклическом) годичном побеге впервые проведен в настоящей работе. Минимальная длина междоузлий была отмечена не у полюсов годичного побега, а в переходной зоне от весеннего побега к летнему. Следовательно, циклы формирования элементарных побегов совершенно не влияют на растяжение междоузлий, которое зависит исключительно от годичного цикла побегообразования.*

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

Введение

Настоящая статья является второй в данной серии. Первая [1] содержала общее введение и характеристику объектов исследования, а также анализ структуры элементарных побегов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в женском ярусе кроны. В данной работе рассматриваются структура годичного побега и различия между половыми типами побегов. У однодомных древесных растений исследование принципиальных вопросов морфогенеза обычно начинают с наиболее просто устроенных вегетативных побегов,

а остальные половые типы описывают в сравнении с ними [2]. По нашему мнению, это вряд ли оправдано. Сроки, состав и последовательность этапов морфогенеза в большой мере определяются размером побегов и их положением в кроне [3]. У большинства древесных растений, в том числе и у кедра сибирского, вегетативные побеги очень разнообразны по размеру и могут располагаться в любой части кроны [4]. Поэтому говорить о вегетативных побегах *вообще* бессмысленно. Мужские и женские побеги, напротив, относительно однородны и локализованы в соответствующих ярусах кроны [5]. Исходя из этого обстоятельства, мы сначала проведем сравнительный анализ мужских и женских побегов, а затем сосредоточимся на структуре годичного побега у последних как наиболее сложноорганизованных.

Терминология

Используемые термины, в основном, определены нами ранее [1]. У сосен есть два типа вегетативных побегов – удлиненные (ауксибласты) и укороченные (брахибласты). Ауксибласт представляет собой ось с растянутыми междоузлиями и однообразными чешуйчатыми листьями (катафиллами). Катафиллы подразделяются на стерильные (без пазушных образований) и фертильные. В пазухах последних встречаются 5 основных типов пазушных образований: криптобласты (или латентные почки), латеральные ауксибласты, брахибласты, микростробилы и шишки. Элементарный цикл побегообразования – это формирование отдельной почки (от заложения первого стерильного катафилла до заложения последнего фертильного катафилла с пазушным примордием) + формирование элементарного побега, который у сосен в норме состоит из одной серии стерильных катафиллов, расположенных в его проксимальной части, и одной серии фертильных катафиллов с пазушными образованиями. Побег, растяжение которого произошло на протяжении одного вегетационного периода, мы называем годичным побегом. Он может состоять из одного (моноциклический) или нескольких (полициклический) элементарных побегов. Последние делятся на два типа по происхождению: весенние (заложение почки и растяжение побега разделены периодом зимнего покоя) и летние (заложение почки и растяжение побега происходит на протяжении одного вегетационного периода).

Материалы и методики исследования

Материал был собран в двух припоселковых кедровниках: Яйлинском и Нижне-Сеченовском. Эти насаждения, а также способ отбора деревьев и ретроспективного анализа структуры побегов описаны ранее [1]. В каждом насаждении с 10 деревьев отбирали по пять 10-летних ветвей с женскими и мужскими побегами из средней части соответствующих ярусов кроны. Из 1 000 побегов, взятых в женском ярусе, собственно женскими, т.е.

имеющими хотя бы одну шишку, были 96% побегов. Среди 1 000 побегов из мужского яруса собственно мужские составили 89%. Таким образом, приведенные данные основаны на анализе 960 женских и 890 мужских побегов. Для анатомических исследований использовали свежие (не фиксированные) побеги текущего года на тех же самых ветвях: 100 мужских и 100 женских побегов. Размер апикальной меристемы определяли в проходящем свете под микроскопом AxioStar Plus (Zeiss, Германия) на срединном продольном срезе. Тканевую структуру стебля исследовали в падающем свете под биноклем Микромед МС-2 zoom на поперечном срезе в средней части годичного побега.

Изучение органогенеза побегов обычно производится методом микрофенологических наблюдений за развитием почек. Это позволяет установить календарный срок дифференциации различных элементов побега. Вместе с тем отдельные типы морфоструктур на ранних этапах развития, как правило, очень похожи друг на друга и с трудом поддаются идентификации. Поэтому анализ развития почек имеет смысл только в том случае, когда он сопровождается описанием структуры зрелого дифференцированного побега. Непосредственно под микроскопом установив сроки наступления ключевых этапов органогенеза, вполне возможно весь его ход в полном объеме восстановить по числу и расположению органов на зрелом побеге. Именно так мы и поступили, используя в качестве основы фундаментальную работу Т.П. Некрасовой [4], а также наши собственные наблюдения [5, 6].

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

Результаты исследования

Побеги одного полового типа из двух насаждений очень похожи (табл. 1). По всем параметрам, характеризующим активность органогенеза и роста, мужские побеги статистически значимо уступают женским. Уже покоящиеся апикальные меристемы на женских побегах значительно выше и шире, чем на мужских. Особенно велики различия по диаметру апекса. Зрелые женские побеги в 2,5–3 раза превосходят мужские по диаметру и в 3–5 раз – по длине оси.

Состав и взаиморасположение тканей одинаковое у двух типов побегов, а их соотношение – резко различное. Так, площадь поперечного сечения первичной коры мужских побегов составляет 18–19, флоэмы – 11–12, ксилемы – 5–6, а сердцевины – всего 2–2,5% от площади этих тканей у женских побегов. Большую часть объема стебля у обоих типов побегов занимают первичные паренхимные ткани (рис. 1). Доля вторичных проводящих тканей значительно выше у женских побегов (22–23%), чем у мужских (8–9%). Доля первичной коры у всех побегов многократно выше, чем доля сердцевины, однако по соотношению этих двух тканей налицо огромные различия. У

мужских побегов отношение площадей коры и сердцевины на поперечном срезе составляет 100 : 1, а у женских – 10 : 1. Из вторичных тканей у обоих типов побегов лучше развита ксилема. Различия по соотношению вторичных тканей не столь велики, как по соотношению первичных, но достаточно существенны. У мужских побегов доля флоэмы в 4–5, а у женских – в 11–12 раз меньше, чем доля ксилемы.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Размер и структура мужских и женских годичных побегов
[Size and structure of male and female annual shoots of *Pinus sibirica*]

Признаки [Characteristics]		Яйля [Yaylya]		Нижне-Сеченово [Nizhne-Sechenovo]	
		Мужские побеги [Male shoots]	Женские побеги [Female shoots]	Мужские побеги [Male shoots]	Женские побеги [Female shoots]
Высота апикальной меристемы, мк [Apical meristem height, μm]		–	–	75a*	956
Диаметр апикальной меристемы, мк [Apical meristem diameter, μm]		–	–	190a	3606
Диаметр оси побега, мм [Diameter of shoot axis, mm]		3,5a	9,16	3,3a	8,66
Площадь поперечного сечения тканей оси побега, мм ² [Cross section square of shoot axis tissues, mm ²]	Первичная кора [Cortex]	8,45a	44,76	7,79a	40,46
	Флоэма [Phloem]	0,15a	1,36	0,13a	1,16
	Ксилема [Xylem]	0,85a	14,16	0,60a	12,36
	Серцевина [Pith]	0,12a	4,96	0,08a	4,06
Длина оси, см [Axis length, cm]		1,8a	9,1в	1,23a	5,236
Число пазушных структур, шт. [Number of axial structures]	Микростробилы [Pollen cones]	14,9a	0	12,4a	0
	Брахибласты [Short shoots]	7,3a	65,2в	5,6a	33,06
	Криптобласты [Dormant buds]	0,85a	1,796	0,85a	1,916
	Ауксибласты [Long shoots]	0,25a	2,86	0,15a	2,196
	Шишки [Seed cones]	0	2,11a	0	2,4a
	Всего [Total]	23,3a	62,9в	19,0a	39,56

* 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 characteristics in the lines].

Различия по общему числу пазушных структур несколько меньше, чем по длине и диаметру оси. Тем не менее мужские побеги и по этому показателю в 2–3 раза уступают женским. Первые элементы мужского побега, стерильные катафиллы, закладываются в самом конце сезонного цикла активности апикальной меристемы примерно за 21 месяц до начала растяжения

побега. По окончании роста катафиллы опадают, оставляя на коре стебля неглубокие слегка изогнутые рубцы. Междоузлия в этой части побега почти не растягиваются. Все остальные элементы мужского побега закладываются в вегетационный период, предшествующий его растяжению. Они формируются и располагаются на зрелом побеге всегда в одном и том же порядке: стерильные катафиллы → фертильные катафиллы с микростробилами → с брахибластами → с криптобластами → с латеральными ауксибластами. В этой части побега междоузлия всегда более или менее растянуты. Из пазушных структур обязательны и наиболее многочисленны микростробилы. Их число варьирует от 3 до 35. Брахибласты имеются почти всегда (у 98% побегов). Их обычно значительно меньше, чем микростробилы (до 16 шт.). Криптобласты отмечены на 83% побегов. В подавляющем большинстве случаев на побеге был единственный криптобласт. Латеральные ауксибласты редки. Их имели лишь 15–25% побегов. На каждом из них был только один латеральный ауксибласт. Он всегда был расположен строго дистально в пазухе самого последнего фертильного катафилла.

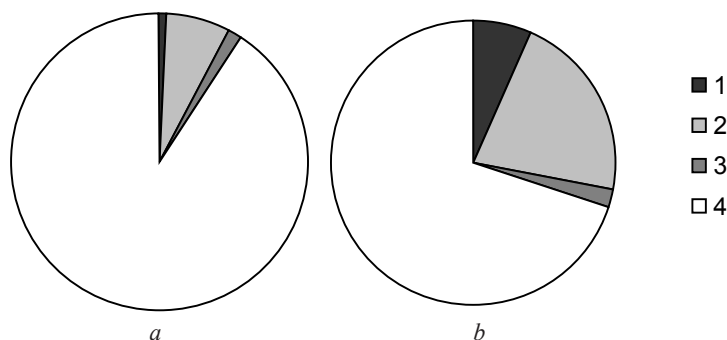


Рис. 1. Доля сердцевины (1), ксилемы (2), флоэмы (3) и первичной коры (4) в площади поперечного сечения стебля мужских (а) и женских (б) побегов из Нижне-Сеченовского кедровника

[Fig. 1. Proportion of pith (1), xylem (2), phloem (3) and cortex (4) in stem cross section square of male (a) and female (b) shoots in Nizhne-Sechenovo stone pine forest]

В женском ярусе кроны годичный побег имеет более сложное строение, так как состоит из двух элементарных побегов: весеннего и летнего. Прежде чем приступить к анализу его внутренней структуры, сравним два половых типа побегов по количеству и соотношению пазушных структур. Если на мужских побегах большая часть их (63–65%) являются генеративными, то на женских побегах доля шишек составляет в среднем всего 3–6% (рис. 2). Из вегетативных структур на обоих типах побегов численно преобладают брахибласты, но на мужских побегах их в 6–8 раз меньше, чем на женских. Общая доля криптобластов и латеральных ауксибластов невелика: 5–6% на мужских побегах и 8–10% на женских. Соотношение этих двух типов па-

зушных структур резко различно. У мужских побегов на один криптобласт приходится латеральных ауксибластов в среднем 0,2–0,3, у женских – 1,2–1,6.

Формирование годичного побега женского типа начинается в конце лета с заложения серии стерильных катафиллов. Они прикрывают апикальную меристему в течение зимы. Весной (примерно в середине мая) заложение катафиллов возобновляется, причем первые 5–6 катафиллов весеннего заложения оказываются фертильными. Вместе с перезимовавшими катафиллами они образуют временную почку, из которой спустя месяц (в конце июня – начале июля) развивается летний побег [3]. Период дифференциации этой почки (июнь) совпадает с активным растяжением весеннего побега из почки возобновления, заложившейся в июле–августе прошлого года [4].

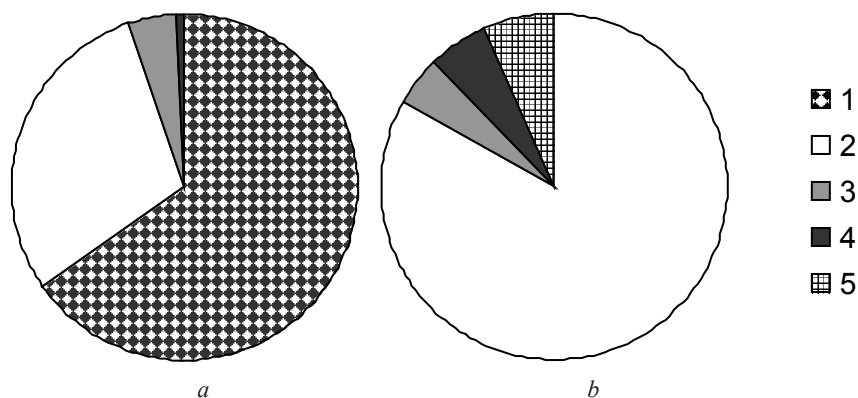


Рис. 2. Доля микростробилов (1), брахибластов (2), криптобластов (3), латеральных ауксибластов (4) и шишек (5) от общего числа пазушных структур на мужских (а) и женских (b) годичных побегах из Нижне-Сеченовского кедровника

[Fig. 2. Proportion of pollen cones (1), short shoots (2), dormant buds (3), lateral long shoots (4) and seed cones (5) of the total number of axial structures on male (a) and female (b) annual shoots in Nizhne-Sechenovo stone pine forest]

Два элементарных побега – весенний и летний – сильно различаются по большинству морфометрических признаков (табл. 2). Общее число пазушных структур на летнем побеге в 7–10 раз меньше, чем на весеннем. Различия по длине оси выражены еще ярче. Летний побег практически вообще не имеет длины. Его междоузлия очень короткие. Поэтому создается впечатление, что все пазушные структуры располагаются на одном уровне. Напротив, междоузлия весеннего побега даже в его проксимальной части, занятой СКФ, всегда хорошо растянуты, а длина составляет в среднем 96–97% от общей длины годичного побега. Очень велики различия и по размеру хвои. Хвоя летнего побега короткая, прямая и ориентирована под острым углом к оси побега. Хвоя весеннего побега примерно в два раза длиннее и, как правило, более или менее изогнута. Ее основание располагается обычно под прямым, а медиальная и особенно дистальная часть – под тупым углом к оси побега.

Таблица 2 [Table 2]

Структура годичного побега в женском ярусе кроны
[Structure of annual shoot in the female crown layer of *Pinus sibirica*]

Признак [Characteristic]	Яйля [Yaylya]		Нижне-Сеченово [Nizhne-Sechenovo]	
	Весенний побег [Spring shoot]	Летний побег [Summer shoot]	Весенний побег [Spring shoot]	Летний побег [Summer shoot]
Длина оси, см [Axis length, cm]	8,76в*	0,35а	5,02б	0,21а
Длина хвои, см [Needle length, cm]	12,2б	6,4а	10,3б	5,1а
Общее число пазушных структур, шт. [Total number of axial structures]	57,0	5,9	34,6	5,0
Число брахибластов, шт. [Number of short shoots]	53,0в	3,2а	30,6б	2,4а
Число криптобластов, шт. [Number of dormant buds]	0,85а	0,94а	0,93а	0,98а
Число латеральных ауксибластов, шт. [Number of lateral long shoots]	1,0а	1,8б	0,59а	1,6б
Число шишек, шт. [Number of seed cones]	2,11а	0	2,43а	0

* 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 characteristics in the lines]

На весеннем побеге число брахибластов всегда измеряется десятками. Их не бывает меньше 20 шт. (рис. 3). Они составляют 90–95% от общего числа пазушных структур и занимают большую часть поверхности стебля. На летнем побеге брахибласты имеются не всегда, а лишь в 80–90% случаев. Их никогда не бывает больше 10 шт. Тем не менее и на летнем побеге брахибласты являются наиболее многочисленным типом пазушных структур, составляют в среднем половину от их общего числа. Между брахибластами и латеральными ауксибластами как на весеннем, так и на летнем побеге располагаются криптобласты. Они имеются у абсолютного большинства побегов (80–85% весенних и 85–90% летних). На каждом чаще всего есть единственный криптобласт. Латеральные ауксибласты являются обычным компонентом летнего побега (90–95%) и часто встречаются на весеннем (50–65%). На летнем побеге их число достигает 6, и они всегда закладываются последними. На весеннем побеге их число не превышает 2–3, обычно же единственный латеральный ауксибласт располагается на генетической спирали строго между криптобластом и первой шишкой. По всем показателям роста (длина оси, хвои, общее число метамеров и др.) латеральные ауксибласты весеннего побега статистически значимо (в 1,5–2 раза) уступают таким же органам летнего побега. Шишки имеются только на весеннем побеге. Они всегда являются его последними по времени заложения пазушными структурами и располагаются на дистальном полюсе осевого побега.

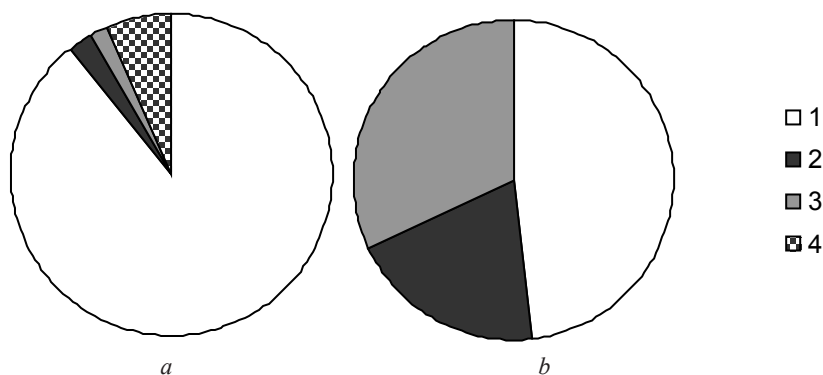


Рис. 3. Доля брахибластов (1), криптобластов (2), латеральных ауксибластов (3) и шишек (4) от общего числа пазушных структур на весеннем (а) и летнем (b) побегах из женского яруса кроны в Нижне-Сеченовском кедровнике
[Fig. 3. Proportion of short shoots (1), dormant buds (2), lateral long shoots (3) and seed cones (4) of the total number of axial structures on spring (a) and summer (b) elementary shoots from the female crown zone in Nizhne-Sechenovo stone pine forest]

Таким образом, в женском ярусе кроны весенний и летний побеги принципиально различаются по структуре и функциям. Плодоношение происходит исключительно на весеннем побеге. «Вегетативные функции» совмещены, но распределяются между элементарными побегами крайне асимметрично. Нарастание и фотосинтез осуществляются почти исключительно за счет весеннего побега: на него приходится 96% длины и 92% брахибластов годичного побега. Главной функцией летнего побега является ветвление: на нем располагаются 73% латеральных ауксибластов. Лишь функция регенерации, за которую «ответственны» криптобласты, разделена между элементарными побегами примерно поровну.

Для кедрового сибирского характерно очередное (спиральное) листво-расположение. Абсолютное большинство побегов имеют формулу филлотаксиса 13/34. Смежные катафиллы и, следовательно, их пазушные структуры, располагаются на единой (генетической) спирали под углом $137,65^\circ$ друг к другу. Это означает, что число оборотов генетической спирали между двумя катафиллами, расположенными друг над другом (на одной прямой, параллельной оси стебля, – ортостихе), составляет 13, а число катафиллов на этом участке генетической спирали (листовой цикл) – 34. Иными словами, если мы возьмем в качестве точки отсчета любой катафилл, то строго над ним, в самом конце 13-го витка генетической спирали, будет располагаться 35-й по счету катафилл. Средняя длина междоузлия даже при очень хорошем росте обычно не превышает 2 мм. Однако абсолютная стабильность угла расхождения последовательных катафиллов позволяет легко восстановить последовательность заложения в почке и расположения на зрелом побеге всех без исключения боковых органов. Исходя из формулы филлотаксиса, на побеге

имеется 34 ортостихи. Они визуально неразличимы и не имеют практического значения. Напротив, кривые линии, соединяющие последовательно расположенные катафиллы (вторичные спирали или контактные парастихи), очень хорошо видны на зрелом побеге. Для анализа морфоструктуры побега наиболее удобны 3-кратные и 5-кратные парастихи. Если, например, на побеге имеется 60 катафиллов, то они организованы следующим образом: 3 парастихи по 20 катафиллов и 5 парастих по 12 катафиллов. Эти парастихи всегда направлены в противоположные стороны: когда 3-кратные закручены по часовой стрелке, 5-кратные – против, и наоборот.

Рассмотрим изменение некоторых признаков вдоль 5-кратной парастихи годовичного побега с длиной оси 20–25 см и общим числом метамеров около 125 шт., из которых 100 относятся к весеннему и 25 – к летнему побегу. Расстояние между последовательными узлами в основании весеннего побега невелико, но резко (почти в 3 раза) возрастает на протяжении первых семи междоузлий (рис. 4, *a*). Наиболее растянутая часть побега приходится на проксимальную часть зоны брахибластов весеннего побега. От 7-го междоузлия к дистальному полюсу весеннего побега расстояние между узлами снижается вначале медленно, затем все быстрее. В результате этого снижения последнее междоузлие весеннего побега оказывается даже несколько короче первого. Наименее растянуты первые междоузлия летнего побега. По направлению к дистальному полюсу летнего побега длина междоузлий увеличивается до характерной для проксимальной части весеннего побега.

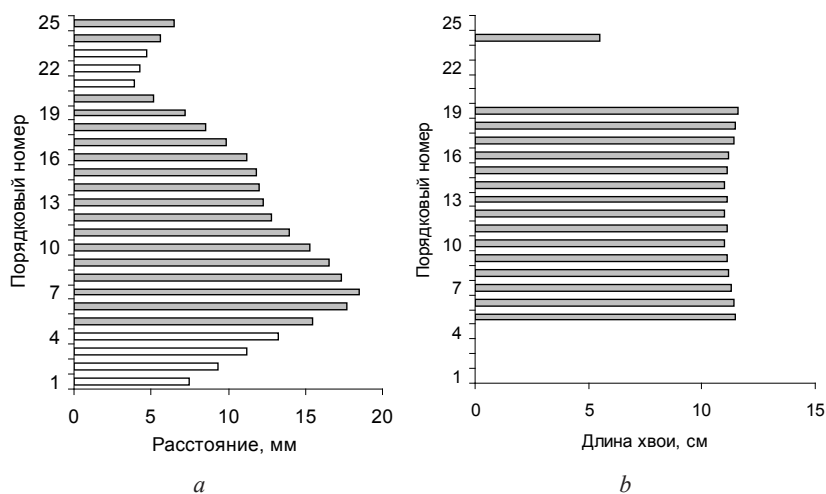


Рис. 4. Изменение длины междоузлий (*a*) и длины хвои (*b*) вдоль 5-кратной парастихи годовичного побега женского типа. Светлые полосы – узлы со стерильными катафиллами, темные – с фертильными

[Fig. 4. Shoot unit length (*a*) and needle length (*b*) variation along the 5-fold parastich of a female annual shoot. Light stripes are nodes with empty axils and dark stripes are nodes with thick axils. *a* - On the Y-axis - Sequence number, on the X-axis - Distance, mm. *b* - On the Y-axis - Sequence number, on the X-axis - Needle length, mm]

Таким образом, длина междоузлий изменяется вдоль оси годичного побега исключительно постепенно, без резких скачков. Она явно не зависит от наличия и характера пазушных структур в соответствующих узлах. Более того, она связана не с последовательностью растяжения, а с последовательностью заложения (!) элементов годичного побега. Ведь самые короткие междоузлия характерны не для тех его частей, которые растягиваются первыми и последними (соответственно основание весеннего и конец летнего побегов), а для тех, которые закладываются первыми и последними (соответственно конец весеннего и основание летнего побегов).

Длина хвои, измеренная у брахибластов, расположенных на той же 5-кратной парастихе, практически не меняется вдоль оси весеннего побега (рис. 4, *b*). Некоторое увеличение значения признака от медиальной части побега к проксимальному и дистальному полюсам статистически незначимо. Хвоя на летнем побеге, как уже было отмечено выше, примерно в два раза короче, чем на весеннем.

Таким образом, оба рассмотренных признака подвержены значительной изменчивости вдоль оси годичного побега. Длина междоузлий изменяется плавно и больше зависит от срока заложения, чем от срока растяжения метамеров. Длина хвои изменяется очень резко при переходе от весеннего побега к летнему, но относительно постоянна в пределах каждого из элементарных побегов.

Обсуждение результатов

Судя по приведенным выше результатам, между мужскими и женскими побегами кедра сибирского имеются большие различия не только по собственно половому статусу, но и по многим другим признакам. Рассмотрим их на последовательных этапах побегообразовательного цикла и начнем с покоящейся (зимней) апикальной меристемы. Практически у всех изученных в этом отношении растений размер побега положительно и довольно тесно связан с размером породившей его апикальной меристемы. Однако уже простое выражение последнего двумя показателями – высотой и диаметром – показывает, что изменчивы они в разной степени: с увеличением размера побега диаметр апикальной меристемы увеличивается гораздо больше, чем высота. Это, в частности, показано на примере многих видов *Pinus* [7–9] и подтверждено для кедра сибирского в настоящей работе.

В основании апикальной меристемы, где измеряется ее диаметр, она состоит у голосеменных из двух цитогистологических зон – стержневой, порождающей сердцевину стебля, и периферической, ответственной за формирование первичной коры и боковых органов [10, 11]. С увеличением диаметра апекса размер обеих зон увеличивается, но в разной степени: у стержневой гораздо больше, чем у периферической; поэтому и в закончивших первичный рост осях доля сердцевины многократно выше у крупных

побегов по сравнению с мелкими [12, 13]. Кедр сибирский, судя по результатам настоящей работы, не является исключением из этого правила. Соотношение вторичных проводящих тканей у побегов разного размера было впервые изучено в настоящей работе. Оказалось, что отношение ксилема / флоэма гораздо выше у крупных (женских) побегов по сравнению с мелкими (мужскими). С одной стороны, это, по-видимому, является следствием снижения корнеобеспеченности побегов с уменьшением их размера, с другой стороны, еще больше затрудняет водоснабжение мелких побегов. Из различий в метамерной структуре побегов прежде всего обращает на себя внимание сложное устройство крупных и простое – мелких годичных побегов. У всех без исключения полициклических видов *Pinus* с увеличением размера годичных побегов увеличивается число составляющих его элементарных побегов: от 1 у самых мелких до 3–4 у самых крупных [14–16].

Если бы с увеличением размера годичного побега увеличивалось число весенних побегов, как это характерно, например, для *Pinus banksiana* Lamb. [8] и *P. contorta* Dougl. [17], то обсуждаемое явление можно было бы объяснить легко и просто: большей продолжительностью и более поздним окончанием морфогенеза крупных побегов. У кедра сибирского образуются не более двух ЭП, причем второй (дополнительный) побег всегда летний, т.е. закладывается в самом начале сезонного цикла морфогенеза. Получается парадокс: крупные побеги позже других выходят из состояния покоя [5], но первым проявлением их сезонной активности является заложение не стерильных катафиллов, как у всех остальных побегов и как это определяется стандартной «логикой» морфогенеза (от мелких и простых органов к крупным и сложным), а фертильных катафиллов летнего побега с мощными пазушными меристемами. Этот интересный факт пока не поддается убедительной интерпретации. Однако можно предположить, что летний побег только инициируется в самом начале сезонного цикла морфогенеза, а детерминируется он значительно раньше: в конце предыдущего лета, т.е. именно тогда, когда крупные побеги еще относительно активны в отличие от перешедших в состояние покоя остальных побегов. Пока у нас нет никакой информации в пользу этого предположения.

Как бы то ни было, наличие летнего побега автоматически обеспечивает 2–3-кратное увеличение числа латеральных ауксибластов. Это вызывает очень характерную для кедра сибирского и весьма целесообразную дифференциацию всех ветвей на два качественно различных типа. Ветви, состоящие преимущественно из сложных годичных побегов, становятся мощными, скелетными, а все остальные ветви остаются слабыми, «обрастающими». Формирование летнего побега в дистальной части годичного побега женского типа вызывает резкое усиление и без того ярко выраженной у него акротонии. Вполне естественно, что встречается это явление только на мощных ветвях из верхней части кроны, функцией которых является захват жизненного пространства. Для остальных ветвей, «осваивающих» это про-

странство, чрезмерная акротония является излишней. У мелких (мужских) побегов акротония практически не выражена: на их дистальном полюсе располагаются самые мелкие и «слабые» пазушные структуры – криптобласты.

Приведенные выше результаты убедительно свидетельствуют, что у кедр сибирского годичные побеги женского типа практически никогда не бывают моноциклическими, как это считалось ранее [4, 18]. Они исключительно поли-, точнее, дициклические. Образование двух элементарных побегов за сезон – весеннего и летнего – это норма. Можно даже сказать, что аномалией в данном случае является отсутствие летнего побега. Концепция дициклического годичного побега легко снимает все имеющиеся в литературе разногласия относительно сроков и последовательности этапов органогенеза. Рассмотрим их более подробно. Т.П. Некрасова [4] считала, что зачатки латеральных ауксибластов являются последними пазушными образованиями формирующейся почки и закладываются в августе непосредственно после шишек. По мнению Е.Г. Мининой [18], примордии латеральных ауксибластов – это первые пазушные образования формирующейся почки, которые закладываются в начале вегетационного сезона. При этом оба упомянутых автора полагали, что заложение латеральных ауксибластов происходит один раз в год и приблизительно одновременно у всех половых типов побегов. Как было показано выше, ни одно из перечисленных утверждений не соответствует действительности. На самом деле латеральные ауксибласты закладываются два раза в год на женских и один раз в год – на всех остальных побегах. При этом в женском ярусе кроны они никогда не являются ни первыми, ни последними по времени заложения пазушными структурами, а занимают свое строго определенное место на каждом из элементарных побегов.

Авторы, изучавшие органогенез женских побегов кедр сибирского, обратили внимание на появление в начале июля необычных брахибластов, хвоя которых вдвое короче нормальной [4] и, в отличие от последней, всегда остается прямой, не изгибается [18]. По Т.П. Некрасовой [4], зачатки таких брахибластов закладываются в начале вегетационного периода как элементы зимующей почки, основание которой в аномальные по погодным условиям годы аномально растягивается. По Е.Г. Мининой [18], эти органы образуются в конце сезонного цикла органогенеза после заложения женских шишек. Оба утверждения опять-таки не имеют под собой никакой почвы. Во всей мировой литературе нет ни одного упоминания о том, чтобы у какого-то вида *Pinus* сезонный цикл органогенеза более или менее мощных побегов заканчивался заложением брахибластов. Приведенные выше результаты показывают, что нет оснований считать кедр сибирский исключением из этого правила.

Представление о годичном женском побеге кедр сибирского как дициклическом позволяет легко идентифицировать все те органы, которым никак не могли найти место Е.Г. Минина [18] и Т.П. Некрасова [4]. И основная

«мутовка» латеральных ауксибластов, и связанные с ней необычные брахибласты являются элементами летнего побега, который закладывается в конце мая – начале июня и уже через месяц переходит к росту растяжением. Этот побег не является аномальным, пролептическим. Греческое слово «*prolepsis*» означает проявление свойства, которого не было и не могло быть до действия провоцирующих факторов. Пролептические побеги развиваются из почек, которые сформировались как зимующие, но под влиянием этих самых провоцирующих (аномально благоприятных) факторов перешли к растяжению летом в год заложения. Летние побеги у кедра сибирского образуются регулярно, ежегодно. Их развитие именно как летних предопределено уже при заложении. Они заканчивают растяжение не позже чем в середине июля, поэтому, в отличие от пролептических побегов, всегда благополучно вызревают и не подвержены обмерзанию.

Полициклические годовичные побеги, тем более состоящие из весенних и летних побегов, нечасто встречаются у древесных растений бореальной зоны умеренного пояса [2, 19]. Возможно, именно поэтому в российской научной литературе по морфогенезу *Pinus* не сложилось традиции представлять и обсуждать результаты в этой системе терминов. В мировой литературе такая традиция есть, ибо добрая половина видов сосны, в том числе все субтропические и тропические, имеют сложные годовичные побеги [20, 21]. Мы не будем здесь обсуждать видоспецифичность этой системы признаков и ее значение для систематики рода. Отметим лишь, что в структуре годовичного побега кедра сибирского и других изученных в этом отношении видов довольно много общего. Заложение летнего побега у *P. elliotii* Engelm. совпадает с началом линейного роста весеннего побега [22]. Летние побеги *P. echinata* Mill., *P. rigida* Mill. [23] и *P. taeda* L. [24] значительно короче весенних. Длина хвои на летних побегах *P. brutia* Ten. [25] и *P. halepensis* Mill. [26] в 1,5–3,5 раза меньше, чем на весенних. У *P. monophylla* Torrey, *P. quadrifolia* Sud. и *P. edulis* Engelm. основная «мутовка» латеральных ауксибластов находится не на весенних, а на летних побегах [27]. Таким образом, в наличии летнего побега у кедра сибирского нет ничего необычного. Правда, все упомянутые виды относятся к неморальным или субтропическим. Однако и у *P. strobus* L., достаточно северного, хотя и не вполне бореального вида, летний побег возможен и очень похож на таковой у кедра сибирского по структуре и срокам развития [28].

В чем смысл и значение полициклического годовичного побега *Pinus*, почему его нет у других родов *Pinaceae*? Мы уже отчасти касались этого вопроса, когда обсуждали функциональную специализацию и внутреннюю структуру элементарных побегов [1]. Действительно, у *Pinus* все мощные пазушные структуры, т.е. шишки и латеральные ауксибласты, располагаются исключительно «мутовкой» в дистальной части элементарного побега. Такое расположение крупных органов не может не налагать некоторого ограничения на их количество. Избыточная концентрация шишек и латеральных ауксибла-

стов на ограниченном отрезке осевого побега не оправдана даже чисто «физически»: чересчур многочисленные латеральные побеги затеняют, а шишки «выдавливают» друг друга или даже разрывают побег в месте своего прикрепления к нему. Очевидно, именно поэтому у многих видов, в том числе и у кедра сибирского, есть довольно жесткое ограничение числа латеральных ауксибластов и особенно шишек на побеге. Если нецелесообразно даже избыточное число тех и других, то тем более нецелесообразно совмещение двух типов органов в одной «мутовке». Ведь по действующим «правилам» органогенеза в ней может быть очень ограниченное число полноценных пазушных структур. Поэтому на одном элементарном побеге невозможно совместить нормальное плодоношение с нормальным ветвлением. Выход из положения, «найденный» кедром сибирским и многими другими видами, – разделение функций между двумя элементарными побегами.

Это решение проблемы не является универсальным для древнего, большого и весьма дифференцированного во всех отношениях рода *Pinus*, ибо некоторые его виды, в том числе процветающие, имеют строго моноциклические годичные побеги. Наиболее характерный пример – *P. sylvestris* L. [29, 30]. Для интерпретации этого феномена нам придется привлечь результаты исследования генеративной структуры кроны. У кедра сибирского женская сексуализация характерна лишь для немногих наиболее мощных побегов, в том числе для главного лидирующего побега, которые одновременно выполняют функцию «захвата жизненного пространства», т.е. обеспечивают рост кроны в высоту и в ширину; именно из женских в прошлом побегов формируются дистальная часть ствола и вся скелетная основа кроны [4]. Очевидно, что реализация этой функции невозможна без обильного и полноценного ветвления. У *P. sylvestris* L. главный лидирующий побег и другие наиболее мощные побеги, во всяком случае в молодом возрасте, т.е. в том возрасте, когда «захват жизненного пространства» наиболее актуален, обычно являются вегетативными или слабо плодоносящими, а большая часть шишек сосредоточена на весьма многочисленных побегах «второй величины» [31, 32]. У этого вида проблема «конфликта» между функциями плодоношения и ветвления в пределах годичного побега стоит не так остро, ибо решается, как правило, посредством разделения этих функций на уровне кроны. В основном самые мощные побеги растут и ветвятся, а несколько менее мощные плодоносят, а растут и ветвятся «по мере возможности». В данном случае усложнение структуры годичного побега не оправдано, следовательно, излишне.

Главным элементом брахибласта как специализированного ассимилирующего побега является хвоя. Представление о брахибласте как своеобразном «сложном листе» [1] позволяет предположить, что размер хвои будет изменяться вдоль оси побега по одновершинной параболической кривой, как это свойственно листьям большинства растений. Действительно, такой характер распределения признака был, например, отмечен В.В. Смирновым

[33] у *Pinus sylvestris* L. Для кедра сибирского характерна скорее противоположная тенденция, впрочем, едва заметная. Как бы то ни было, очевидно, что свойственная побегам *Pinaceae* акротония никак не проявляется в размере хвои брахибластов. Это вполне естественно, так как данный признак не имеет прямого отношения к формированию системы ветвления.

До сих пор мы обсуждали разнообразие элементов узла: листьев и пазушных побегов. Длина междоузлий также довольно изменчива в пределах побега. У большинства древесных растений на моноциклических годичных побегах максимальная длина междоузлий отмечается в их средней части, а минимальная – у полюсов [34]. При моноциклическом устройстве годичного побега междоузлия, заложившиеся первыми и последними, в следующем году растягиваются также первыми и последними соответственно. Это не позволяет ответить на вопрос, когда складываются различия междоузлий по их длине: в эмбриональный или в постэмбриональный период развития побега. Анализ изменчивости признака на сложном (дициклическом) побеге впервые проведен в настоящей работе. Результат этого анализа оказался довольно неожиданным: минимальная длина междоузлий была отмечена не у полюсов годичного побега, а в переходной зоне от весеннего побега к летнему. Получается, что самыми короткими становятся не те междоузлия, которые начали растягиваться первыми и последними, а те, которые первыми и последними заложились! Переход от заложения весеннего побега к заложению летнего, который осуществляется через период зимнего покоя, – это и резкая смена фертильных катафиллов стерильными, и ярко выраженный годовой минимум в длине междоузлий. Переход от заложения летнего побега к заложению весеннего, который происходит в конце мая – начале июня, т.е. в период высокой активности всех физиологических процессов, – это такая же резкая смена фертильных катафиллов стерильными, которая, однако, совершенно не отражается на длине междоузлий в переходной зоне. Следовательно, циклы формирования элементарных побегов, определяющие наличие и характер пазушных структур, совершенно не затрагивают формирование междоузлий, которое «подчиняется» исключительно годичному циклу развития побегов. Таким образом, формирование осевых и боковых структур годичного побега происходит принципиально по-разному. Этот вывод открывает новые возможности в моделировании развития побегов и побеговых систем.

Другой не менее важный вывод – это чрезвычайно высокий уровень детерминации свойств зрелого побега на эмбриональном этапе его развития. Судя по приведенным результатам, до начала растяжения побега предопределено не только число и взаиморасположение метамеров различных типов, но и все соотношения, все внутренние корреляции, в том числе характеризующие рост и формирование элементарных систем ветвления. Условия растяжения не могут не влиять на длину междоузлий, но те из них, которые детерминированы как самые короткие и самые длинные, по-видимому, оста-

ются таковыми при любых обстоятельствах. Более крупные латеральные ауксбласты не только состоят из большего числа метамеров, но имеют еще и большую длину междоузлий. Следовательно, растяжение боковых побегов не сокращает различия между ними, сложившиеся в период формирования почек, а напротив, дополнительно усиливает эти различия.

Заключение

Анализ структуры и развития побегов кедрового сибирского показал несостоятельность общепринятой в научной литературе концепции моноциклического годичного побега. Лишь в мужском ярусе кроны за сезон формируется одна зимующая почка, а годичный побег всегда состоит из одного – весеннего – элементарного побега. В женском ярусе кроны ежегодно формируются две почки и два элементарных побега. Из зимующей почки развивается первый, весенний, побег. Кроме того, в начале сезона закладывается временная почка, из которой без периода покоя развивается второй, летний, побег. Весенний и летний побеги принципиально различаются по структуре и функциям. Плодоношение осуществляется исключительно на весеннем побеге. «Вегетативные функции» совмещены, но распределяются между элементарными побегами крайне асимметрично. Нарастание и фотосинтез осуществляются почти исключительно за счет весеннего побега. Главной функцией летнего побега является ветвление. Лишь функция регенерации, за которую «ответственны» криптобласты, разделена между элементарными побегами примерно поровну.

Анализ изменчивости длины междоузлий на сложном (дициклическом) годичном побеге впервые проведен в настоящей работе. Результат этого анализа оказался довольно неожиданным: минимальная длина междоузлий была отмечена не у полюсов годичного побега, а в переходной зоне от весеннего побега к летнему. Следовательно, циклы формирования элементарных побегов, определяющие наличие и характер пазушных структур, совершенно не затрагивают формирование междоузлий, которое «подчиняется» исключительно годичному циклу развития побегов. Таким образом, формирование осевых и боковых структур годичного побега происходит принципиально по-разному. Размер и структура зрелого побега детерминируются, в основном, на эмбриональном этапе его развития. Судя по приведенным результатам, до начала растяжения побега предопределено не только число и взаиморасположение метамеров различных типов, но и все соотношения, все внутренние корреляции, в том числе характеризующие рост и формирование элементарных систем ветвления.

Литература

1. *Горошкевич С.Н.* Структура и развитие элементарного побега кедрового сибирского // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 4 (28). С. 37–55.

2. 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.
3. Mutke S., Sievänen R., Nikinmaa E., Perttunen J., Gil L. Crown architecture of grafted stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation // *Trees*. 2005. Vol. 19, № 1. P. 15–25.
4. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск : Наука, 1972. 272 с.
5. Горошкевич С.Н. Различия в фенологии органогенеза как фактор дифференциации кроны кедра сибирского на генеративные ярусы // *Физиология растений*. 1993. Т. 40, № 2. С. 278–282.
6. Горошкевич С.Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // *Ботанический журнал*. 1994. Т. 79, № 5. С. 63–71.
7. Tepper H.B. Dimensional and zonal variation in dormant shoot apices of *Pinus ponderosa* // *American Journal of Botany*. 1963. Vol. 50, № 6. P. 589–596.
8. Curtis Y.D., Popham R.A. The development anatomy of long branch terminal buds of *Pinus banksiana* // *American Journal of Botany*. 1972. Vol. 59, № 2. P. 194–202.
9. Worrall J., Draper D.A., Anderson S.A. Shoot characteristics of vigorous lodgepole pines after reciprocal grafting // *Canadian Journal of Forest Research*. 1985. Vol. 15, № 2. P. 365–370.
10. Foster A.S. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba* // *Bulletin of Torrey Botanical Club*. 1938. Vol. 65. P. 531–536.
11. Sacher J.A. Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa* // *American Journal of Botany*. 1954. Vol. 41, № 9. P. 749–759.
12. Sinnot E.W. The relation of organ size to tissue development in the stem // *American Journal of Botany*. 1936. Vol. 23, № 6. P. 418–421.
13. Buchholz J.T. Cone formation in *Sequoia gigantea* // *American Journal of Botany*. 1938. Vol. 25, № 4. P. 296–305.
14. Eggle W.A. Stem elongation and time of cone initiation in southern pines // *Forest Science*. 1961. Vol. 7, № 2. P. 149–158.
15. Heuret P., Meredieu C., Coudurier T., Barthélémy D. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae) // *American Journal of Botany*. 2006. Vol. 93, № 11. P. 1577–1587.
16. Businský R. The genus *Pinus* L. Pines: Contribution to Knowledge. A Monograph with Cone Drawings of All Species of the World by Ludmila Businská. Acta Pruhoniana. 2008. Vol. 88. 126 p.
17. O'Reilly C., Owens J.N. Long-shoot development, shoot growth, and foliage production in lodgepole pine // *Canadian Journal of Forest Research*. 1987. Vol. 17, № 11. P. 1421–1433.
18. Минаева Е.Г. О морфогенезе кедра // *Лесоведение*. 1971. № 4. С. 27–36.
19. Kozlovski T.T. Growth and development of trees. New York: Academic press, 1971. Vol. 1. 443 p.
20. Lanner R.M. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth // *Tree physiology and yield improvement*. L. : Academic Press, 1976. P. 223–243.
21. Isik F., Isik K., Yildirim T., Li B.L. Annual shoot growth components related to growth of *Pinus brutia* // *Tree Physiology*. Vol. 22, № 1. P. 51–58.
22. Lanner R.M. Development of the terminal bud and shoot of slash pine saplings // *Forest Science*. 1978. Vol. 24, № 2. P. 167–179.
23. Tepper H.B. Comparative study of long-shoot apex in the genus *Pinus* // *Phytomorphology*. 1966. Vol. 16, № 5. P. 469–474.
24. Smith W.H., Switzer G.L., Nelson L.E. Development of the shoot system of young loblolly pine. I. Apical growth // *Forest Science*. 1970. Vol. 16, № 4. P. 483–490.

25. Bucovac M.J., Wildmoyer F.B. Observations on leaf characteristics of Afganistan pine // Journal of American Society of Horticultural Science. 1980. Vol. 105, № 3. P. 293–297.
26. Serre F. Les rapport de la croissance et du climat chez le pin d'Alep *Pinus halepensis*. II. L'allongement des pousses et des aiguille et le climat. Discussion generale // Oecologia Plantarum. 1976. Vol. 11, № 3. P. 201–224.
27. Lanner R.M. Origin of the summer shoot of Pinion pines // Canadian Journal of Botany. 1970. Vol. 48, № 10. P. 1759–1765.
28. Owston P.W. Multiple flushing in eastern white pine // Forest Science. 1968. Vol. 14, № 1. P. 66–67.
29. Henry A. Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntniss der Laubknospen und Verzweigungsart der Pflanzen // Acta Leop.-Carol. Akad. Naturf. Vehr. 1846. Bd. 22. S. 171–342.
30. Dorken V.M., Gerrit S., Stutzel T. Morphology and anatomy of anomalous short shoots in *Pinus* (Pinaceae) and their evolutionary meaning // Feddes Repertorium. 2010. Vol. 121, № 3–4. P. 133–155.
31. Wareing P.F. Reproductive development in *Pinus sylvestris* // The physiology of forest trees. N. Y. : Ronald press, 1958. P. 643–654.
32. Bhumibhamon S. Studies on Scots pine seed orchards in Finland with special emphasis on the genetic composition of the seed // Metsantuktimuslaitok Julk. 1979. Vol. 94, № 1–6. P. 1–118.
33. Смирнов В.В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М. : Наука, 1964. 167 с.
34. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская наука, 1952. 392 с.

Поступила 15.01.2015 г.; повторно 23.12.2015 г.; принята 24.12.2015 г.

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

Goroshkevich SN. The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) annual shoot. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):18–38. doi: 10.17223/19988591/33/2 In Russian, English summary

Sergey N. Goroshkevich

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

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

In this review, we analyzed our own and literary information on Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) male and female annual shoot structure in connection with adaptive significance of various morphological elements. The material was collected in two 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 (160–170 years old) was located in the southern taiga subzone of the Western Siberian plain (the South-East of Tomsk region). We studied 10 co-dominant trees from each of the forests. We took 5 branches of the upper part of the crown from each tree. The morphological structure of the last 10 annual shoots was registered, i.e. we fixed the number and sequence of different stem unit types.

Male shoots produce only one (winter) bud and one (spring) elementary shoot during the growing season. At the beginning of the season, a temporal bud is initiated

on female shoots, giving rise to the summer shoot which is formed during the season without any period of bud dormancy. Then a winter bud is formed producing the first (spring) elementary shoot in the beginning of the next season. Spring and summer shoots significantly differed in structure and functions. Cone bearing occurs solely on spring shoots. Elongation and photosynthesis occur basically due to a spring shoot. Branching is the main function of a summer shoot. Only regenerative function (acted by kryptoblasts (dormant buds)) is divided into roughly equal parts between two elementary shoots. The presence of a summer shoot automatically provides a 2-3-fold increase in the lateral long shoot number. It causes very characteristic for the Siberian stone pine and highly expedient differentiation of the branches in two qualitatively different types. Branches mainly consisting of bicyclical annual shoots become powerful (skeletal) whereas all other branches remain weak ("overgrown"). The formation of a summer shoot in the distal part of the annual shoot of the female type causes an abrupt increase in its already pronounced acrotony. In small (male) shoots, the acrotony is hardly expressed: the smallest and 'weakest' axial structures (latent buds) are situated on their distal pole.

We analyzed internode length variability on a compound (bicyclical) annual shoot in this work for the first time. The minimal internode length occurred not at annual shoot poles but in the transition zone between spring and summer shoots. Therefore, the elementary shoot formation cycles do not influence internode elongation, which exclusively depends on annual shoot formation cycle. Thus, the formation of axial and lateral structures of an annual shoot occurs in fundamentally different ways. The size and the structure of a mature shoot are mostly determined during the embryonic stage of its development. Basing on these results, before the beginning of shoot elongation, not only the number and relative position of metamers of different types but also all relations and all internal correlations, including those characterizing the growth and formation of elementary branching systems, are predetermined.

Funding: The work was carried out due to basic budgetary funds (Federal Agency for Scientific Organizations) with the support of the Russian Foundation for Basic Research (project № 15-04-03924).

The article contains 4 Figures, 2 Tables, 34 References.

Key words: *Pinus sibirica*; annual shoot; shoot structure and development.

References

1. 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. In Russian, English summary
2. 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)
3. Mutke S, Sievänen R, Nikinmaa E, Perttunen J, Gil L. Crown architecture of grafted stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation. *Trees*. 2005;19(1):15-25. doi: [10.1007/s00468-004-0346-7](https://doi.org/10.1007/s00468-004-0346-7)
4. Nekrasova TP. Biologicheskie osnovy semenosheniya kedra sibirskogo [Biological bases of Siberian stone pine sexual reproduction]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. 272 p. In Russian
5. Goroshkevich SN. Razlichiya v fenologii organogeneza kak faktor differentsiatsii krony kedra sibirskogo na generativnye yarusy [Differences in organogenesis phenology as a factor of differentiation of generative layers within the Cedar Pine crown]. *Fiziologiya rasteniy – Soviet Plant Physiology*. 1993;40(2):278-282. In Russian

6. Goroshkevich SN. O morfologicheskoy strukture i razvitii pobegov *Pinus sibirica* (Pinaceae) [On morphological structure and development of *Pinus sibirica* (Pinaceae) shoots]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1994;79(5):63-71. In Russian, English summary
7. Tepper HB. Dimensional and zonal variation in dormant shoots apices of *Pinus ponderosa*. *American Journal of Botany*. 1963;50(6):589-596.
8. Curtis YD, Popham RA. The development anatomy of long branch terminal buds of *Pinus banksiana*. *American Journal of Botany*. 1972;59(2):194-202.
9. Worrall J, Draper DA, Anderson SA. Shoot characteristics of vigorous lodgepole pines after reciprocal grafting. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1985;15(2):365-370.
10. Foster AS. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. *Bulletin of Torrey Botanical Club*. 1938;65:531-536.
11. Sacher JA. Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. *American Journal of Botany*. 1954;41(9):749-759.
12. Sinnot EW. The relation of organ size to tissue development in the stem. *American Journal of Botany*. 1936;23(6):418-421.
13. Buchholz JT. Cone formation in *Sequoia gigantea*. *American Journal of Botany*. 1938;25(4):296-305.
14. Egger WA. Stem elongation and time of cone initiation in southern pines. *Forest Science*. 1961;7(2):149-158.
15. Heuret P, Meredieu C, Coudurier T, Barthélémy D. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae). *American Journal of Botany*. 2006;93(11):1577-1587. doi: [10.3732/ajb.93.11.1577](https://doi.org/10.3732/ajb.93.11.1577)
16. Businský R. The genus *Pinus* L. Pines: Contribution to Knowledge. A Monograph with Cone Drawings of All Species of the World by Ludmila Businská. *Acta Pruhoniana*. 2008;88:1-126.
17. O'Reilly C, Owens JN. Long-shoot development, shoot growth, and foliage production in lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1987;17(11):1421-1433.
18. Minina EG. O morfogeneze kedra sibirskogo [On the morphogenesis of the Siberian stone pine]. *Lesovedenie*. 1971;4:27-36. In Russian
19. Kozlovski TT. Growth and development of trees. Seed germination, ontogeny, and shoot growth. New York: Academic Press Publ.; 1971. 443 p.
20. Lanner RM. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth. In: *Tree physiology and yield improvement*. Cannell MGR, Last FT, editors. London: Academic Press; 1976. pp. 223-243.
21. Isik F, Isik K, Yildirim T, Li BL. Annual shoot growth components related to growth of *Pinus brutia*. *Tree Physiology*. 22(1):51-58.
22. Lanner RM. Development of the terminal bud and shoot of slash pine saplings. *Forest Science*. 1978;24(2):167-179.
23. Tepper HB. Comparative study of long-shoot apex in the genus *Pinus*. *Phytomorphology*. 1966;16(5):469-474.
24. Smith WH, Switzer GL, Nelson LE. Development of the shoot system of young loblolly pine. I. Apical growth. *Forest Science*. 1970;16(4):483-490.
25. Bucovac MJ, Wildmoyer FB. Observations on leaf characteristics of Afganistan pine. *Journal of American Society of Horticultural Science*. 1980;105(3):293-297.
26. Serre F. Les rapport de la croissance et du climat chez le pin d'Alep *Pinus halepensis*. II. L'allègement des pousses et des aiguille et le climat. Discussion generale. *Oecologia Plantarum*. 1976;11(3):201-224. In French
27. Lanner RM. Origin of the summer shoot of Pinyon pines. *Canadian Journal of Botany*. 1970;48(10):1759-1765.
28. Owston PW. Multiple flushing in eastern white pine. *Forest Science*. 1968;14(1):66-67.

29. Henry A. Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntniss der Laubknospen und der Verzweigungsart der Pflanzen. *Nova acta physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*. 1847;22(1):169-342. In German
30. Dorken VM, Gerrit S, Stutzel T. Morphology and anatomy of anomalous short shoots in *Pinus* (Pinaceae) and their evolutionary meaning. *Feddes Repertorium*. 2010;121(3-4):133-155. doi: [10.1002/fedr.201000006](https://doi.org/10.1002/fedr.201000006)
31. Wareing PF. Reproductive development in *Pinus sylvestris*. In: *The physiology of Forest Trees*. Thimann KV, editor. New York: Ronald Press Publ.; 1958. pp. 643-654.
32. Bhumibhamon S. Studies on Scots pine seed orchards in Finland with special emphasis on the genetic composition of the seed. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*. 1979;94(1-6):1-118.
33. Smirnov VV. Sezonnyy rost glavneyshikh drevesnykh porod [Seasonal growth of the main tree species]. Moscow: Nauka Publ.; 1964. 167 p. In Russian
34. Serebryakov IG. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of vegetative organs of higher plants]. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ.; 1952. 392 p. In Russian

Received 15 January 2015;

Revised 23 December 2015;

Accepted 24 December 2015

Author info:

Goroshkevich Sergey N, Ass. Professor, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: gorosh@imces.ru