ОНТОГЕНЕЗ, 2013, том 44, № 1, с. 24–33

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.632.2

ЦИКЛИЧЕСКОЕ ОМОЛОЖЕНИЕ В РАЗВИТИИ ПОБЕГОВ КАНАРСКОЙ СОСНЫ (*PINUS CANARIENSIS* C. Sm.)

© 2013 г. О. Б. Михалевская, А. А. Шабашева

Московский педагогический государственный университет
129278 Москва, ул. Кибальчича, д. 6
E-mail: olgam18@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.02.11 г.
Окончательный вариант получен 24.03.11 г.

Описаны возрастные изменения в структуре побегов *Pinus canariensis* C. Sm. у дерева высотой 6 м, растущего в оранжерее. Возрастные изменения структуры у моноподиально нарастающих побегов кроны носят периодический характер и проявляются как циклическое омоложение.

Ключевые слова: онтогенез, структура побегов древесных растений, циклическое омоложение.

DOI: 10.7868/S0475145012050060

Циклическое омоложение в развитии растений, описанное Н.П. Кренке в его “Теории циклического старения и омоложения растений” (Кренке, 1940, 1950), наблюдается у многих видов древесных растений и широко используется в практике при селекции и выращивании плодовых культур. У деревьев омоложение наблюдается чаще всего на побегах, вырастающих из пазушных почек, и проявляется появлением на этих побегах морфологических признаков, характерных для этих растений в более раннем возрасте по сравнению с возрастом родительского побега, на котором вырос пазушный побег. У саженцев сосен это проявляется на побегах, выросших из спящих почек в нижней части ствола (рис. 1). Морфология этих побегов такая же, как у выросших из семян проростков разных видов сосны в первые два года их жизни (рис. 2). Они отличаются от побегов взрослых деревьев отсутствием укороченных побегов с пучками хвои – брахибластов. Структура побегов малолетних сеянцев сосны получила название ювенильной структуры, а структура побегов с брахибластами у растений сосны большего возраста получила название зрелой структуры. Различие в структуре побегов у проростков и у взрослых деревьев сосны описаны многими исследователями (Серебряков, 1962; Чепик, 1969, 1982; Горошкевич, Попов, 2004).

У дерева сосны канарской (*Pinus canariensis* C. Sm.), растущего в субтропическом отделе Фондовой оранжереи Главного ботанического сада РАН, наблюдается необычное формирование побегов с ювенильной структурой не только из спящих почек в нижней части ствола, но и на побегах во всех частях кроны этого дерева, высота которого около 6 м.

У деревьев этого вида в местах их естественного произрастания такого многочисленного образования в кроне побегов с ювенильной структурой вероятно не наблюдается, поэтому в литературе мы не нашли упоминаний о такой особенности его морфологии (Mirov, 1967; Krussman, 1983). В статье C.N. Page, опубликованной в 1974 г., дано подробное описание морфологии ювенильных листьев у Pinus canariensis, но не дано описания структуры побегов, на которых вырастают эти листья. В интернет приведена фотография стволов больших деревьев *Pinus canariensis*, на которых после лесного пожара вырастает стволовая поросль, побеги которой, судя по их внешнему виду на фотографии, имеют ювенильную структуру, хотя автор фотографии об этом не пишет (А.С. Боголюбов, 2008, www.ecosystema.ru). Аналогичные фотографии побегов стволовой поросли канарской сосны, демонстрирующие ювенильную структуру побегов, приведены в интернет и на других сайтах. В то же время на фотографиях побегов, выросших в кроне деревьев канарской сосны, ювенильной структуры не обнаруживается (www.ru.wikipedia.org).

Ювенильная и зрелая структуры побегов у сосен различаются не только по наличию или отсутствию брахибластов. Структура зрелых побегов хорошо изучена. Нарастание оси многолетнего побега со зрелой структурой происходит моноподиально. Новый прирост оси вырастает из верхушечной почки предыдущего прироста. Все метамеры побега несут редуцированные чешуевидные

Рис. 1. Саженец *Pinus* sp. с ювенильными побегами, выросшими из спящих почек в нижней части ствола.

листья. Из пазушных почек верхних чешуй, расположенных сразу под верхушечной почкой, вырастают боковые удлиненные побеги со зрелой структурой. Длина этих побегов (ауксибластов) гораздо больше, чем длина брахибластов. Брахибласты вырастают из пазушных почек, расположенных ниже ауксибластов на оси побега. Ауксибласты на верхнем конце каждого прироста осевого побега образуют своеобразную мутовку.

Структура оси каждого прироста многолетнего побега со зрелой структурой состоит у сосен обычно из трех зон. В его нижней зоне метамеры

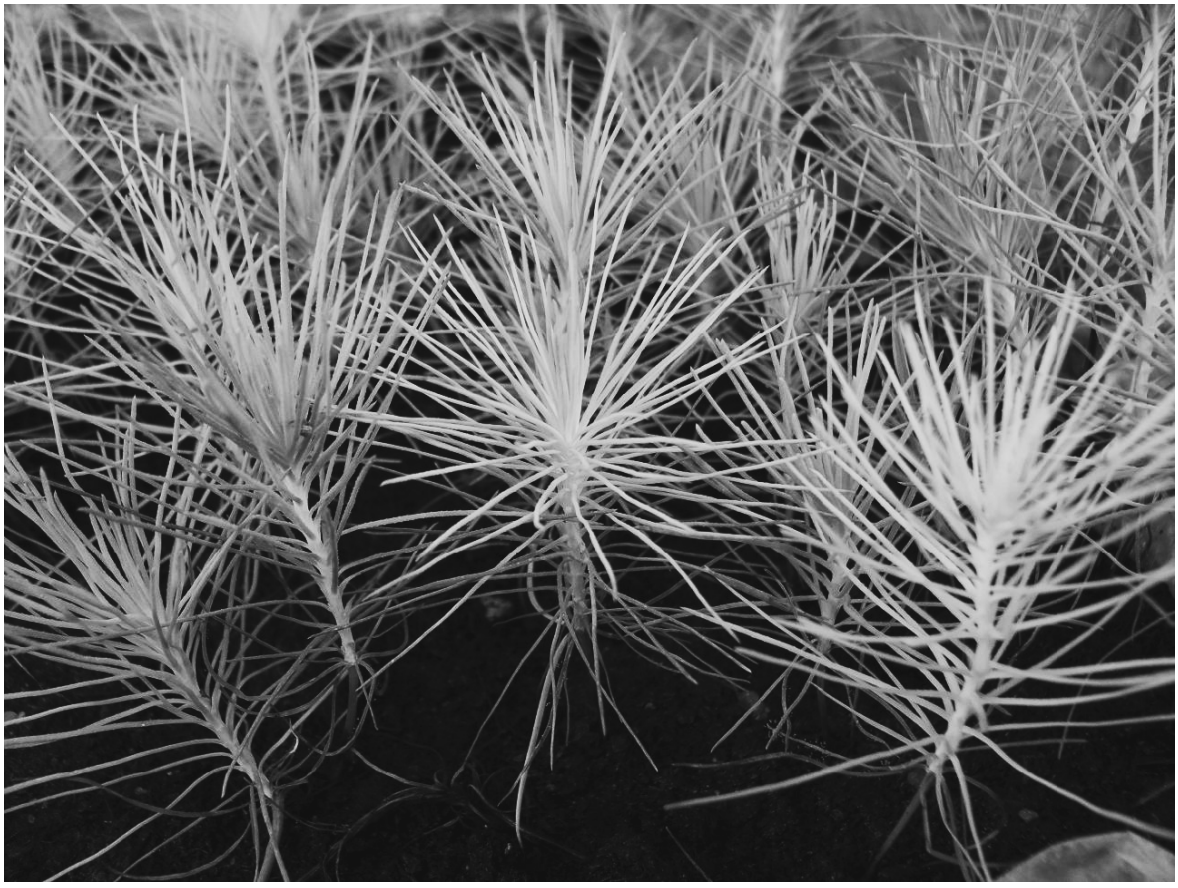


Рис. 2. Проростки *Pinus junnaniana*.

несут почечные чешуи без пазушных почек, в средней самой большой по длине зоне в пазухах чешуй формируются почки, из которых вырастают брахибласты, а в верхней зоне в пазухах чешуй формируются почки, из которых вырастают ауксибласты. Такая структура оси зрелого побега характерна для многих видов сосны (Артемов, 1981; Чепик, 1982; Горошкевич, 1994; Горошкевич, Попов, 2004). У генеративных побегов во второй зоне оси побега со зрелой структурой в пазушных почках закладываются зачатки мужских шишек, которые располагаются на оси ниже брахибластов, а в верхней третьей зоне оси побега в пазухах чешуй закладываются зачатки женских шишек. Мужские и женские шишки формируются на разных побегах, расположенных в разных частях кроны. (Минина, 1971; Некрасова, 1972). Такая зрелая структура побегов формируется у сосен еще в почках до их распускания (Михалевская, 1960, 1962).

Целью нашего исследования было выявление деталей морфологической структуры побегов у дерева канарской сосны, растущей в Фондовой оранжерее ГБС РАН, с необычно обильным образованием побегов с ювенильной структурой. Нами были исследованы 16 многолетних: побегов из средней части кроны, взятых с осевых ветвей, отходящих от ствола на высоте 2–4 м от уровня почвы. Все исследованные побеги были вегетативными. Образования генеративных побегов на этом дереве не наблюдалось. У каждого побега на последовательно расположенных вдоль оси участках определяли число метамеров, длину чешуй и ювенильной хвои, длину брахибластов вместе с их хвоей, высоту верхушечных и пазушных почек, длину боковых побегов. Из-за того, что длина большинства междоузлий была очень мала, менее 1 мм, ее определяли путем подсчета под лупой числа узлов на помеченном и измеренном участке оси побега длиной в 10–20 мм и затем рассчитывали среднюю длину междоузлия на этом участке оси. Длину участков оси, длину чешуй, высоту почек определяли под бинокулярной лупой с помощью линейки с миллиметровыми делениями. У верхушечных почек определяли их емкость (число зачатков метамеров в почке), препарируя почки под бинокулярной лупой.

Побеги с ювенильной и со зрелой структурой расположены рядом на одной ветви почти во всех частях кроны исследуемого дерева. Однако у нижних ветвей кроны побегов с ювенильной структурой было больше, чем у верхних ветвей.

Рис. 3. Побеги *Pinus canariensis* со зрелой структурой (слева) и с ювенильной структурой (справа), выросшие на одной оси материнского побега. Побег со зрелой структурой вырос из верхушечной почки, побег с ювенильной структурой – из пазушной почки.

По внешнему виду побеги с разной структурой четко различаются (рис. 3 и 4). Хвоя на ювенильных побегах отличается от хвои на побегах со зрелой структурой не только тем, что гораздо короче, но и более светлозеленой окраской с голубоватым оттенком. Одиночные хвоинки длиной от 3 до 8 см расположены по спирали на оси побега. Верхушечные почки ювенильных побегов не имеют чешуй. Апикальная меристема ювенильного побега защищена растущей хвоей и представляет собой открытую почку (рис. 5а). Крупных пазушных почек, из которых вырастают ауксибласты, у побегов с ювенильной структурой не образуется. Ветвления оси у побегов с ювенильной структурой не наблюдается и нарастание оси побега происходит только моноподиально. Все боковые побеги, которые мы обнаружили у них, были брахибластами, вырастающими из почек в пазухах одиночной хвои. Нарастания оси побега у брахибластов тоже не происходит, так как у них отмирает апикальная меристема.

Побеги со зрелой структурой не имеют зеленой одиночной хвои. Все метамеры оси их элементарного побега вместо хвои несут сухие чешуи. У метамеров в верхней половине оси элементарного побега в пазухах чешуй вырастают брахибласты, с пучками из трех зеленых хвоинок, длина которых гораздо больше, чем у одиночной ювенильной хвои и варьирует от 10 до 30 см. Сама ось побега у брахибласта очень короткая, не более 1 мм. Она несет несколько сухих чешуй, которые закрывают основание пучка хвои, состоящего из трех длинных зеленых игл. Длина междоузлий на участке оси побега с брахибластами обычно больше, чем в других частях оси и достигает 1.5 и 2 мм, в то время как в других частях оси она меньше 1 мм.

У побегов со зрелой структурой верхушечные почки закрыты чешуями (рис. 5б) Их высота часто достигает 20–30 мм, а число зачатков метамеров побега в них (емкость почки) варьирует от 60 до 150. У одной из исследованных почек мы обнаружили 176 зачатков метамеров. Самые нижние из них образуют наружный покров почки, а самые

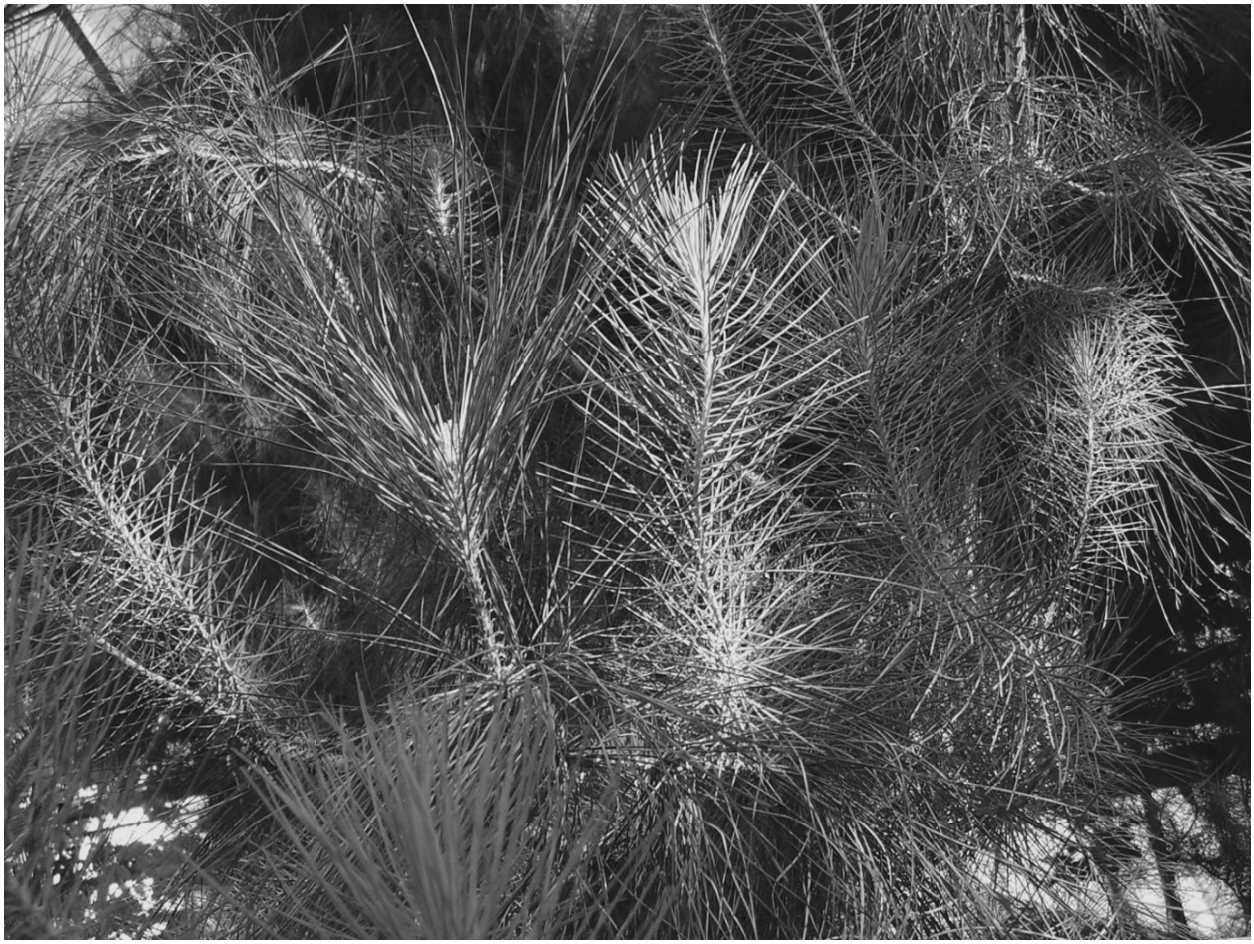


Рис. 4. Побеги *Pinus canariensis* с разной структурой, растущие рядом в кроне дерева.

верхние представляют собой зачатки чешуй верхушечной почки следующего прироста побега. В пазухах этих самых нижних и самых верхних чешуй нет зачатков пазушных почек, А большинство чешуй в средней части оси почки имеют такие зачатки. Из этих зачатков при распускании почки начинают расти брахибласты.

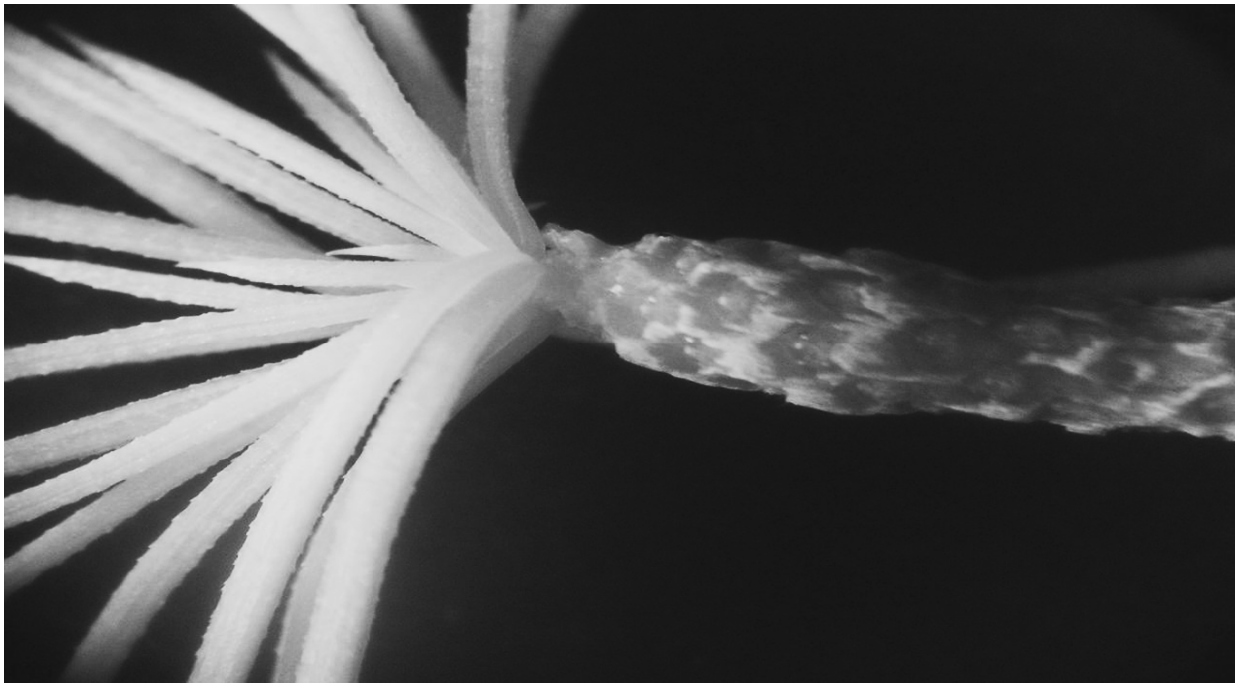
Рядом с верхушечной почкой, чуть ниже ее формируются крупные пазушные почки, из которых вырастают боковые удлиненные побеги – ауксибласты. В результате этого на оси образуются мутовки боковых ауксибластов Образование в кроне дерева мутовок боковых ветвей характерно для всех видов сосны.

У чешуй в самой нижней части оси элементарного побега пазушных почек не образуется. Чешуи этой нижней зоны, формировавшие наружный покров у еще не распустившейся почки, при распускании почки не опадают. Из них формируется почечное кольцо, по которому узнается граница между соседними приростами (элементарными побегами) оси побега со зрелой структурой.

После распускания верхушечной почки из нее вырастает новый прирост оси материнского побега, образующий новый элементарный побег, а из соседних с ней крупных пазушных почек вырастает мутовка боковых ауксибластов. У всех сосен верхушечный ауксибласт и боковые ауксибласты имеют зрелую структуру. (Артемов, 1981; Чепик, 1982; Горошкевич, 1994; Горошкевич, Попов 2004). Но у исследованного нами дерева Pinus canariensis это наблюдается не всегда. Иногда из этих почек на его побегах со зрелой структурой начинают вырастать побеги с ювенильной структурой. Эти пробеги вырастают как из верхушечных почек, так и из верхних пазушных почек (рис. 6, 7).

У нового вырастающего из верхушечной почки побега с ювенильной структурой нижняя часть его оси морфологически не отличается от нижней зоны оси побега со зрелой структурой. Но выше этой зоны стебель становится тоньше и вместо чешуй на нем начинает расти одиночная хвоя, а не брахибласты (рис. 7). У следующих выше расположенных метамеров этого побега в пазухах ювенильных хвоинок начинают формироваться

(а)



(б)

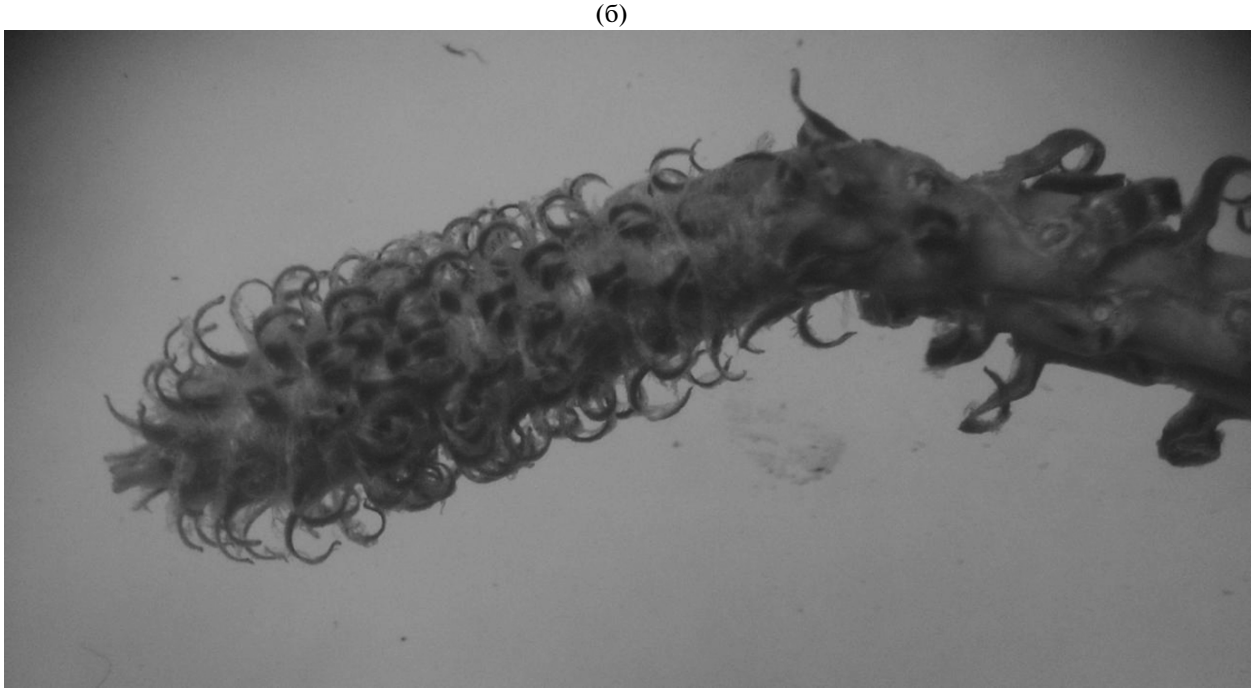


Рис. 5. Апексы побегов *Pinus canariensis*. (а) – апекс побега с ювенильной структурой, у которого удалена ювенильная хвоя, расположенная ниже апекса. (б) – верхушечная почка побега со зрелой структурой, у которого удалены брахибласты ниже верхушечной почки.

пазушные почки, из которых вырастают брахибласты (рис. 8). Еще выше по оси этого побега вместо ювенильной хвои снова формируются чешуи. Переход от формирования ювенильных хвоинок к формированию чешуй происходит не сразу, а плавно. У первых чешуй их верхняя часть обычно зеленая и сохраняет такую же форму, как у ювенильных хвоинок. Длина их тоже больше, чем у следующих за ними выше расположенных уже полностью сухих чешуй. В пазухах этих чешуй тоже формируются брахибласты, в результате чего побег вновь приобретает зрелую структуру. Таким

Рис. 6. Формирование побегов с ювенильной структурой из верхушечной и верхней пазушной почек на побеге со зрелой структурой.

образом нижняя часть элементарного побега имеет ювенильную структуру, а верхняя часть зрелую. Следующий прирост этого побега, новый элементарный побег, тоже имеет зрелую структуру, но из его верхушечной почки часто вырастает побег опять с ювенильной структурой (рис. 9). В результате этого вдоль моноподиально нарастающей оси одного побега происходит чередование зрелой и ювенильной структур.

Развитие боковых побегов у этого дерева канарской сосны часто начинается с формирования ювенильной структуры с последующим переходом к зрелой структуре. Их первый элементарный побег имеет ювенильную хвою (рис. 10), а следующие элементарные побеги формируют зрелую структуру с брахибластами.

Ритм в росте побегов у сосен очень четко отражается в их структуре в виде чередования участков оси побега без брахибластов и с брахибластами. У исследованного нами дерева канарской сосны такой ритм в структуре особенно четко проявлялся на побегах со зрелой структурой. Этот ритм проявился также в изменении длины междоузлий у последовательных метамеров побега, хотя его трудно обнаружить, так как междоузлия очень короткие. Тем не менее наши определения средней длины междоузлий на разных участках оси побега показали, что она всегда больше на участках с брахибластами, чем на участках без брахибластов. У первых она равна 1–2.5 мм, а у вторых всегда меньше 1 мм. У побегов с чередованием вдоль их осей зрелой и ювенильной структур этот ритм тоже был виден, когда смена структур происходила в пределах одного элементарного побега (рис. 9 и 10). Если же побег долго рос как ювенильный, то на его длинной оси, которая иногда достигала 50–70 см, нельзя было увидеть проявление ритма и выделить отдельные элементарные побеги. Однако и у этих побегов тоже наблюдалось периодическое небольшое изменение длины ювенильной хвои на отдельных участках, расположенных вдоль оси побега. Но эти изменения не имели такой четкой ритмичности, как у побегов со зрелой структурой.

Подводя итог описанию структуры побегов исследованного нами дерева канарской сосны, можно сделать вывод, что основной особенно-

Рис. 7. Участок моноподиально нарастающей оси побега *Pinus canariensis* в зоне перехода от зрелой структуры к ювенильной.

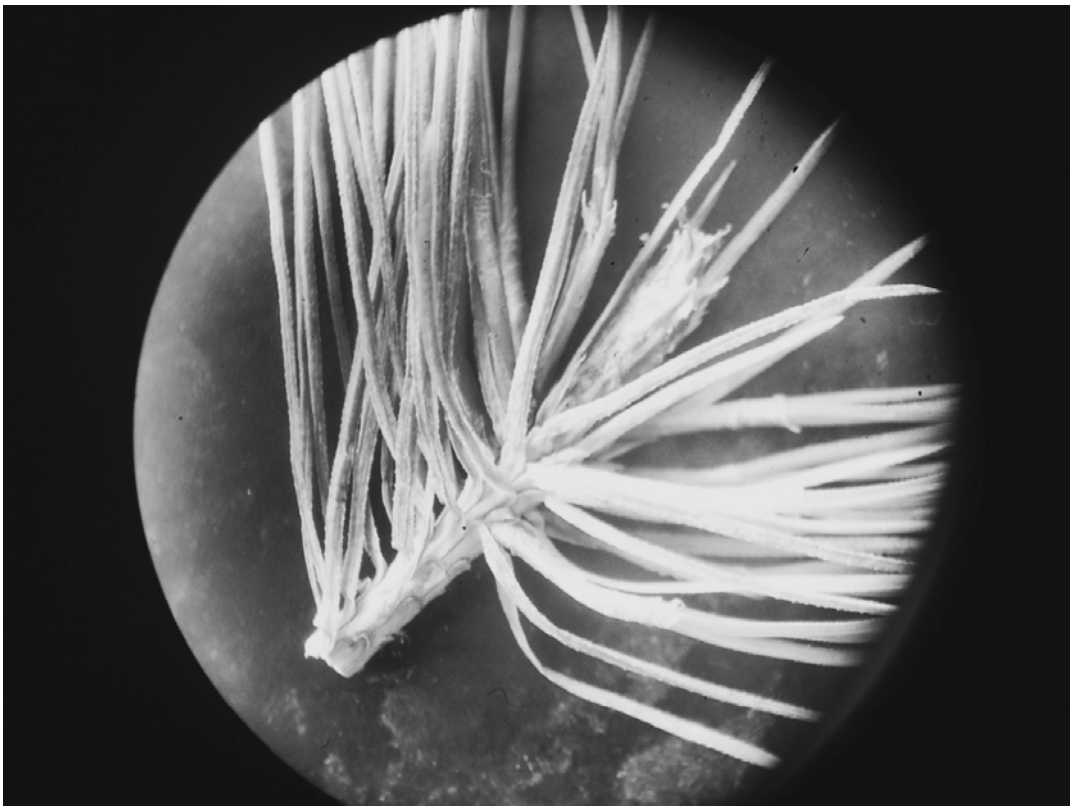


Рис. 8. Брахибласты вырастают в пазухах ювенильных одиночных хвоинок.

Рис. 9. Три последовательных элементарных побега на моноподиально нарастающей оси побега *Pinus canariensis*. Нижний элементарный побег в нижней половине своей оси имеет ювенильную структуру, а в верхней половине – зрелую структуру. Средний элементарный побег весь имеет зрелую структуру. Верхний элементарный побег начал расти с ювенильной структурой.

Рис. 10. Осевой и боковой побеги *Pinus canariensis*. Первый прирост бокового побега имеет ювенильную структуру, переходящую в зрелую.

стью этого дерева Pinus canariensis является периодическая смена ювенильной и зрелой структур на одной и той же моноподиально нарастающей оси многолетнего побега. Эта смена структур отличается от описанного Н.П. Кренке явления циклического омоложения у побегов многих древесных растений. Отличие заключается в том, что омоложение, проявляющееся в формировании ювенильной структуры, возникает не только при прорастании боковых побегов, как это происходит при омоложении у многих древесных растений, а при росте одной и той же моноподиально нарастающей оси одного побега. Это означает, что омоложение у исследованного нами дерева происходит не только при возникновении новой апикальной меристемы, из которой вырастает на материнской оси боковой побег, а периодически омолаживается и потом стареет одна и та же апикальная меристема материнского побега.

Возможной причиной такого своеобразия циклического омоложения у исследованного нами дерева является отличие внешних условий в оранжерее, где оно растет, от внешних условий в районах естественного произрастания *Pinus canariensis*. Однако, качеством внешних условий нельзя объяснить возникновение омоложения и других возрастных изменений в развитии как растений, так и других живых организмов. Решением этой проблемы биологическая наука занимается уже более сотни лет, но она до сих пор не решена. Дальнейшее исследование явления циклического омоложения у побегов растений может содействовать ее решению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемов В.А. Морфогенез побегов сосны // глава в книге “Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера”. Л.: Наука, 1981. 231 с.

Боголюбов А.С. Возобновление канарской сосны после пожара – стволовая поросль, январь 2008 г. // сайт в интернет www.ecosystema.ru

Горошкевич С.Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceaea) // Ботанич. Ж. 1994. Т. 59. № 3. С. 63–71.

Горошкевич С.Н., Попов А.Г. Структура побегов у российских видов *Pinus* из группы Cembrae (Pinaceae) // Ботанич. Ж. 2004. Т. 89. № 7. С. 1077–1092.

Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений. М.: 1940. 135 с.

Кренке Н.П. Регенерация растений. М.–Л.: изд. АН СССР, 1950. 675 с.

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

Минина Е.Г. Пол у сосны обыкновенной // Вопросы физиологии половой репродукции хвойных. Красноярск, 1975. С. 68–89.

Михалевская О.Б. О биологии кедрового стланика на Камчатке // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки 1960. № 3. С. 136–141.

Михалевская О.Б. Развитие почек сосны обыкновенной в условиях Московской области // Бюлл. ГБС, 1962. Вып. 48. С. 61–68.

Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 274 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Чепик Ф.А. К вопросу об образовании почек у *Pinus sylvestris* L. // Ботанич. Ж. 1968. Т. 53. № 11. С. 1627–1630.

Чепмк Ф.А. Особенности строения и формирования замещающих побегов у *Pinus sylvestris* // Ботанич. журн. 1974. Т. 59. № 3. С. 426–433.

Чепик Ф.А. Биология развития и типы морфогенеза побегов древесных растений. Л.: ЛТА, 1982. 72 с.

Krussman G. Handbuch der Nadelgeholze. 2 neubearbearbeitere Auflage. Berlin–Hamburg, 1983. 480 s.

Mirov N.T. The genus *Pinus*. The Ronald Press Company. Copyright, 1967. 602 p.

Page C.N. Morphology and Affinities of Pinus canariensis. Notes of the Royal Botanic Garden Edinburg. 1974. V. 33. P. 317–323.

Cyclic Rejuvenation in the Development of Shoots of Canary Island Pine (*Pinus canariensis* C. Sm.)

O. B. Mikhalevskaya and A. A. Shabasheva

Moscow State Pedagogical University, Moscow, 129278 Russia

e-mail: olgaml8@yandex.ru

Abstract—Age-related changes in the structure of shoots are described for a 6-m Canary Island pine tree (*Pinus canariensis* C. Sm.) growing in a greenhouse. These changes in the structure of monopodial shoots of the crown have a periodic character and are manifested in the form of a cyclic rejuvenation.

Keywords: ontogenesis, shoot structure of woody plants, cyclic rejuvenation.