

УДК 582.632.2

РИТМЫ РОСТА НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГА У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ¹

© 2008 г. О. Б. Михалевская

Московский педагогический государственный университет
129278 Москва, ул. Кибальчича, д. 6

E-mail: olgam18@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.11.06 г.

Окончательный вариант получен 18.07.07 г.

Рассмотрены результаты исследований ритма роста побегов древесных растений, проводившихся во второй половине XX столетия. Анализ этих результатов позволил выявить различия в регуляции процессов роста побега на трех разных этапах его развития: 1) заложение листовых примордиев, 2) развитие примордиев в зачатки филломов и 3) видимый рост побега. Ритм роста на 1-м этапе осуществляется на уровне апикальной меристемы побега, на 2-м – на уровне отдельного побега, на 3-м – на уровне целого растения.

Ключевые слова: морфогенез, метамеры побега, ритм роста.

Цель настоящей статьи – обзор результатов исследований роста и морфогенеза побегов древесных растений и попытка системного подхода к анализу этого процесса. Древесные растения наиболее удобный объект, потому что их побеги не отмирают ежегодно, как у травянистых растений, и это позволяет наблюдать их развитие в течение нескольких лет. Основные результаты научных исследований ритма их роста были получены в 1950–1970-х гг. Позже интерес к этой проблеме снизился, и исследователи переключились на изучение физиологических и генетических механизмов регуляции развития побегов. Однако системный подход к изучению всех явлений природы, в том числе и к развитию побегов, требует нового анализа обнаруженных закономерностей.

У побегов древесных растений наблюдается годичный ритм роста, проявляющийся в определенном изменении скорости роста, которая сначала увеличивается, достигая максимума, а потом замедляется, и рост прекращается. После небольшой паузы рост возобновляется опять. Таких “волн” – циклов роста – в течение вегетационного периода у некоторых побегов древесных растений может быть несколько. Годичный прирост побега у таких растений может состоять из нескольких циклов. Часть побега, сформированная за один такой цикл роста, получила название “элементарно-го побега” (Грудзинская, 1960; Гатцук, 1974).

Начиная с работ Сакса, сформулировавшего положение о большом периоде роста (Sachs, 1873, цит. по: Сабинин, 1963), ботаники интенсивно исследуют эту периодичность, но до сих пор в этом явлении еще остается много неясного. Однако точно доказано, что этот процесс связан не столько с сезонным ритмом изменения внешних условий, сколько с внутренними процессами в самом растении, т.е. ритм является эндогенным (Серебряков, 1952, 1962; Сабинин, 1963). Это доказывается наличием ритма в росте побегов у многих растений, произрастающих при постоянных внешних условиях влажного тропического климата (Volkens, 1912, цит. по: Сабинин, 1963; Kogiba, 1958; Alvim, 1964, 1978; Zimmermann, Brown, 1974; Крамер, Козловский, 1983), а также у экспериментальных растений, выращиваемых в ростовых камерах с постоянными условиями освещения и температуры (Lavarenne et al., 1971; Greathouse et al., 1971; Champagnat, 1978). Но этот эндогенный ритм в результате естественного отбора “оказался подогнанным”, как бы вложенным в сезонный ритм изменений внешних условий (Серебряков, 1966).

Ход роста побега и его ритм отражаются в структуре выросшего побега. Вдоль оси этого побега обычно можно выделить участки последовательных приростов – последовательных циклов его роста. Каждый прирост начинается с почечного кольца – зоны, состоящей из сближенных узлов и рубцов от опавших почечных чешуй. За почечным кольцом идет зона с раздвинутыми узлами и со все более удлиняющимися междоузлиями, которые, достигнув максимума, начинают укорачиваться, и самые короткие из них уже включа-

¹ Работа поддержана Фондом Президента Российской Федерации “Поддержка ведущих научных школ РФ” (проект НШ-7063.2006.4).

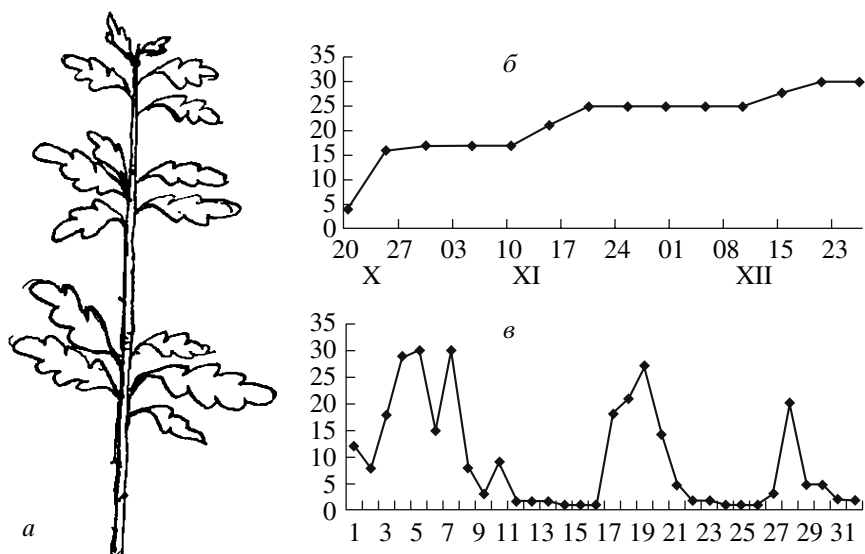


Рис. 1. Побег сеянца *Quercus robur*, растущего в камере при непрерывном освещении и постоянной температуре, сформировавший три элементарных побега.

a – внешний вид; *б* – кривая роста (по оси ординат, см); *в* – структура побега, выраженная в изменении длин междоузлий (по оси ординат, мм) вдоль оси у последовательных метамеров побега (по оси абсцисс).

ются в зону почечного кольца следующего прироста побега, следующего цикла роста (рис. 1, 2). По структуре выросшего многолетнего побега можно точно определить, сколько циклов роста он пережил и из скольких элементарных побегов состоит.

В каждом цикле роста побега принято выделять два периода – скрытый, протекающий внутри почки, и видимый рост, начинающийся с распускания почки и завершающийся прекращением роста междоузлий и листьев. Следующий период скрытого роста, с которого начинается новый цикл роста, происходит в апексе побега еще перед окончанием видимого роста этого побега, но большая

часть процессов скрытого роста в новом цикле происходит после остановки видимого роста (Артюшенко, Соколов, 1955, 1958; Шилова, 1963; Борисовская, 1971).

В процессе роста и морфогенеза элементарного побега можно выделить три этапа (рис. 2). На первом в периферической зоне конуса нарастания побега происходит образование бугорков – листовых примордиев, которые определяют развитие будущих метамеров побега. На втором этапе эти бугорки-примордии развиваются в зачатки листьев, на третьем происходит разрастание этих зачатков. Первые два этапа протекают в почке в период скрытого роста, а третий – в период видимого роста (Михалевская, 2002а).

Происходящие на каждом из этапов процессы действуют относительно автономно, независимо от проходящих на других этапах и регулируются разными физиологическими механизмами. Это доказывается при их более детальном рассмотрении.

ПЕРВЫЙ ЭТАП РОСТА И МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГА

На первом этапе наблюдается определенная периодичность в образовании бугорков-примордиев. Длительность пластохрона – времени, протекающего между появлением двух соседних бугорков-примордиев, периодически изменяется. Это было установлено Шиловой (1962, 1963, 1967, 1969, 1988, 1991), исследовавшей развитие почек у ряда видов из семейств *Ericaceae*, *Rosaceae*, *Saxifragaceae*, у видов *Crataegus*, *Rhododendron*, *Juglans* и др. Она обнаружила периодичность в изменении длительности

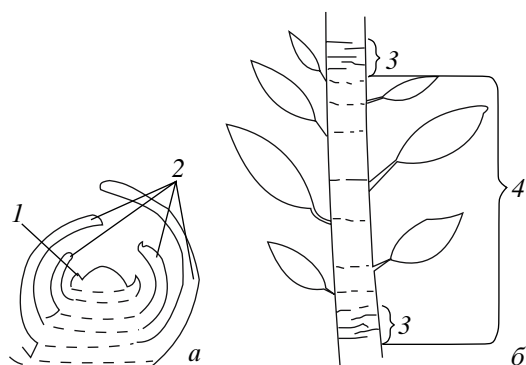


Рис 2. Метамеры: *a* – внутри почки на первом и втором этапах развития побега, *б* – после завершения видимого роста при окончании третьего этапа развития побега. 1 – примордий, 2 – зачатки листьев, 3 – метамеры почечного кольца, 4 – элементарный побег.

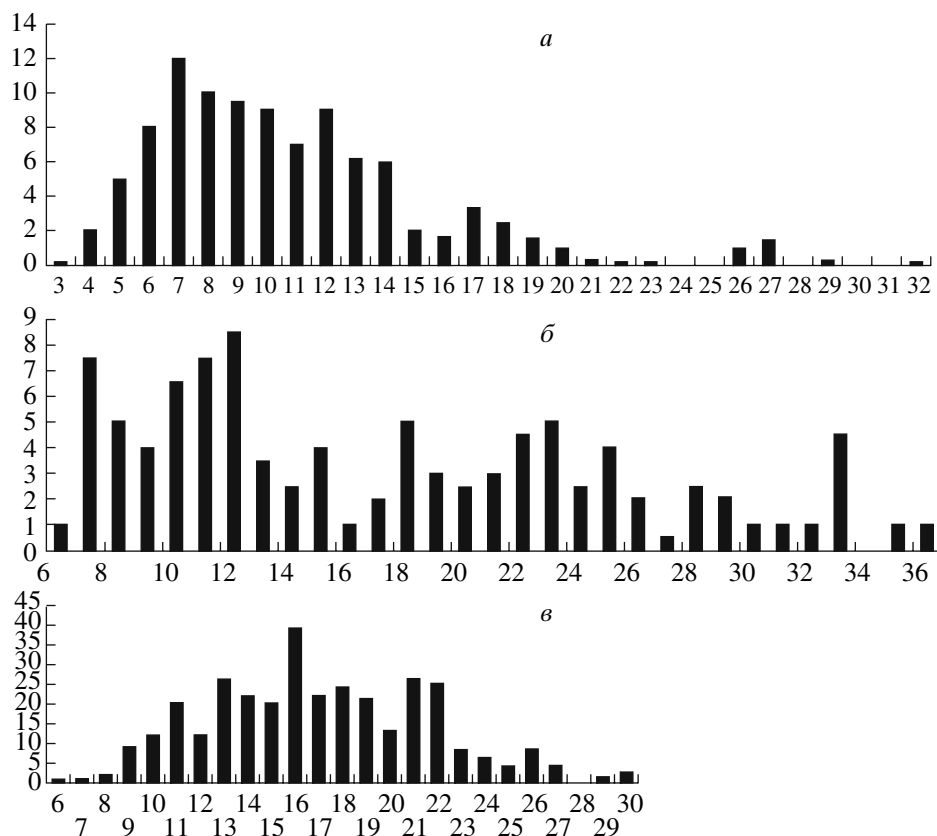


Рис. 3. Распределение элементарных побегов дуба (по оси ординат) по числу метамеров в них (по оси абсцисс). Модальные классы у: а – *Quercus robur* с числом метамеров 7, 12, 17 (исследовано 245 побегов), б – *Q. rubra* – 8, 13, 19, 24, 29, 34 (исследовано 153 побега), в – *Q. acuta* – 11, 16, 21, 26 (исследовано 298 побегов) (по: Михалевская, 1987).

пластохронов у многих видов. Эти изменения не всегда совпадали с изменениями скорости видимого роста побегов. У многих видов в почках на протяжении одного вегетационного сезона проходили два периода заложения примордиев, в каждом из которых частота появления новых примордиев сначала увеличивалась, а потом уменьшалась. Но в этом же вегетационном сезоне наблюдался только один период видимого роста побегов. Это свидетельствует о разных механизмах регуляции ритмов на первом и третьем этапах морфогенеза побегов.

В наших исследованиях, проведенных на нескольких видах дуба, произрастающих в разных условиях (в Подмосковье, на черноморском побережье Кавказа, в горах Памира), также обнаружилась периодичность в заложении листовых примордиев. Она проявлялась в полимодальности кривых распределения исследованных элементарных побегов по числу метамеров в них. В каждой выборке, состоящей из двух-трех сотен побегов, обнаруживалось несколько модальных классов, которые различались между собой на 5 метамеров (Михалевская, 1987; Михалевская, Абдрахманова, 1991). Такая полимодальность свидетельствовала о ритмичности заложения примордиев и была, ве-

роятно, связана с проявлением филлотаксиса, который у дуба равен $2/5$. Полимодальность была обусловлена тем, что периоды активности апикальной меристемы, когда на ней возникали все новые и новые бугорки примордиев, определяющие будущие метамеры побега, чередовались с периодами, во время которых число примордиев не увеличивалось. Поэтому побегов с постоянным числом зачатков метамеров оказывалось больше, чем побегов, у которых все время добавлялись новые примордии. Это и отразили гистограммы распределения побегов по числу метамеров в них (рис. 3). В классы, состоящие из большого числа побегов, т.е. модальные, попали те побеги, у которых процесс заложения метамеров был заторможен и число их оставалось какое-то время неизменным. И, наоборот, в классы, состоящие из меньшего числа побегов, попали те, у которых менялось число примордиев из-за продолжающегося процесса заложения. С помощью такого метода была выявлена ритмичность в процессах, определяющих число членов околоцветника в цветках ряда представителей семейства лютиковых и число зонтиков в соцветиях у представителей семейства зонтичных (Шмидт, 1961, 1968).

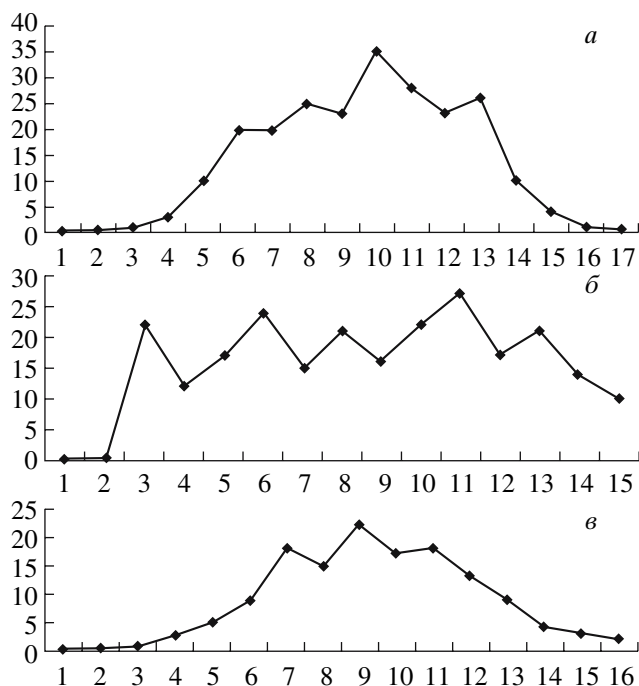


Рис. 4. Изменение длин междоузлий вдоль оси элементарного побега у разных видов дуба: *a* – *Quercus robur*, *б* – *Q. rubra*; *в* – *Q. acuta*. По оси абсцисс – номера последовательных метамеров, расположенных выше почечного кольца; по оси ординат – длина междоузлий, мм (по: Михалевская, 1987).

Поли-modalность кривых распределения в выборках числа особей по величине какого-либо параметра свидетельствует о квантированности процессов роста у растений (Шмидт, 1984; Магомедмирзаев, 1990). Такая квантированность проявилась в ритмичности процесса заложения примордиев на первом этапе морфогенеза побега, но на следующих этапах эта ритмичность уже не проявлялась. Об этом свидетельствует динамика изменений размеров метамеров вдоль оси побега. Последовательность изменений длины междоузлий вдоль оси побега, характеризующая его структуру, описывается типичной для побегов многих растений одновершинной кривой, которая представлена на рис. 4 наиболее часто встречающейся структурой отдельных побегов у трех видов дуба. На рисунке отражены небольшие изменения в длине соседних междоузлий, но в пределах всего побега длина междоузлий сначала увеличивается, а потом уменьшается, и в этой одновершинной кривой не проявляются пики в каждой пятерке метамеров. Это доказывает, что ритм, отраженный в поли-modalности гистограмм распределения побегов по числу метамеров в них, имеет место только на первом этапе развития в ходе заложения листовых примордиев, но не на последующих этапах. Регуляция процессов, определяющих ритм первого этапа, осуществляется в

клетках апикальной меристемы побега. Эти же процессы, вероятно, определяют и филлотаксис у побегов дуба.

ВТОРОЙ ЭТАП РОСТА И МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГА

На этом этапе из листовых примордиев формируются зачатки листьев и других аналогичных им органов (катафиллов, почечных чешуй или элементов околоцветника). Он регулируется иначе, чем процесс образования примордиев, о чем свидетельствуют эксперименты с удалением на растущем побеге листовых пластинок или почечных чешуй. В опытах, проведенных на побегах конского каштана, удаление у формирующихся верхушечных почек наружных почечных чешуй приводило к формированию внутри почки из листовых примордиев новых почечных чешуй. В почках, у которых чешуи не удаляли, из вновь образованных примордиев формировались зачатки листьев с пластинками (Досталь, 1956). У *Theobroma cacao* и *Gleditsia triacantos*, характеризующихся четко выраженной ритмичностью роста побегов, удаление растущих листьев приводило к развитию следующих за этими листьями примордиев не в почечные чешуи, как это обычно происходило в норме, а в зачатки зеленых листьев. И такая процедура снимала ритмичность в структуре побега, проявляющуюся в чередовании вдоль оси побега участков с чешуями или с листьями (Nozeran, 1978). Удаление растущих листьев у гевеи (*Hevea brasiliensis* Mull.) также приводило к устранению ритма роста побега, характерного для этого вида (Halle, Martin, 1968).

В наших опытах, проведенных на побегах проростков дуба (*Quercus robur* L.), мы обнаружили тот же эффект от удаления растущих листовых пластинок. Обычно перед завершением роста побега дуба на его верхушке начинает формироваться верхушечная почка, закрытая снаружи почечными чешуями, развившимися из листовых примордиев. Формирование чешуй происходит путем торможения развития зачатка листовой пластинки. При этом прилистники продолжают развиваться, превращаясь в почечные чешуи. Если же на верхушке побега удалять еще растущие листовые пластинки последнего прироста, то в верхушечной почке из примордиев формируются зачатки нормальных листьев с пластинками. Это приводит к исчезновению ритма на втором этапе развития побега, который в структуре побега проявляется чередованием вдоль его оси участков с чешуями или с листьями (Михалевская и др., 2004). Результаты опытов с удалением растущих листьев на верхушке побега свидетельствуют о том, что регуляция развития из примордиев зачатков филломоов осуществляется не в апикаль-

ной меристеме, а в нижележащей зоне растущего побега.

Важно отметить, что появление у растений почечных чешуй есть результат проявления ритма на втором этапе морфогенеза побега, а не эволюционного приспособления растений к защите апикальной меристемы от неблагоприятных факторов внешней среды, хотя такую защитную функцию почечные чешуи несомненно выполняют. У многих растений с открытыми почками, т.е. без почечных чешуй, такую защитную функцию выполняют зачатки листьев. У них не наблюдается чередования вдоль оси побега участков, состоящих из метамеров то с чешуями, то с листьями, так как у всех метамеров побега развиваются листья с пластинками. Структура побегов у этих видов определяется, вероятно, отсутствием ритмичности на втором этапе их развития.

Различия в регуляции процессов заложения бугорков-примордиев и формирования из них зачатков листьев показали также исследования генетиков, которые на основании изучения этих процессов у мутантов *Arabidopsis* и кукурузы пришли к выводу, что процессы инициации и собственно формирования листа генетически контролируются независимо один от другого (Лутова и др., 2000).

ТРЕТИЙ ЭТАП РОСТА И МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГА

Этот этап в развитии побега наступает при распускании почек, когда начинается видимый рост, в результате которого увеличиваются размеры метамеров, удлиняются их междоузлия и разворачиваются листовые пластинки. Скорость роста на протяжении этого этапа меняется обычно по одновершинной кривой: сначала она увеличивается, достигает максимума, а потом уменьшается. Нижние метамеры заканчивают рост первыми, а верхние – последними. Характер изменений длины междоузлий и площади листовых пластинок у последовательных метамеров побега отражает изменение скорости их роста (см. рис. 1), и в этом изменении никак не отражается ритм первого этапа развития побега, когда закладываются бугорки-примордии.

Во время третьего этапа развития побега в его апикальной меристеме начинается первый этап развития следующего прироста побега, нового элементарного побега. Из бугорков-примордиев этого дочернего побега, заложенных первыми еще во время видимого роста его материнского побега, развиваются обычно зачатки чешуй, а после завершения роста материнского побега – зачатки листьев. Это было обнаружено у многих древесных видов (Артюшенко, Соколов, 1955, 1958; Шилова, 1963, 1988; Борисовская, 1971).

Длительность третьего этапа развития побега, сроки и скорость его видимого роста определяют-

Таблица 1. Варьирование длины элементарных побегов с одинаковым числом междоузлий у разных древесных пород

Вид	Число		Длина побегов, мм
	междоузлий в побеге	исследованных побегов	
<i>Populus tremula</i>	6	12	12–115
	7	14	29–155
<i>P. "canadensis"</i>	6	11	3–38
	8	11	15–160
<i>Acer platanoides</i>	2	16	3–94
	3	18	15–209
<i>A. negundo</i> , ♀	3	11	38–143
	4	9	60–215
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	3	19	8–80
	4	26	25–160
<i>Sorbus aucuparia</i>	4	14	7–232
	6	11	35–284
<i>Cinnamomum japonicum</i>	10	10	51–206
<i>C. glanduliferum</i>	18	13	141–725
<i>C. camphora</i>	15	7	66–252

ся уже не на уровне этого отдельного побега, а на уровне побеговой системы кроны дерева или даже на уровне всего растения в целом, включая и его корневую систему. Грудзинская (1959, 1960), изучавшая развитие побегов *Quercus robur* L., обнаружила, что ритм их роста и способность к образованию летних приростов (Ивановых побегов) определяется соотношением у дерева побеговой и корневой систем, так как улучшение условий роста корней способствовало увеличению образования Ивановых побегов (Грудзинская, 1959, 1960). К такому же выводу пришел американский исследователь Борчерт, удалявший у сеянцев *Quercus palustris* Muensch. части корневой или побеговой систем и изменявший этим баланс между побегами и корнями, что приводило к изменению ритма видимого роста побегов (Borchert, 1973, 1975, 1978).

Сравнение у закончивших рост побегов их длины с числом метамеров также свидетельствует о независимости процессов регуляции ритмов роста на первом и третьем этапах развития побега. Такое сравнение, проведенное у ряда древесных пород (Михалевская, 2002б), показало, что длина побега не зависит от числа метамеров в нем и побег с одинаковым числом метамеров могут сильно различаться длиной (табл. 1), а коэффициенты вариации у числа метамеров в несколько раз меньше таковых у длины побегов (табл. 2), что также доказывает независимость регуляции этих двух параметров.

Таблица 2. Длина элементарных побегов и число метамеров в них

Вид	Число исследованных побегов	Длина побега, мм			Число метамеров в побеге		
		$M \pm m$	CV, %	Lim	$M \pm m$	CV, %	Lim
<i>Populus tremula</i>	55	209 ± 25	89	20–670	15.2 ± 0.7	35	8–29
<i>P. “canadensis”</i>	40	75.6 ± 7.5	63	20–167	11.6 ± 0.5	27	7–17
<i>Acer platanoides</i>	44	76.8 ± 13	115	3–357	7.5 ± 0.18	16	5–11
<i>A. negundo</i> ♂	62	163 ± 19	92	9–599	7.8 ± 0.3	26	5–12
<i>A. negundo</i> ♀	44	162 ± 20	84	10–525	7.4 ± 0.3	25	4–12
<i>Sorbus aucuparia</i>	70	166 ± 16	80	4–475	10.5 ± 0.34	27	4–16
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	57	114 ± 18	117	6–694	6.3 ± 0.2	24	4–11

Примечание: $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, CV – коэффициент вариации, Lim – пределы варьирования.

У некоторых древесных видов на ранних этапах онтогенеза, у проростков и сеянцев, не проявляется ритм в видимом росте побега и не наблюдается чередования вдоль оси побега зон с чешуями или листьями. Такая ритмичность в структуре побега появляется у сеянца с возрастом и сохраняется на последующих этапах онтогенеза дерева. Это также свидетельствует о регуляции ритма на уровне целого растения, а не отдельного побега. Такие особенности в развитии сеянцев были обнаружены у *Hevea brasiliensis* и *Mangifera indica* (Alvim, 1964), у видов *Picea* и *Abies* (Kozlowsky, 1992), у сеянцев многих тропических деревьев (Borchert, 1978).

Регуляция видимого роста побега на уровне целого растения не исключает ее и на уровне одного побега. Опыты, проведенные с побегами *Ara-bidopsis* (Lake et al., 2001), показали, что зрелые, закончившие рост листья влияют на гистогенез в молодых растущих листьях. Помещение зрелых листьев растения в отдельные камеры с повышенной концентрацией CO_2 в воздухе приводило к тому, что у растущих листьев, находящихся в условиях с меньшей концентрацией CO_2 , формировалось меньше устьиц, а увеличение освещения зрелых листьев – к формированию у растущих листьев большего числа устьиц. Физиологический механизм такого взаимодействия между листьями одного побега пока остается неизвестным. Однако полезность для растения такого изменения морфогенеза молодых развивающихся листьев понятна, так как увеличение числа устьиц при высокой интенсивности света позволяет увеличить уровень фотосинтеза за счет ускорения поступления CO_2 . В то же время при повышенной концентрации в воздухе CO_2 нужный для фотосинтеза уровень газообмена обеспечивается меньшим числом устьиц, а уменьшение их числа снижает потери воды растением при транспирации.

Среди тропических древесных растений были обнаружены виды, у которых не проявлялось ритмичности в структуре выросших побегов (Ко-

гиба, 1958). У них не наблюдалось периодических изменений длины междоузлий и размеров листьев, не формировались почечные чешуи, и почки их были открытыми. Видимый рост их побегов не был приурочен к каким-либо определенным месяцам года, и в их кроне всегда можно было обнаружить растущие побеги. Такие виды Кориба назвал постоянно растущими (evergrowing) в отличие от прерывисто растущих (intermittent), у которых ритм в структуре побега хорошо выражен. Он обнаружил, что в коллекции Сингапурского ботанического сада около 20% видов были постоянно растущими, не приурочены к какой-либо определенной таксономической группе и находились в разных семействах и родах.

Такие же виды с отсутствием периодических изменений в структуре выросших побегов и с открытыми почками мы обнаружили среди субтропических древесных растений в Батумском ботаническом саду и в оранжерее Главного ботанического сада РАН (Михалевская, 2004), а также среди видов умеренной зоны (Михалевская, 1999; Михалевская, Сычева, 2003). К последним относятся *Cornus alba* L., *Viburnum lantana* L., *Cotoneaster lucidus* L., *C. ignavus* E.Wolf., *Hamamelis virginiana* L. На многолетних осях их побегов нет почечных колец и периодических изменений длины последовательных междоузлий, поэтому у них не всегда удается обнаружить четких границ между годичными приростами побега. Близкие им виды из тех же родов, растущие рядом в коллекции Дендрария ГБС РАН, демонстрируют четкие ритмические изменения в структуре выросших побегов (рис. 5, 6). Отсутствие такого ритма в структуре побегов выше-названных видов, очевидно, обусловлено отсутствием ритма в процессах формирования из бугорков-примордиев зачатков филломонов на втором этапе развития побега, протекающем в почке.

Изменения в прохождении второго этапа развития побега наблюдаются также у отдельных побегов в кроне. Это было обнаружено у видов *Acer*,

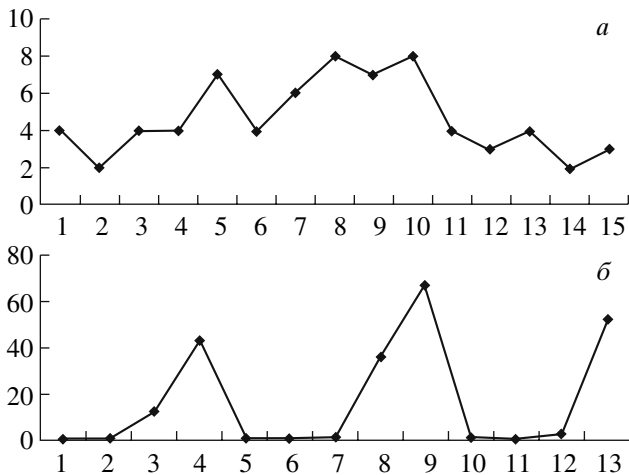


Рис. 5. Структура типичного побега у видов *Viburnum*: *a* – *V. lantana*, исследовано 125 побегов; *б* – *V. dentatum*, исследовано 26 побегов. Видно, что в структуре побега *V. dentatum* ритм четко выражен в отличие от *V. lantana* (по: Михалевская, 1999).

По оси абсцисс – номер метамера, по оси ординат – длина междоузлия, мм.

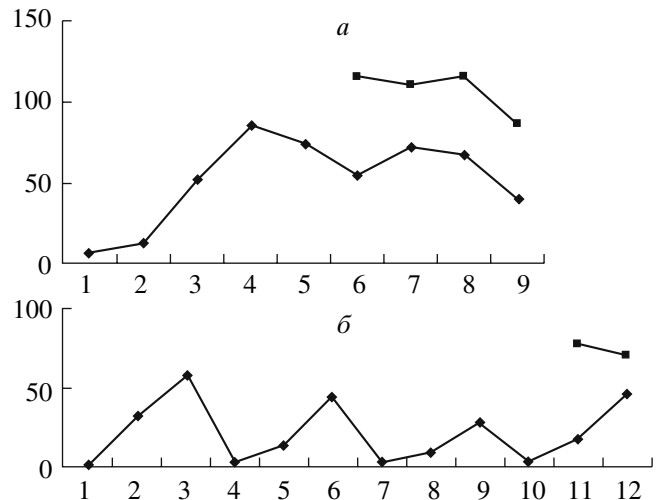


Рис. 6. Типичная структура побега у видов *Cornus*: *a* – *C. alba* (исследовано 144 побега), *б* – *C. mas* (исследовано 145 побегов). Листья у побегов сохранились только на последнем годичном приросте. Виден четкий ритм у многолетнего побега *C. mas*, а у двухлетнего бокового побега *C. alba* ритм не выражен (по: Михалевская, Сычева, 2003).

По оси абсцисс – номер метамера, по оси ординат – длина междоузлия и листовой пластинки, мм. Условные обозначения: (◆) – междоузлие, (■) – лист.

Populus, Salix и ряда других. У них формируются так называемые неоформированные листья. Зачатки, из которых выросли эти листья, не были заложены в почках перед распусканием; они формируются на третьем этапе развития побега и сразу же переходят к видимому росту. Пластинки таких неоформированных листьев немного отличаются по форме от пластинок листьев, зачатки которых были преформированы в почке перед распусканием (Critchfield, 1960, 1971). У метамеров с неоформированными листьями второй этап развития протекает гораздо быстрее по сравнению с метамерами, несущими преформированные листья. Неоформация наблюдается обычно у тех побегов в кроне дерева, которые характеризуются интенсивным видимым ростом. Это свидетельствует о том, что ее регуляция осуществляется на уровне целого растения.

В регуляции процессов морфогенеза на втором этапе развития побега большую роль играет распределение пластического материала (ассимилятов), идущего на построение различных частей побега. На основании тщательного изучения развития почек конского каштана и сирени Борисовская (1971) пришла к выводу, что развитие чешуй в почках, происходящее во время интенсивного роста верхних листьев материнского побега, обусловлено недостатком питательных веществ, которые в это время потребляются растущими листьями. Аналогичное объяснение физиологических механизмов регуляции ритма роста побегов у гевеи предложил Нозеран (Nozeran, 1978), считая, что интенсивно растущие листья, усиленно потребляя ассимиляты, поступающие в верхушку растущего побега, лишают питания вновь образу-

ющиеся зачатки листьев. Между растущими листьями материнского побега и зачатками листьев в его апикальной меристеме возникает отрицательная обратная связь, в результате чего подавляется рост зачатков и из них формируются чешуи. Опыты с удалением растущих листьев, в результате чего исчезает ритмичность в росте побега, подтверждают эту гипотезу.

Физиологические процессы, определяющие регуляцию ритмов роста, а также всего морфогенеза в целом, несмотря на многочисленные исследования остаются во многом неясными, хотя роль фитогормональной системы растения в регуляции интенсивности ростовых процессов и донорно-акцепторных отношений, определяющих направление потоков ассимилятов в растущие части растения, достаточно подробно исследована. Удалось доказать роль цитокининов в регуляции транспорта ассимилятов к точкам роста, но сам механизм их действия остается неразгаданным (Роньжина, Мокронос, 1994; Роньжина, 2002). Известна роль ауксина в определении структуры сети проводящих пучков растения (Berleth et al., 2000), интенсивно изучается генетический контроль морфогенеза. У тополя выявлен ген, который обеспечивает в почках регуляцию развития зачатков листовых пластинок (Rohde et al., 2002). Исследование разнообразия ритмов в росте побегов также должно внести свой вклад в решение проблемы регуляции морфогенеза растений.

Анализ структуры побегов древесных растений и хода их развития показал, что ритм роста этих побегов складывается из целой серии разных ритмов, имеющих место одновременно в разных участках морфологической структуры растущего побега. В апикальной меристеме побега происходит заложение бугорков-примордиев, предопределяющих будущие метамеры. Регуляция их заложения обеспечивается физиологическими процессами, происходящими в клетках апикальной меристемы.

В процессе развития из примордиев зачатков филломов, протекающем внутри почки, наблюдается другой ритм, который определяет чередование вдоль оси побега почечных чешуй и ассимилирующих листьев. Этот ритм определяется физиологическими процессами, происходящими в растущих листьях предшествующего прироста побега.

В ходе видимого роста побега, начинающегося с распускания почки, наблюдается третий вид ритма, который проявляется в изменении скорости роста. Этот ритм определяется физиологическими процессами, регулирующими распределение ассимилятов между разными органами растения, и осуществляется на уровне всего растения в целом.

Все три вида ритмов образуют иерархическую систему регуляции процессов роста и развития растения, в которой верхним уровнем, определяющим процессы в отдельных побегах и в апикальной меристеме каждого из побегов, является уровень целого растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюшенко З.Т., Соколов С.Я.* Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных и кустарниковых пород. 1. // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л.Комарова АН СССР. 1955. Сер. 6. Вып. 4. С. 139–156.
- Артюшенко З.Т., Соколов С.Я.* Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных и кустарниковых пород. 2. // Там же. 1958. Сер. 6. Вып. 6. С. 72–81.
- Борисовская Г.М.* Формирование листовых органов и их роль в развитии побега древесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Гос. ун-т, 1971. 26 с.
- Гатцук Л.Е.* Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. № 1. С. 100–113.
- Грудзинская И.А.* О периодичности развития (побегообразование у дуба) // Итоги и перспективы исследований развития растений. Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 82–102.
- Грудзинская И.А.* Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968–978.
- Досталь Р.* Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений // Физиология растений. 1956. Т. 3. Вып. 4. С. 355–367.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т.* Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 463 с.
- Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н. и др.* Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2000. 539 с.
- Магомедмирзаев М.М.* Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 227 с.
- Михалевская О.Б.* Ритмичность процессов роста и морфогенеза побегов в роде *Quercus* L. // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: Изд-во МГПИ, 1987. С. 33–38.
- Михалевская О.Б.* Развитие годичных побегов у видов калины // Бюл. ГБС. 1999. Вып. 177. С. 85–94.
- Михалевская О.Б.* Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М.: Изд-во МПГУ, 2002а. 66 с.
- Михалевская О.Б.* О внутри- и внепочечной фазах в развитии элементарных побегов древесных растений // Онтогенез. 2002б. Т. 33. № 4. С. 258–263.
- Михалевская О.Б.* Структура и ритм роста у побегов тропических и субтропических деревьев // Бюл. ГБС. 2004. Вып. 188. С. 119–128.
- Михалевская О.Б., Абдрахманова Р.А.* Кванты роста и ритмичность в структуре побегов и почек некоторых видов дуба в разных условиях произрастания // Там же. 1991. Вып. 160. С. 28–34.
- Михалевская О.Б., Сычева А.В.* Ритм роста, структура побегов и побеговых систем у представителей семейства *Cornaceae* // Там же. 2003. Вып. 185. С. 105–112.
- Михалевская О.Б., Абдрахманова К.А., Гульбе А.Я.* О донорно-акцепторных отношениях и ростовых корреляциях в развитии побега проростка дуба черешчатого // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 4. С. 273–279.
- Роньжина Е.С.* Аттрагирующий эффект цитокининов и формирование урожая сельскохозяйственных культур // Современные проблемы сельского хозяйства. Калининград: Калинингр. гос. -тех. ун-т, 2002. С. 131–155.
- Роньжина Е.С., Мокронос Ф.Т.* Донорно-акцепторные отношения и участие цитокининов в регуляции транспорта и распределения органических веществ в растениях // Физиология растений. 1994. Т. 41. № 3. С. 448–459.
- Сабинин Д.А.* Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
- Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г.* Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 41. № 7. С. 923–928.
- Шилова Н.В.* Ритм и темп формирования элементов вегетативной почки у некоторых *Andromedoidae* (Drude) E. Busc // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1962. № 21. Вып. 4. С. 23–30.

- Шилова Н.В.* О строении и периодичности появления чешуй и листьев у грецкого ореха (*Juglans regia* L.) // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 4. 1963. Вып. 16. С. 101–113.
- Шилова Н.В.* Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера. Л.: Наука, 1967. 63 с.
- Шилова Н.В.* Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Crataegus* L. // Ботан. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1169–1185.
- Шилова Н.В.* Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Наука, 1988. 212 с.
- Шилова Н.В.* О заложении и росте листьев у некоторых растений полярного Урала // Ботан. журн. Т. 76. 1991. № 10. С. 1376–1386.
- Шмидт В.М.* К проблеме биологической значимости полимодальных кривых некоторых признаков растений // Вестн. ЛГУ. 1961. № 9. С. 36–45.
- Шмидт В.М.* О квантированности роста и органогенеза у растений // Там же. 1968. № 3. С. 99–111.
- Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
- Alvim P.* Tree growth periodicity in tropical climates // The formation of wood in forest trees / Ed. Zimmermann M.H. N.Y.: Acad. Press, 1964. P. 479–495.
- Alvim P., Alvim R.* Relation of climate to growth periodicity in tropical trees // Tropical trees as living systems / Eds Tomlinson P.B., Zimmermann M.K. Cambridge: Univer. Press, 1978. P. 445–464.
- Berleth T., Mattsson J., Hardtke C.S.* Vascular continuity and auxin signals // Trends Plant Sci. 2000. V. 5. № 9. P. 387–390.
- Borchert R.* Simulation of rhythmic tree growth under constant condition // Physiol. Plant. 1973. V. 29. P. 173–180.
- Borchert R.* Endogenous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak // Ibid. 1975. V. 35. P. 152–157.
- Borchert R.* Feedback control and age-related changes of shoot growth in seasonal and nonseasonal climates // Tropical trees as living systems / Eds Tomlinson P.B., Zimmermann M.N. Cambridge: Univer. Press, 1978. P. 187–207.
- Champagnat P.* Formation of the trunk in woody plants // Ibid. 1978. P. 401–422.
- Critchfield W.B.* Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa* // Am. J. Bot. 1960. V. 47. № 8. P. 699–711.
- Critchfield W.B.* Shoot growth and heterophylly in *Acer* // J. Arnold Arbor. Harv. Univer. 1971. V. 52. № 2. P. 240–266.
- Greathouse W. C., Laetsch W.M., Phinney B.O.* The shoot-growth rhythm of a tropical tree *Theobroma cacao* // Amer. J. Bot. 1971. V. 58. № 4. P. 281–286.
- Halle F., Martin R.* Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Mull.-Agr. Euphorbiaceae-Crotonoides // Adansonia. 1968. Ser. 2. V. 8. № 4. P. 475–503.
- Koriba K.* On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud // Gardens Bull. Singapore. 1958. V. 17. Part 1. P. 11–81.
- Kozłowski T.T.* Carbohydrate sources and sinks in woody plants // Bot. Rev. 1992. V. 58. P. 107–222.
- Lake J.A., Quick W.P., Beerling D.J., Woodward F.I.* Signals from mature to new leaves // Nature (Gr. Brit.). 2001. V. 411. № 6834. P. 154.
- Lavarenne S., Champagnat P., Barnola P.* Croissance rythmique de quelques végétaux ligneux de régions tempérées cultivés en chambres climatisées à température élevée et constante et sous diverses photopériodes // Bull. Soc. Bot. Fr. 1971. V. 118. P. 131–162.
- Nozeran R.* Multiple growth correlations in phanerogams // Tropical trees as living systems / Eds Tomlinson P.B., Zimmermann M.N. Cambridge: Univer. Press, 1978. P. 423–443.
- Rohde A., Prinsen E., De Rycke R. et al.* PtABI3 imprints on the growth and differentiation of embryonic leaves during bud set in poplar // Plant Cell. 2002. V. 14. № 8. P. 1885–1901.
- Volkens G.* Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen // Gebr. Borntraeger. 1912 (цит. по: Сабинин, 1963).
- Zimmermann M.H., Brown C.L.* Trees structure and function. Berlin et al.: Springer-Verlag, 1974. 336 p.

Growth Rhythms at Different Stages of Shoot Morphogenesis in Woody Plants

O. B. Mikhalevskaya

Moscow State Pedagogical University, ul. Kibal'chicha 6, Moscow, 129278 Russia

e-mail: olgam18@yandex.ru

Abstract—Research data on the rhythms of shoot growth in woody plants obtained in the second half of the 20th century are reviewed. Analysis of these data demonstrated different regulation of shoot growth processes at three stages of its development: (1) initiation of shoot primordia, (2) primordia development into phyllome primordia, and (3) visible shoot growth. The growth rhythm after the first stage was realized at the level of apical shoot meristem; at the second stage, at the individual shoot level; and at the third stage, at the whole plant level.

Key words: morphogenesis, shoot metameris, growth rhythm.