

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 631.524.5: 582.475.4

Е.А. Жук

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)

МОРФОГЕНЕЗ ПОБЕГОВ И СТРУКТУРА КРОНЫ ГОРНЫХ ЭКОТИПОВ КЕДРА СИБИРСКОГО: ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЯ *EX SITU*

Работа выполнена при финансовой поддержке СО и УрО РАН (грант № 53).

Показана наследственная обусловленность изменчивости фенологических признаков и структуры побега кедров сибирского вдоль высотного профиля. В отличие от фенологических различий между высотными экотипами, которые оказались сравнительно невелики, различия по структуре побегов были значительными и затрагивали признаки, влияющие на адаптацию особей к природной среде их обитания.

Ключевые слова: кедр; экотип; клоновый архив; генотипическая и модификационная изменчивость.

Многие виды древесных растений в горах умеренного пояса встречаются по всему высотному профилю от нижней до верхней границы лесного пояса. С увеличением высоты над уровнем моря сильно сокращаются рост и плодоношение деревьев [1 и др.], а различия по фенологическим и морфологическим признакам становятся более выраженными [2, 3]. У деревьев из высокогорных популяций короче период сезонного роста [3], их годовые побеги имеют меньшую длину [4], а структура кроны резко отличается от таковой у низкогорных особей [5, 6]. При перенесении вегетативного или семенного потомства горных экотипов в новые условия многие особенности родительских популяций сохраняются, что свидетельствует об их генетической обусловленности [7–9].

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) является отличным объектом для исследования дифференциации вида на высотные экотипы. Этот вид распространен в широком спектре климатических условий и обладает значительной изменчивостью [10]. В горных районах кедр сибирский встречается по всему высотному профилю, принимая на верхней границе леса форму стлнца, которая не сохраняется при перенесении потомства в более мягкие условия [11]. Однако в этом случае сохраняются различия по фенологии и высоте деревьев [12, 13], что позволило сделать вывод о дифференциации вида на экотипы, которые имеют определенные наследственно закрепленные признаки, отличающие их друг от друга [4, 12, 14].

Структура побегов и кроны в целом характеризуется определенным уровнем внутривидовой изменчивости, что в основном объясняется различиями в

продолжительности и теплообеспеченности вегетационного сезона в местах обитания популяций [13, 14]. Однако у высотных экотипов особенности морфогенеза побега и структуры кроны практически не изучены.

Целью данной работы является выявление характера и обсуждение природы наблюдаемых различий в структуре побегов у горных экотипов кедра сибирского, т.е. соотношения генотипического и модификационного компонентов в их изменчивости.

Материалы и методы исследования

Природные популяции кедра, включенные в исследование, произрастают на северо-западном макросклоне Западного Саяна, где кедр сибирский является одним из эдификаторов растительного покрова. В нижней части гор кедр сибирский единично участвует в составе насаждений, причем почти исключительно в речных долинах. На склонах гор распространены светлохвойные (сосново-лиственничные) леса. С высоты 1000–1100 м над ур. м. кедр сибирский становится полноценным участником насаждений, а затем и главной лесообразующей породой. Чем выше горы, тем выше доля кедров в составе насаждений. С высоты 1500–1600 м над ур. м. он не только доминирует, но и образует чистые насаждения. Еще выше (1750 м над ур. м.) начинаются так называемые субальпийские кедровники. Это переходная полоса между лесом и горной тундрой. На высоте 1950–2000 м над ур. м. проходит верхняя граница древесной растительности, образованная, главным образом, кедром сибирским.

Высотный профиль был представлен в нашей работе 4 экотипами: 1) нижняя часть лесного пояса (350 м над ур. м.); 2) средняя часть лесного пояса (1100 м над ур. м.); 3) граница средней и верхней части лесного пояса (1400 м над ур. м.); 4) верхняя часть лесного пояса (1900 м над ур. м.) (табл. 1). В каждой из 4 популяций было выбрано по 10–16 средних по размеру деревьев. Черенки были собраны и привиты весной 1995 г. на одновозрастные 6–7-летние привои местного экотипа и выращены в однородных условиях с размещением 3×6 м. Исследования проводились в 2007–2008 гг. на прививочной плантации (Научный стационар «Кедр» ИМКЭС СО РАН, 30 км к югу от г. Томска), расположенной в подзоне южной тайги.

Летом 2007 и 2008 гг. проводили ретроспективный анализ структуры побега и кроны [15] за 10 последних лет. В случае перевершинивания не включали в анализ побег того года, когда оно произошло, и два следующих за ним. У прививок на побеге каждого года измеряли длину оси и хвои весеннего и летнего лидирующих побегов, а также число и расположение на них пазушных органов: стерильных катафиллов, брахибластов, спящих почек и ауксибластов. В случае опадения пазушных структур их число восстанавливали по следам на коре побегов [15]. По отношению длины терминального побега к длине крупнейшего из латеральных побегов определяли степень апикального доминирования. Для того чтобы вычислить длину междоузлий, общую длину побега делили на число метамеров, составляющих данный побег. Фенологические наблюдения проводились в течение вегетационного сезона до полного окончания роста годичных побегов и хвои с периодичностью один раз в три дня.

В табл. 1 приведены данные, описывающие местообитания каждого экотипа. Табл. 2 содержит средние данные по каждому экотипу. Достоверность различий между экотипами определяли при помощи дисперсионного анализа (метод Шеффе). В таблице это показано буквами при числах. Наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов означает отсутствие различий между ними при $P = 0,95$.

Таблица 1

Характеристика объектов исследования

Признак	Экотипы			
	350 м над ур. м.	1100 м над ур. м.	1400 м над ур. м.	1900 м над ур. м.
Широта	51°47' с.ш.	51°50' с.ш.	52°05' с.ш.	52°30' с.ш.
Долгота	90°05' в.д.	89°45' в.д.	89°50' в.д.	89°55' в.д.
Высота над ур. м., м	350	1100	1400	1900
Сумма эффективных температур (выше +5°C)	2000	1250	900	350
Состав насаждения	5с2л1к1п	9к1л	5к5л	10к
Класс бонитета	II	III	IV	Va
Возраст деревьев, лет	120	190	190	270
Высота деревьев, м	18	24	21	13
Диаметр деревьев, см	24	32	28	36

Таблица 2

Характеристика годичного побега у вегетативного потомства горных экотипов кедра сибирского

Экотип	350 м над ур. м.	1100 м над ур. м.	1400 м над ур. м.	1900 м над ур. м.
Частота встречаемости летнего побега, %	70,4	68,4	65,1	50,5
Длина годичного побега, см	27,1 b	26,9 b	22,3 ab	18,3 a
Длина весеннего побега, см	25,8 b	25,4 b	21,1 ab	17,2 a
Длина летнего побега, см	1,3 a	1,5 a	1,2 a	1,1 a
Длина хвои весеннего побега, см	10,0 b	9,6 ab	9,0 ab	8,8 a
Длина хвои летнего побега, см	7,6 b	6,6 ab	6,4 ab	5,6 a
Длина междоузлий, мм	24 b	24 ab	22 ab	20 a
Число ауксибластов на весеннем побеге, шт.	3,1 a	3,6 a	3,7 a	3,9 a
Число ауксибластов на летнем побеге, шт.	4,3 a	5,2 a	4,0 a	4,4 a
Число брахибластов на весеннем побеге, шт.	85,6 b	88,2 b	78,9 ab	69,5 a
Число брахибластов на летнем побеге, шт.	3,7 a	4,0 a	2,4 a	2,3 a
Число спящих почек на весеннем побеге, шт.	0,2 a	0,2 a	0,1 a	0,3 a
Число спящих почек на летнем побеге, шт.	0,5 a	0,5 ab	1,0 ab	1,3 b
Апикальное доминирование	2,1 a	2,4 a	2,0 a	2,0 a

Результаты исследования и обсуждение

Период роста оси побега у деревьев всех экотипов начинался одновременно, примерно 4 мая. Время прекращения роста годичного побега экотипов несколько различалось и было связано с высотой произрастания исходных популяций (рис. 1, 2). С увеличением высоты над уровнем моря наблюдалась тенденция к сокращению периода роста годичного побега и хвои. У высокогорных экотипов период роста длился на 7–10 дней меньше, чем у низкогорных.

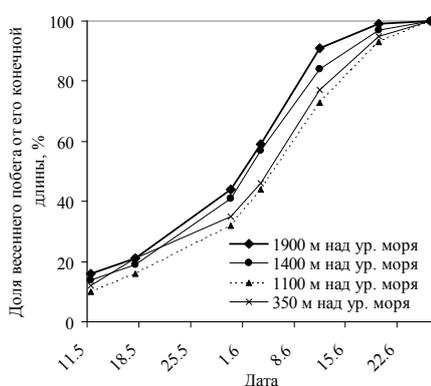


Рис. 1. Динамика роста весеннего побега

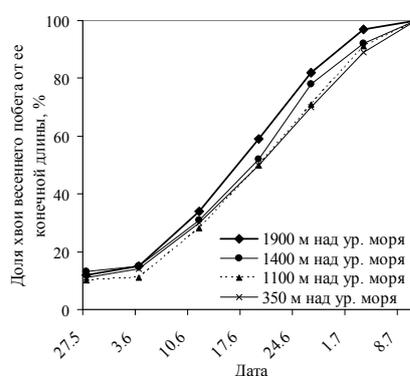


Рис. 2. Динамика роста хвои весеннего побега

Высотные экотипы существенно различались по частоте образования летнего побега. В природных популяциях Западного Саяна летний побег у кедра на высоте 1900 м вообще не формируется [11]. В культуре он образуется, однако, в 1,2 раза реже, чем у прививок с высоты 1400 м, и примерно в 1,4 раза реже, чем у прививок с высоты 350 м.

Длина годичного побега, а также длина хвои на весеннем и летнем побеге значительно варьирует от экотипа к экотипу (см. табл. 2). По мере увеличения высоты произрастания материнских деревьев длина годичного побега уменьшается. При этом значимо уменьшается только длина весеннего побега, а длина летнего остается неизменной. Средняя длина лидирующего побега у экотипа с высоты 350 м была в 1,3 раза большей длины, чем у экотипа с высоты 1100 м, и в 1,5 раза больше, чем у экотипа с высоты 1900 м. Аналогичная закономерность прослеживается и по длине латеральных побегов. Поэтому отношение длины латеральных побегов к длине главного побега, которое отражает степень апикального доминирования, в среднем не отличается у разных высотных экотипов. Длина хвои вдоль высотного профиля уменьшается и на весеннем, и на летнем побегах. Длина хвои на весеннем побеге у низкогорного экотипа в 1,3 раза больше, чем у высокогорного. По длине хвои летнего побега значимых различий не выявлено, хотя и наблюдается тенденция к ее уменьшению вверх по профилю.

Общее число пазушных структур на годичном побеге убывает снизу вверх по высотному профилю. На зону стерильных катафиллов у всех экотипов приходится разная доля от длины весеннего побега. У низкогорного экотипа на нее приходится до 25% общей длины весеннего побега, вверх по профилю доля стерильной зоны в составе побега сокращается. Высокогорный экотип имеет самую короткую зону стерильных катафиллов, которая занимает 3–10% от общей длины весеннего побега, причем 10% побегов вообще не имеют ее. Стерильная зона на летнем побеге занимает незначительное место у всех экотипов.

Число брахибластов убывает снизу вверх по профилю, однако доля от общего числа метамеров на весеннем побеге сохраняется на уровне 76% у всех экотипов. На летнем побеге число брахибластов невелико, и они могут занимать разную долю от общего числа метамеров на побеге или вообще отсутствовать.

Спящие почки присутствуют на весенних побегах единично у всех экотипов и составляют незначительную долю от общего числа метамеров. У экотипов с высоты 1400–1900 м 10–13% особей имеют в проксимальной части весеннего побега перед зоной брахибластов дополнительную зону спящих почек, однако почки в этой зоне практически не дают побегов, в отличие от стандартно расположенных почек в дистальной части побега. На побегах остальных экотипов такой зоны нет. На летнем побеге у низкогорного экотипа число спящих почек в 2 раза больше, чем на весеннем побеге, отмечается тенденция к возрастанию их числа с увеличением высоты над уровнем моря.

Снизу вверх по высотному профилю доля ауксибластов в составе метамеров весеннего побега возрастает в 1,5 раза. На летнем побеге ауксибласты составляют постоянную и значительную часть метамеров у всех экотипов. Длина междоузлий имеет тенденцию к сокращению вверх по профилю, но достоверные отличия выявлены только между экотипами с высоты 350 и 1900 м.

Незначительные различия по срокам прохождения фазов деревами из разных экотипов высотного профиля свидетельствуют о слабом генетическом закреплении этого признака. Различия по срокам окончания роста побега и хвои приходятся на завершение периода их роста, когда его скорость существенно снижается. Несмотря на небольшие различия по срокам начала и окончания роста годичных побегов, их средняя длина значительно уменьшается вверх по высотному профилю. Большинство исследователей считают, что длина побега определяется, главным образом, продолжительностью его растяжения [4, 13]. По нашим данным, у высотных экотипов кедра сибирского различия в этом отношении невелики. Вегетативное потомство с высоты 350 и 1900 м при небольшом различии по продолжительности роста значительно различается по длине междоузлий, из чего следует, что скорость растяжения междоузлий у низкогорных экотипов гораздо выше, чем у высокогорных. Скорость роста хвои у низкогорных экотипов также выше, чем у высокогорных, т.к. за примерно одинаковый период роста хвоя на весеннем побеге низкогорных клонов достигала значительно большей длины. Есть основания предполагать, что это результат направленного отбора. В низкогорье для успешного существования и размножения дерева ему необходим выход в верхний ярус лесного полога, благодаря чему выживают особи с самой высокой

скоростью роста. В высокогорье, напротив, преимущество получают деревья с относительно коротким периодом роста.

В природе начало роста побегов зависит от накопления определенной суммы эффективных температур [4, 16], в то время как окончание вегетационного периода связано с другими факторами, влияние которых исследователи оценивают по-разному. В горах окончание вегетационного периода может быть очень резким, поэтому необходимо своевременное вызревание побегов, и генотипы с небольшим годичным приростом получают явное преимущество. Видимо, по этой причине на верхней границе распространения кедр сибирский не формирует летний побег [11]. У вегетативного потомства высокогорных растений летний побег образуется примерно в 50% случаев. Это значительно меньше, чем у вегетативного потомства низкогорных клонов. На протяжении всего высотного профиля важно полное завершение годичного цикла побегообразования до первых осенних заморозков, и если в нижней части лесного пояса продолжительность вегетационного сезона позволяет развитие двух элементарных побегов и функциональную специализацию каждого из них [11], то в верхней части лесного пояса безморозного периода достаточно в лучшем случае только для формирования весеннего побега. Видимо, поэтому у субальпийского экотипа есть внутренне, генетически обусловленное ограничение на развитие летнего побега даже в благоприятных климатических условиях. Уменьшение длины побега у экотипов из верхней части лесного пояса происходит не только за счет заложения меньшего количества брахибластов, но и за счет сокращения, а иногда и полного отсутствия стерильной зоны. Деревья низкогорного экотипа имеют мощную стерильную зону на главном лидирующем побеге, что в природе способствует скорейшему вынесению кроны в верхний ярус, т.е. является преимуществом во внутри- и межвидовой конкуренции.

Различия в составе метамеров весеннего и летнего побегов объясняются их специализацией, а именно у весеннего побега преобладают функции ассимиляции и плодоношения, у летнего – функция ветвления [11]. Снизу вверх по высотному профилю в составе годичного побега у клонов возрастают доли метамеров, отвечающих за ветвление и возобновление роста побега в случае его повреждения, вероятность которого в высокогорье несравнимо больше, чем в низкогорье. Вполне возможно, что наличие у некоторых высокогорных клонов в проксимальной части побега спящих почек рядом со стерильной зоной является одним из способов смягчить последствия обмерзания побегов на верхней границе леса с минимальными затратами. Дополнительная зона спящих почек внизу побега в этом случае может значительно ускорить возобновление роста, т.к. при повреждении верхушки побега вместе с терминальной почкой побег может лишиться и дистальной зоны спящих почек.

По отношению длины латеральных побегов к длине терминального побега можно количественно судить о величине апикального доминирования: чем меньше это отношение, тем больше доминирование лидера [17]. Жизненная форма дерева формируется при высоком уровне апикального доминирования, который был характерен для всех клонов. Величина этого признака, не различающаяся у популяций с разных высот, видимо, является постоянной для

вида в целом при данных условиях выращивания. Следовательно, изменчивость апикального доминирования, если она, например, существовала бы в природе, является полностью модификационной, и небольшие различия вегетативного потомства по форме кроны имеют случайный характер.

Таким образом, у кедров сибирского некоторые особенности сезонного цикла развития побегов и их структуры, для которых характерна изменчивость вдоль высотного профиля, являются наследственно обусловленными и сохраняются при перенесении клонов в новые условия. В отличие от фенологических различий, которые оказались невелики по сравнению с результатами исследований на других видах, различия по структуре побегов являются значительными и затрагивают признаки, влияющие на адаптацию особей к природной среде их обитания и, следовательно, на выживаемость популяции. В верхней части лесного пояса жизненно необходимым свойством является способность к формированию большого числа латентных почек и ауксибластов, благодаря наличию которых возможно возобновление роста в случае обмерзания или обламывания побегов. В условиях климатического оптимума это приводит к обильному ветвлению прививок. В низкоросле для успеха в конкуренции необходим быстрый рост дерева в высоту. В то же время обмерзание побегов в нижней части лесного пояса происходит очень редко. Поэтому низкорослые экотипы характеризуются большим количеством брахибластов, более длинными междоузлиями и мощной стерильной зоной на весеннем побеге, имеют меньшее число латентных почек и латеральных ауксибластов.

Литература

1. *Shutyaev A.M., Giertych M.* Genetic Subdivisions of the Range of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). Based on a Transcontinental Provenance Experiment // *Silvae Genetica*. 2000. Vol. 49, № 3. P. 137–151.
2. *Joyce D.G., Lu P., Sinclair R.W.* Genetic Variation in Height Growth among Populations of Eastern White Pine (*Pinus strobus* L.) in Ontario // *Silvae Genetica*. 2002. Vol. 51, № 4. P. 136–142.
3. *Dougherty Ph.M., Whitehead D., Vose J.M.* Environmental influences on the phenology of pine // *Ecological Bulletins*. 1994. Vol. 43. P. 65–75.
4. *Ирошников А.И.* Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 168 с.
5. *Хуторной О.В., Велисевич С.Н., Воробьев В.Н.* Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедров сибирского на верхней границе распространения // *Экология*. 2001. № 6. С. 427–433.
6. *Горошкевич С.Н., Кустова Е.А.* Морфогенез жизненной формы стланика у кедров сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // *Экология*. 2002. № 4. С. 243–249.
7. *Magnussen St.* Growth Differentiation in White Spruce Crop Tree Progeny // *Silvae Genetica*. 1993. Vol. 42, № 4–5. P. 258–266.
8. *Nilsson J.-E., Walfridsson E.A.* Phenological Variation Among Plus-Tree Clones of *Pinus sylvestris* (L.) in Northern Sweden // *Silvae Genetica*. 1995. Vol. 44, № 1. P. 20–28.
9. *Oleksyn J., Modrzynski J., Tjoeker M.G. et al.* Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation // *Functional Ecology*. 1998. Vol. 12. P. 573–590.

10. Милютин Л.И., Муратова Е.Н., Ларионова А.Я. и др. Биоразнообразие лесообразующих видов древесных растений в бассейне Енисея // Сибирский экологический журнал. 2003. № 6. С. 687–695.
11. Горошкевич С.Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 5. С. 63–71.
12. Колегова Н.Ф. Географические прививочные плантации кедра и сосны // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск, 1977. С. 154–166.
13. Авров Ф.Д. Экология и селекция лиственницы. Томск, 1996. 213 с.
14. Кузнецова Г.В. Особенности развития мужских генеративных органов у клонов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) разного происхождения в условиях Красноярской лесостепи // Биология развития растений. 2004. Т. 35, № 2. С. 91–97.
15. Vorobjev V.N., Goroshkevich S.N., Savchuk D.A. Method of retrospective study of seminiference dynamics in Pinaceae // Proc. Of international workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge. Ogden, 1994. P. 201–204.
16. Анцеева В.А., Чертовской В.Г. О сезонном росте древесных пород на вырубках средней тайги // Некоторые типологии леса и вырубок. Архангельск, 1972. С. 171–203.
17. Минина Е.Г., Третьякова И.Н. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск, 1983. 199 с.

Поступила в редакцию 8.11.2009 г.

Eugenia A. Zhuk

Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems of SB RAS, Tomsk, Russia

SHOOT MORPHOGENESIS AND CROWN STRUCTURE OF SIBERIAN STONE PINE MOUNTAIN ECOTYPES: EX SITU EXPERIMENT

Genetic and modification component ratio in variation of shoot morphogenesis and crown structure of Siberian stone pine altitudinal ecotypes was assessed. The object under study was vegetative progeny of Siberian stone pine ecotypes from four different altitudes grown under the same plantation conditions. Phenological observations and retrospective analysis of shoot and crown structure were carried out in 2007–2008 yy. As altitude of parental tree origin increases shoot and needle growth period duration decreases. Differences in time of shoot and needle growth termination are accounting for the end of their growth period when growth rate substantially decreases. High-mountain ecotype trees have summer shoot 1,4 times more rarely than clones from 350 m above-sea level. As altitude of parental tree origin increases annual shoot length decreases and tendency to needle length decrease is observed. Low-mountain ecotypes have much higher internodes elongation rate and needle growth rate than high-mountain ones. Apical domination on average did not differ in all ecotypes. Total numbers of axillary structures in annual shoot decrease as altitude above-sea level increase. Also the portion of sterile zone decreases and the portion of auxiblasts increases in shoot structure. Ten to thirteen percent of high-mountain clones have an additional zone of dormant buds before the zone of brachyblast. Phenological differences between the altitudinal ecotypes are not so great as differences in shoot structure that concern the traits responsible for trees adaptation to their natural habitats and, therefore, probability of survival of ecotypes.

Key words: *Siberian stone pine; ecotype; clone archive; genetic and modification variability.*

Received November 8, 2009