

УДК 634.0.416.1.: 582.475.4

Морфоструктура и развитие побегов у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии: филогенетическая и климатическая интерпретация

С.Н. Горошкевич*, А.Г. Попов

Институт мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН
634055 Россия, Томск, пр. Академический 10/3¹

Received 3.03.2009, received in revised form 10.03.2009, accepted 17.03.2009

Проведен сравнительный анализ структуры и развития ювенильного и зрелого побегов у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии. Чем больше продолжительность вегетационного периода и сумма эффективных температур в естественном ареале, тем позже начинается и позже заканчивается рост побега у сеянцев. В этом отношении изученные виды четко делятся на четыре группы: (1) субальпийско-субарктический *P. pumila*, (2) бореально-горнотаежные *P. sibirica* и *P. cembra*, (3) неморальные из муссонных лесов *P. koraiensis* и *P. parviflora*, (4) субтропический *P. armandii*. Различия между видами по структуре ювенильного побега не были связаны с климатом в их естественном ареале. По продолжительности ювенильного морфогенеза и наличию на ювенильном побеге морфоструктур зрелого типа выделено три пары видов: *P. sibirica* + *P. cembra*; *P. koraiensis* + *P. armandii*; *P. parviflora* + *P. pumila*. Это добавляет очередной аргумент в пользу полифилетической гипотезы происхождения современной подсекции *Cembrae*. Морфоструктура зрелого побега изучена у 12 контрастных географических экотипов трех российских видов *Pinus* из группы *Cembrae* (*P. sibirica*, *P. pumila* и *P. koraiensis*). У всех трех видов в мужском ярусе кроны в течение вегетационного периода формируется одна (зимующая) и один (весенний) элементарный побег. В женском ярусе кроны в течение вегетационного периода формируются две почки и два элементарных побега. В начале сезона закладывается временная почка, из которой без периода покоя развивается летний побег. Затем формируется зимующая почка, из которой в первой половине следующего вегетационного периода формируется весенний побег. Брахибласты, латентные почки и ауксибласты имеются на каждом из элементарных побегов. Женские шишки располагаются в дистальной части весеннего побега. Показаны и обсуждены различия между видами и экотипами по структуре годичного побега.

Ключевые слова: структура и развитие ювенильного и дефинитивного побегов, 5-хвойные сосны Северной и Восточной Азии, эволюция, адаптация.

Все три российских вида *Pinus* из под-
рода *Harpoxylon* (*P. sibirica* Du Tour, *P. pumila*
(Pall.) Regel. и *P. koraiensis* Sieb. & Zucc.) со
времен J. R. Shaw (1914) и R. Pilger (1926)

вместе с альпийско-карпатским *P. cembra* L.
и североамериканским *P. albicaulis* Engelm.
объединяются в группу *Cembrae*. Естествен-
ность этой группы видов доказана многократ-

* Corresponding author E-mail address: gorosh@imces.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

но самыми различными методами, однако до сих пор имеются и противники этой точки зрения. Пожалуй, только *P. sibirica* и очень близкий к нему *P. cembra* избежали попыток «сблизить» их с различными видами из группы *Strobi*. В отношении трех других видов это делалось неоднократно. Так, в относительно недавней работе W. B. Critchfield (1986) «вывел» *P. pumila* из японского *P. parviflora* Sieb. et Zucc., а *P. albicaulis* – из американского *P. flexilis* James.

Внутренние «взаимоотношения» между тремя российскими видами *Cembrae* тем более остаются предметом дискуссии. Так, морфологическими методами установлено, что если по строению хвои *P. pumila* и *P. koraiensis* очень близки и существенно отличаются от *P. sibirica* (Литвинцева, 1974), то по структуре пыльцевых зерен, напротив, *P. sibirica* и *P. pumila* относятся к одному, а *P. koraiensis* – к другому типу (Куприянова, Литвинцева, 1974). Не менее противоречивы и результаты, полученные современными методами биохимической систематики. Анализ изменчивости изоферментных локусов показал удивительно тесную близость *P. pumila* к *P. koraiensis* и достаточно обособленное от них положение *P. sibirica* (Крутовский и др., 1990; Shurkhal et al., 1992; Goncharenko et al., 1992). Исследование полиморфизма ДНК хлоропластов дало противоположную картину – значительную удаленность *P. pumila* от очень близких в этом отношении двух других видов (Krutovskii et al., 1994).

Морфология пыльцы, анатомия мезофилла, изоферментные локусы и маркеры ДНК при всем удобстве их фиксации все-таки в большой мере «формальные» признаки, функциональная природа и адаптивное значение которых часто неизвестны. В этом отношении от них выгодно отличается комплекс признаков, характеризующих органогенез

и морфоструктуру побегов. Его изучение актуально не только для понимания характера взаимоотношений между упомянутыми видами, но и для решения традиционных задач экологической морфологии. Российские виды *Pinus* из группы *Cembrae* – идеальный объект для исследований такого рода. Несмотря на очень близкое родство они представляют все три основных широтных типа древесной растительности умеренного пояса: субарктическо-субальпийский (*P. pumila*), бореально-горнотаежный (*P. sibirica*) и неморальный (*P. koraiensis*). При этом первый вид является типичным стланцем, а два других – в такой же мере типичными лесными деревьями первой величины. Все три вида занимают огромные ареалы и на большей их части играют роль эдификаторов растительного покрова. Их значение в природе и хозяйстве России очень велико. Необходимы их комплексные исследования, охрана генофонда, его использование в селекционных программах. В этом плане актуален сравнительный анализ морфогенеза побегов как важнейшего элемента адаптации растений к абиотическим факторам среды, определяющего их устойчивость и продуктивность.

Pinus, в отличие от остальных родов *Pinaceae*, имеют очень разнообразную структуру побега (Lanner, 1976). В проксимальной части каждого элементарного побега листья представлены стерильными (без пазушных структур), а в остальной части побега – фертильными катафиллами. В фертильной зоне пазушные органы закладываются и дифференцируются, как правило, в такой последовательности: микростробилы, укороченные побеги, латеральные удлиненные побеги, шишки. Годичный побег может состоять из одного (моноциклический) или из нескольких (полициклический) элементарных побегов. Возможны элементарные побеги двух типов:

весенние и летние. Весенние побеги развиваются из зимующих почек, заложившихся в предшествующем году. Летние побеги формируются из временных (летних) почек без периода зимнего покоя.

Структура годичного побега практически никогда не использовалась для таксономии *Pinus*. Однако уже Shaw (1914) полагал, что этот признак, безусловно, видоспецифичен, причем подрод *Diploxylon* отличается от подрода *Haploxylon* гораздо более выраженной эволюционной тенденцией к полицикличности. С.С. Doak (1935) на обширном материале показал, что моно- и полициклические виды одинаково часто встречаются в обоих подродах. Анализ происхождения различных элементов годичного побега позволил сделать вывод, что различия между подродами все-таки есть (Stone, Stone, 1943). Виды *Haploxylon* всегда имеют только один весенний побег, а виды *Diploxylon* – до четырех (*P. rigida* Mill.).

Виды *Pinus* распространены по всему Северному полушарию от субарктических до тропических лесов. Доля полициклических видов и максимально возможное число элементарных побегов возрастают с севера на юг. Все тропические виды являются полициклическими. Число образующихся за год элементарных побегов достигает 6-7 шт., например, у *P. caribaea* Morelet (Chudnoff, Geary, 1973). Большинство моноциклических видов представляют умеренный пояс. Это *P. sylvestris* L. (Henry, 1846 и др.), *P. monticola* Dougl. (Owens, Molder, 1977), *P. resinosa* Ait. (Sucoff, 1971), *P. lambertiana* Dougl. и *P. ponderosa* Laws. (Sacher, 1954). В то же время, даже среди чисто бореальных видов имеются явно полициклические: *P. contorta* Dougl. (Van den Berg, Lanner, 1971; Owens, Molder, 1975), *P. banksiana* Lamb. (Curtis, Popham, 1972), *P. strobus* L. (Owston, 1968).

Числом и происхождением элементарных побегов далеко не исчерпывается характеристика структуры годичного побега. В такой же мере изменчивы и важны для адаптации такие признаки, как относительный размер элементарных побегов, соотношение различных типов пазушных органов и многие другие. Зависимость структуры годичного побега и от условий произрастания, и от таксономической принадлежности делает этот признак весьма перспективным для исследования происхождения видов и путей их адаптации к условиям современных ареалов.

Поскольку используемых ранее подходов оказалось явно недостаточно для решения проблемы, актуален поиск новых. Среди них, возможно, определенное значение будет иметь исследование ранних этапов онтогенеза. У биогенетического закона в применении к систематике растений есть многочисленные ограничения, тем не менее, его использование позволяет получить довольно ценную информацию о филогенезе некоторых таксонов (Тахтаджян, 1987 и др.). В онтогенезе *Pinus* на протяжении первых нескольких лет последовательно сменяются три типа морфогенеза: эмбриональный (гипокотиль с семядолями), ювенильный (побег с одиночными зелеными листьями) и зрелый (ауксибласты с брахибластами). Зародыши и проростки всех видов сравнительно единообразны: они несколько различаются лишь по размеру и числу семядолей (Мігов, 1967 и др.). Все видоспецифичные признаки характеризуют морфогенез зрелого побега. Логично предположить, что на *промежуточном* (ювенильном) этапе морфогенеза должны проявиться признаки, свойственные *промежуточным* (внутриродовым) таксонам, например, подсекциям и видовым рядам.

Из видов группы *Cembrae* морфогенез побега основательно изучен только у *P. sibirica* (Минина, 1971; Некрасова, 1972). Согласно по-

следним результатам исследований у зрелых деревьев в мужском и бесполом ярусах кроны всегда формируется только один (весенний) побег, а в женском ярусе, как правило, два (весенний и летний), которые сильно различаются по структуре и функциям (Горошкевич, 1994). У двух других российских видов *Cembrae* структура и развитие побегов практически совершенно не изучены. По *P. pumila* имеются только самые общие сведения о сроках заложения и порядке расположения на весеннем побеге основных типов пазушных органов (Михалевская, 1960; Hanawa, Sasaki, 1970). Строение и развитие побега у зрелых деревьев *P. koraiensis* вообще не изучалось. Цель настоящей работы – изучить структуру и развитие ювенильного побега у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии, а также провести сравнительный анализ органогенеза и морфоструктуры побегов у 12 контрастных климатических экотипов трех российских видов *Pinus* из группы *Cembrae*.

Материал и методика

Для исследования морфогенеза побега у сеянцев мы использовали шесть евроазиатских видов 5-хвойных сосен:

(1) кедр европейский, *P. cembra* L., из верхней части лесного пояса Альп и Карпат;

(2) кедр сибирский, *P. sibirica* Du Tour, распространенный в умеренно-континентальном секторе таежной зоны и в таежном поясе гор Южной Сибири;

(3) кедровый стланик, *P. pumila* (Pall.) Regel, преимущественно субарктический и субальпийский вид с обширным ареалом в Северной и Восточной Азии от Байкала до Чукотки и от низовьев Лены до центральной части о. Хонсю;

(4) кедр корейский, *P. koraiensis* Sieb. & Zucc., неморальный вид из Маньчжурии, Приамурья и Приморья;

(5) сосна мелкоцветковая, *P. parviflora* Sieb. & Zucc, японский эндемик, встречается от о. Кюсю до о. Хоккайдо в поясе хвойных и хвойно-широколиственных лесов;

(6) сосна Арманда, *P. armandii* Franchet, вид из Центрального и Южного Китая, распространенный в горных хвойно-широколиственных лесах субтропического и тропического пояса на высотах от 1500 до 3500 м над уровнем моря.

P. cembra, *P. sibirica*, *P. pumila* и *P. koraiensis* принадлежат к подсекции *Cembrae*, а *P. parviflora* и *P. armandii* – к подсекции *Strobi* (Price et al., 1998). Семена *P. cembra* получены из Швейцарии (Институт леса, снега и ландшафта, Бирменсдорф); происхождение – Бернские Альпы, северный макросклон, высота 1800 м над уровнем моря (примерно середина того высотного диапазона, в котором распространен *P. cembra*). Семена *P. sibirica* собраны в Нижне-Сеченовском припоселковом кедровнике: юго-восток Западно-Сибирской равнины, Томь-Обское междуречье, подзона южной тайги, 50-70 км от южной границы ареала. Семена *P. pumila* найдены в континентальной части его ареала: Становое нагорье, Северо-Муйский хр., 900 м над уровнем моря (нижняя часть занимаемого видом высотного пояса). Семена *P. koraiensis* собраны в Северо-Восточном Китае, провинция Хейлунцзян, северная часть хр. Чанбайшань, высота 700 м над уровнем моря (верхняя часть пояса кедрово-широколиственных лесов). Семена *P. parviflora* приобретены в фирме «Агбина» (г. Королев); происхождение – западный макросклон хр. Этиго в центре Хонсю, высота над уровнем моря 1900 м (граница между хвойно-широколиственными и хвойными лесами, средняя часть занятого видом высотного пояса). Семена *P. armandii* собраны в самом северном сегменте ее ареала: Центральный Китай, провинция Шэньси,

хр. Циньлин, г. Тайбайшань, высота 2600 м над уровнем моря (нижняя часть пояса хвойных лесов; верхняя часть высотного диапазона, в котором распространен этот вид). В тех случаях, когда мы сами собирали семена (*P. armandii*, *P. sibirica*, *P. pumila* и *P. koraiensis*), представительство деревьев было не менее пяти. Семена *P. cembra* и *P. parviflora* были производственного сбора (с многих деревьев).

Все семена стратифицировали в одинаковых условиях (6 месяцев при температуре от 0 до +5°C). Посев производили во второй декаде мая в открытый грунт на Научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (30 км к югу от Томска, юго-восток Западно-Сибирской равнины, крайний юг таежной зоны). Почва темно-серая лесная, супесчаная. Посевы были обеспечены обычным уходом, который применяется при выращивании КС в посевном отделении питомника (полив по мере необходимости, ручная прополка). Никаких мероприятий по удобрению, подкормке, защите от болезней и вредителей, заморозков и зимних морозов не проводилось.

В течение двух вегетационных периодов с начала мая до конца сентября наблюдали с 10-дневным интервалом за морфогенезом и ростом 25 семян каждого вида. За развитием каждого семянца следили индивидуально: отмечали появление у него любых новообразований, определяли их тип и подсчитывали число, а также фиксировали изменение состояния (покоятся или растут) и длины появившихся ранее органов.

Материал по зрелым побегам был собран в естественных насаждениях трех российских видов (табл. 1). Структура и развитие побегов *P. sibirica* в зоне экологического оптимума (низкогорье Алтая и южная подзона тайги) были детально описаны ранее (Горошкевич,

1992; 1994). Поэтому в настоящую работу включены только данные по северной и юго-восточной окраинам ареала. Шесть экотипов *P. pumila* характеризуют все три основные части ареала: прибайкальскую, тихоокеанскую и континентальную, причем последняя представлена высотным профилем от низкогорья до высокогорья. Три экотипа *P. koraiensis* близки по происхождению: крайний север и северо-запад ареала. Материал собирали в типичных для каждого вида растительных ассоциациях. Возраст растений был разным в разных пунктах, но во всех случаях использовались зрелые особи, вступившие в генеративную фазу онтогенеза несколько десятков лет назад и не имевшие выраженных признаков старения (от середины фазы G₁ до середины фазы G₃ по стандартной шкале возрастных изменений). Образцы собирали с трех растений среднего для каждого из насаждений возраста и среднего фитоценотического статуса (не господствующих и не угнетенных).

У *P. sibirica* женские побеги располагаются в верхней части кроны и характеризуются наиболее сильным ростом, а мужские приурочены к средней части кроны и отличаются слабым ростом (Воробьев, Горошкевич, 1991). Предшествующими исследованиями было установлено, что у зрелых деревьев для анализа морфоструктуры целесообразно применять не разнообразные по скорости роста бесполое, а достаточно однородные в этом отношении мужские и женские побеги (Горошкевич, 1994). Поэтому в настоящей работе использовались два типа образцов: ветви из мужского (1) и женского (2) ярусов кроны с относительно стабильной на протяжении последних 12-15 лет сексуализацией побегов. С каждого растения собрали по 5 женских и 5 мужских ветвей. На них фиксировали морфоструктуру 10 последних годичных побегов: число элементарных побегов, длину оси

Таблица 1. Характеристика объектов исследования

Вид	Экотип	Географическое положение и климат						Характеристика насаждения				Характеристика растений		
		Широта	Долгота	Природная зона, высотный пояс	Высота над уровнем моря, м	Тип местообитания, рельеф	Сумма температур выше 10°C	Состав бонитета	Класс бонитета	Тип леса	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см	
Pinus sibirica	1. Тарко-Сале	64°40' с.ш.	77°41' в.д.	Северная часть северной подзоны тайги	60	Вершина водораздела рек Пурпе и Тыдыотта	800	4К 4Л 1Е 1Б	V	Кустарничково-лишайниковый	170	14	24	
	2. Красный Чикой	15°15' с.ш.	109°05' в.д.	Верхняя часть пояса темнохвойных лесов	1300	Северный склон Асинского хребта, долина р. Кирпичиха	1400	10К	III	Зеленомошный	240	23	36	
	3-4. Слодянка	51°30' с.ш.	103°40' в.д.	Нижняя часть пояса темнохвойных лесов	800	Северный Хамар-Дабан, долина р. Слодянка, крутой (40°) северный склон	1500	8К 1П 1Л	IV	Рододроновый с подлеском из кедрового стланика	200 120	20 2	26 -	
	5. Могоча	54°00' с.ш.	119°55' в.д.	Нижняя часть пояса лиственничных лесов	600	Южный склон Черомного хребта, долина правого притока р. Могоча	1500	6Л 4С	IV	Багульниковый с подлеском из кедрового стланика	150	3	-	
Pinus pumila	6-7. Хани	56°55' с.ш.	121°5' в.д.	Средняя часть пояса лиственничных лесов	1100	Северо-восток Каларского хребта, северный склон	1000	10Л	V	Багульниковый с подлеском из кедрового стланика	200	1,5	-	
				Субальпийский пояс стлаников	1600		600	-	-	Багульниковый	150	0,5	-	
	8. Горный	50°45' с.ш.	136°25' в.д.	Нижняя часть пояса темнохвойных лесов	600	Южный склон хр. Мячан, долина р. Силлинка	1600	6Е 3П 1Л	IV	Зеленомошный с подлеском из кедрового стланика	180	4	-	

Продолжение табл. 1.

Pinus pumila	9-10. Циммермановка	51°17' с.ш.	139°13' в.д.	Нижняя часть пояса темнохвойных лесов	100	Первая надпойменная терраса р. Амур	1800	10Л	Va	Багульниково-сфагновый с подлеском из кедрового стланика	200	4	-
	11. Пивань	50°30' с.ш.	137°10' в.д.	Широколиственно-темнохвойные леса	250	Предгорья хр. Хоми, пологий северный склон Останец в пойме р. Амур	1800 1900	8Е 2К 6Е 4К	IV III	Кустарниковый Кустарниковый	200 150	22 17	41 20
Pinus koratensis	12. Известковая	49°05' с.ш.	131°35' в.д.	Низкорные широколиственно-темнохвойные леса	500	Юго-восток хр. Малый Хинган, пологий восточный склон	2000	6Е 4К	II	Кустарниковый	240	30	48

и хвои каждого из них, а также число и расположение пазушных органов: микростробилов, шишек, удлинённых и укороченных побегов, латентных почек. В случае опадения пазушных структур их число восстанавливали по следам на коре побегов (Воробьев, Горошкевич, 1989; Vorobjev et al., 1994).

Для описания морфоструктуры побега использовали следующую систему терминов. Надземная часть проростка состоит из гипокотили и семядолей. Ювенильный побег представляет собой ось с прикрепленной к ней одиночной зеленой ювенильной хвоей. Зрелый побег – это ауксибласт с чешуйчатыми не зелеными листьями, катафиллами. Катафиллы могут быть стерильными, т.е. лишёнными пазушных структур, и фертильными, т.е. имеющими пазушные структуры. Пазушные структуры могут располагаться как на ювенильном побеге (в пазухах ювенильной хвои), так и на зрелом (в пазухах фертильных катафиллов). Применительно к бесполому побегу текущего года выделяют два основных типа пазушных структур: (1) 5-хвойные укороченные побеги или брахибласты; (2) пазушные почки. На 2-летнем (перезимовавшем) побеге его пазушные почки либо растягиваются в латеральные ауксибласты, либо не растягиваются, остаются латентными почками или криптобластами. Последний термин (от греческого *kryptos* тайный, скрытый) был в свое время предложен и для третьего основного типа вегетативных пазушных структур – латентных почек (Borthwick, 1899). Латентные почки у *Pinaceae*, действительно, тотипотентны. После пролиферации они могут давать не только обычные вегетативные побеги, но и корни (Bannan, 1942). Отмечены даже отдельные случаи образования генеративных органов из латентных почек (Owens, Molder, 1974). Термин «криптобласты» очень хорошо отражает их потенциальную полифункциона-

льность. Поэтому мы использовали его в нашей работе.

Термины «ювенильный побег» и «зрелый побег» характеризуют этапы онтогенеза. Использовались также термины, которые отражают межсезонную и внутрисезонную цикличность побегообразовательного процесса (Lanner, 1976; Горошкевич, 1994). Побег, растяжение которого произошло на протяжении одного вегетационного периода, – годичный побег. Он может состоять из одного (моноклический) или нескольких (полициклический) элементарных побегов. Элементарные побеги выделяются по двум признакам: полному циклу органогенеза (пустые пазухи → пазухи с почками → пустые пазухи) и полному циклу изменения длины междоузлий (короткие → длинные → короткие). Элементарные побеги делятся на два типа по происхождению: весенние побеги, у которых заложение почки и растяжение побега разделены периодом зимнего покоя, и летние побеги, у которых заложение почки и растяжение побега происходит на протяжении одного вегетационного периода. Летние побеги – проявление нормального хода развития: уже во время их заложения предопределено, что они растянутся до периода зимнего покоя, после чего сформируется зимующая терминальная почка, содержащая весенний побег следующего года.

Достоверность различий между видами и экотипами определяли при помощи дисперсионного анализа (метод линейных контрастов Шеффе). В таблицах это показано буквами при числах. Наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов обозначает отсутствие различий между ними при $P = 0,95$.

Результаты

Структура и развитие ювенильного побега у сеянцев. Сроки сезонного развития

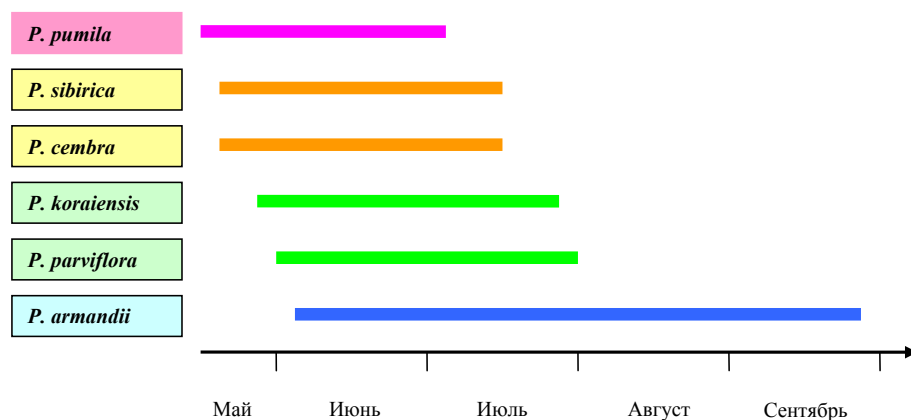
сеянцев тесно связаны с климатом в естественных ареалах видов. Чем больше продолжительность вегетационного периода и сумма эффективных температур в естественном ареале, тем позже начинается и позже заканчивается рост, причем различия по сроку окончания, как правило, значительно больше, чем по сроку начала. У 1-летних сеянцев сроки развития в значительной мере зависят от энергии прорастания семян. Поэтому более информативны результаты исследования 2-летних сеянцев (рис. 1). В этом отношении изученные виды четко делятся на четыре группы в соответствии с природными зонами, где находится большая часть их ареала: (1) субальпийско-субарктический *P. pumila*, (2) бореально-горнотаежные *P. sibirica* и *P. cembra*, (3) неморальные из муссонных лесов *P. koraiensis* и *P. parviflora*, (4) субтропический *P. armandii*.

Структуру и развитие ювенильного побега характеризуют два основных признака: продолжительность ювенильного этапа онтогенеза (один или два вегетационных периода) и наличие на нем пазушных структур «зрелого» типа – брахибластов. Различия между изученными видами по обоим признакам достаточно существенны, однако ни один из них не обнаружил сколько-нибудь тесной зависимости от продолжительности вегетационного периода и суммы эффективных температур в естественном ареале видов. Так, исключительно однолетний цикл развития ювенильного побега характерен для видов из самых разнообразных природных зон, а виды с преимущественно или исключительно двухлетним циклом развития ювенильного побега занимают огромный общий ареал почти от 30 до 70° с.ш. Наличие брахибластов на ювенильном побеге также не связано с климатом: их в значительном количестве имеют и субарктический *P. Pumila*, и субтропический

P. armandii. В то же время, шесть изученных видов явно группируются в три пары, близких по структуре и развитию ювенильного побега (табл. 2):

- (1) «Континентальная» группа – *P. sibirica* + *P. cembra*. Цикл развития ювенильного побега сугубо 1-летний, брахибласты на нем редки.
- (2) «Приморская» группа – *P. koraiensis* + *P. armandii*. Цикл развития ювенильного побега сугубо 1-летний, брахибласты на нем есть всегда.
- (3) «Островная» группа – *P. parviflora* + *P. pumila*. Цикл развития ювенильного побега исключительно или преимущественно 2-летний, брахибласты на нем обычны или обязательны.

Ветви из мужского яруса кроны зрелых деревьев. Побег из мужского яруса кроны по большинству использованных признаков мало различаются у изученных видов и экотипов (табл. 3). Независимо от наличия микростробилы летний побег всегда отсутствует. На весеннем побеге число пазушных структур составляет 15-25 шт. Они закладываются в следующем порядке: микростробилы, брахибласты, криптобласты, латеральные ауксибласты. Из этих четырех типов пазушных органов только брахибласты имеются на всех побегах. Собственно мужскими, т.е. несущими микростробилы, являются от 40 до 70 % побегов. Если рассматривать всю совокупность побегов из мужского яруса, то среднее число брахибластов будет заметно больше, чем среднее число микростробил. Если же использовать для расчета только мужские побеги, то на них доля микростробил составит 50-75 % от общего числа пазушных образований. В дистальной части побегов обычно располагается или один криптобласт, или один латеральный ауксибласт. Криптобласты отмечены у 40-90, латеральные ауксибласты – у 10-30 % побегов.

Рис. 1. Сроки роста побегов и хвои у 2-летних сеянцев азиатских видов *Pinus* из секции *Strobos*Таблица 2. Структура ювенильного побега у евроазиатских видов *Pinus* из секции *Strobos*

Виды	Тип ювенильного побега, встречаемость в %		
	1-летний ювенильный побег, брахибласты отсутствуют	1-летний ювенильный побег, брахибласты имеются	2-летний ювенильный побег, брахибласты имеются
<i>P. cembra</i>	85	15	0
<i>P. sibirica</i>	90	10	0
<i>P. pumila</i>	30	10	60
<i>P. parviflora</i>	0	0	100
<i>P. koraiensis</i>	0	100	0
<i>P. armandii</i>	0	100	0

Из отличий между видами следует упомянуть, в первую очередь, характерное только для *P. pumila* формирование серии криптобластов в проксимальной части побега. Это явление отмечается у всех экотипов, но выражено в разной степени. У прибайкальского экотипа такие криптобласты имели три растения и 42 % побегов, а у дальневосточного горного экотипа – лишь одно растение и 12 % побегов. На побегах с микростробилами нет криптобластов этого типа. На бесполох побегах их число варьирует от 1 до 12 шт., составляя в среднем 4-8 шт. Даже с учетом того, что проксимальные криптобласты имеются далеко не на всех побегах, их среднее число в 2-6 раз превышает число обычных (дистальных) криптобластов, а общее число криптобластов у

P. pumila оказывается в 6-10 раз больше, чем у двух других видов. С увеличением возраста побега часть проксимальных криптобластов гибнет. На интактных ветвях не было отмечено ни одного случая их пролиферации первые 10 лет жизни. За этот же период в среднем 5 % дистальных криптобластов у всех трех видов давали очень слабые боковые побеги.

По остальным признакам между видами нет существенных различий. Внутривидовые различия определяются скорее возрастом использованных растений, чем их принадлежностью к климатическим экотипам. Поэтому они выражены только у древовидных видов. С возрастом деревьев несколько увеличивается доля собственно мужских побегов и снижается их длина.

Таблица 3. Морфоструктура побегов из мужского яруса кроны

Признаки	Виды и экотипы								
	<i>Pinus sibirica</i>			<i>Pinus pumila</i>			<i>Pinus koraiensis</i>		
	1	2	3	4	5	8	10	11	12
Побеги из мужского яруса									
Доля мужских побегов, %	50	72	64	56	60	48	42	50	60
Длина побега, см	1,9 аб*	1,75 б	2,1а	2,2 а	2,3 а	2,05 аб	1,07 в	2,16 а	1,15 в
Число проксимальных криптобластов, шт.	-	-	-	5,11 а	2,2 а	1,81 а	-	-	-
Число брахибластов, шт.	9,9 б	9,3 б	12,2 а	6,94 в	12,2 а	12,8 а	7,4 в	11,41 аб	6,8 в
Число микростробилов, шт.	5,9 а	7,7 а	6,3 а	7,32 а	9,3 а	6,48 а	6,6 а	5,14 а	7,5 а
Число дистальных криптобластов, шт.	0,78 а	0,6 а	0,7 а	0,83 а	0,8 а	0,91 а	0,79 а	0,53 а	0,4 а
Число латеральных ауксибластов, шт.	0,14 аб	0,09 б	0,15 аб	0,19 аб	0,2 аб	0,23 аб	0,11 в	0,29 а	0,2 аб
Общее число пазушных структур, шт	16,8 б	17,7 аб	19,4 аб	20,4 а	24,7 а	22,2 а	14,7 б	17,4 аб	14,9 б
Собственно мужские побеги									
Число брахибластов, шт.	6,84 бв	4,4 б	6,59 бв	8,2 аб	8,5 аб	12,7 а	4,9 б	6,3 бв	6,2 бв
Число микростробилов, шт.	12,1 б	14,9 аб	15,7 аб	14,3 аб	17,3 а	13,2 аб	11,5 б	15,81 аб	12,7 аб
Общее число пазушных структур, шт	19,8 аб	20,1 аб	23,2 а	24,7 а	27,03 а	26,1 а	16,4 в	22,1 а	18,9 аб
Доля микростробилов, %	61	74	68	58	64	51	70	72	67

Примечание. Числовые обозначения экотипов здесь и далее совпадают с их обозначением в табл. 1

* – наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов обозначает отсутствие различий между ними при $P = 0,95$.

Ветви из женского яруса кроны. Сексуализация и структура годичного побега. В составе и взаиморасположении элементов побега у трех видов имеется много общего (рис. 2). Образование двух элементарных побегов за один вегетационный период возможно у всех трех видов. В зимующей почке содержится только один (весенний) зачаточный побег, причем в его дистальной части располагаются крупные недифференцированные примордии будущих шишек. Апикальная меристема прикрыта несколькими катафиллами, лишеными пазушных примордиев. Никаких элементов второго зачаточного побега в зимующих почках нет, что позволяет рассматривать его

как летний, заложение и растяжение которого происходит в течение одного вегетационного периода.

Три изученных вида существенно различаются по встречаемости отдельных типов морфоструктур. Наиболее важны различия по стабильности женской сексуализации и наличию летнего побега. В этом два древовидных вида очень похожи, причем внутривидовые различия между экотипами также невелики. *P. pumila* сильно отличается от них. Так, доля побегов с шишками у *P. sibirica* составляет 88-93%, у *P. koraiensis* – 90-97%, а у *P. pumila* – 44-87%. В пределах вида наименее стабильная женская сексуализация отме-

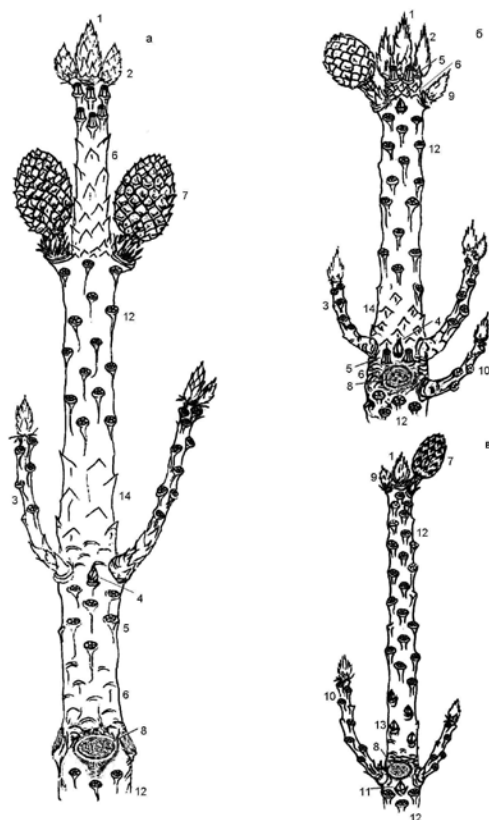


Рис. 2. Женские побеги *P. koraiensis* (а), *P. sibirica* (б) и *P. pumila* (в) в состоянии зимнего покоя с удаленной хвоей: 1 – терминальная почка, 2 – латеральный ауксибласт на летнем побеге (почка), 3 – латеральный ауксибласт на летнем побеге, 4 – криптобласт на летнем побеге, 5 – брахибласт на летнем побеге, 6 – стерильные катафиллы летнего побега, 7 – 1-летняя шишка (озимь), 8 – след от созревшей шишки, 9 – латеральный ауксибласт на весеннем побеге (почка), 10 – латеральный ауксибласт на весеннем побеге, 11 – дистальный криптобласт на весеннем побеге, 12 – брахибласт на весеннем побеге, 13 – проксимальный криптобласт на весеннем побеге, 14 – стерильные катафиллы весеннего побега

чается у северных и высокогорных экотипов. Достоверные различия имеются только у *P. pumila*, а его равнинный дальневосточный экотип в этом отношении ближе к древовидным видам, чем к остальным (горным) экотипам.

Степень и характер изменчивости по встречаемости летнего побега очень близки к только что описанным. У древовидных видов лишь северные экотипы иногда (8-10 %) не имеют летнего побега на женских ветвях. У остальных экотипов отсутствие летнего побега – большая редкость. *P. pumila* характеризуется значительно меньшей встречаемостью летнего побега. Даже у наиболее близ-

кого в этом отношении к древовидным видам равнинного дальневосточного экотипа чуть более половины годовичных побегов имеют сложную структуру. У прибайкальского и высокогорного континентального экотипов встречаемость летнего побега составляет всего 15 %.

У обоих древовидных видов наличие шишек практически гарантирует образование летнего побега, а летний побег в отсутствие шишек изредка встречается. У *P. pumila* последний вариант отмечен еще реже, а наличие шишек не гарантирует образование летнего побега. Лишь у равнинного дальневосточного и низкогорного континентального экотипов

летний побег на собственно женских побегах чаще имеется, чем отсутствует. У остальных экотипов большинство женских побегов простой структуры.

Рассмотрим различия между видами и экотипами на примере тех случаев, когда годичный побег имеет сложную структуру (табл. 4). По общему числу пазушных образований изученные виды очень похожи. Различия между экотипами выражены больше, причем с увеличением теплообеспеченности вегетационного периода число пазушных структур возрастает. Эта закономерность особенно четко выражена у *P. pumila*. У древовидных видов она проявляется не так ярко из-за влияния возраста использованных деревьев, с увеличением которого число пазушных структур снижается. Доля летнего побега в сложении последнего признака у *P. pumila* минимальная, у *P. sibirica* – несколько выше, а у *P. koraiensis* – существенно выше, чем у двух других видов. Различия между экотипами незначительны. Изменчивость длины годичного побега повторяет изменчивость общего числа пазушных структур. Однако различия между экотипами выражены более ярко, т.к. с увеличением возраста деревьев (*P. sibirica*, *P. koraiensis*) и теплообеспеченности вегетационного сезона (*P. pumila*) сокращается не только число метамеров, но и длина междоузлий.

Длина хвои на весеннем побеге у *P. pumila* существенно меньше, чем у двух других видов. Внутривидовая изменчивость по этому признаку в сглаженном варианте повторяет изменчивость по длине побега и общему числу метамеров. По длине хвои на летнем побеге различия между видами гораздо больше: *P. sibirica* достоверно уступает *P. koraiensis* и достоверно превосходит *P. pumila*. Различия между экотипами несущественны. Хвоя на летнем побеге у всех трех видов значительно короче, чем на весеннем. Превосходство

весеннего побега по этому признаку наиболее выражено у *P. pumila*, а наименее – у *P. koraiensis*.

Ветви из женского яруса кроны. Структура весеннего побега. У всех трех видов в основании весеннего побега располагаются стерильные катафиллы, а остальную часть побега занимают фертильные катафиллы с брахибластами, криптобластами, латеральными ауксибластами и шишками (табл. 5). Именно в такой последовательности эти четыре типа пазушных структур располагаются на генетической спирали побегов *P. sibirica* и *P. koraiensis*. У *P. pumila* часто встречаются дополнительные криптобласты, компактно расположенные в проксимальной части побега между стерильными катафиллами и брахибластами. Несмотря на очень широкое распространение, проксимальные криптобласты являются наименее стабильным элементом побега. Их встречаемость не имеет определенной зависимости от теплообеспеченности вегетационного периода. Так, они наиболее обильны в прибайкальской и низкогорной континентальной популяциях, но совершенно отсутствуют или встречаются крайне редко соответственно в равнинной дальневосточной и среднегорной континентальной популяциях. Даже в популяциях с высокой частотой образования проксимальных криптобластов их имеют в среднем лишь 50 % побегов. Число криптобластов на таких побегах варьирует от 2 до 26 шт., а в среднем составляет 4-10 шт. Ни одного случая их пролиферации не отмечено. К 10-летнему возрасту 70-80 % проксимальных криптобластов гибнут.

Большую часть пазушных структур весеннего побега (80-90 %) у всех трех видов составляют брахибласты. В дистальной части побега компактно расположены дистальные криптобласты, латеральные ауксибласты и шишки. У *P. sibirica* и *P. pumila* в дистальной

Таблица 4. Количественные признаки годовичного побега на ветвях из женского яруса кроны

Признаки	Виды и экотипы													
	<i>Pinus sibirica</i>						<i>Pinus pumila</i>						<i>Pinus koraiensis</i>	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
Число пазушных структур на годовичном побеге, шт.	44,1 бв*	33,5 в	47,7 бв	52,5 бв	47,9 бв	37,9 в	32,6 в	57,4 аб	65,1 а	35,6 в	66,3 а	51,6 в		
Число пазушных структур на весеннем побеге, шт.	38,7 бв	27,9 в	41,6 бв	50 а	45,4 аб	34,7 в	29,1 в	54,3 а	57,7 а	24,7 в	46,8 аб	38,4 бв		
Число пазушных структур на летнем побеге, шт.	5,3 в	5,6 в	6,1 бв	2,5 г	2,5 г	3,2 г	3,4 г	3,1 г	7,4 бв	10,9 аб	19,5 а	12,8 аб		
Число пазушных структур на летнем побеге, %	12	17	13	5	5	8	10	5	11	31	29	25		
Длина годовичного побега, см	6 вг	4 г	7,1 в	7,1 в	6,5 в	3,1 г	2,4 г	10 б	9,5 б	9 бв	21,4 а	12,1 б		
Длина весеннего побега, см	5,7 вг	3,8 г	6,8 в	6,8 в	6,2 в	2,9 вг	2,3 г	9,6 б	8,9 б	7,5 бв	15,6 а	9 б		
Длина летнего побега, см	0,3 в	0,2 в	0,3 в	0,3 в	0,3 в	0,2 в	0,1 в	0,4 в	0,6 в	1,5 б	5,8 а	3,1 а		
Длина летнего побега, %	5	5	4	4	5	6	4	4	6	17	27	26		
Длина хвои весеннего побега, см	9,9 б	10,1 б	11,2 аб	7,9 бв	7,5 в	6,4 в	-	8,6 бв	8,1 бв	10,7 аб	13,1 а	11,2 аб		
Длина хвои летнего побега, см	4,6 б	5 б	5,8 б	3,2 в	3,1 в	2,2 в	-	3,4 в	2,9 в	6,6 а	9 а	8,1 а		
Длина хвои летнего побега, % от длины хвои весеннего побега	46	50	52	41	41	35	-	40	36	62	69	72		

Примечание. Числовые обозначения экотипов здесь и далее совпадают с их обозначением в табл. 1

* – наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов обозначает отсутствие различий между ними при $P = 0,95$

Таблица 5. Количественные признаки весеннего побега на ветвях из женского яруса кроны

Признаки	Виды и экотипы													
	Pinus sibirica						Pinus pumila						Pinus koratensis	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
Побеги из женского яруса кроны														
Число проксимальных спящих почек, шт.	-	-	-	4,64а*	2,48а	0,23б	0,6б	2,22а	0б	-	-	-		
Число брахибластов, шт	35,0б	25,0в	38,0б	40,0а	38,0аб	31,0бв	25,6в	46,0а	52,0аб	21,3в	43,0аб	35,0б		
Число дистальных спящих почек, шт.	0,98а	0,51б	1,0а	0,80	0,70аб	1,39а	1,32а	0,90а	0,82а	0,14в	0,28в	0,18в		
Число латеральных ауксибластов, шт.	0,62бв	0,43в	0,43в	3,0а	2,5а	0,9б	1,0б	3,5а	1,72аб	0,22г	0,32г	0,27г		
Число шишек, шт.	2,05б	1,94б	2,12б	1,50в	1,75в	1,20вг	0,59г	1,63в	2,68аб	3,0а	3,20а	2,90а		
Собственно женские побеги														
Число латеральных ауксибластов, шт.	0,55в	0,40в	0,42в	2,50а	2,0а	0,65в	0,70в	2,90а	1,58б	0,08г	0,02г	0,01г		
Число шишек, шт.	2,11б	2,00б	2,23б	1,91б	2,20б	1,84б	1,32в	2,11б	3,16а	3,60а	3,5а	3,1а		

* – наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов обозначает отсутствие различий между ними при P = 0,95

части весеннего побега обычно имеется один криптобласт. Различия между экотипами по этому признаку несущественны. Лишь у забайкальского экотипа *P. sibirica* дистальных криптобластов несколько меньше из-за большего возраста использованных деревьев. На побегах *P. koraiensis* дистальные криптобласты встречаются редко. Их имеют лишь 14-38 % побегов. За первые 10 лет жизни у всех видов и экотипов гибнут 70-80%, а дают побеги 5-7 % дистальных криптобластов.

По числу латеральных ауксибластов три изученных вида очень различаются. У *P. koraiensis* их очень мало, а на побегах с шишками – практически нет вовсе. У *P. sibirica* латеральных ауксибластов достоверно больше, в среднем 0,5 шт. на побег. Различия между экотипами по этому признаку у обоих древовидных видов несущественны. *P. pumila* характеризуется обильным заложением латеральных ауксибластов на весеннем побеге (в 2-7 раз больше, чем у *P. sibirica*, и в 4-10 раз больше, чем у *P. koraiensis*). На побегах с шишками число этих органов заметно меньше, чем на побегах без шишек, но все равно достаточно велико. У *P. pumila* по этому признаку имеются существенные различия между экотипами. Экотипы с высокой и низкой теплообеспеченностью вегетационного периода (дальневосточный равнинный, средне- и высокогорный континентальные) имеют минимальное число латеральных ауксибластов.

Максимальное число шишек на побеге характерно для *P. koraiensis*. У этого вида не являются редкостью побеги с 6, 7 и даже 8 шишками. Число шишек на побегах *P. sibirica* существенно меньше. У обоих древовидных видов различия между экотипами по этому признаку практически отсутствуют. Напротив, экотипы *P. pumila* сильно различаются по числу шишек на побегах. Равнинный дальневосточный экотип в этом отношении близок

к *P. koraiensis*, средне- и низкогорные экотипы – к *P. sibirica*, а высокогорный экотип отличается очень слабым заложением шишек.

Ветви из женского яруса кроны. Структура летнего побега. У всех видов на летнем побеге встречаются три типа пазушных структур: брахибласты, криптобласты и латеральные ауксибласты (табл. 6). При наличии всех трех перечисленных типов они закладываются строго в указанной последовательности. Полный набор органов только у *P. sibirica* встречается чаще (60-75 % побегов), чем неполный. У *P. koraiensis* и *P. pumila* большая часть летних побегов (соответственно 65-78 % и 70-97 %) не содержат полного набора типов пазушных структур. Большинство летних побегов *P. sibirica* имеют несколько брахибластов, один криптобласт и 1-2 латеральных ауксибласта. На летних побегах *P. koraiensis* доля брахибластов существенно выше, а доля криптобластов – во много раз ниже, чем у *P. sibirica*. Различия между экотипами незначительны. У северных экотипов доля криптобластов несколько увеличивается за счет снижения доли брахибластов. *P. pumila* резко отличается от двух других видов пониженной долей брахибластов. Напротив, доля латеральных ауксибластов и особенно криптобластов многократно выше, чем у древовидных видов. Различия между экотипами очень велики. Встречаемость, число и доля брахибластов закономерно возрастает с увеличением теплообеспеченности вегетационного периода. По соотношению между криптобластами и латеральными ауксибластами экотипы *P. pumila* достаточно четко делятся на две группы. Обильное заложение криптобластов характерно для крайних по теплообеспеченности экотипов: дальневосточного равнинного и континентального средне- и высокогорного. У забайкальского и обоих низкогорных экотипов число криптобластов на летнем побеге невелико (как у *P. sibirica*).

Таблица 6. Количественные признаки летнего побега на ветвях из женского яруса кроны

Признаки	Виды и экотипы											
	Pinus sibirica			Pinus pumila						Pinus koratensis		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Встречаемость пазушных структур, % от числа побегов												
Брахибласты	85	90	95	5	9	38	11	16	46	100	100	100
Спящие почки	86	66	74	55	60	100	100	70	87	33	35	22
Латеральные ауксипласты	88	85	95	90	85	46	11	86	69	97	100	100
Число пазушных структур, шт. на побег												
Брахибласты	3,06*	3,56	3,76	0,2в	0,3в	0,4в	0,1в	0,5в	2,26в	7,2а	15,2а	9,6а
Спящие почки	1,06	0,76	0,86	0,66	0,76	2,3а	3,1а	0,86	3,7а	0,39в	0,3в	0,2в
Латеральные ауксипласты	1,3в	1,4в	1,6в	1,7в	1,5в	0,5г	0,33г	1,8в	1,5в	3,3аб	4,0а	2,86
Число пазушных структур, % от общего количества												
Брахибласты	57	63	61	8	12	13	3	16	29	66	78	76
Криптобласты	19	13	13	24	28	71	88	26	50	4	2	2
Латеральные ауксипласты	24	24	26	68	60	16	9	38	21	30	20	22

* – наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов обозначает отсутствие различий между ними при $P = 0,95$

Ветви из женского яруса кроны. Сравнительный анализ структуры весеннего и летнего побегов. У всех трех видов основным типом пазушных структур являются брахибласты (80-90 % от общего числа пазушных структур). Большая часть брахибластов расположены на весеннем побеге. Доля летнего наиболее велика у *P. koraiensis* (22-26 %). У *P. sibirica* она значительно меньше (7-12 %), а у *P. pumila* – ничтожно мала (2 % у дальневосточного равнинного экотипа и менее 1 % у всех остальных).

Криптобласты наиболее редки у *P. koraiensis* (0,7-1,4 % от общего числа пазушных структур), причем, более половины их расположены на летнем побеге (52-72 %). У *P. sibirica* доля криптобластов значительно выше (3,6-4,4 %), и они примерно поровну распределены между двумя элементарными побегими. Особенно обильное заложение криптобластов характерно для *P. pumila* (4,6-11,0 % от общего числа пазушных структур). Между экотипами *P. pumila* имеются большие различия по этому признаку, а также по расположению криптобластов на годовичном побеге. Наименьшая доля криптобластов характерна для равнинного дальневосточного экотипа, причем 72 % от их общего количества приходится на летний побег. У прибайкальского и обоих низкогорных экотипов доля летнего побега не превышает 7 %, а на весеннем побеге большинство криптобластов расположены в его проксимальной части (67-84 %).

Максимальная доля латеральных ауксибластов (от общего числа пазушных структур) характерна для *P. koraiensis* – 5,9-9,3 %. Почти все эти органы (92-95 %) расположены на летнем побеге. У *P. sibirica* доля ауксибластов несколько меньше (4,2-5,4 %), а их приуроченность к летнему побегу выражена не так ярко (65-79 %). *P. pumila* и по этим признакам отличается большим разнообразием.

Доля латеральных ауксибластов варьирует от 2,8-3,5 % у высоко- и среднегорного экотипов до 5,0-7,2 % у низкогорных и дальневосточного равнинного экотипов. Большая часть латеральных ауксибластов образуются на весеннем побеге. Доля летнего варьирует от 5-10 % у прибайкальского, средне- и высокогорного экотипов до 33 % у дальневосточного равнинного экотипа. Шишки составляют 2,0-8,6 % от общего числа пазушных структур на женских ветвях. Два древовидных вида в этом отношении близки. Доля шишек у них не ниже 4,4 %. Для *P. pumila* это значение признака, напротив, максимально (дальневосточный равнинный экотип). Минимальная доля шишек (2,0 %) отмечена у высокогорного экотипа.

Обсуждение

Таким образом, анализ изменчивости рассмотренного комплекса признаков добавляет очередной аргумент в пользу полифилетической гипотезы происхождения современной подсекции *Cembrae*, в очередной раз заставляет усомниться в ее естественности, следовательно, в правомерности ее выделения. В целом, приведенные результаты хорошо демонстрируют основной принцип формирования структуры разнообразия внутри группы близкородственных видов: чем важнее тот или иной признак для выживания вида, тем меньше он связан с его филогенезом и больше – с современными природно-климатическими условиями ареала. Для систематики и таксономии актуальны нейтральные в адаптивном отношении признаки, по возможности совершенно не влияющие на реальную жизнь растений. Комплекс признаков, характеризующий развитие ювенильного побега, не в полной мере отвечает этому условию. Ювенильный побег – это побег без почечных чешуй. Он явно сохранился в онтогенезе *Pinus* с тех

далеких времен, когда предки современных видов обитали в условиях климата со слабо выраженными сезонами. Для *P. parviflora* из района с умеренно-теплым океаническим климатом 2-летний цикл развития ювенильного побега, видимо, вполне органичен. Для предположительно связанного с ним «узлами родства» *P. pumila*, занимающего огромный ареал, включающий Северо-Восточную Сибирь с ее резко континентальным субарктическим климатом, это нежелательное свойство, ограничивающее адаптивные возможности вида. Чрезвычайно высокий уровень разнообразия структуры ювенильного побега, наблюдаемый у этого вида, явно свидетельствует о его относительной молодости, о происходящей в настоящее время его активной эволюции. Наличие у *P. pumila* значительного числа особей с «сибирской» структурой ювенильного побега показывает одно из направлений этого процесса.

Переходя к анализу структуры побега у зрелых деревьев, следует отметить, что три изученных российских вида имеют много общего в структуре и развитии годичного побега. В мужском ярусе кроны он состоит из единственного элементарного побега, а в женском – из двух: основного (весеннего) и дополнительного (летнего). У всех трех видов летний побег образуется не всегда и значительно уступает весеннему по числу метамеров, длине оси и хвои. Общность структуры годичного побега у *Pinus* обычно рассматривается как свидетельство общности происхождения видов. Так, М.И. Агамирова (1971) установила, что из восьми средиземноморских видов только пять имеют полициклические годичные побеги, причем все они являются третичными реликтами. По R.M. Lanner (1976), регулярное образование летних побегов характерно для видов, произрастающих в районах с длинным вегетационным периодом,

короткой и теплой зимой. В таких условиях сочетание гарантированного фиксированного роста весенних побегов со свободным ростом летних побегов обеспечивает оптимальное использование климатических ресурсов среды. Близость структуры годичного побега у трех изученных видов в очередной раз подтверждает общность их происхождения. Наличие летнего побега позволяет предположить, что гипотетический общий предок, скорее всего, формировался в более мягком климате, чем тот, который характерен для нынешней таежной зоны.

У видов *Pinus*, которые в настоящее время произрастают в южной половине умеренного пояса или в субтропиках, летние побеги близки по размеру к весенним (Terreg, 1963; Lanner, 1970; Sirikul, Kanninen, 1990). Поэтому длина годичного побега в одинаковой мере определяется условиями прошлого и текущего года, что создает определенную защиту от неблагоприятных условий отдельных лет (Lanner, 1976). У всех трех изученных видов летний побег многократно уступает весеннему по длине и числу пазушных структур. Примерно такое же соотношение двух элементарных побегов характерно и для американского бореального вида *P. strobus* из близкой группы *Strobi* (Paul, 1957; Owston, 1968). Это явное приспособление к сравнительно суровым климатическим условиям. Последнее четко прослеживается и при сравнении видов между собой. Минимальные встречаемость и размер летнего побега характерны для субарктическо-субальпийского *P. pumila*, максимальные – для неморального *P. koraiensis*. Бореальный *P. sibirica* занимает промежуточное положение. Само функциональное назначение весеннего и летнего побега значительно различается у трех видов. Рост ветви в длину осуществляется главным образом, за счет весеннего побега. Лишь у *P.*

koraiensis летний побег вносит заметную лепту в этот процесс. У двух других видов его междуузлия обычно вообще не растягиваются. Основная масса хвои у всех трех видов располагается на весеннем побеге.

Заметное участие летнего побега в ассимиляции характерно только для *P. koraiensis*. У *P. sibirica* брахибластов на летнем побеге совсем мало, а их хвоя слаборазвита. У *P. pumila* летний побег практически не участвует в формировании листового аппарата. Наиболее велики различия между видами по участию двух типов элементарных побегов в ветвлении. У *P. koraiensis* оно осуществляется почти исключительно за счет летнего, у *P. sibirica* – в основном за счет летнего, а у *P. pumila* – в основном за счет весеннего побега.

Таким образом, с увеличением продолжительности и теплообеспеченности вегетационного периода явно нарастает функциональная специализация каждого из двух элементарных побегов. Это особенно хорошо заметно на примере функций плодоношения и ветвления: у *P. pumila* они почти полностью совмещены на весеннем побеге, а у *P. koraiensis* – почти полностью разделены между двумя элементарными побегами. Причина очевидна: в области распространения *P. koraiensis* полное развитие двух побегов гарантировано, а в области распространения *P. pumila* – не гарантировано климатом. Поэтому в первом случае естественный отбор поддерживал, а во втором – не поддерживал разделение функций между побегами.

Различия между экотипами по структуре женских побегов у *P. sibirica* и *P. koraiensis* невелики и связаны скорее с возрастом использованных деревьев, чем с климатом. Если у *P. koraiensis* отсутствие климатически обусловленных различий можно было бы объяснить почти одинаковым климатом в районах исследования, то для *P. sibirica* этого объясне-

ния явно недостаточно, ибо в работе использованы как раз контрастные в климатическом отношении экотипы. Более того, привлечение к анализу результатов, полученных в наиболее благоприятных для *P. sibirica* условиях Северо-Восточного Алтая (Горошкевич, 1994) и южной подзоны тайги Западной Сибири (Горошкевич, Велисевич, 1992), показывает, что даже в крайних по климатическим условиям частях ареала структура годичного побега у этого вида на удивление единообразна. Последнее, по нашему мнению, связано с тем, что и климатические различия в пределах ареала *P. sibirica* не так уж велики. На всем протяжении ареала это умеренно холодный и умеренно континентальный климат западно- и южносибирской тайги. У *P. pumila* влияние возраста растений на структуру побега не прослеживается. Это вполне естественно, т.к. ярко выраженная способность к образованию придаточных корней обуславливает непрерывное омоложение растений (Меженный, 1958; Моложников, 1975; Хоментовский, 1995). Наоборот, климатически обусловленные различия между экотипами велики и достоверны. Мы полагаем, это зависит от очень большого разнообразия климата внутри ареала. Область распространения *P. pumila* значительно менее однородна в климатическом отношении. Даже в пределах той небольшой выборки экотипов, которая использована в настоящей работе, климат варьирует от очень холодного и резко континентального, совершенно непригодного для *P. sibirica*, до сравнительно теплого океанического, вполне приемлемого для *P. koraiensis*. Главной причиной распространения *P. pumila* в столь широком климатическом диапазоне, по-видимому, является стланиковая форма роста, позволяющая виду и успешно выживать в крайне суровых условиях, и успешно конкурировать с прямостоячими деревьями в условиях бла-

гоприятных. Вполне естественно, что разнообразие структуры годичного побега отражает разнообразие климатических и иных условий в пределах ареала *P. pumila*. При этом наблюдается достаточно четкая закономерность: чем больше продолжительность и теплообеспеченность вегетационного периода, тем структура побега ближе к характерной для древовидных видов. При этом увеличение встречаемости летнего побега и числа метамеров на нем отражает целесообразность более полного использования климатических ресурсов. Стабильность женской сексуализации побегов, число заложившихся шишек и их доля от общего числа метамеров также закономерно возрастают в ряду от континентального высокогорного к дальневосточному равнинному экотипу. По-видимому, это в известной мере отражает изменение в соотношении вегетативного и семенного возобновлений вида.

Значительными и очень характерными оказались различия между видами и экотипами по встречаемости криптобластов и их расположению на побегах. Криптобласт представляет собой пазушный орган, меристема которого изначально характеризуется пониженной и непродолжительной в сезонном цикле развития митотической активностью (Powell, 74; Owens, Molder, 1973). Поэтому вполне естественно, что криптобласты наиболее характерны для слаборастущих побегов. В рассмотренном материале это проявляется уже при сравнении мужских и женских побегов любых растений. На мужских доля криптобластов заметно выше, а их отношение к латеральным ауксибластам многократно выше, чем на женских. То же самое наблюдается и при сравнении женских побегов трех видов: число и особенно доля криптобластов возрастает с сокращением размера побега в ряду *P. koraiensis* – *P. sibirica* – *P. pumila*. Если эко-

типы древовидных видов похожи и в этом отношении, то экотипы *P. pumila* довольно разнообразны. Тенденция та же. Число и доля криптобластов увеличивается с сокращением размера побега в ряду от дальневосточного равнинного к континентальному высокогорному экотипу. Адаптивное значение этой связи вполне понятно. Латентная почка – это резервный орган, обеспечивающий регенерацию ассимиляционного аппарата в случае его повреждения под действием внешних факторов. Вероятность таких повреждений возрастает в суровых климатических условиях. Поэтому и сформировался физиологический механизм, увеличивающий заложение криптобластов с сокращением скорости роста побегов.

Регенерация побегов в случае их повреждения морозом или насекомыми не единственная функция латентных почек. Они имеют большое значение и в нормальном развитии некоторых древесных растений, особенно кустарников (Ляшенко, 1964 и др.) и деревьев, способных к порослевому возобновлению (Busgen, Munch, 1931 и др.). У остальных деревьев побегообразование из латентных почек обеспечивает формирование вторичных систем ветвления, которые на поздних этапах онтогенеза иногда могут даже образовывать вторичную крону, сравнимую по размеру с первичной (Туркевич, 1963; Harmer, 1990; Гордиенко, Гордиенко, 1992 и др.). *P. sibirica* характеризуется мощным развитием вторичной кроны в возрасте 200-300 лет (Скорыходов, 1992; Горошкевич, Велисевич, 2000). Это становится возможным и целесообразным из-за низкой сомкнутости абсолютного большинства сибирских кедровников (Смоляных, 1990 и др.) и, как следствие, высокого уровня освещенности под пологом леса. Для дальневосточных кедровников характерны многоярусное строение и высокая сомкну-

тость (вертикальная и горизонтальная) на всех этапах их восстановительно-возрастной динамики (Колесников, 1956 и др.). В таких условиях сколько-нибудь значительное развитие вторичной кроны вряд ли возможно. Не исключено, что именно поэтому естественный отбор не поддерживает образование большого числа криптобластов и их доля на побегах *P. koraiensis* оказывается в 3-4 раза меньше, чем у *P. sibirica*.

Еще одна функция латентных почек – образование стеблеродных придаточных корней (Bannan, 1942 и др.). Недавно корни предположительно такого происхождения обнаружены у *P. sibirica* на верхней границе распространения в горах (Горошкевич, 1998). Если у древовидных видов ризогенез из латентных почек может иметь реальное значение только на окраинах ареала, то у *P. pumila* образование стеблеродных придаточных корней происходит повсеместно и регулярно, является важнейшим элементом жизненной стратегии вида (Моложников, 1975; Хоментовский, 1995 и др.). Возможно, что заложение очень большого числа криптобластов на побегах *P. pumila* связано именно с этой особенностью вида.

Интересно, что все признаки, имеющие отношение к заложению криптобластов у *P. pumila* (их число, доля от общего числа метамеров, расположение на побеге), на редкость лабильны во всех формах изменчивости: на одной ветви в разные годы, на разных ветвях одного растения, у разных особей одной популяции и у разных экотипов. По-видимому, эта группа признаков в настоящее время находится на этапе становления, служит объектом активного естественного отбора. В разных частях ареала данный процесс имеет свои особенности. Об этом, в частности, свидетельствует разнообразие экотипов по срокам заложения криптобластов и их положению на

годовом побеге. В суровых климатических условиях они (как и все остальные органы) закладываются на весеннем побеге, а в благоприятных (дальневосточный равнинный экотип), главным образом, на летнем побеге. И в том и в другом случае криптобласты занимают на элементарном побеге свое обычное место: между брахибластами и ауксибластами. У пяти экотипов *P. pumila* из шести криптобласты найдены также и в совершенно необычном для *Pinus* месте – в проксимальной части весеннего побега. Наличие и число таких криптобластов – самый лабильный из всех признаков, характеризующих органогенез. Даже у тех экотипов, где проксимальные криптобласты обычны и многочисленны, имеются растения, у которых они совершенно отсутствуют. Проксимальные криптобласты необычны не только по положению на побеге, но и по своему «поведению»: не обнаружено ни одного случая пролиферации в первые 10 лет их жизни. Возможно, что это относительно недавнее и перспективное новообразование – специализированные органы для регенерации придаточных корней.

Таким образом, общность структуры годового побега подтверждает единство происхождения трех российских видов *Pinus* из группы *Cembrae*, а значительные различия между видами и экотипами демонстрируют большое значение рассмотренного комплекса признаков для адаптации растений к климатическим и иным условиям. Основными направлениями изменений структуры побега с сокращением теплообеспеченности вегетационного периода в ряду *P. koraiensis* – *P. sibirica* – *P. pumila* являются убывание функциональной специализации элементарных побегов, редукция летнего побега, сокращение ветвления и заложения репродуктивных структур, увеличение числа криптобластов. Особенно обильное

заложение последних на побегах *P. pumila* их трансформации в придаточные корни при предположительно связано с возможностью формирования жизненной формы стланца.

Работа выполнена при поддержке СО РАН (проект № 6.3.1.16; 7.10.1.3, Интеграционный проект № 53), Президиума РАН (проект 16.10 и РФФИ (проекты № 07-04-00593)

Список литературы

Агамирова М. И. (1971) Ритм роста годичных побегов у некоторых видов сосны на Апшероне // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. Вып. 78. С. 52-57.

Воробьев В. Н., Горошкевич С.Н. (1989) Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Бот. журн. 74: 554-557.

Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н. (1991) Генеративная ярусность кроны кедра сибирского // Лесоведение.. № 1. С.42-48.

Гордиенко М. И., Гордиенко Н. М. (1992) Морфологические особенности водяных побегов ясеня обыкновенного // Лесоведение. № 3. С. 61-68.

Горошкевич С. Н. (1992) Взаимосвязь вегетативного и генеративного органогенеза и роста женских побегов кедра сибирского в погодичной динамике // Известия РАН. Сер. биол. № 3. С. 368-377.

Горошкевич С. Н. (1994) О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Бот. журн. 79: 63-71.

Горошкевич С. Н. (1998) О жизненной форме стланика у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах // Экология таежных лесов: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар. С. 19-20.

Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н. (1992) О соотношении вегетативного и генеративного органогенеза у кедра сибирского // Онтогенез. 23: 268-276.

Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н. (2000) Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica*) на генеративном этапе онтогенеза // Сиб. бот. журн. 2: 110-122.

Колесников Б. П. (1956) Кедровые леса Дальнего Востока. М.-Л., 261 с.

Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. (1990) Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии // Генетика. Т. 26. № 4. С. 694-707.

Куприянова Л. А., Литвинцева М. В. (1974) Группа *Cembra* рода *Pinus*, ее объем и связи по палинологическим данным // Бот. журн. Т. 59. № 5. С. 630-664.

Литвинцева М. В. (1974) Особенности строения клеток паренхимы хвои у видов *Cembrae* рода *Pinus* // Бот. журн. Т. 59. № 10. С. 1501-1505.

Ляшенко Н. И. (1964) Биология спящих почек. М.-Л., 88 с.

Меженный А. А. (1958) Некоторые особенности роста и формирования деревьев кедра и кустов кедрового стланика в Южной Якутии // Научные сообщения Якутского филиала СО АН СССР. Вып. 1. С. 96-103.

Минина Е. Г. (1971) О морфогенезе кедра сибирского // Лесоведение. № 4. С. 27-36.

Михайлевская О. Б. (1960) О биологии кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) на Камчатке // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. № 3. С. 136-141.

Моложников В. Н. (1975) Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М., 203 с.

Некрасова Т. П. (1972) Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 272 с.

Скороходов С. Н. (1992) Некоторые экологические аспекты формирования крон кедра сибирского // Проблемы кедра. Томск. Вып. 5. С. 131-137.

Смолоногов Е. П. (1990) Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины. Свердловск, 288 с.

Тахтаджян А.Л. (1987) Система магнолиофитов. Л.: Наука. 440 с.

Туркевич И. В. (1963) Водяные побеги // Вегетативный лес. М., с. 217-229.

Хоментовский П. А. (1995) Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) на Камчатке. Владивосток, 227 с.

Bannan M. W. (1942) Notes of the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers // Amer. J. Bot.. 29: 593-598.

Busgen M., Munch E. (1931) The structure and life of forest trees. New York. 412 p.

Borthwick A. W. (1899) On the interfoliar buds in pines. Trans. and Proc. Edinburgh Bot. Soc. 21: 154-158.

Chudnoff M., Geary T. F. (1973) Terminal shoot elongation and cambial growth rhythms in *Pinus caribaea* // Commonw. Forest. Rev. 52: 317-324.

Critchfield W. B. (1986) Hybridization and classification of the white pines (*Pinus*, section *Strobus*) // Taxon. 35: 647-656.

Curtis Y. D., Popham R. A. (1972) The development anatomy of long branch terminal buds of *Pinus banksiana* // Amer. J. Bot. 59: 194-202.

Doak C. C. (1935) Evolution of foliar types, dwarf shoots and cone scales of *Pinus* // Ill. Biol. Monogr. Urbana., Vol. 13. N 3. 106 p.

Goncharenko G. G., Padutov V. E., Silin A. E. (1992) Population structure, gene diversity, and differentiation in natural populations of cedar pines (*Pinus*, subsect. *Cembrae*, Pinaceae) in the USSR // Plant Syst. and Evol. 182: 121-134.

Hanawa J., Sasaki Y. (1970) A preliminary study on the shoot apex of *Pinus pumila* // Bull. Fac. Educ. Hirosaki Univ. 23: 12-16.

Harmer R. (1990) The timing of canopy and epicormic shoot growth in *Quercus robur* L. // Forestry. 63: 279-283.

Henry A. (1846) Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntniss der Laubknospen und Verzweigungsart der Pflanzen // Nova Acta Leop. Carol. Akad. Naturf. Vehr. Bd. 22. S. 171-342.

Krutovskii K. V., Politov D. V., Altukhov Y. P. (1994) Genetic differentiation and phylogeny of stone pine species based on isozyme loci // Proceedings – International workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge. Ogden. P. 19-30.

Lanner R. M. (1970) Origin of the summer shoot of Pinion pines // Canad. J. Bot. 48: 1759-1765.

Lanner R. M. (1976) Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential // Tree physiology and yield improvement. Academic Press, L., P. 223-243.

Mirov N.T. (1967) The genus *Pinus*. – N.-Y.: Ronald. 602 p.

Owens J. N., Molder M. Bud development in western hemlock. I. Annual growth cycle of vegetative buds // Canad. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 11. P. 2223-2231.

Owens J. N., Molder M. (1974) Bud development in western hemlock. II. Initiation and development of pollen cones and seed cones // *Canad. J. Bot.* 52: 283-294.

Owens J. N., Molder M. (1975) Long-shoot terminal bud development of *Pinus contorta* // Symposium: Management of lodgepole pine ecosystems. Pullman. Vol. 1. P. 86-104.

Owens J. N., Molder M. (1977) Seed cone differentiation and sexual reproduction in western white pine (*Pinus monticola*) // *Canad. J. Bot.* 55: 2574-2590.

Owston P. W. (1968) Multiple flushing in eastern white pine // *For. Sci.* 14: 66-67.

Paul B. H. (1957) Double branch whorls in White pine // *For. Sci.* 3: 71-72.

Pilger R. (1926) Genus *Pinus* // *Die naturlichen Pflanzenfamilien*. Vol. XIII. Gimnospermae. Ed. A. Engler and K. Prantl. Leipzig. P. 120-183.

Powell G. R. Initiation and development of lateral buds in *Abies balsamea* // *Canad. J. Forest Res.* 1974. Vol. 4. N 4. P. 458-469.

Sacher J. A. (1954) Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa* // *Amer. J. Bot.* 41: 749-759.

Shaw G. R. (1914) The genus *Pinus*. Cambridge. 96 p.

Shurkhal A., Podogas A., Zhivotovsky L. (1992) Allozyme differentiation in the genus *Pinus* // *Silvae Genetica*. 41: 105-109.

Siricul W., Kanninen M. (1990) Shoot growth and its variation in *Pinus kesiya* // *Silva Fenn.* 24: 303-313.

Stone E. L., Jr., Stone M. H. (1943) Dormant buds in certain species of *Pinus* // *Amer. J. Bot.* 30: 346-351.

Sucoff E. (1971) Timing and rate of bud formation in *Pinus resinosa* // *Canad. J. Bot.* 49: 1821-1832.

Tepper H. B. (1963) Dimensional and zonal variation in dormant shoots apices of *Pinus ponderosa* // *Amer. J. Bot.* 50: 589-596.

Van Den Berg D. A., Lanner R. M. (1971) Bud development in lodgepole pine // *For. Sci.* 17: 479-486.

Vorobjev V. N., Goroshkevich S. N., Savchuk D. A. (1994) Method of retrospective study of semiference dynamics in *Pinaceae* // Proceedings – International workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge. Ogden. P. 201-204.

Shoot Morphological Structure and Development in 5-Needle Pines of Northern and Eastern Asia: Phylogenetic and Climatic Interpretation

Sergey N. Goroshkevich and Alexandr G. Popov

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems,
Siberian Branch of the Russian Academy of Science
10/3 Akademicheskoy, Tomsk, 634055 Russia*

*Comparative analysis of juvenile and adult shoot structure in 5-needle pine species of Northern and eastern Asia are realized. The more the duration of vegetation period and sum of effective temperatures in natural habitat, the later shoot growth in seedlings begins and terminates. On this point, examined species are neatly divided into 4 groups: (1) subalpine-subarctic *P. pumila*, (2) boreal- mountain taiga *P. sibirica* and *P. cembra*, (3) nemoral species of monsoon forest (*P. koraiensis* and *P. parviflora*), (4) subtropical *P. armandii*. Differences between species by juvenile shoots were not related with climate in its natural range. There are 3 pairs of species were distinguished by duration of juvenile morphogenesis and presence of the mature morphostructures on juvenile shoots: *Pinus sibirica* + *P. cembra*, *P. koraiensis* + *P. armandii*, *P. parviflora* + *P. pumila*. The presented dates adds argument in favor of polyphyletic hypothesis of modern subsection *Cembrae* origin. The morphological structure of adult shoots in 12 contrasting climatic ecotypes of three Russian *Pinus* species from *Cembrae* group (*P. sibirica*, *P. pumila* u *P. koraiensis*) was examined. In all species, male shoots produce one (winter) bud and one (spring) elementary shoot during the growing season. Female shoots were found to initiate two buds and two elementary shoots during the growing season. At the beginning of the season a temporal bud is initiated giving rise to the summer shoot, which is formed during the season without any period of dormancy. Then a winter bud is formed producing the first (spring) elementary shoot in the beginning of the next season. There are short shoots, dormant buds, and lateral long shoots on each elementary shoot. Differences in annual shoot structure between species and ecotypes were showed and discussed.*

Key words: structure and development of juvenile and adult shoot, 5-needle pines of Northern and Eastern Asia, evolution, adaptation.
