

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт
Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия
«____» _____ 2019 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА
06.03.01 - Биология
код – наименование направления

Морфолого-анатомические показатели побегов пихты сибирской различной
сексуализации
тема

Научный руководитель	_____	подпись, дата	_____	должность, ученая степень	<u>Филиппова И.П.</u> ициалы, фамилия
Научный руководитель от предприятия	_____	подпись, дата	_____	должность, ученая степень	<u>Бажина Е.В.</u> ициалы, фамилия
Выпускник	_____	подпись, дата	_____		<u>Власова А.А.</u> ициалы, фамилия

Красноярск 2019

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа по теме «Морфолого-анатомические показатели побегов пихты сибирской различной сексуализации» содержит 52 страниц текстового документа, 4 таблицы, 5 рисунков, 74 использованных источников.

ПИХТА СИБИРСКАЯ, ПОБЕГИ, ХВОЯ, СЕКСУАЛИЗАЦИЯ, ЖЕНСКИЙ ГЕНЕРАТИВНЫЙ ЯРУС, МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНЫЙ ЯРУС, ВЕГЕТАТИВНЫЙ ЯРУС, АНАТОМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ.

Объект исследования – побеги пихты сибирской разной сексуализации.

Цель работы - исследование и сравнение анатомических характеристик побегов пихты сибирской разной сексуализации.

В результате проведенных исследований были выявлены достоверные различия в некоторых анатомо-морфологических характеристиках побегов и хвои пихты сибирской различной сексуализации.

ОГЛАВЛЕНИЕ	
ВВЕДЕНИЕ.....	4
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1 Особенности биологии, морфологии и формовое разнообразие пихты сибирской.	6
1.2 Дифференциация пола.....	9
1.3 Дорзоветральность.....	15
1.4 Фитогормоны и определение пола на побегах пихты.	18
1.5 Анатомическое строение хвои пихты	23
1.6 Анатомическое строение древесины пихты.....	24
2 ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	27
2.1 Характеристика района исследований..... Ошибка! Закладка не определена.	
2.2 Материалы и методы исследования Ошибка! Закладка не определена.	
3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ Ошибка! Закладка не определена.	
3.1 Особенности анатомического строения побегов разной сексуализации. Ошибка! Закладка не определена.	
3.2 Особенности анатомического строения хвои на побегах разной сексуализации..... Ошибка! Закладка не определена.	
ВЫВОДЫ.....	28
СПИСОК ИСПОЛlЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	30

ВВЕДЕНИЕ

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) является одним из основных лесообразующих видов гор Южной Сибири. Область естественного распространения пихты сибирской охватывает огромную территорию, включающую Сибирь, северо-восток европейской части страны и Урал (Бобров, 1978). Оптимальные условия для своего развития она находит на увлажненных склонах Алтая, Саян, Хамар - Дабана, Кузнецкого Алатау, Енисейского кряжа и восточной окраине Западно - Сибирской равнины, где сосредоточено свыше 90% лесов с ее преобладанием.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) характеризуется рядом морфо - физиологических свойств, выделяющих ее среди других представителей семейства *Pinaceae*. Прежде всего, это - узкопирамидальная форма кроны, дорзовентральность роста и строения побегов, радиальная биполярность фитогормонов на побеге, большое количество межмутовочных побегов, продольный градиент сексуализации по кроне дерева (Некрасова, 1978, Третьякова, Бажина, 1995). Продольный градиент сексуализации обуславливает разделение кроны на четыре яруса: женский генеративный, обоеполый, мужской генеративный, аоловой. Пространственное разделение женского и мужского генеративных ярусов в кроне, предполагает специфику структуры и обмена веществ в отдельных частях и органах растения (Шуляковская, Успенская, 1992). Особенности биохимических реакций и физиологических процессов в побегах разной сексуализации обуславливают особенности морфологического и анатомического строения этих побегов.

Особенности анатомического строения побегов различной сексуализации (мужских и женских) исследовались у ряда покрытосеменных древесных растений (Мамаев, 1972). Для хвойных, такие исследования проводятся редко, есть данные для сосен (Горошкович, Попов, 2009) и можжевельника (Князева, 2004). Особенности побегов различной

сексуализации в кроне пихты сибирской исследовались с биохимической точки зрения с упором на гормональный статус (Минина, Третьякова, 1983). Исследования особенностей строения побегов не проводились

Исследования структурных особенностей побегов пихты разной сексуализации необходимо для более глубокого понимания процессов развития и функционирования генеративных органов.

Цель – исследование и сравнение анатомических характеристик побегов пихты сибирской разной сексуализации.

Были поставлены следующие задачи:

1. Сравнительное изучение основных анатомических характеристик осей побегов разного возраста мужской, женской сексуализации и вегетативных (измерение площади поперечного сечения, мм^2 , площади сердцевины, мм^2 , площади древесины 1 года, мм^2 , площади древесины 2 года, мм^2 , площади всей древесины, мм^2 , площади флоэмы, мм^2 , площади первичной коры, мм^2 , отношений площадь сердцевины/ площадь поперечного сечения и мм^2 , площадь флоэмы/ площадь древесины, мм^2).

2. Сравнительное изучение морфолого – анатомических характеристик хвои побегов мужской, женской сексуализации и вегетативных (измерение длины хвоинки, см, ширины поперечного сечения, мкм , толщины поперечного сечения, мкм , площади поперечного сечения, мкм^2 , площади центрального цилиндра, мкм^2 , площади проводящего пучка, мкм^2 , площади смоляного хода, мкм^2).

3. Сравнение полученных анатомических характеристик побегов и хвои разной сексуализации.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Особенности биологии, морфологии и формовое разнообразие пихты сибирской.

Пихта сибирская - азиатский вид, распространена в северо-восточной части европейской России, Северном и Северо-Западном Китае (Хэйлунцзян), Монголии, Казахстане (Тарбагатай, Джунгарский Алатау) (Капер, 1954). В России ареал пихты доходит до верховьев Алдана, распространена в Сибири, на Урале, и северо-востоке европейской части. В Сибири пихтовые леса занимают около 3,8 млн. км² (Фалалеев, 1964). Максимально широко пихтовые леса распространены в Алтае – Саянской горной области (Салаир, Северный и Северо-восточный Алтай, Западный и Восточный Саяны, Хамар-Дабан, Кузнецкий Алатау). На севере пихта по Оби доходит до устья Сосьвы, на Енисее достигает Полярного круга и распространяется на восточный берег Лены в районе 60° с.ш., спускаясь далее к югу. Так же, пихта сибирская распространена в северо-восточной части европейской России (Бобров 1978).

Чистые пихтовые насаждения — большая редкость, в основном пихта произрастает в качестве примеси к кедру и ели, а также к другим деревьям. Практически никогда не встречается в сообществах с сосной обыкновенной. Периодически выступает в качестве второго яруса в старых осинниках, с перспективой выхода в первый ярус при исчезновении осины (Бурлаков и др., 2009)

Занимая обширные пространства, пихта сибирская в пределах ареала неоднородна. Однако ее внутривидовое разнообразие изучено слабо, почти не исследовались различные климатипы. У пихты сибирской выделены разновидности по окраске микростробилов, форме кроны, окраске и форме шишек, цвету хвои строению и окраске коры, и некоторым другим признакам (Лучник, 1972; Селекция, 1982; Коропачинский, 1983). Выявлены существенные различия в экологических особенностях пихты в высотно-поясном отношении. Описаны полуболотная форма – *f. nana*, которая

встречается на Западно-Сибирской низменности, высокогорная кустарниквидная приземистая форма, растущая у верхней границы леса в горах Южной Сибири и Якутии – *A. sibirica f. alpina*, (Маценко, 1964; Коропачинский, 1975; Крылов и др., 1986).

По типу роста и характеру кроны встречаются плакучая, канделябровидная, пирамидальная, приземистая, узконусовидная, широконусовидная формы (Селекция лесных пород, 1982). Кроны различаются густотой, обусловленной различным содержанием межмутовочных ветвей (Некрасова, Рябинков, 1978). По строению коры выделяются гладкокорая и трещиноватая формы. Выявлено, что для южных районов Средней Сибири характерна гладкокорая пихта (Кокорин, 2003). Гладкокорая форма к возрасту рубки (80 лет) превосходит трещиноватую по высоте на 19-27%, по объему ствола - на 71-92%, по высоте 3-летнего потомства на 8-21%. Разновидность пихты с сильно трещиноватой корой, увеличенными размерами крыльышек и более твердой древесиной растет в Горной Шории и горах Восточного Саяна. По типу окраски коры выделены пепельно-серая, темно-серая, серая, форма (Матвеева, Буторова, 1994, Матвеева и др., 1999).

По цвету хвои у пихты различают формы с серебристой или сизой хвоей, ярко-зеленой, желтовато-белой, с более резко выраженными белыми полосами снизу (Некрасова, Рябинков, 1978). О форме кончиков хвои пихты мнения исследователей расходятся. А. Е. Маценко (1964) считает, что кончик хвои пихты выемчатый (двуглавый) – округлый с двумя головками. По мнению А. Е. Маценко – это примитивный признак и является следом древней дихотомии. Однако, Е. Г. Бобров (1978) полагает, что хвоя на вегетативных побегах пихты сибирской тупая, а на генеративных – заостренная.

Взрослые деревья пихты сибирской характеризуются такими специфическими биологическими свойствами как: узкопирамидальной формой кроны, которая создается отрицательным геотропизмом ствола,

строгой апикальной доминантностью, ярусностью кроны по типам сексуализации (Минина, Третьякова, 1983). Пирамидальная кроны пихты сибирской отличается густотой, имеет мутовчатое ветвление, с большим количеством межмутовочных побегов (Некрасова, Рябинков, 1978). Верхние ветви растут обычно под острым углом к стволу дерева, средние – под прямым, а нижние свисают к земле.

Первичные половые признаки у пихты сибирской локализуются в кроне так, что имеется генеративная ярусность пола сверху вниз (Минина, Третьякова, 1983). Верхний ярус, примерно 0,5- 3,0 метра занимают женские генеративные органы, далее следует мужской ярус, протяженностью до 7,3 метра, в нижней части кроны представлен вегетативный ярус (Третьякова, Бажина, 1995). При этом, длина побегов мужской сексуализации меньше длины побегов женской сексуализации (Бажина, 2016). При изучении морфологии побегов выявлено, что морфометрические характеристики их меняются в зависимости от сексуализации (Минина, Третьякова, 1983) и условий произрастания (Бажина, Седаева, 2002). Хвоя у пихты сибирской располагается на побеге по спирали (Некрасова, Рябинков, 1978).

В ряде исследований выявлена изменчивость популяций пихты по признакам генеративных органов: по цвету пыльников, по строению семенных и кроющих чешуй, по длине и форме шишек, по окраске крылаток семян (Мамаев, 1972; Ирошников, 1977; Киргизов, 1979; Матвеева, Буторова, 1994; Кокорин, 2003). Отмечены очень большие индивидуальные различия пихтовых деревьев по урожаю шишек - за 10 лет коэффициент вариации достигает 105%, в отдельные годы 195% (Селекция лесных пород, 1982). Анализ полиморфизма в горных и равнинных популяциях южных районов Сибири установил, что такие показатели, как длина хвои, ширина кроны, размеры семян и шишек, масса, энергия прорастания и всхожесть семян пихты сибирской увеличиваются по мере продвижения от горных популяций к равнинным, при этом уровень изменчивости признаков уменьшается (Кокорин, 2003).

1.2 Дифференциация пола

Проблемы пола у древесных растений всегда привлекала большое внимание исследователей (Джапаридзе, 1965).

Образование первичных половых признаков у деревьев пихты сибирской имеет свои особенные характеристики, совершенно не похожие на характеристики пола у других хвойных видов (Минина, Третьякова, 1983). Они выражаются в ярусности кроны по типам сексуализации, изменяющейся по градиенту, специфичности локализации стробилов разного пола на побеге, радиальной биполярность плахиотропного побега по содержанию фитогормонов и особенности определения пола.

Под определением пола понимается направленность бисексуальной потенции к развитию половых клеток, органов или особей в сторону мужского или женского пола под воздействием определенных факторов (Минина, 1954). Следующий за определением пола процесс его формирования в течение эмбрионального и последующего развития особи, т.е. дифференциация проявления пола, подвержен большим колебаниям в онтогенезе растений, которые вызываются влиянием условий среды в естественной обстановке и различными внешними воздействиями в эксперименте. Проявление пола растений – это результат сбалансированного и несбалансированного роста андроцеха и гинецея, выражением которого являются примордии, возникающие во многих случаях уже на ранних этапах развития. Изменение пола, т.е. полное превращение одного пола в другой, происходит в силу естественных, патологических или заданных причин. При этом особь имеет хромосомную форму, характерную для одного пола, а в фенотипе проявляется другой. Имеющиеся сведения о контроле проявления пола у растений значительно ограничены по сравнению с обширными исследованиями в этой области с животными организмами (Чайлахян, Хрянин, 1982).

Основной парой фитогормонов, контролирующих проявление пола у растений, являются гиббереллины и цитокинины (Минина, Третьякова, 1983).

Взаимодействие этих фитогормонов на фоне общего гормонального баланса - важный фактор формирования полового статуса растений.

Развитие половых органов у ряда растений определяется половыми генами. А дифференциация пола, изменение его выраженности в процессе онтогенеза во многом зависит от фитогормонов. Специфичность гормональной реакции создается реагирующим субстратом, его чувствительностью, в частности, меристематической тканью. Именно в меристеме конуса нарастания, где происходит заложение и детерминация примордиев генеративных органов, возникает альтернатива: в каком направлении будет осуществляться экспрессия пола у растений. Конус нарастания является генетически детерминирующей системой, реализация которой определяется разной активностью апикальной меристемы. Все это указывает на пластичность определения пола во время формирования флоральных примордий. Однако неизвестно, действуют ли фитогормоны на сам процесс дифференциации пола или они синтезируются выборочно для того, чтобы нарушать или подавлять примордии противоположного пола.

Дифференциацию половых признаков у растений часто ставят в тесную зависимость от процессов роста и развития растений. Однако данные очень противоречивы. Одни исследователи (Минина, 1954, Tompsett, 1978) считают, что быстрый рост растений ведет к усилению признаков женского пола, а медленный - мужского пола. Одновременно быстрое увеличение возраста растений способствует проявлению женской сексуализации. В других работах (Сидорский, 1978) приводятся данные, показывающие феминизацию растений при замедлении роста. Так как в регулировании процессов роста, развития и проявления пола у растений играют огромную роль фитогормоны, то очень важно раскрыть корреляцию между ними.

Половой диморфизм является приспособительным признаком, который вырабатывается в процессе эволюции и связан с физиологической - биохимической разнокачественностью мужских и женских организмов. В литературе известна

концепция о тесной связи сексуализации растений с их физиологическими свойствами (Чайлахян, Хрянин, 1982). Однако имеющиеся данные о половых различиях по интенсивности физиологических процессов недостаточны и противоречивы. Противоречивость этих результатов заключается в том, что исследователи часто не учитывали возрастные и индивидуальные особенности растений разного пола. Хорошо известно, что у многих двудомных растений (конопля, шпинат и др.) мужские особи по сравнению с женскими значительно быстрее заканчивают свое развитие. И хотя многие исследователи (Джапаридзе, 1965) не обнаружили четкой взаимосвязи между уровнем физиологических процессов и сексуализацией растений, однако определенная закономерность в этом плане выявлена.

В частности, показано, что интенсивность фотосинтеза в онтогенезе растений неодинакова, меняется во времени и зависит от фаз и темпов развития мужских и женских особей. Показано, что у сосны обыкновенной содержание хлорофилла в хвое мужских и женских побегов различно (Юсупов, Шавнин, 1993). Определение и сопоставление интенсивности дыхания у мужских и женских растений не выявило четкой зависимости этого процесса от принадлежности особей к тому или иному полу. Противоречивые результаты были получены и в отношении связи между транспирацией и ее половым выражением. Более определенным признаком является оводненность ткани. Содержание воды практически всегда выше у особей женского пола (Джапаридзе, 1965).

Дифференциация пола – это цепь взаимодействующих событий, каждое из которых может быть вызвано одним или несколькими факторами (внутренними и внешними), она обусловлена реализацией взаимосвязанных между собой генетической и гормональной программ. Клетки растений бисексуальны, т.е. потенциально могут обеспечить формирование обоих полов. У растений признаки того или иного пола детерминируются не только определенным кариотипом (если есть половые хромосомы), но и геном (или

генами), который локализуется в одной из аутосом. Ген выдает информацию о биосинтезе в клетках специфических рибонуклеиновых кислот и “женского” или “мужского” белка. Этот белок может образовать комплекс с фитогормонами, который воздействует на недифференцированные цветочные зачатки и развитие идет по тому или иному половому типу (Минина, 1954).

Изменение эндогенного гормонального баланса ведет к тому, что одна программа реализуется, а другая подавляется. Уровень фитогормонов определяется коррелятивными связями надземной части, в которой образуются гиббереллины, и корневой системы растений, где синтезируются цитокинины. Неслучайно, что путем удаления части побегов (листьев) или обрезки некоторых корней можно изменить направленность в формировании признаков пола у древесных и травянистых растений в ту или другую сторону. Перестройка гормональной регуляции ведет к перераспределению веществ между органами и тканями растений, к изменению обмена веществ (Чайлахян, Хрянин, 1982).

Известно, что проявление пола у растений находится в зависимости от возраста. В частности, на физиологически более молодых нижних частях древесных (сосны, ели, дуба и др.) и травянистых растений (тыквенные) образуются цветки мужского пола, а на верхних, физиологически более старых частях растения, – цветки женского пола (Хрянин, 2001). В зависимости от возраста изменяется ход биохимических процессов и, прежде всего, уровень окислительно-восстановительной способности тканей растений (Шуляковская и др., 1999; Чайлахян, Хрянин, 1982). Ткани женских растений обладают более высокой редуцирующей способностью, чем мужские. Факторы внешней среды, которые обеспечивают быстрое развитие, одновременно обуславливают проявление признаков женского пола. Сейчас считается установленным, что возрастные изменения, темпы развития связаны с уровнем содержания фитогормонов и природных ингибиторов роста, которые играют и важную роль в проявлении пола у растений (Чайлахян, Хрянин, 1982). Со старением

растений происходит изменение баланса фитогормонов и ингибиторов роста в сторону последних, и увеличивается образование женских цветков. Обработка сеянцев хвойных деревьев гиббереллином летом способствует формированию мужских цветков, а опрыскивание сеянцев осенью - женских цветков. Это связано с тем, что летом в апексах растений имеются специфические клетки - мишени и соответствующие белки, РНК для связывания с ГК и гибберелловая кислота оказывает присущее ей маскулинизирующее действие. А осенью клетки апексов растений не обладают соответствующей готовностью к действию ГК (Минина, Третьякова, 1983).

Анатомическое строение и активность апексов изменяется в связи с периодичностью роста и развития растений (Хрянин, 2001). Апексы стеблей представляют собой своеобразные центры регуляции развития и являются местом, где происходят глубокие структурные и метаболические изменения (белково-нуклеиновый обмен), приводящие к переходу растений от вегетативного состояния к генеративному развитию. Характер изменения митотической активности апекса ведет к заложению и дифференциации зачатков цветков соответствующего пола. Формирование мужского или женского цветка зависит от факторов внешней среды и от уровня фитогормонов. Образование и количество фитогормонов, ведущих к дифференциации пола, подчиняется общему обмену веществ, коррелятивным связям между отдельными частями растения, процессу старения. Изучение динамики развития апексов некоторых растений в связи с возрастными изменениями позволило установить критический период, в который происходит заложение цветочных зачатков и их половая дифференцировка. У многих травянистых растений этот период наступает в фазу появления 3-го листа. Апексы мужских растений вытянутые и узкие, а женских - укороченные и широкие. По мере развития растений усиливается действие генетических механизмов на направление дифференцировки цветочных зачатков и повышается их устойчивость к действию фитогормонов.

Таким образом, влияние экологических факторов реализуется через воздействие на эндогенную гормональную систему, которая в свою очередь взаимодействует с генетическим аппаратом и обуславливает проявление пола у растений (Чайлахян, Хрянин, 1982).

Для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris L.*) показано, что характер сексуализации дерева определяется по числовым соотношениям в кроне побегов разного типа (Минина, Третьякова, 1983). Размеры и структура годичного побега мужского и женского типа у кедра сибирского (*Pinus sibirica*) также различаются (Горошкович, 2009). На побегах мужского типа формируется лишь одна (зимующая) почка, а годичный побег состоит из одного (весеннего) элементарного побега. На побегах женского типа из зимующей почки развивается первый, весенний, побег. Кроме того, в начале сезона закладывается временная почка, из которой без периода покоя развивается второй, летний, побег. Весенний и летний побеги существенно отличаются по структуре и функциям. Состав и взаиморасположение тканей одинаковое у двух типов побегов, а их соотношение – резко различное. Так, площадь поперечного сечения первичной коры мужских побегов составляет 18–19, флоэмы – 11–12, ксилемы – 5–6, а сердцевины – всего 2–2,5% от площади этих тканей у женских побегов. Большую часть объема стебля у обоих типов побегов занимают первичные паренхимные ткани. Доля вторичных проводящих тканей значительно выше у женских побегов (22–23%), чем у мужских (8–9%). Доля первичной коры у всех побегов многократно выше, чем доля сердцевины, однако по соотношению этих двух тканей налицо огромные различия. У мужских побегов отношение площадей коры и сердцевины на поперечном срезе составляет 100:1, а у женских – 10:1. Из вторичных тканей у обоих типов побегов лучше развита ксилема. Различия по соотношению вторичных тканей не столь велики, как по соотношению первичных, но достаточно существенны. У мужских побегов доля флоэмы в 4–5, а у женских – в 11–12 раз меньше, чем доля ксилемы (Горошкович, 2016).

1.3 Дорзовентральность

Явление дорзовентральности, по классификации Г.Х. Молотковского (1961), составляет особый тип асимметрии, отражающий полярность строения растений. Как свидетельствует сам термин, между дорзальной (спинной) и вентральной (брюшной) сторонами плахиотропных органов имеются существенные неоднородности, которые ведут в свою очередь к аизофилии. Возникновение дорзовентральности объясняют направляющим влиянием света и силой земного притяжения, действующих в природе всегда синергетически. Этот тип симметрии детерминируется меристемой в молодых формирующихся почках, проявляясь позднее при распускании последних (Pfirsch, 1965).

У дорзовентральных органов изучают верхнюю и нижнюю стороны, отличающихся друг от друга по анатомо-морфологическим и физиологическим признакам (Минина, Третьякова, 1983). Первый обнаруживаются обычно на поперечных срезах и определяются ростовыми изгибами, возникающими в следствии относительно более интенсивного роста одной из двух сторон. При более быстром росте, например, верхней стороны, изгиб даёт выпуклость (дорзовыпуклый изгиб) в обратном случае образуется дорзовогнутый или вентровыпуклый изгиб. На поперечных срезах такого органа клетки выпуклой стороны оказываются более длинными, чем на вогнутой стороне. Эпинастический изгиб вызывает удлинение верхней стороны, при удлинении же нижней возникает гипонастический изгиб.

Имеющаяся у очень многих таксономически различных растений (покрытосеменных, голосеменных, папоротников, мхов, слоевцевых) дорзовентральная асимметрия, предельно четко выявляется у талломов низших растений. Она полно изучена у некоторых печеночников, например, у Маршанции (*Marchantia*), широкое слоевище у которых имеет четко выраженную анатомическую и морфологическую дорзовентральность (Страсбургер, 1909).

Дорзовентральность у разных органов растений проявляется в неодинаковой степени. У корней в противоположность побегам она слабозаметна. У побегов древесных растений дорзовентральность выражена в образовании деформированной древесины, место которой может смещаться в зависимости от изменения направления оси побега.

Считается, что у хвойных креневая (красная) древесина выполняет важную функцию, заключающуюся в поддержании способности ветки увеличивать рост в плахиотропном направлении, не опускаясь вниз под действием своего веса (Necesary, 1955). У покрытосеменных растений деформированная древесина образуется на верхней стороне веток, вызывая натяжение, а не сдавление тканей (Necesary, 1958).

Образование креневой древесины осуществляется под влиянием физиологических факторов. Установлено что ауксин один и совместно с гиббереллином стимулирует деятельность камбия и формирование клеточных стенок, способствуя таким образом возникновению деформированной древесины. (Wareing, 1958а, б; Digby, Wareing, 1966а, б).

При изучении покрытосеменных растений установлено, что все листья, имеющие хотя бы слабые признаки плахиотропности, обладают и признаками дорзовентральности, ведущий к аизофилии. Даже у листьев тех растений, у которых не имеется морфологической дорзовентральности, обнаруживаются явные физиологические неоднородности при наличии некоторых анатомических различий. Дорзовентральность листьев не зависит от света, а зависит только от действия силы земного притяжения.

У хвойных растений дорзовентральность изучена слабее, чем у покрытосеменных. Между тем у листовых образований пихты, в частности у пихты сибирской, она выражена определенно. В ботанических трудах, описываются очень близкие, почти одинаковые характеристики хвои, по которым можно судить о дорзовентральности её строения.

Интересные характеристики хвои приводятся в некоторых описаниях пихты сибирской “...темно-зеленая блестящая хвоя сидит густо, она мягкая, линейная, плоская, на конце то с выемкой, то тупая, в 15-27мм длинной и в 1/2 мм шириной (хвоя уже, чем у европейской пихты, почти вдвое), с двумя сизоватыми, на старых листьях незаметными, полосками устьиц, на нижней стороне (по Бекетову, у сибирской пихты всего 5-7 рядов устьиц в каждой полоске, в то время, как у европейской пихты, имеющих хвою вдвое более широкую, таких рядов устьиц до 7-11)” (Тюбеф Фон, 1902).

Число рядов устьиц, по-видимому, оказывается не постоянным. Но самый факт их присутствия на нижней стороне листа у пихты сибирской можно считать одним из надежных, давно установленных признаков дорзовентральности.

Дорзовентральность листового аппарата у пихты обнаруживается и в строении мезофилла. Недифференцированный у преобладающего числа хвойных, у изучаемой породы он разделяется на палисадную и губчатую паренхиму, различающиеся между собой по степени специализации, приспособленной к фотосинтетическим функциям. Это установлено при выяснении анатомических особенностей хвои пихты, бальзамической, изученной довольно хорошо по сравнению с пихтой сибирской (Эсай, 1969).

Необходимо отметить еще одно интересное явление, касающееся игл хвои (Минина, Третьякова, 1983). Привлекает внимание саблевидная изогнутость, а главное хорошо выраженное направление роста хвои вверх, близкое к вертикальной, которое всегда можно наблюдать в природных условиях. Особенно ясно это обнаруживается на побегах в верхней части кроны, занятой женским генеративным ярусом. Рост игл хвои в таких условиях, так же, как и рост центральной оси (ствола) дерева, имеет геотропически отрицательное направление. В данном случае у пихтовой хвои обнаруживается сочетание гео- и фототропических реакций.

Иногда наблюдается удивительные изменения формы отдельных хвоинок. Вместо прямых они приобретают вид спирали, штопора, полукружные и другие неожиданные формы, благодаря самым разнообразным изгибам во всех трех измерениях.

На отдельных ветках молодых особей пихты встречаются временами большие вариации длины и расположения хвои на побеге.

Причина такой изменчивости игл хвои заключается в резких сменах погоды из года в год, характерных для континентального климата Западного Саяна. Подобная изменчивость хвои у пихты отмечалось еще К. Гебелем (Goebel, 1928), что свидетельствует о её большой пластичности. Гибкость реакции на внешние и внутренние изменения, обнаружающаяся морфологически, - признак высоких адаптивных свойств растительного организма. Наблюдающееся проявление настильности в противоположность вертикальности роста хвои, определяется её повышенной чувствительностью к гравитации. Настильность обнаруживается чаще всего на взрослых отрезках ветки, находящихся у ствола (Некрасова, Рябников, 1978).

1.4 Фитогормоны и определение пола на побегах пихты.

Образование первичных половых признаков у деревьев пихты имеют свои особые характеристики, совершенно не похожие на характеристики пола у других хвойных пород.

Известно, что у раздельнополых однодомных древесных растений лесов умеренного климата генеративные органы разного пола топографически разобщены друг от друга. Для пихты, как и для других пород семейства сосновых, при нормальности развития дерева характерна ярусность кроны по типамексуализации, изменяющаяся по градиенту. Верхний ярус занят женскими шишками, численность которых уменьшается сверху вниз, заменяясь постепенно мужским ярусом, который также последовательно переходит в аполовой. Вместе с тем обнаруживаются изменения и размеров женских шишек, уменьшающихся по нисходящему градиенту (Debazac, 1965;

Powell, 1974), что, наряду с половым градиентом, установлено ранее у сосны обыкновенной (Wareing, 1958; Moorby, Wareing, 1963).

Придерживаясь учения о полярности, можно сказать, что так же, как у пихты, у других хвойных полярность в генеративном отношении выражает закономерности развития, осуществляющегося по главной продольной оси дерева. Полярность половых признаков раздельнополых растений, впервые обнаруженная Г. Х. Молотковским (1954, 1961), выявлена и у лесных пород (Минина, 1960)

Таким образом, пихта сибирская по принципам продольной полярности определения пола побегов в кроне не отличается от других хвойных. Но имеются особенности сексуализации, присущие только р. *Abies*. Они выражаются в специфичности локализации стробилов разного пола на самом побеге. Это особенность связана с главной характерной чертой плахиотропных побегов, заключающихся в проявлении дорзовентральности тканей.

Женские стробилы закладываются и развиваются только в тканях верхней стороны побега, в то время как мужские – только в тканях нижней стороны побега. Исключения из этого правила составляют лишь редкие случаи аномальности, когда на верхней стороне побега образуются мужские или обоеполые стробилы. Такие случаи описываются у пихт бальзамической и великой (Schooley, 1967; Eis, 1970).

Заложение женских почек у пихты происходит приблизительно к концу июля, когда побег заканчивает рост. К началу осеннего периода (сентябрь) примордии основных структур уже имеются в зачатке мегастробила (Минина, Третьякова, 1983).

На следующий год женская почка на верхней стороне плахиотропного побега становится хорошо видимой невооруженным глазом уже в майские дни. Смолистый покров на её поверхности довольно быстро исчезает, и она предстает в виде небольшого конусовидного образования среди интенсивно-зеленых игл хвои. Направление её роста, как и хвои, а иногда и молодой

шишки, немного склонено в сторону к верхушке побега. К моменту опыления шишки оно принимает строго ортотропное геотропическое отрицательное направление, оставаясь такой до полного созревания. Отмечают, что точное место образования женской шишки на верхней поверхности приурочено ближе к основанию (Некрасова, 1970; Некрасова, Рябинков, 1978; Powell, 1974). Но, предполагается, что любая область верхней ткани в меристематическом состоянии способна детерминироваться по пути женской сексуализации.

То же самое можно сказать о микростробилах, закладывающихся, как правило, в пазухах игл хвои нижней стороны побега летом года, предшествующего «цветению». Весной следующего года (май) их можно видеть вначале в виде темных овальных образований, заполняющих в отдельные годы всю нижнюю поверхность. У некоторых побегов, особенно в годы слабого цветения, они группируются только у основания побегов.

Образования признаков женского пола у пихты связано с повышенной концентрацией ауксина, имеющий место в тканях верхней геотропически отрицательной стороне побега, а мужской – с повышенной концентрацией гиббереллинов – в нижней геотропически положительной стороне (Минина, Третьякова, 1983). Следовательно, у такого представителя хвойных, как пихта сибирская, закономерности связи определения разных полов с содержанием разных фитогормонов, установленные раньше для покрытосеменных растений, находят полное подтверждение.

У хвойных растений, произрастающих в естественных популяциях, переход от ювенильного периода к генеративному начинается с образования женских шишек (Некрасова, 1970). Мужские колоски появляются в норме на несколько лет позже. Этот интересный факт отрицательно расценивается в производстве, так как при отсутствии опылителей семена естественно не образуются. Многочисленными опытами с сосновой обыкновенной, проведенными Н.В. Бахолдиной (Бочурова, 1970), доказана возможность

вызывать образования микростробилов путем опрыскивания веток раствором гиббереллина.

Проявление пола у пихты осуществляется в течение двухлетнего цикла развития побега. В летний период первого года жизни происходят заложения примордиев разного пола, их дифференциация и начало процессов микро- и макроспорогенеза (Рябинков, 1977). Окончание же этих процессов, завершающихся цветением и оплодотворением, относится к весенным и летним дням следующего, второго года, жизни побега. Имеются указания на разные календарные сроки этапов развития стробилов в зависимости от особенностей видов и от места произрастания деревьев. Так, в описании тщательно проведенного изучения макроспорогенеза у четырех видов пихт (40 лет) в институте Иельского университета у заложившихся летом микростробилов образование археспориальной ткани отмечено в конце января, а появление вполне оформленных пыльцевых зерен – после зимнего покоя, в конце апреля (Mergen, Lester, 1961). Другие сроки образования археспориальных клеток, а именно осенних, указаны для деревьев пихты, произрастающих в Чехословакии (Kantok, Chira, 1965) и Сибири (Некрасова, 1970, Некрасова, Рябинков, 1978).

Заложение микростробилов происходит в пазухах игл хвои и приурочено к периоду окончанию роста побегов, которые у пихты сибирской протекает в более сжатые сроки, чем у других хвойных, произрастающих в одинаковых условиях. Максимальный рост побегов отмечают с середины мая, до конца второй декады июня. По описанию Т.П. Некрасовой и А.П. Рябинкова (1978), ткань с первичным археспорием обнаруживается при макроспорогенезе в сентябре, а формирование пыльцевых зерен, только весной следующего года.

Мегастробилы пихты закладываются в почках однолетних побегов обычно на две недели позже микростробилов, приблизительно в средних числах июля (Минина, Третьякова, 1983). Место заложения мегастробилов в противоположность микростробилам происходит не в пазухах листа, а между

ними. Происхождение их, так же как зачатков латеральных ростовых почек, не является строго аксилярным. Скорее, можно считать, что мегастробилы есть производная клеток коры (Powell, 1970).

Из результатов многих физиологических исследований хвойных, в том числе пихты, известно, что хвоя побегов первого года жизни по продукции о оттоку углеводов отличается от хвои двухлетних побегов. Этот вопрос изучался преимущественно у пихты бальзамической. При распускании почек и начале внепочечного роста игл, появившихся на однолетнем побеге хвои наблюдается высокая интенсивность фотосинтеза и высокая степень темнового дыхания (Хрянин, 2001).

Продукты фотосинтеза в начальные периоды роста однолетнего побега пихты расходуются главным образом на потребности молодой хвои. Транспорт углеводов из последней в запасающие части и корневые системы в этот период не обнаруживается (Little, 1970a; Losch, Little, 1973). Наоборот, молодой хвоей осуществляется потребление углеводов собственного производства и, кроме того, необходимых веществ, подтекающих из резервов запасающих тканей и хвои двулетних или старых побегов.

Наиболее важной формой резервных углеводов у хвойных является крахмал (Минина, Третьякова, 1983). В период, предшествующий началу роста нового побега, содержание крахмала увеличивается в иглах хвои, коре, древесине. Это происходит или в результате накопления новых продуктов ассимиляции, или путем превращения последних из тех, которые сохранились в тканях зимой в форме сахара или жира. При изучении пихты бальзамической установлено, что увеличение содержания крахмала происходит с апреля до начала июля. Далее наступает уменьшение количества крахмала. Результатами опытов показано, что рост молодого побега уменьшается при увеличении содержания крахмала в его тканях (Little, 1970b, 1974; Losch, Little, 1973).

Хвоя побегов второго года жизни является главным поставщиком продуктов фотосинтеза. Она обеспечивает углеводами корни растущую хвою и

побеги первого года жизни, вместе с тем удовлетворяя потребности формирующихся микро- и мегаспорангииев, а после оплодотворения и семян. Различие физиологических процессов между побегами первого и второго годами жизни, по-видимому, проявляется одинаково у всех хвойных пород.

При довольно хорошо изученных морфологических характеристиках процессов сексуализации тканей у побегов разного характера, анатомическая сторона их остается не освещенной.

1.5 Анатомическое строение хвои пихты

Анатомическое строение хвои различных древесных растений рассмотрена многими исследователями. Изменчивость анатомических признаков хвои изучена в основном для рода *Pinus*.

Любая хвоинка окружена поверхностной тканью – эпидермисом, происходящим из первичной образовательной ткани (Еремин, Чавчавадзе, 2015). Эпидермис состоит из одного слоя паренхимных клеток, которые лишены хлорофилла или очень бедны им. Клетки эпидермиса очень плотно соединены друг с другом, без межклетников. Их толстые, одревесневшие и кутинизированные стенки снабжены порами, которые расположены, в основном, против углов клеток,

Лист пихты построен дорзовентрально (имеет спинную и брюшную стороны). На поперечном разрезе видно разделение ассимилирующих тканей на столбчатую верхнюю и губчатую нижнюю паренхиму, два смоляных хода, симметрично расположенных у концов среза, и проводящий цилиндр в центре, содержащий два проводящих пучка, около проводящих пучков расположено несколько тонкостенных одревесневших клеток механической ткани. Форма поперечного сечения выпукло-вогнутая, морфологически нижняя сторона – выпуклая. Клетки эпидермиса толстостенные, вытянутые в тангенциальном направлении, с хорошо заметной полостью, заполненной содержимым (Тонкоштан, 1963).

Эпидермис и подстилающая его гиподерма развиты гораздо меньше, чем у сосны, что очевидно определяет значительно меньшую выносимость данного вида к засухе (Бажина, Седаева, 2002). Пихта, как правило, растет густыми тенистыми насаждениями на мшистой сырой почве. Гиподерма у сибирской пихты почти совершенно отсутствует; представлена лишь изолированными отдельными волокнами под эпидермисом. Клетки эпидермиса несут мощные слои кутикулы. Устьица собраны в две группы, расположенные с нижней стороны листа по обе стороны от проводящего цилиндра, но ближе к смоляным ходам, чем к нему. Проводящий цилиндр сравнительно невелик, круглый в разрезе, с тонкой эндодермой, сливающейся с одревесневшими клетками проводящей паренхимы. Два проводящих пучка почти параллельны и разделены довольно широким паренхимным лучом. Ситовидные трубки имеют меньший диаметр, чем трахеиды, и их несколько меньше (Комаров, 1941).

1.6 Анатомическое строение древесины пихты

Древесина пихты состоит из трахеид, лучевой, и, в редких случаях, тяжевой паренхимы (Еремин, Чавчавадзе, 2015). Годичные кольца выражены отчетливо, ширина их варьирует в пределах 0,1-4 мм; переход из ранней древесины в позднюю может быть постепенным или резким в зависимости от условий. Трахеиды ранней древесины в поперечном сечении округло - четырехугольные, квадратные, толщина оболочки 4-5 мкм, межклетники треугольной формы выражены хорошо; трахеиды поздней древесины окружло-многоугольные, прямоугольные или сильно сплюснутые в радиальном направлении; толщина стенок 6-7 мкм; длина трахеид 0,7-5,5 мм; форма окончаний- округлая, тупая, чулкообразная, клювовидная, заостренная, расширенная, головчатая, вильчатая и др. На радиальных стенках трахеид окаймленные поры (8)10-18(21) мкм величиной (Чавчавадзе, 1979).

Лучи простые паренхимные, прямые, высокие: от 1 до 60 клеток, большей частью однорядные, однако, у ряда видов наблюдается частично 2-

рядные лучи (Комаров, 1941). Иногда по краям лучей можно заметить короткие клетки различной формы, содержащие кристаллы щавелевокислого кальция. Эти клетки ошибочно принимают иногда за лучевые трахеиды. Настоящие лучевые трахеиды не были обнаружены. Тяжевая паренхима отсутствует или встречается в небольшом количестве. Нормальные смоляные ходы отсутствуют. Однако для всех видов пихты характерна способность к образованию травматических вертикальных смоляных ходов, которые располагаются, обычно, цепочкой по 2- 5 и больше вдоль границы годичного слоя, чаще в поздней древесине. Такие смоляные ходы представляют собой короткие каналы, полость которых выстлана толстостенными, быстро одревесневающими эпителиальными клетками в количестве 5-7(10); на поперечном срезе эти клетки не всегда образуют полный круг. Сопровождающая паренхима в различном количестве, не образует или образует сплошную обкладку. Иногда её клетки внедряются между эпителиальными клетками, выстилающими полость хода. У некоторых видов смоляные ходы встречаются более или менее постоянно и могут служить надежным диагностическим признаком.

Камбиальная зона является границей между вторичной ксилемой и вторичной флоэмой (Чавчавадзе, 1979). В составе флоэмы: ситовидные клетки, аксиальная и горизонтальная паренхима. В проводящей флоэме аксиальная паренхима располагается в виде прерывистых или не прерывистых полос в середине, начале или конце годичного слоя, которых может быть 1, 2 или 3 в годичном слое.

Сопровождающая паренхима в различном количестве не образуется или образует сплошную обкладку, иногда клетки ее внедряются между эпителиальными клетками, выстилающими смоляной ход (Чавчавадзе, 1979).

Сердцевина пихты имеет многолучевую форму (Минина, Третьякова, 1983). В конце первого вегетационного периода ее диаметр занимает 20-30% от диаметра стебля. В процессе роста стебля увеличивается и диаметр

сердцевины в 2-3 раза, но диаметр клеток увеличивается в меньшем соотношении, то есть разрастание сердцевины происходит в значительной степени за счет увеличения числа клеток в результате их деления.

Первичная ксилема представлена кольчатыми и спиральными трахеидами диаметром 10-15 мкм и образующими группы из 10-20 клеток. Форма поперечного сечение трахеид треугольная, прямоугольная, многоугольная. С момента появления трахеид вторичной ксилемы проводящая роль первых сводится на нет.

Вторичная ксилема состоит из трахеид, лучевой и иногда аксиальной паренхимы. Ширина годичного кольца в однолетнем стебле широко варьирует и достигает 1-2 мм и зависит от внешних условия и порядка побега. Поперечное сечение трахеид обычно многоугольное, большим размером (15-35 мкм) ориентировано радиально. Длина трахеид варьирует в пределах от 0.5 мм до 1 мм. Поры окаймленные, расположены более или менее равномерно по всей длине трахеид.

Таким образом, для анатомической структуры стебля видов *Abies* установлены следующие признаки: отсутствие нормальных смоляных ходов и только простые паренхимы сердцевинные лучи в древесине, эллипсоидная форма ситовидных полей на стенках ситовидных клеток, хорошо развитая смолоносная система первичной коры, представленная смоляными ходами; Высокая насыщенность коры слизевыми идеобластами. Эти признаки имеют родовой ранг (Еремин, Чавчавадзе, 2015).

Анализ структурных изменения проводящих и запасающих тканей стволов деревьев пихты сибирской в различных условиях произрастания показал, различия по толщине годичных слоев и содержанию в них поздней древесины в зависимости от богатства и влажности почв (Бажина и др., 2018). Широко известно, что состояние и продуктивность растительности в значительной степени определяются условиями произрастания. Системообразующими факторами при этом являются различия в соотношении

тепло- и влагообеспеченности местопроизрастаний (Поликарпов и др., 1986). Влажность места произрастания (как почвенная, так и количество выпадающих осадков влияет как на ширину годичного слоя, так и на размеры слагающих его клеток (Антонова, 2000). Очевидно, наблюдаемое у пихты сибирской увеличение годичных слоев (за счет увеличения их ранней части) обусловлено более благоприятными условиями произрастания (Бажина и др., 2018).

ВЫВОДЫ

В процессе проведенных исследований работы были измерены морфолого – анатомические характеристики побегов пихты сибирской, взятых с ярусов, разной сексуализации, всего было выполнено и обработано около ста семидесяти срезов побегов. Кроме того, были измерены морфолого– анатомические характеристики хвои пихты сибирской, взятой с побегов разной сексуализации, всего было отобрано и обработано 1500 образцов хвои.

Анализ результатов исследований позволяет сделать следующие выводы:

1. Побеги пихты сибирской различной сексуализации значительно дифференцированы и различаются по структуре, что обусловлено их физиологическими различиями.
2. В результате сравнительного анализа морфолого – анатомических характеристик однолетних побегов пихты сибирской выявлены достоверные различия между такими показателями, как площадь поперечного сечения и площадь первичной коры, которые почти в три раза больше у побегов женского яруса, чем у побегов вегетативного яруса. Площадь древесины побегов женского яруса также больше и составляет $0,46 \pm 0,17 \text{ мкм}^2$, тогда как у побегов вегетативного яруса $0,18 \pm 0,06 \text{ мкм}^2$.

3. Морфолого – анатомические характеристики двулетних побегов пихты сибирской разной сексуализации достоверно отличаются. Максимальную площадь поперечного сечения имеют двулетние побеги женского яруса, их площадь превышает площадь поперечного сечения побегов вегетативного яруса почти в три раза. Площадь первичной коры побегов женского яруса в 3,5 раза больше, чем у побегов вегетативного яруса.

4. Относительные показатели побегов разной сексуализации так же существенно различаются. У однолетних побегов отношение площади флоэмы к площади древесины оказалось максимальными у побегов вегетативного яруса ($0,05 \pm 0,007$), минимальными - у побегов женского яруса ($0,03 \pm 0,004$). Отношение площади флоэмы к площади древесины у вегетативных побегов

было в 1,4 - 2 раза выше, чем у генеративных побегов, при 5%-ном уровне значимости. У двулетних побегов отношение площади сердцевины к площади поперечного сечения также в два раза больше у побегов вегетативного яруса, чем у побегов с женского яруса.

5. Морфолого – анатомические характеристики хвои пихты сибирской побегов разной сексуализации достоверно различаются по всем сравниваемым показателям. Наибольшая длина хвои (2 см) найдена у вегетативных побегов, длина хвои на женских и мужских побегах практически одинакова (около 1,6 см). Ширина поперечного сечения хвои женских побегов на 8,3%, больше чем у мужских (1363,15 мкм и 1249,89 мкм, соответственно). Наибольшей толщиной поперечного сечения и площадью поперечного сечения хвои также характеризовались женские побеги (643,01 мкм и 666398,81 мкм²), наименьшей – вегетативные (500,5 мкм и 510057,75 мкм²).

6. Площадь центрального цилиндра хвои варьировала почти в 1,3 раза, значения достоверно отличалась (86750,4 мкм² – у женских побегов, 69051,39 мкм² – у вегетативных). Самые высокие показатели площади проводящего пучка также оказались на женских побегах (8787,47 мкм²), а самые низкие – на вегетативных (7383,68 мкм²). Аналогичные закономерности выявлены и для такого показателя, как площадь смоляного хода (женские побеги – 11670,36 мкм², вегетативные – 8065,55 мкм²)

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Морфология клеток как индикатор степени и состояния развития растущего годичного слоя // Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной Среды. Тез. докл. всеросс. совещания. - Иркутск, 2000,- С. 12, 119.
2. Бажина, Е. В. Половая репродукция пихты сибирской в лесных экосистемах оз. Байкал / Автореф. дисс на соиск... канд. биол наук. Красноярск. 1997. 18с.
3. Бажина Е. В. Жизненное состояние и элементный состав хвои пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. в различных условиях произрастания Западного Саяна // Сибирский лесн. ж. - 2016. - № 5. С. 103-112.
4. Бажина Е. В. Морфологические характеристики побегов пихты сибирской как биоиндикаторы экологической обстановки / Е. В. Бажина, М. И. Седаева // Химико-лесной комплекс – проблемы и решения. Сборник статей по материалам конференции. – 2002. –Т. 1. – С. 346-369.
5. Бажина Е.В., Стасова В.В., Власова А.А. Особенности строения древесины здоровых и усыхающих деревьев пихты сибирской//Материалы VI Международного симпозиума имени Б.Н. Уголева, посвященного 50-летию Регионального Координационного совета по современным проблемам древесиноведения 10–16 сентября 2018 г., Красноярск. С. 49-52.
6. Бобров Е. Г., Лесообразующие хвойные СССР. -Л.: Наука, 1978. - 179 с.
7. Бочурова Н. В. Значение ростовых веществ в сексуализации сосны обыкновенной. – В кн.: Матер. научной конференции по вопросам лесного хозяйства. Секции генетики и селекции. Пушкино, 1970 с. 9.
8. Бурлаков П. С., Хмара К. А., Беляев В. В. Особенности популяции пихты сибирской *Abies sibirica* ledeb. на северо-западной границе ареала (р. Усолка, бассейн р. Северной Двины) / Бурлаков П. С., Хмара К. А. Беляев В. В. // Вест. Северного (Арктического) федерального университета. – 2009. - № 2. С.51 – 58.

9. Буторина Т. Н. К характеристике лесорастительных условий государственного заповедника «Столбы» / Т. Н. Буторина // Труды гос. заповедника «Столбы». – Красноярск, 1961. – № 3. – С. 247-282.
10. Горошкевич С.Н., Попов А.Г. Морфоструктура и развитие побегов у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии: филогенетическая и климатическая интерпретация // Journal of Siberian Federal University. Biology 1. 2009. 54-79 с.
11. Горошкевич С.Н. Структура и развитие годичного побега кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016;(33):18-38.
12. Джапаридзе Л.И. Пол у растений. Тбилиси: Мецниереба, 1965. Ч. 2. 302 с.
13. Ирошников, А. И. Полиморфизм хвойных Сибири. - М.: 1977. С. 98-123.
14. Еремин В.М., Чавчавадзе Е.С. Анатомия вегетативных органов Сосновых/ отв. Ред. А.В. Бобров. – Брест, 2015. – 692 с.: ил.
15. Капер В. Г. Хвойные породы. - М.-Л.: 1954. – 304с
16. Киргизов Н. Я. Внутривидовая изменчивость и семеноводство пихты сибирской в Восточном Казахстане: Автореф. дисс. ...канд. с.-х. наук / Н. Я. Киргизов. – Рига. 1979. – 20 с.
17. Князева С. Г. Половая изменчивость можжевельника обыкновенного // Лесоведение. 2004. – № 6. – С. 73-75.
18. Кокорин, Д. В. Формовое разнообразие пихты сибирской в южных районах Средней Сибири / Д.В. Кокорин, Л.И. Милютин // Лесоведение. 2003. – № 4. – С. 32-35.
19. Комаров В.Л. Практический курс анатомии растений. М., Изд-во МГУ, 1941.- 338 с.
20. Коропачинский, И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Н.: 1975. - 290 с.

21. Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Сибири. Н.: Наука. Сиб. Отд-ние., 1983. -181 с.
22. Крылов Г. В. Пихта / Г. В. Крылов, И. И. Марадудин, Н. И. Михеев, Н. Ф. Козакова. М.: Агропромиздпт, 1986. – 239 с.
23. Летопись природы заповедника «Столбы». Красноярск, 2013. -С. 148-160.
24. Лучник З. И. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука. 1972.- 284 с.
25. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С. А. Мамаев. – М.: 1972. – 284 с.
26. Матвеева Р. Н. Лесная селекция и семеноводство (на примере хвойных пород Сибири). Учеб. пособ. для студентов специальности 260400 всех форм обучения / Р. Н. Матвеева, О. Ф. Буторова, Л. И. Милютин, Н. А. Кузьмина – Красноярск: СибГТУ, 1999. – 88 с.
27. Матвеева Р. Н. Генетика, селекция и сортоиспытание основных лесообразующих и интродуцированных пород Сибири / Р. Н. Матвеева, О. Ф. Буторова. – Красноярск: КГТА, 1994. – 88 с.
28. Маценко А. Е. Пихты Восточного полушария. Тр. Бот. ин-та АН СССР. М.-Л.: Наука, 1964. – Сер. 1, вып. 13. – С. 3-103.
29. Минина Е.Г. Биологические основы цветения и плодоношения дуба. // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1954. Вып. 17. С. 5-97.
30. Минина Е. Г. Определение пола у лесных древесных растений.– Тр. Ин-та леса АН СССР, 1960, т. 47, с. 76-163.
31. Минина, Е.Г., Третьякова И.Н. Геотропизм и проявление пола у хвойных Н.: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. – 198 с.
32. Молотковский Г. Х. Явление полярности развития растений.– бот. журн. 1954, т2, №3, с. 14-27.
33. Молотковский Г. Х. Полярность развития растений. Львов. 1961.

34. Некрасова Т. П. Морфогенез генеративных органов пихты сибирской. – Изв. СО АН СССР, 1970, №10, вып. 2, с. 35-41.
35. Некрасова Т. П., Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской. Н.: Наука, 1978. - 150 с.
36. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 1986. 226с.
37. Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской на Салаире. Авдорев. Канд. Дис. Красноярск, 1977. 24с.
38. Селекция лесных пород, Гос. ком. СССР по лесн. хоз-ву. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 368 с.
39. Сидорский А.Г. Успехи соврем. биологии. // 1978. Т. 85. Вып. 1. С. 111-124.
40. Страсбургер Э. Учебник ботаники для высших учебных заведений / пер. с нем. М. И. Голенкина и В. А. Дейнеги. Изд. 3-е. М., 1909. 365 с.
41. Тонкоштан Л.А. Анатомическое строение хвои основных древесных пород Красноярского края. 1963. М. 118-127 с.
42. Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Морфоструктура кроны и состояние генеративной сферы у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах близ озера Байкал // Известия РАН. Сер. биол. 1995. № 6. - С. 685-692.
43. Тюбеф фон К. Хвойные древесные породы/Пер. с немец. под ред. В. Ф. Хмелевского. (Новая Александрия) сиб., 1902. 203с.
44. Фалалеев Э.Н. Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование. М. 1964. - 166с.
45. Хрянин В. Н. Дифференциация пола у растений // Вестник Башкирского университета, 2001, № 2(1), с. 170-173.
46. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. – Л.: Наука, 1979. – 190 с.
47. Чайлыхян М. Х., Хрянин В.Н. Пол растений и его гормональная регуляция. М.: Наука, 1982. 176 с.
48. Черниговский А., 2000-2001 http://t_lambda.chat.ru

49. Шуляковская Т. А., Канючкова Г. К., Шредере С. М. Метаболизм сосны обыкновенной на разных этапах онтогенеза// Лесоведение, 1999, № 5, с. 63-69.
50. Шуляковская Т. А., Успенская Л.Н. Содержание азота в побегах сосны разной сексуализации // Лесоведение. 1992. № 2. С. 26-31
51. Эсай К. Анатомия растений. М., 1969. 564с.
52. Юсупов, И. А. Сезонные изменения содержания пигментов в хвое мужских и женских побегов сосны обыкновенной / И. А. Юсупов, С. А. Шавнин // Леса Урала и хозяйство в них : сб. науч. тр. / Урал. гос. лесотехн. акад.- Екатеринбург, 1993. – Вып. 16. – С. 254 — 260.
53. Яворский А. Л., Соболев А. Н., «Столбы» Воспроизведение издания 1925 года с дополнением Н. П. Должковой. Красноярск, 2002.
54. Debazac E. T. Morphogenese et sexualite chez les Pinacees.– Acad. Soc. Et de la Lorraine Sci., 1965, Bull. 5, N 4, p. 212-228.
55. Digby J., Wareing Ph. F. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives.– Ann. Bot., 1966a, v. 30, N 119, p. 539-548.
56. Digby J., Wareing Ph. F. The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity.– Ann. Bot., 1966b, v. 30, N 120, p. 607-620.
57. Eis S. Reproduction and reproductive irregulation of *Abies lasiocarpa* and *A. grandis*.– Can. J. Bot., 1970, v. 48, N 1, p. 141-143.
58. Goebel K. Organographie der Pflanzen. 1. Allgemeine organographie 1928, Part 3, Samenpflanzen. Verl. Gus. Fisher, Jena, 1932.
59. Kantok J., Chira E. Microsporogenesis in some species of *Abies*.– Sbornik Vysoke Skoly Zemedelske Brne (Rada C), 1965, N 3, p. 179-185.
60. Little C. H. A. Derivation of the springtime starch increase in balsam fir *Abies balsamea*.– Can. J. Bot., 1970a, v. 48, N 11, p. 1995-1999.

61. Little C. H. A. Seasonal changes in carbohydrate and moisture content in needle of balsam fir (*Abies balsamea*).— Can. J. Bot., 19706, v. 48, N 11, p. 2021-2028.
62. Little C. H. A. Relationship between the starch level at budbreak and current shoot growth in *Abies balsamea*. L.— Can. J. Bot., Forest, Res., 1974, N 3, p. 268-272.
63. Losch K., Little C. H. A. Production in balsam (*Abies balsamea*).— Can. (Japan) J. Bot., 1973, v. 51, N 6, p. 547-551.
64. Mergen F., Lester D. T. Microsporogenesis in *Abies*.— Silvae Genetica, 1961, v. 10, N 5, p. 146-156.
65. Moorby J., Wareing Ph. F. Ageing in woody plant.— Ann. Bot., 1963, v. 27, N 106, p. 291-308.
66. Necessary V. Die Beziehung zwischen dem Reaktionsholz der Laub – und Nadelholzen. — Biologia, Bratislava, 1955, N 10, p. 6420-6479.
67. Necessary V. Effect of B – indolacetic acid on the formation of reaction wood. — Fyton (Inter. J. Exp. Bot.), 1958, v. 11, N 2, p. 117-127.
68. Pfirsch E. Determinisme de la croissance plageotropique chez les stolons epiges de *Stachys sylvatica* L. mise en evidence d'un mecanisme d'autocorrelation.— Ann. Sc. Naturelles. Bot. et Biol. vegetale, 1965, v. 1, N 2, p. 339-360.
69. Powell G. R. Postdormancy development and growth of microsporangia and megasporangia strobili of *Abies balsamea*.— Can. J. Bot., 1970, v. 48, N 2, p. 419-429.
70. Powell G. R. Initiation and development of lateral buds in *Abies balsamea*.— Can. J. Forest. Res., 1974, v. 4, N 4, p. 458-469.
71. Schooley H. O. Aberrant ovulate cone in Balsam fir.— Forest Sci., 1967, v. 13, N 1, p. 102-104.
72. Tompsett P.B. // Ann. Bot. 1978. Bd. 42. P. 889-900.

73. Wareing P. F. Reproductive development in *Pinus sylvestris*. L.– In: The physiology of forest trees/Ed. Thimann K. V., The Ronald Press Co., 1958a, p. 648-654.

74. Wareing P. F. Interaction between indole – acetic acid and gibberellic acid in cambial activity.– Nature, 19586, v 181, N 4624, p. 1744-1745.

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт
Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия
«28 » июня 2019 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 - Биология

код – наименование направления

Морфолого-анатомические показатели побегов пихты сибирской различной
сексуализации
тема

Научный
руководитель

Ф.И.О.
подпись, дата 2019 г. 1.6.1.
должность, ученая
степень

Филиппова И.П.
ициалы, фамилия

Научный
руководитель от
предприятия

Ф.И.О.
подпись, дата 2019 г. 1.6.1.
должность, ученая
степень

Бажина Е.В.
ициалы, фамилия

Выпускник

Ф.И.О.
подпись, дата

Власова А.А.
ициалы, фамилия

Красноярск 2019