

УДК 630*181.65+582.475.2+581.143.4+581.4

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ДЕРЕВЬЕВ КЕДРА СИБИРСКОГО НА РОСТ И МОРФОГЕНЕЗ ИХ ВЕГЕТАТИВНОГО ПОТОМСТВА

© 2021 г. С. Н. Велисевич^а, *, С. Н. Горошкевич^а

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

*E-mail: velisevich@imces.ru

Поступила в редакцию 05.08.2020 г.

После доработки 08.02.2021 г.

Принята к публикации 03.06.2021 г.

На примере 7-летнего вегетативного потомства деревьев сосны кедровой сибирской широкого возрастного диапазона исследовано влияние возраста материнских деревьев на изменчивость структуры побегов и характера ветвления. Анализировались клоны ювенильных (*J*, 5–7 лет), иматурных (*Im*, 28–56 лет), генеративных (*G*, 227–376 лет) и сенильных (*S*, 449–639 лет) деревьев разновозрастного кедровника (южная тайга, Томская область, север Обь-Томского междуречья). Установлено, что по мере увеличения возраста материнских деревьев у привоев сокращались число боковых побегов и их длина, но при этом возрастала доля латентных почек и усиливалась их роль в формировании систем ветвления, увеличивалась степень доминирования терминального побега над латеральными. Наблюдаемые различия в тенденциях роста и ветвления привоев способствовали формированию возраст-специфического габитуса кроны привоев: ювенильные медленно росли, но активно ветвились, иматурные активно росли и активно ветвились, генеративные активно росли, но хуже ветвились, сенильные одинаково плохо росли и ветвились. Высказано предположение, что возраст материнских деревьев определяет, в первую очередь, характер ветвления привоев.

Ключевые слова: сосна кедровая сибирская, *Pinus sibirica* Du Tourg, возраст, прививка, морфогенез, рост.

DOI: 10.31857/S0024114821050107

Сосна кедровая сибирская – важнейший в природном и хозяйственном отношении вид с площадью ареала более 10.8 млн. га (Седых, 2009), эдификатор самых продуктивных лесных сообществ в бореальной зоне России. Кроме того, это единственный орехоплодный вид сибирской тайги – основа трофических цепей в природных экосистемах и источник ценного пищевого продукта для местного населения. Стоит задача введения этого вида в культуру, в частности, создание прививочных орехоплодных плантаций на селекционной основе. Считается, что особенности, связанные с формированием генеративных органов на материнских деревьях, сохраняются при вегетативном размножении, а прививка позволяет значительно ускорить начало семеношения и время промышленного получения кедрового ореха. Поэтому для обеспечения высокой и продолжительной урожайности орехоплодных плантаций деревья следует клонировать в начале апогея семеношения; это позволяет использовать весь период экономически выгодной, наивысшей урожайности клона в течение не менее 80–100 лет (Титов, 2014). Рубки главного пользования в кедровых лесах запрещены в нашей стране с 1989 г.,

однако кедровая древесина не менее важна для народного хозяйства, чем кедровый орех. Актуальна разработка технологии создания плантационных культур сосны кедровой сибирской, предназначенных для производства товарной древесины. Между тем, о наследовании скорости роста материнских деревьев разного возраста их вегетативным потомством не известно пока ничего.

Первые прививки сосны кедровой сибирской были сделаны в России в конце 1950-х годов (Хохрин, 1957; Вересин, 1958; Северова, 1958). Как правило, материнские деревья были зрелыми, плодоносящими. Это позволяло получить первый урожай шишек уже через несколько лет после прививки, на несколько десятилетий раньше, чем у деревьев семенного происхождения (Яблоков, 1960). Этот результат в дальнейшем был многократно подтвержден (Храмова, 1964; Матвеева, Буторова, 2000; Лихенко, 2010). С тех пор считается общепризнанным, что прививка позволяет значительно ускорить начало семеношения и промышленного получения кедрового ореха (Колосовская, 2013; Титов, 2007, 2014). С 1960-х годов

в СССР начались и стали быстро расширяться работы по селекционной инвентаризации кедровников, созданию постоянной лесосеменной базы на селекционной основе. Из плюсовых деревьев создавались клоновые архивы и прививочные лесосеменные плантации, в которых была основательно изучена индивидуальная изменчивость и ее наследование в вегетативном потомстве (Земляной и др., 2010; Савельев, Третьякова, 2011; Матвеева и др., 2013; Нарзязев и др., 2019). Создавались также и географические клоновые архивы, в которых изучалась эколого-географическая дифференциация вида (Колегова, 1977; Кузнецова, 2007; Орешенко, 2009). По действовавшим в то время рекомендациям плюсовые деревья и материал для географических клоновых архивов отбирали в зрелых естественных насаждениях. Не было заложено ни одного опыта, где черенки для прививок брали бы с деревьев разного возраста. Поэтому влияние этого фактора на развитие привоев у сосны кедровой сибирской оказалось не изученным. Наша работа призвана хотя бы отчасти восполнить этот пробел.

В предшествующих опытах с прививками хвойных на однородном молодом подвое анализировался примерно тот же набор признаков морфоструктуры побегов и систем ветвления, что и в данной работе. Но возрастной диапазон исходных объектов охватывал далеко не весь онтогенез: 12–127 лет у *Picea rubens* Sarg. (Day, Greenwood, 2011; Greenwood et al., 2010), 2–450 лет у *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Bond et al., 2007), 129–534 года у *Pinus sylvestris* L. (Mencuccini et al., 2011). Эти авторы пришли к выводу, что часть признаков демонстрирует явную зависимость от возраста материнских деревьев, а часть из них подвержена реювенилизации – уменьшению физиологического возраста под влиянием молодого подвоя, без какого-либо снижения онтогенетического возраста (Wendling et al., 2014). Наши 25-летние наблюдения за развитием кроны у привитых черенков 30- и 200-летних деревьев сосны кедровой сибирской показали, что вегетативным потомством наследуется, прежде всего, характер роста и ветвления побегов, характерный для материнских деревьев (Велисевич и др., 2018). В настоящей работе анализируется почти 700-летний возрастной ряд, который представляет практически весь онтогенез сосны кедровой сибирской, в связи с чем мы ожидаем обнаружить более высокий уровень возрастных различий.

Цель данной работы – на примере 7-летнего вегетативного потомства деревьев сосны кедровой сибирской широкого возрастного диапазона (5–700 и более лет) исследовать влияние возраста материнских деревьев на изменчивость морфоструктуры побегов и характер ветвления побегов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Для проведения настоящего исследования на территории Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск) в 2012 г. создан участок клонового архива (56°28' с.ш., 85°03' в.д., 87 м над ур. моря). В нем представлены клоны деревьев из разновозрастного кедровника кустарничково-травяно-сфагнового (7К2Л1С, где К – кедр, Л – лиственница, С – сосна), V класса бонитета, полнота 0.4. Маточный кедровник расположен на небольшом (260 м в длину и 25 м в ширину) изолированном острове с минеральной почвой посреди сфагнового верхового болота Таган, на севере Обь-Томского междуречья, в южной подзоне тайги Западной Сибири (56°12' с.ш., 84°24' в.д., 126 м над ур. моря). Благодаря изолированному расположению, отсутствию пожаров и антропогенной нагрузки на острове представлен непрерывный возрастной ряд деревьев – от сеянцев до очень старых, суховершинных особей.

Из всей совокупности деревьев, произрастающих на острове, для сбора черенков для прививки были отобраны 77 шт. На основании анализа их возраста, уровня роста, наличия или отсутствия семеношения и его интенсивности деревья подразделили на четыре возрастные группы (табл. 1). Возраст сеянцев (ювенильных растений) определяли по числу годичных приростов на стволе, возраст остальных деревьев – по числу годичных приростов на древесных кернях. Прирост ствола в высоту определяли как среднюю длину побегов ствола за последние 5 лет. У плодоносящих деревьев подсчитывали среднее число шишек на ветви. Для этого отбирали среднюю скелетную ветвь из женского генеративного яруса кроны и по следам на коре побегов подсчитывали среднее число шишек за последние 20 лет.

Согласно периодизации онтогенеза сосны кедровой сибирской (Николаева и др., 2011) отобранные группы материнских деревьев соответствуют четырем онтогенетическим состояниям. Первая относится к ювенильным деревьям (*J-2*), которые представляют собой многолетние сеянцы 5–15 лет с незначительным ростом фитомассы. Вторая группа – имматурные деревья (*Im-1*), представлена особями 25–50 лет с экспоненциальным ростом фитомассы и несформированной раскидистой кроной. Третья группа – зрелые генеративные деревья (*G-2*) возрастом 110–320 лет с максимально развитой кроной, снижающимися приростами и максимальным плодоношением. Четвертая группа – сенильные деревья (*S*) возрастом 480 лет и более с минимальными приростами, отмиранием кроны, частичным сохранением генеративной функции.

Черенки для прививки собирали в начале октября 2011 г. и хранили в зимнике до весны. Отби-

Таблица 1. Характеристика материнских деревьев сосны сибирской кедровой

Признак	Возрастная группа			
	<i>J</i> (<i>n</i> = 28)	<i>Im</i> (<i>n</i> = 18)	<i>G</i> (<i>n</i> = 20)	<i>S</i> (<i>n</i> = 12)
Возраст, лет	5–7	28–56	227–376	449–639
Высота ствола, м	0.13–0.22	3.7–5.9	10.3–16.9	10.7–18.8
Диаметр ствола, см	1.1–1.4	7.5–11.8	16.5–32.1	20.1–34.9
Диаметр кроны, см	9–18	119–149	293–425	2170–308
Годичный прирост в высоту, см	5.0–11.1	28.9–40.1	8.9–16.8	2.9–4.9
Среднее число шишек на годичном побеге, шт.	–	0–0.3	1.3–3.8	0.9–1.9

Примечание. Приведены максимальные и минимальные значения признаков. В табл. 1–3 *J* – ювенильные, *Im* – имматурные, *G* – генеративные, *S* – сенильные деревья; *n* – число деревьев.

рали черенки одинакового размера удобного для прививки – длиной 5–7 см, диаметром 0.5–1.0 см. Со взрослых (имматурных, генеративных, сенильных) деревьев отобрано по 3 черенка, с ювенильных – по одному, поскольку это был терминальный побег 2011 г. Слишком тонкие боковые ветви ювенильных сеянцев для прививок не пригодны. У взрослых деревьев отбирали бесполое побеги 2011 г. на 2–3-летних боковых ветвях I порядка, расположенных в самом верху кроны. Собственный возраст привоев соответствовал возрасту материнского дерева. Всего привито 148 черенков.

Подвой выращивались в полиэтиленовых контейнерах из семян сосны кедровой сибирской урожая 2006 г., собранных в припоселковом кедровнике (6К2П2Е, где К – кедр, П – пихта, Е – ель; III класс бонитета; полнота 0.7), расположенном в 20 км от клонового архива. В мае 2012 г., когда подвой достигли 5-летнего возраста, они были привиты вприклад сердцевинной на камбий. На терминальный побег каждого подвоя прививали один привой. Прививки выполнены на одинаковом расстоянии от корневой шейки подвоя (20–22 см), что обеспечило равные условия для развития привоев. Привитые деревья высажены осенью 2012 г. на постоянное место в клоновом архиве рядами. Расстояние между соседними деревьями в ряду составляло 2 м, расстояние между рядами – 3 м. На момент анализа привой достиг 7-летнего возраста, а все привитое растение – 12-летнего. Средняя приживаемость прививок на момент учета в 2013 г. составила в среднем 83.1%, в том числе у ювенильных привоев $85.7 \pm 21.9\%$ (среднее значение \pm стандартное отклонение), у имматурных – $80.2 \pm 19.0\%$, у генеративных $85.3 \pm 15.4\%$ и $81.1 \pm 24.1\%$ у сенильных. Различия между возрастными группами статистически недостоверны. Для анализа в каждой возрастной группе выбраны деревья без механических повреждений ствола и кроны.

В первый год после прививки структура побега представлена метамерами, инициированными в почке еще на материнском дереве, поэтому го-

дичный побег 2012 г. нами не рассматривался. В течение следующего вегетационного сезона происходило окончательное срастание привоя и подвоя, формирование общей проводящей системы (Goldschmidt, 2014), в связи с чем посттравматический годичный побег 2013 г. нами также исключен из рассмотрения. В данной работе мы анализировали 5-летний период развития – 2014–2018 гг.

На уровне кроны рассматривали активность ветвления и апикальное доминирование в системе многолетних ветвей (отношение длины ствола к длине самой крупной ветви кроны). На уровне побега анализировали размер, соотношение различных метамеров, а также происхождение элементов: первичное (из почек возобновления) или вторичное (из латентных почек). При анализе систем ветвления и кроны в целом как “накопительной” характеристики использовали средние значения за 5 лет. В пределах каждой возрастной группы вариационными рядами служили выборки: 24 шт. ювенильных, 28 шт. имматурных, 24 шт. генеративных и 23 шт. сенильных привоев. Во всех вариантах с прививками, кроме ювенильных, каждый клон состоял из одной или двух прививок. В варианте с ювенильными прививками число клонов совпадало с числом изученных образцов. Анализ фактического материала проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) по Фишеру, включая метод линейных контрастов Шеффе, который позволяет установить значимость различий между несколькими выборками. Расчеты проводили с использованием пакета программ Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размер и структура побегов. Анализ структуры побегов у привоев различных возрастных групп (табл. 2) показал, что самые длинные побеги формировались у имматурных и генеративных деревьев. Размер побега зависел от числа метамеров, заложившихся в почке, и от удлинения междоузлий в период роста побегов растяжением. Макси-

Таблица 2. Структура годичного побега привоев различных возрастных групп

Признак	Возрастная группа			
	<i>J</i> (n = 24)	<i>Im</i> (n = 28)	<i>G</i> (n = 24)	<i>S</i> (n = 23)
Длина побега, см	9.1 ± 2.3a	11.3 ± 2.6b	11.9 ± 1.8b	8.4 ± 1.1a
Сумма метамеров, шт.	44.5 ± 11.3ab	49.6 ± 8.0b	49.2 ± 5.5b	40.1 ± 7.4a
Длина междоузлий, мм	1.84 ± 0.47a	2.13 ± 0.36ab	2.32 ± 0.40b	1.91 ± 0.32a
Число брахибластов, шт.	33.9 ± 7.7ab	39.1 ± 7.4b	39.5 ± 5.0b	31.4 ± 7.2a
Число латеральных ауксибластов, шт.	3.1 ± 0.6a	2.6 ± 0.5ab	2.2 ± 0.6b	1.7 ± 0.5b
Число латентных почек, шт.	1.0 ± 0.15a	1.1 ± 0.23a	1.5 ± 0.19b	1.8 ± 0.20b
Доля латентных почек от числа всех почек побега, %	26.3 ± 7.3a	29.3 ± 6.6a	40.0 ± 7.0b	50.9 ± 8.8c

Примечание. В табл. 2–3 приведены средние значения ± стандартное отклонение. Буквенные индексы при средних значениях характеризуют достоверность различий, рассчитанных по методу линейных контрастов Шеффе. При отсутствии различий буквенный индекс одинаков. Обозначение возрастных групп см. табл. 1.

мальное число метамеров (прежде всего, брахибластов, несущих хвою) закладывалось в почках иматурных и генеративных привоев. У ювенильных и особенно сенильных привоев метамеров было заметно меньше. Схожий характер изменчивости наблюдался и по активности растяжения междоузлий побега. Их длина у ювенильных и сенильных привоев существенно уменьшалась по сравнению с иматурными и генеративными. Таким образом, оба фактора вносят заметный и примерно равный вклад в различия между возрастными группами по длине побега, представляя собой единый и согласованный процесс: заложение метамеров → удлинение междоузлий.

Интенсивность ветвления также существенно зависела от возраста материнских деревьев, но характер зависимости был другой: число почек возобновления и, следовательно, латеральных ауксибластов однонаправлено снижалось от ювенильных и виргинильных привоев к генеративным и сенильным. Возраст материнских деревьев сильно влиял на соотношение почек возобновления и латентных почек при формировании систем побегов. У вегетативного потомства ювенильных и иматурных деревьев закладывалось больше почек возобновления. У сенильных привоев более половины всех почек побега составляли латентные. Следует также отметить, что у 13% привоев генеративных и 22% сенильных деревьев отмечено пробуждение латентных почек на 2–3-м году их жизни и формирование мелких (с годичным приростом 3–5 мм) вторичных ветвей (“epicormic branch”). В группах ювенильных и виргинильных привоев таких случаев не было вообще.

В вегетативном потомстве ювенильных деревьев 56% осевых побегов имели терминальные почки возобновления с признаками преждевременного позднелетнего или осеннего растяжения, которое происходило в конце августа – начале сентября. Растягивалось лишь основание

почки, лишенное брахибластов. Длина преждевременно растянувшейся части составляла от 0.5 до 1.5 см. У потомства иматурных особей доля таких почек сокращалась до 22%, а у генеративных и сенильных не отмечено ни одного случая аномального осеннего роста.

Размер и структура кроны. В возрастном ряду привитых деревьев высота привоя увеличивалась при переходе от ювенильного состояния к иматурному, затем уменьшалась при переходе к генеративному и достигала минимума у привоев сенильных деревьев (табл. 3). Ширина кроны и диаметр ствола в основании статистически одинаковы у всех групп деревьев, кроме сенильных, у которых они существенно ниже. Таким образом, иматурные и генеративные подвой лидировали по всем показателям роста, сенильные по всем показателям сильно отставали, а ювенильные отставали лишь по росту в высоту.

Схожие возрастные тенденции наблюдались и в характере ветвления привоев. Минимальными значениями соответствующих признаков характеризовались привои сенильных деревьев, которые по общей длине всех ветвей уступали не только молодым (в 2.9 раза), но даже более близким по возрастному состоянию привоям генеративных деревьев (в 2.4 раза). Следует отметить, что по абсолютным показателям активности ветвления кроны (числу всех боковых ветвей и их суммарной длине) между группами ювенильных, иматурных и зрелых генеративных деревьев различия оказались незначительными. Однако анализ пересчетных признаков, характеризующих соотношение роста привоя в высоту и активности ветвления при формировании возраст-специфического габитуса кроны (длины боковых ветвей в процентах от высоты ствола и числа боковых ветвей на 1 мм диаметра ствола), показал принципиальные различия между ювенильными, иматурными и генеративными деревьями по направленности морфогенеза. Чем активней происходил

Таблица 3. Структура кроны привоев различных возрастных групп

Признак	Возрастная группа			
	<i>J</i> (<i>n</i> = 24)	<i>Im</i> (<i>n</i> = 28)	<i>G</i> (<i>n</i> = 24)	<i>S</i> (<i>n</i> = 23)
Высота привоя, см	46 ± 11.6a	59 ± 12.9b	56 ± 9.1b	42 ± 10.7a
Диаметр основания ствола привоя, мм	15.4 ± 2.5a	15.1 ± 2.6a	14.6 ± 2.0a	12.0 ± 1.7b
Диаметр кроны, см	44 ± 11.7a	48 ± 12.7 a	43 ± 12.0a	26 ± 8.5b
Сумма боковых ветвей в кроне, шт.	21.9 ± 5.1a	22.9 ± 6.3a	19.7 ± 5.8a	11.5 ± 3.7b
Длина средней боковой ветви, см	8.9 ± 2.1a	9.0 ± 1.6a	9.1 ± 1.3a	6.2 ± 1.4b
Суммарная длина всех боковых ветвей, см	209 ± 69a	198 ± 52a	176 ± 51a	73 ± 24b
Длина всех боковых ветвей в % от высоты привоя	458 ± 137a	346 ± 101b	295 ± 84bc	170 ± 56c
Апикальное доминирование (высота ствола/длина самой крупной ветви)	2.1 ± 0.6a	2.5 ± 0.7ab	2.9 ± 0.8b	3.6 ± 1.1b
Число боковых ветвей на 1 мм диаметра ствола, шт.	1.4 ± 0.41ab	1.5 ± 0.69b	1.3 ± 0.41a	0.96 ± 0.23c

Примечание. Обозначение см. табл. 1 и 2.

рост в длину (пример – имматурные привои), тем меньше ветвей приходилось на 1 мм диаметра ствола; чем пассивней рост (пример – сенильные привои), тем больше ветвей на единицу ширины ствола. Привои ювенильных деревьев весьма активно ветвились, но при этом довольно медленно росли в высоту. Привои имматурных деревьев сочетали активное ветвление с максимальным приростом в высоту. У привоев генеративных деревьев, которые по длине и ширине кроны практически не отличались от имматурных, на фоне довольно высокого уровня роста в высоту происходило заметное снижение активности ветвления. Привои сенильных деревьев сильно дистанцированы от всех групп из-за резкого снижения и роста, и ветвления.

В целом ювенильные и, в меньшей степени, имматурные привои по габитусу были похожи на материнские деревья: длинные ветви, широкая крона. У привоев сенильных деревьев кроны напоминали отдельные ветви из верхнего яруса кроны материнских деревьев, что проявлялось в слабом росте боковых ветвей по отношению к стволу. Особенности онтогенетически обусловленных изменений в соотношении роста осей различных порядков хорошо иллюстрируются различиями в апикальном доминировании, которое мы оценивали по отношению высоты ствола к длине самой крупной боковой ветви. По мере увеличения возраста материнских деревьев существенно и однонаправлено усиливалось доминирование терминального побега над латеральными.

Обобщение полученных результатов показало, что уровень различий между возрастными группами был примерно одинаков по большинству изученных признаков. Это позволяет утверждать, что они в той или иной мере подвержены эффекту реювенилизации под влиянием молодого подвоя, но наблюдаемые достоверные различия между

группами свидетельствуют также и о существенном влиянии возраста материнских деревьев на развитие привоев. Однако наиболее интересным результатом настоящего исследования мы считаем не величину различий, а их направленность. Все признаки, характеризующие первичный рост оси побега, изменяются с возрастом маточника по параболе: максимальных значений признаки достигают у привоев имматурных и генеративных деревьев, минимальных – у ювенильных и сенильных. Апикальное доминирование изменяется однонаправлено: минимальное оно у молодых, максимальное у старых деревьев. Проявление слабого апикального доминирования у молодых является обильное ветвление при незначительном линейном росте побегов.

Статистически доказанное превосходство имматурных привоев над ювенильными по длине побега говорит о выраженном наследовании возраст-специфического уровня ростовых процессов и представляет большой интерес для селекции на скорость роста, однако раннее проявление эффекта реювенилизации (Greenwood et al., 1989; Wendling et al., 2014) может свидетельствовать о комплексной регуляции роста побегов. Характер ветвления, судя по литературным данным (Mencuccini et al., 2007; Greenwood et al., 2010; Day, Greenwood, 2011), зависит от возраста материнских деревьев, поскольку по мере его увеличения число ветвей, особенно в пересчете на единицу длины побега, уменьшалось. Следует отметить, что эти различия сохранялись длительный период, что еще раз доказывает преобладающее влияние возраста материнских деревьев на процесс ветвления. Результаты нашего исследования полностью подтверждают эти выводы. По числу боковых ветвей в кроне и их средней длине сенильные деревья явно уступали более молодым привоям, различия между которыми по этим “простым” при-

знакам были незначительными. Но по пересчетным признакам — числу ветвей на 1 см длины и толщины ствола привоя и особенно по длине всех боковых ветвей в процентах от высоты ствола, различия между вариантами возрастали в разы из-за разной направленности изменчивости исходных признаков. Зависимость имела линейный характер. Максимальной плотностью ветвления характеризовались ювенильные привои, минимальной — сенильные.

Степень доминирования терминального побега над латеральными, которая определяет внешний вид кроны, является еще одной важной характеристикой структуры ветвления. У лесных древесных видов максимальным апикальным доминированием характеризуются молодые деревья в период активного роста, что связано с выходом в первый ярус лесного сообщества (Серебряков, 1962; Kozłowski, 1971). Крона в этот период имеет остроконическую форму вследствие преобладания роста ствола над ростом ветвей первого порядка. После достижения пика приростов апикальное доминирование снижается, крона становится округлой или зонтиковидной в результате выравнивания роста побегов ствола и боковых ветвей. У сосны кедровой сибирской крона в молодом возрасте также имеет остроконическую форму, характеризуется монополярностью, акропетальным градиентом скорости роста побегов и вследствие этого выраженным апикальным доминированием на уровне кроны в целом (Горошкевич, Велисевич, 2000). Однако на уровне отдельных скелетных ветвей апикальное доминирование выражено гораздо меньше, поскольку различия в длине побегов между ветвями первого, второго и даже третьего порядков ветвления не так велика, как между побегами ствола и скелетных ветвей. Дальнейшее развитие кроны сосны кедровой состоит в общем ослаблении роста и переходе от моно- к полиполярной организации. На более поздних этапах онтогенеза основной структурной единицей кроны становится стабильно плодоносящая скелетная ветвь с короткими боковыми ветвями, а число относительно равноценных полюсов доминирования оказывается равным числу таких ветвей. На уровне кроны апикальное доминирование становится нулевым, а на уровне отдельного полюса, напротив, наблюдается ярко выраженное доминирование скелетной ветви над боковыми ветвями. То есть, в онтогенезе сосны кедровой апикальное доминирование на уровне кроны (ствол — скелетные ветви) снижается, а на уровне скелетной ветви (ось первого порядка — оси старших порядков ветвления), напротив, усиливается.

Как показано на примере 12–127-летнего вегетативного потомства *Picea rubens* Sarg., привитого на однородный молодой подвой, по мере увеличения возраста материнских деревьев происходило сни-

жение апикального контроля (Greenwood et al., 2010). У сосны кедровой, как показали наши исследования, доминирование терминального побега над латеральными, напротив, усиливалось с возрастом материнского дерева. Мы полагаем, что причина таких различий состоит в разной жизненной стратегии анемохорных видов, к числу которых принадлежит рассмотренный выше род *Picea*, и зоохорных, к которым относится сосна кедровая, поэтому их кроны сильно различаются по структуре в зрелом возрасте. У сосны кедровой верхняя часть кроны представляет собой “канделябр” из мощных вертикальных ветвей с короткими боковыми ветвями. Апикальное доминирование очень сильное, но избирательное, поскольку некоторые боковые ветви быстро догоняют материнскую ветвь. Такая форма вершины, по нашему предположению, может представлять пример адаптации к взаимодействию с птицей кедровой — основным распространителем семян, которой для расклеивания шишек требуется прочная и удобная для посадки конструкция ветвей. У анемохорных видов “канделябра” нет, их вершины после достижения деревом максимальной высоты состоят из единообразных мелких ветвей с нулевым доминированием. Поэтому ярко выраженное доминирование у привоев сенильных деревьев сосны кедровой представляет собой очень характерную для этого вида возрастную особенность морфогенеза кроны, которая, предположительно, может наследоваться.

Формирование модульной структуры за счет вторичных систем ветвления обеспечивает адаптивность и долговечность дерева (Ishii, 2011). Однако механизм, контролирующий вторичное побегообразование из латентных почек, на сегодняшний день не совсем понятен. Считается, что ауксин, вырабатываемый апексом побега, ингибирует пробуждение базальных почек, которые по этой причине становятся спящими (Millet, Bouchard, 2003). Образование вторичных побегов также связывают с ухудшением камбиальной активности (Nicolini et al., 2003), однако у старых больших деревьев вторичные побеги появляются на регулярной основе, безо всяких повреждений и травм. Это говорит о том, что развитие вторичной кроны может быть результатом действия внутренних факторов, связанных с возрастом деревьев (Ishii, 2011). Установленный в данном исследовании значительный вклад латентных почек в структуру ветвления крон генеративных и сенильных деревьев сосны кедровой можно рассматривать как устойчивую возраст-специфическую черту морфогенеза побегов старых деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение первых 7 лет после прививки возраст материнских деревьев определяет, в первую оче-

редь, характер ветвления привоев. Удлинение побегов предположительно имеет комплексную природу регуляции: оно в значительной мере зависит от возраста материнских деревьев, но при этом наблюдается эффект частичной реювенилизации — омолаживающего влияния со стороны молодого подвоя на рост побегов у генеративных и сенильных привоев. Возраст-специфические особенности роста и ветвления материнских деревьев достаточно ярко проявились в преобладающих тенденциях формирования кроны привоев: ювенильные медленно росли, но активно ветвились; иматурные хорошо росли и хорошо ветвились; генеративные активно росли, но хуже ветвились; сенильные одинаково плохо росли и ветвились. К характерным “маркерам” возрастного состояния материнских деревьев можно отнести: (1) соотношение почек возобновления и латентных почек, доля и роль которых многократно возрастают на заключительных этапах онтогенеза; (2) высокий уровень апикального доминирования у старых деревьев, который проявляется в преобладающем росте терминального побега над латеральными; (3) преждевременное (позднелетнее или осеннее) растяжение почек возобновления, характерное для молодых деревьев. Главным результатом настоящей работы является установленная закономерность: чем ближе материнское дерево к онтогенетическому пику роста, тем интенсивней растет и ветвится его вегетативное потомство. В случае подтверждения стабильности этого эффекта возможна селекция на основе возрастных состояний, например, существенное увеличение продуктивности и сокращение оборота рубки за счет использования вегетативного потомства деревьев, находящихся на онтогенетическом пике роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Велисевич С.Н., Попов А.В., Горошкевич С.Н.* Структура кроны вегетативного потомства молодых и зрелых генеративных деревьев сосны кедровой сибирской // Сибирский лесной журн. 2018. № 6. С. 69–79.
- Вересин М.М.* Расширять посадки орехоплодовых культур // Сад и огород. 1958. № 12. С. 46–49.
- Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н.* Структура кроны кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia: Сибирский ботанический журн. 2000. № 2(1). С. 110–122.
- Земляной А.И., Ильичев Ю.Н., Тараканов В.В.* Межкловная изменчивость кедр сибирского по элементам семенной продуктивности: перспективы отбора // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 77–82.
- Колегова Н.Ф.* Географические прививочные плантации сосны и кедр в Красноярской лесостепи // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 154–166.
- Колосовская Ю.Е.* Изменчивость, отбор клонов и рамет плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2013. № 7. С. 160–165.
- Кузнецова Г.В.* Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 217–224.
- Лихенко Н.Н., Борисов А.И., Кузнецова Т.Ю.* Клоновый архив кедр сибирского дендропарка СИБ НИИРС // Гео-Сибирь. 2010. Т. 3. № 2. С. 205–209.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф.* Генетика, селекция, семеноводство кедр сибирского. Красноярск: СибГТУ, 2000. 243 с.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Кичильдеев А.Г., Нарзязев В.В.* Изменчивость клонового потомства плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской на плантации юга Средней Сибири // Известия ВУЗ. Лесной журн. 2013. № 2. С. 93–97.
- Нарзязев В.В., Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Шерба Ю.Е.* Изменчивость вегетативного потомства плюсовых деревьев кедр сибирского, аттестованных по стволовой или семенной продуктивности // Там же. 2019. № 4. С. 22–33.
- Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А.* Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2011. № 4. С. 3–22.
- Орешенко С.А.* Выращивание плантационных культур кедр сибирского разного географического происхождения и их семенного потомства в условиях зеленой зоны г. Красноярска // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26. № 2. С. 259–262.
- Савельев С.С., Третьякова И.Н.* Особенности половой репродукции клоновой прививочной плантации кедр сибирского в Западно-Саянском опытном лесном хозяйстве // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2011. № 8. С. 80–83.
- Северова А.И.* Вегетативное размножение хвойных древесных пород. М.: Гослесбуиздат, 1958. 143 с.
- Седых В.Н.* Лесообразовательный процесс. Новосибирск: Наука, 2009. 164 с.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Титов Е.В.* Создание кедровых садов на генетико-селекционной основе // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 302–308.
- Титов Е.В.* Факторы плантационного ореховодства кедр сибирского // Там же. 2014. № 32(3–4). С. 66–70.
- Хохрин А.В.* Опыт прививки кедр на Урале // Лесное хоз-во. 1957. № 3. С. 70–71.
- Храмова Н.Ф.* Прививки как метод создания семенных участков кедр и кедровых садов в Новосибирской области // Возобновление и улучшение лесов. Новосибирск: Наука, 1964. Вып. 8. С. 139–144.
- Яблоков А.С.* О задачах и методах селекции и семеноводства кедр // Проблемы кедр. Новосибирск: Наука, 1960. С. 139–143.
- Bond V.J., Czarnomski N.M., Cooper C., Day M.E., Greenwood M.S.* Developmental decline in height growth in Douglas fir // Tree Physiology. 2007. № 27. P. 441–453.
- Day M.E., Greenwood M.S.* Regulation of Ontogeny in Temperate Conifers // Size- and Age-Related Changes in

Tree Structure and Function. Eds. F. Meinzer, T. Dawson and B. Lachenbruch. Springer Dordrecht Heidelberg, London; N.Y.: 2011. P. 91–232.

Goldschmidt E.E. Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications // *Frontiers in Plant Science*. 2014. Article 727. 9 p.

Greenwood M.S., Day M.E., Schatz J. Separating the effects of tree size and meristem maturation on shoot development of grafted scions of red spruce (*Picea rubens* Sarg.) // *Tree Physiology*. 2010. № 30(4). P. 459–468.

Greenwood M.S., Hooper C.A., Hutchison K.W. Maturation in larch. I. Effect of age on shoot growth, foliar characteristics and DNA methylation // *Plant Physiology*. 1989. № 90. P. 406–412.

Ishii H. How do changes in leaf/shoot morphology and crown architecture affect growth and physiological function of large, old trees? // *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. Eds. F. Meinzer, T. Dawson

and B. Lachenbruch. Springer Dordrecht Heidelberg, London; N.Y.: 2011. P. 215–232.

Kozłowski T.T. Growth and development of trees. N.Y.: Academic press, 1971. V. 1. 443 p.

Mencuccini M., Martinez-Vilalta J., Abdul-Hamid H., Vanderklein D. Evidence for age- and size-mediated controls of tree growth from grafting studies // *Tree Physiology*. 2007. № 27(3). P. 463–473.

Millet J., Bouchard A. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network // *Canadian J. Forest Research*. 2003. № 33. P. 726–739.

Nicolini E., Caraglio Y., Pe'lissier R., Leroy C., Roggy J.C. Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (*Caesalpiniaceae*) // *Annals of Botany*. 2003. № 92. P. 97–105.

Wendling I., Trueman S. J., Xavier A. Maturation and related aspects in clonal forestry. Part II: reinvigoration, rejuvenation and juvenility maintenance // *New Forests*. 2014. № 45. P. 473–486.

The Effect of the Age of on the Growth and Morphogenesis of Vegetative Progeny

S. N. Velisevich^{1, *} and S. N. Goroshkevich¹

¹*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, 10/3, Academicheskoy Ave., Tomsk, 634055 Russia*

*E-mail: velisevich@imces.ru

The purpose of this work is to investigate the influence of the donor tree age on the variability of the morphological structure of shoots and crown using the example of 7-year vegetative progeny of Siberian stone pine trees of a wide age range. We analyzed clones of juvenile donor trees (j, 5–7 years old), immature (im, 28–56 years old), generative (g, 227–376 years old) and senile (s, 449–639 years old). The cuttings for grafts were sampled in the uneven-aged (5–700 years) stone pine forest (north of the Ob-Tom interfluvium). Cuttings were grafted onto a uniform 5-year rootstock of local origin and planted at clone seed orchard. It was found that with increasing age of the donor tree, the number of lateral shoots and their length decreased, but the proportion of latent buds increased and their role in the formation of branching systems increased, the degree of dominance of the terminal shoot over the lateral shoots increased. The observed differences in growth and branching trends of grafts contributed to the formation of an age-specific habit of the grafts crown: juveniles slowly grew but actively branched, immature actively grew and actively branched, generative actively grew, but branched worse, senile equally poorly grew and branched. It has been suggested that the age of the donor tree determines, first of all, the character of grafts branching. Elongation of shoots presumably depends on the age of the donor tree, and on the influence of a young stock.

Keywords: Siberian stone pine, Pinus sibirica Du Tour, age, graft, morphogenesis, growth.

REFERENCES

- Bond B.J., Czarnomski N.M., Cooper C., Day M.E., Greenwood M.S., Developmental decline in height growth in Douglas fir, *Tree Physiology*, 2007, No. 27, pp. 441–453.
- Day M.E., Greenwood M.S., Regulation of Ontogeny in Temperate Conifers, In: *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*, London, N.Y.: Springer Dordrecht Heidelberg, 2011, pp. 91–232.
- Goldschmidt E.E., Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications, *Frontiers in Plant Science*, 2014, Article 727, 9 p.
- Goroshkevich S.N., Velisevich S.N., Struktura krony kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* Du Tour) na generativnom etape ontogeneza (Crown structure in Siberian cedar (*Pinus sibirica* Du Tour) during generative stage of ontogenesis), *Krylovia: Sibirskii botanicheskii zhurnal*, 2000, No. 2(1), pp. 110–122.
- Greenwood M.S., Day M.E., Schatz J., Separating the effects of tree size and meristem maturation on shoot development of grafted scions of red spruce (*Picea rubens* Sarg.), *Tree Physiology*, 2010, No. 30(4), pp. 459–468.
- Greenwood M.S., Hooper C.A., Hutchison K.W., Maturation in larch. I. Effect of age on shoot growth, foliar characteristics and DNA methylation, *Plant Physiology*, 1989, No. 90, pp. 406–412.
- Ishii H., How do changes in leaf/shoot morphology and crown architecture affect growth and physiological function of large, old trees?, In: *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*, London, N.Y.: Springer Dordrecht Heidelberg, 2011, pp. 215–232.

- Khokhrin A.V., Opyt privivki kedra na Urale (The experiment of grafting cedar in the Urals), *Lesnoe khoz-vo*, 1957, No. 3, pp. 70–71.
- Khramova N.F., Privivki kak metod sozdaniya semennykh uchastkov kedra i kedrovyykh sadov v Novosibirskoi oblasti (Ingraft as a method of creating seed plots of cedar and cedar orchards in the Novosibirsk region), In: *Vozobnovlenie i uluchshenie lesov* (Renewal and improvement of forests), Novosibirsk: Nauka, 1964, Vol. 8, pp. 139–144.
- Kolegova N.F., Geograficheskie privivochnye plantatsii sosny i kedra v Krasnoyarskoi lesostepi (Geographic grafting plantations of pine and cedar in the Krasnoyarsk forest-steppe), In: *Geograficheskie kul'tury i plantatsii khvoinykh v Sibiri* (Geographical and cultural plantations of conifers in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1977, pp. 154–166.
- Kolosovskaya Y.E., Izmenchivost', otbor klonov i ramet plyusovykh derev'ev sosny kedrovoy sibirskoi (Variability, selection of clones and ramets of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) plus trees), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 7, pp. 160–165.
- Kozlowski T.T., *Growth and development of trees*, N.Y.: Academic press, 1971, Vol. 1, 443 p.
- Kuznetsova G.V., Opyt sozdaniya klonovoi plantatsii kedrovyykh sosen v Krasnoyarskoi lesostepi (Experiment of creating a clone plantation of cedar pines in the Krasnoyarsk forest-steppe), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2007, Vol. 24, No. 2–3, pp. 217–224.
- Likhenko N.N., Borisov A.I., Kuznetsova T.Y., Klonovyi arkhiv kedra sibirskogo dendroparka SIB NIIRS (The clone archives of the Siberian cedar of the SIBNIIRS dendrological park), *Geo-Sibir'*, 2010, Vol. 3, No. 2, pp. 205–209.
- Matveeva R.N., Butorova O.F., *Genetika, selektsiya, semenovodstvo kedra sibirskogo* (Genetics, selection, seed production of Siberian cedar), Krasnoyarsk: SibGTU, 2000, 243 p.
- Matveeva R.N., Butorova O.F., Kichkil'deev A.G., Narzyaev V.V., Izmenchivost' klonovogo potomstva plyusovykh derev'ev sosny kedrovoy sibirskoi na plantatsii yuga Srednei Sibiri (Variability of clonal offsprings of Siberian pine elite trees at a plantation in South-Central Siberia), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2013, No. 2, pp. 93–97.
- Mencuccini M., Martinez-Vilalta J., Abdul-Hamid H., Vanderklein D., Evidence for age- and size-mediated controls of tree growth from grafting studies, *Tree Physiology*, 2007, No. 27(3), pp. 463–473.
- Millet J., Bouchard A., Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network, *Canadian J. Forest Research*, 2003, No. 33, pp. 726–739.
- Narzyaev V.V., Matveeva R.N., Butorova O.F., Shcherba Y.E., Izmenchivost' vegetativnogo potomstva plyusovykh derev'ev kedra sibirskogo, attestovannykh po stvolovoi ili semennoi produktivnosti (Variability of vegetative progeny of Siberian pine plus trees certified for stem or seed productivity), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2019, No. 4, pp. 22–33.
- Nicolini E., Caraglio Y., Pe'lissier R., Leroy C., Roggy J.C., Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (*Caesalpinaceae*), *Annals of Botany*, 2003, No. 92, pp. 97–105.
- Nikolaeva S.A., Velisevich S.N., Savchuk D.A., Ontogenez *Pinus sibirica* na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoi ravniny (Ontogeny of Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) in Southeastern West Siberian Plain), *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2011, Vol. 4, No. 1, pp. 3–22.
- Oreshenko S.A., Vyrashchivanie plantatsionnykh kul'tur kedra sibirskogo raznogo geograficheskogo proiskhozhdeniya i ikh semennogo potomstva v usloviyakh zelenoi zony g. Krasnoyarska (Cultivation of plantation crops of Siberian cedar of different geographical origin and their seed progeny in the green zone of Krasnoyarsk), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2009, Vol. 26, No. 2, pp. 259–262.
- Savel'ev S.S., Tret'yakova I.N., Osobennosti polovoi reproduksii klonovoi privivochnoi plantatsii kedra sibirskogo v Zapadno-Sayanskom opytном lesnom khozyaistve (Peculiarities of gonial reproduction of the clonal graft Siberian pine plantation in the West Sayan test forest area), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2011, No. 8, pp. 80–83.
- Sedykh V.N., *Lesoobrazovatel'nyi protsess* (Forest forming process), Novosibirsk: Nauka, 2009, 163 p.
- Serebryakov I.G., *Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoinykh* (Ecological morphology of plants: lifeforms of angiosperms and conifers), Moscow: Vysshaya shkola, 1962, 378 p.
- Severova A.I., *Vegetativnoe razmnozhenie khvoinykh drevesnykh porod* (The vegetative propagation of coniferous trees), Moscow: Goslesbumizdat, 1958, 143 p.
- Titov E.V., Faktory plantatsionnogo orekhovodstva kedra sibirskogo (Factors walnut Siberian pine plantation), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2014, Vol. 32, No. 3–4, pp. 66–70.
- Titov E.V., Sozdanie kedrovyykh sadov na genetiko-selektsionnoi osnove (Creation of cedar gardens on a genetic and selection basis), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2007, Vol. 24, No. 2–3, pp. 302–308.
- Velisevich S.N., Popov A.V., Goroshkevich S.N., Struktura krony vegetativnogo potomstva molodykh i zrelykh generativnykh derev'ev sosny kedrovoy sibirskoi (Crown structure of vegetative progeny of young and mature generative trees of the Siberian stone pine), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2018, No. 6, pp. 69–79.
- Veresin M.M., Rasshiryat' posadki orekhoplodovykh kul'tur (Expand plantations of nut crops), *Sad i ogorod*, 1958, No. 12, pp. 46–49.
- Wendling I., Trueman S.J., Xavier A., Maturation and related aspects in clonal forestry. Part II: reinvigoration, rejuvenation and juvenility maintenance, *New Forests*, 2014, No. 45, pp. 473–486.
- Yablokov A.S., O zadakhakh i metodakh selektsii i semenovodstva kedra (About the challenges and methods of selection and seed production of cedar), In: *Problemy kedra* (Problems of cedar), Novosibirsk: Nauka, 1960, pp. 139–143.
- Zemlyanoi A.I., Il'ichev Y.N., Tarakanov V.V., Mezklonovaya izmenchivost' kedra sibirskogo po elementam semennoi produktivnosti: perspektivy otbora (Interclonal variability on the seed productivity elements of *Pinus sibirica*: prospects of breeding), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2010, Vol. 27, No. 1–2, pp. 77–82.