

**Эпигенетическая и макрофизиологическая регуляция морфогенеза кроны у вегетативного потомства разновозрастных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour, *Pinaceae*)**

**Epigenetic and macrophysiological regulation of vegetative progeny crown morphogenesis of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour, *Pinaceae*) of different age**

Велисевич С. Н., Бендер О. Г.

Velisevich S. N., Bender O. G.

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: velisevich@imces.ru  
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia*

**Реферат.** На примере шестилетнего вегетативного потомства ювенильных (3–5 лет), иматурных (20–60 лет), генеративных (200–350 лет) и сенильных (350–700 лет) деревьев разновозрастного кедровника (южная подзона тайги, север Обь-Томского междуречья), привитых на однородный молодой подвой, изучено влияние эпигенетических (связанных с онтогенетической зрелостью меристемы) и макрофизиологических (связанных с влиянием подвоя) факторов на возрастную изменчивость морфогенеза кроны. Выявлены преобладающие тенденции в формировании кроны привоев: чем ближе маточник к онтогенетическому пику роста, тем интенсивней растет и ветвится его вегетативное потомство. Наблюдаемые различия в тенденциях роста и ветвления привоев способствовали формированию возраст-специфического габитуса кроны привоев: ювенильные медленно росли, но активно ветвились, иматурные активно росли и активно ветвились, генеративные активно росли, но хуже ветвились, сенильные одинаково плохо росли и ветвились.

**Ключевые слова.** Возраст, морфогенез, прививка, факторы регуляции онтогенеза *Pinus sibirica* Du Tour.

**Summary.** The influence of epigenetic (associated with the ontogenetic meristem maturity) and macrophysiological (related to the rootstock influence) factors on the age-related variability of Siberian stone pine crown morphogenesis has been studied. The objects of study are 6-year-old vegetative progeny of juvenile (3–5 years), immature (20–60 years), generative (200–350 years) and senile (350–700 years) trees of different age (growing in southern taiga subzone, north of the Ob-Tomsk interfluve) grafted onto a common young stock. The prevailing trends in the formation of the grafts crown are revealed: the closer the donor tree is to the ontogenetic peak of growth, the more intensively its vegetative progeny grows and branches. The observed differences in growth and branching trends of grafts resulted in the formation of an age-specific crown shape: juveniles slowly grew but actively branched, immature actively grew and actively branched, generative actively grew, but worse branched, senile equally poorly grew and branched.

**Key words.** Age, graft, morphogenesis, ontogenesis regulation factors *Pinus sibirica* Du Tour.

Современная теория онтогенеза растений основывается на двух основных факторах – изменениях в свойствах апикальных меристем и дифференциальной экспрессии генов (Day, Greenwood, 2011). Последовательная смена этапов онтогенеза представляется как чередование звеньев двух типов: первый – физиологический статус организма как целого, второй – дифференциальная экспрессия генов. В интактном дереве эта цепь неразрывна и усложняет разграничение влияния физиологии подвоя и дифференциальной экспрессией генов на морфогенез и рост. При вегетативном размножении путем прививки ткани привоя перемещаются в физиологическую среду подвоя. Если признак устойчиво сохраняется, это означает, что произошли необратимые изменения в экспрессии генов. Если признак изменяется, это свидетельствует о доминирующем влиянии физиологической среды подвоя (Greenwood et al., 2010).

Изучаемый нами кедр сибирский является видом важнейшим в природном и хозяйственном отношении. На данный момент у селекционеров стоит задача его введения в культуру путем создания прививочных орехоплодных плантаций (Горошкевич, 2000). Считается, что качественные характеристики урожая материнских деревьев сохраняются при вегетативном размножении. Кроме того, прививка позволяет существенно сократить время получения первого урожая и промышленной заготовки кедрового ореха (Титов, 2014). Чтобы обеспечить высококачественную и продолжительную по времени урожайность орехоплодных плантаций, деревья следует клонировать в начале апогея семеношения. Это позволит использовать весь период повышенной урожайности клонов, отобранных селекционерами, в течение не менее сотни лет. Для практического лесоводства немаловажно также создание плантационных культур, целевое назначение которых – производство товарной древесины. Однако на данный момент сведения о наследовании вегетативным потомством скорости роста разновозрастных маточных деревьев весьма ограничены. Настоящее исследование может отчасти восполнить этот пробел. Его цель – на примере вегетативного потомства разновозрастных деревьев кедра сибирского выявить и сопоставить долю эпигенетических и макрофизиологических факторов в изменчивости морфогенеза кроны привоев.

Объект исследования – специально созданный в 2012 г. участок клонового архива (г. Томск), на котором представлено вегетативное потомство деревьев кедра сибирского широкого возрастного ряда (5–700 лет), привитое на однородный пятилетний подвой. Черенки для прививок были взяты с деревьев разновозрастного кедровника (южная подзона тайги, север Обь-Томского междуречья, болото Таган). В качестве контроля в клоновом архиве были высажены пятилетние сеянцы местного происхождения. На момент исследования все деревья – привитые и интактные, достигли возраста 11 лет, возраст прививок составил 6 лет. Учитывая, что в первые годы после прививки происходит окончательное срастание привоя с подвоем и установление общей проводящей системы, из анализа исключены 2012 и 2013 гг. Деревья были высажены четырьмя блоками – в каждом по 10 деревьев четырех онтогенетических групп и контроль. Для анализа были взяты деревья с хорошим состоянием прививки, без повреждений ствола и кроны (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика деревьев различных онтогенетических групп

Онтогенетическая группа	Возраст маточных деревьев, лет	Возрастное состояние (по Николаева и др., 2011)
Контроль, <i>k</i>	–	Ювенильное ( <i>j-2</i> )
Ювенильные, <i>j</i>	3–5	Ювенильное ( <i>j-2</i> ); многолетний сеянец 5–15 лет с незначительным ростом фитомассы
Имматурные, <i>im</i>	20–60	Имматурное ( <i>im-1</i> ); дерево 25–50 лет с экспоненциальным ростом фитомассы и несформированной рыхлой кроной
Генеративные, <i>g</i>	200–350	Зрелое генеративное ( <i>g-2</i> ); дерево 110–320 лет с максимально развитой кроной, снижающимися приростами и максимальным плодоношением
Сенильные, <i>s</i>	350–700	Сенильное ( <i>s</i> ); дерево 480 лет и более, минимальные приросты, отмирание кроны, частичное сохранение генеративной функции.

Анализ фактического материала проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) по Фишеру, включая метод линейных контрастов Шеффе. В пределах каждой возрастной группы вариационными рядами служили выборки: 25 шт. ювенильных, 28 шт. имматурных, 24 шт. генеративных, 23 шт. сенильных привоев и 21 шт. контроль. Расчеты проводили с использованием пакета программ Statistica 6.0.

Структура кроны привоев. В возрастном ряду привитых деревьев размер кроны – ее длина и радиус, увеличивался при переходе от ювенильного состояния к имматурному, затем уменьшался при переходе к генеративному и достигал минимума у привоев сенильных деревьев, что в целом ожидаемо и

соответствует положению анализируемых групп деревьев на онтогенетической кривой развития (табл. 2). Диаметр основания ствола привоев также имел повышенные значения у молодых деревьев, что во многом связано с увеличением количества ветвей в их кроне ( $r=+0,64^*$ , достоверно при  $p \leq 0,05$ ). Аналогичные различия наблюдались и в структуре ветвления. Максимальное количество боковых ветвей II и III порядков имели кроны иматурных деревьев, минимальное – сенильных. По суммарной длине ветвей привои сенильных деревьев почти в 3 раза уступали остальным онтогенетическим группам, между которыми значимых различий не наблюдалось. То есть, по абсолютным показателям активности ветвления кроны (числу всех боковых ветвей и их суммарной длине) между группами ювенильных, иматурных и зрелых генеративных деревьев различия были незначительными. Однако анализ пересчетных признаков, характеризующих соотношение роста привоя в высоту и активности ветвления при формировании возраст-специфического габитуса кроны привоев (длины латеральных побегов в процентах от длины терминального побега и количества ветвей на 1 см длины ствола привоя), показал принципиальные различия между ювенильными, иматурными и генеративными деревьями. Привои ювенильных деревьев весьма активно ветвились, но при этом довольно медленно росли в высоту. Привои иматурных деревьев сочетали активное ветвление с максимальным приростом в высоту. У привоев генеративных деревьев, которые по длине и ширине кроны практически не отличались от иматурных, на фоне довольно высокого уровня роста в высоту происходило возрастное снижение активности ветвления. Привои сенильных деревьев сильно дистанцированы от всех групп из-за резкого снижения, как роста, так и ветвления.

Таблица 2

Структура кроны привоев различных возрастных состояний

Признак	Онтогенетическая группа				
	k	j	im	g	s
Длина кроны (сумма приростов 2014–2018 гг.), см	<u>50 аб</u> 14,0	<u>46 а</u> 16,6	<u>59 б</u> 12,9	<u>56 б</u> 9,1	<u>42 а</u> 10,7
Диаметр привоя в основании (2014 г.), мм	<u>15,7 б</u> 2,6	<u>15,4 б</u> 2,5	<u>15,1 б</u> 2,6	<u>14,6 б</u> 2,0	<u>12,0 а</u> 1,7
Радиус кроны (длина самой длинной ветви II порядка), см	<u>22,7 б</u> 7,9	<u>22,0 б</u> 6,7	<u>24,4 б</u> 7,7	<u>21,8 б</u> 6,0	<u>12,6 а</u> 4,5
Сумма всех боковых ветвей, шт.	<u>19,5 аб</u> 9,3	<u>21,9 б</u> 9,1	<u>22,9 б</u> 10,3	<u>19,7 б</u> 7,8	<u>11,5 а</u> 5,7
Число боковых ветвей II порядка, шт.	<u>13,2 аб</u> 5,3	<u>14,8 б</u> 4,8	<u>14,9 б</u> 4,2	<u>14,3 б</u> 4,2	<u>9,5 а</u> 3,7
Число боковых ветвей III порядка, шт.	<u>6,3 аб</u> 5,9	<u>8,0 б</u> 5,6	<u>8,0 б</u> 7,6	<u>5,5 аб</u> 4,7	<u>2,0 а</u> 1,8
Суммарная длина всех боковых ветвей, см	<u>183 б</u> 105,6	<u>209 б</u> 106,0	<u>198 б</u> 99,9	<u>176 б</u> 64,2	<u>73 а</u> 44,2
Средняя длина боковой ветви, см	<u>9,0 б</u> 2,34	<u>8,9 б</u> 2,08	<u>9,0 б</u> 1,63	<u>9,1 б</u> 1,35	<u>6,2 а</u> 1,44
Длина латеральных побегов (суммарная) в % от длины терминального побега (стволика)	<u>3,5 б</u> 1,7	<u>4,6 в</u> 1,9	<u>3,5 б</u> 1,4	<u>2,9 аб</u> 0,9	<u>1,7 а</u> 0,9
Число ветвей на 1 см длины ствола привоя	<u>0,397 аб</u> 0,179	<u>0,529 б</u> 0,212	<u>0,389 аб</u> 0,153	<u>0,336 а</u> 0,142	<u>0,277 а</u> 0,124
Апикальное доминирование в первой мутовке (длина терминального 2018 г./длина латерального побега 2018 г.)	<u>1,9 б</u> 0,9	<u>1,9 б</u> 0,9	<u>2,0 аб</u> 0,6	<u>2,2 аб</u> 0,9	<u>2,7 а</u> 1,0
Апикальное доминирование в кроне привоя (высота привоя / длина самой длинной ветки кроны)	<u>2,3 б</u> 0,4	<u>2,1 б</u> 0,6	<u>2,5 аб</u> 0,8	<u>2,9 а</u> 0,7	<u>3,6 а</u> 1,2

Примечание: верхнее число – среднее значение, нижнее – стандартное отклонение; буквенные индексы при средних значениях характеризуют достоверность различий, рассчитанных по методу линейных контрастов Шеффе. При отсутствии различий буквенный индекс одинаков.

В целом, у ювенильных и имматурных привоев кроны имели габитус, схожий с габитусом контрольных деревьев, у которых благодаря длинным боковым ветвям крона выглядела относительно широкой. У онтогенетически зрелых привоев, особенно у сенильных, кроны были внешне схожи с обособленными ветвями I порядка из верхнего яруса кроны старого дерева, что проявлялось в слабом росте латеральных побегов по отношению к терминальным. Особенности онтогенетически обусловленных изменений в соотношении роста осей различных порядков хорошо иллюстрируется различиями в апикальном доминировании крон привоев, которое мы оценивали по (1) соотношению длины терминального и латерального побега в первой мутовке и (2) высоте ствола к длине самой крупной ветви кроны. По мере увеличения онтогенетического возраста маточника наблюдалась тенденция к усилению доминирования терминального побега над латеральными.

Структура побегов. Анализ возрастных различий показал, что сумма метамеров у привоев имматурных и генеративных деревьев была существенно больше, чем у привоев ювенильных и особенно сенильных деревьев (табл. 3). По длине междоузлий наблюдалась схожая тенденция, однако максимальная активность растяжения побегов была отмечена в группе генеративных деревьев. Неожиданно большой, по сравнению с молодыми контрольными деревьями, оказалась она в группе привоев сенильных деревьев, что можно рассматривать как проявление реювенилизации при прививке на молодой подвой.

Таблица 3

Структура годичного побега привоев различных возрастных состояний

Признак	Онтогенетическая группа					
	<i>k</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>g</i>	<i>s</i>	
Средняя длина побега I порядка, см	<u>10,2</u> 2,9	<u>10,0 аб</u> 2,8	<u>9,1 а</u> 3,3	<u>11,3 б</u> 2,6	<u>11,9 б</u> 1,8	<u>8,4 а</u> 2,1
Сумма метамеров весеннего побега, шт.	<u>46,6</u> 8,9	<u>49,2 б</u> 8,1	<u>44,5 аб</u> 11,3	<u>49,6 б</u> 8,0	<u>49,2 б</u> 5,5	<u>40,1 а</u> 7,4
Длина междоузлий, см	<u>0,201</u> 0,042	<u>0,185 а</u> 0,033	<u>0,184 а</u> 0,047	<u>0,213 аб</u> 0,036	<u>0,232 б</u> 0,040	<u>0,191 а</u> 0,032
Число стерильных катафиллов, шт.	<u>6,4</u> 1,4	<u>7,0 б</u> 1,6	<u>6,5 аб</u> 1,4	<u>6,9 б</u> 1,6	<u>6,1 аб</u> 1,1	<u>5,6 а</u> 0,9
Доля стерильных катафиллов, %	<u>16,2</u> 3,9	<u>16,4 а</u> 3,4	<u>17,8 а</u> 4,6	<u>15,8 а</u> 3,5	<u>14,3 а</u> 2,8	<u>16,5 а</u> 4,5
Число брахибластов, шт.	<u>36,5</u> 8,3	<u>38,5 аб</u> 7,0	<u>33,9 аб</u> 10,7	<u>39,1 б</u> 7,4	<u>39,5 б</u> 5,0	<u>31,4 а</u> 7,2
Число латентных почек, шт.	<u>1,1</u> 0,6	<u>0,8 б</u> 0,3	<u>1,0 аб</u> 0,3	<u>1,0 аб</u> 0,2	<u>1,4 а</u> 1,1	<u>1,5 а</u> 0,3
Доля латентных почек от числа всех почек побега, %	<u>34,6</u> 13,1	<u>27,5 а</u> 12,6	<u>26,3 а</u> 9,3	<u>29,3 а</u> 6,6	<u>40,0 б</u> 8,0	<u>50,9 в</u> 9,8
Число ауксибластов, шт.	<u>2,5</u> 0,8	<u>2,8 б</u> 0,8	<u>3,1 б</u> 0,9	<u>2,6 аб</u> 0,5	<u>2,2 а</u> 0,6	<u>1,7 а</u> 0,5
Метамеры летнего побега, шт.	<u>3,5</u> 1,9	<u>3,0 а</u> 1,7	<u>3,0 а</u> 2,0	<u>3,4 аб</u> 1,8	<u>4,7 б</u> 1,8	<u>3,2 аб</u> 1,7
Число годичных приростов с летним побегом, шт.	<u>2,3</u> 1,0	<u>1,9 а</u> 0,7	<u>2,0 а</u> 1,1	<u>2,3 аб</u> 0,9	<u>3,0 б</u> 1,0	<u>2,2 аб</u> 0,9
Длина хвои, см.	<u>8,0</u> 0,9	<u>7,8 а</u> 0,9	<u>7,8 а</u> 1,0	<u>8,0 а</u> 1,0	<u>8,1 а</u> 0,7	<u>8,2 а</u> 1,0

Примечание – см. табл. 2

Как показывает анализ мировой литературы, сложно разграничить влияние эпигенетических и макрофизиологических (связанных с размером дерева) факторов на рост и развитие привоев, поскольку подходы к решению данной проблемы связаны со спецификой морфогенеза у разных видов, длиной периода наблюдений и т.д. (Bond et al., 2007; Vanderklein et al., 2007; Abdul-Hamid, Mencuccini, 2009;

Day, Greenwood, 2011). В большинстве предшествующих исследований представлена не вся возрастная кривая онтогенеза, а лишь ее отдельные фрагменты, что усложняет понимание движущих факторов онтогенеза. По литературным данным, размер побегов в значительной мере зависел от онтогенетического состояния меристемы: черенки молодых деревьев, привитые на молодой подвой, росли лучше, чем привои старых деревьев (Greenwood, 1984; Greenwood et al., 1989; Bond et al., 2007; Abdul-Hamid, Mencuccini, 2008; Greenwood et al., 2010). Полученное нами статистически доказанное превосходство иматурных деревьев над ювенильными по длине побега вероятнее всего свидетельствует об эпигенетическом наследовании уровня ростовых процессов и представляет интерес для селекции на скорость роста. Хотя тот факт, что число метамеров и длина междоузлий, которые определяют итоговую длину побега, достигали максимальных значений не только у иматурных, но и у генеративных деревьев, косвенно свидетельствует о том, что в первые годы после прививки на молодой подвой возможна частичная реювенилизация у онтогенетически зрелых привоев.

Размер и форма кроны – это совокупная характеристика морфогенеза систем ветвления, которая формируется в многолетней динамике. На примере различных видов хвойных ранее показано, что характер ветвления находится под выраженным эпигенетическим контролем со стороны меристемы побега (Greenwood, 1984; Ritchie, Keeley, 1994; Greenwood et al., 2010). Максимальная плотность ветвления характерна для молодых деревьев, по мере увеличения возраста деревьев-доноров этот показатель снижается, и различия сохраняются долго. Эти выводы подтверждаются результатами нашей работы. Число и суммарная длина боковых ветвей оказались минимальными у привоев сенильных деревьев. По пересчетным признакам (количеству боковых ветвей на единицу длины и толщины ствола) различия возрасли в разы, зависимость имела линейный характер.

Обобщение полученных результатов показывает, что возраст маточника однозначно определяет характер ветвления привоев. Удлинение побегов, вероятнее всего, имеет комплексную природу регуляции: зависит и от возрастного состояния маточника, и от влияния подвоя. Выявлены преобладающие тенденции формирования кроны привоев, суть которых заключается в том, что чем ближе маточник к онтогенетическому пику роста, тем интенсивней растет и интенсивней ветвится его вегетативное потомство. У ювенильных привоев – медленный рост при активном ветвлении; у иматурных – активный рост при активном ветвлении; у генеративных – еще достаточно активен рост, но снижается ветвление; сенильные одинаково плохо росли и ветвились.

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке РФФ, грант № 18-16-00058.

## ЛИТЕРАТУРА

- Горошкевич С. Н.** Селекция кедр сибирского как орехоплодной породы // Лесное хозяйство, 2000. – № 4. – С. 25–27.
- Николаева С. А., Велисевич С. Н., Савчук Д. А.** Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Журнал Сибирского федерального университета. Биология, 2011. – № 4. – С. 3–22.
- Тумов Е. В.** Факторы плантационного ореховодства кедр сибирского // Хвойные бореальной зоны, 2014. – Т. 32., № 3–4. – С. 66–70.
- Abdul-Hamid H., Mencuccini M.** Age and size related changes in growth of *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior* species // American Journal of Plant Physiology, 2008. – Vol. 3, № 4. – P. 137–153.
- Abdul-Hamid H., Mencuccini M.** Age- and size-related changes in physiological characteristics and chemical composition of *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior* trees // Tree Physiology, 2009. – № 29. – P. 27–38.
- Bond B. J., Czarnomski N. M., Cooper C., Day M. E., Greenwood M. S.** Developmental decline in height growth in Douglas fir // Tree Physiol., 2007. – №. 27. – P. 441–453.
- Day M. E., Greenwood M. S.** Regulation of Ontogeny in Temperate Conifers // In Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function, F. C. Meinzer, T. Dawson and B. Lachenbruch (eds.). 2011. – P. 91–232.
- Greenwood M., Hooper C. A., Hutchison K. W.** Maturation in larch. I. Effect of age on shoot growth, foliar characteristics and DNA methylation // Plant Physiol., 1989. – № 90. – P. 406–412.
- Greenwood M. S.** Phase change in loblolly pine: shoot development as a function of age // Physiol. Plant., 1984. – № 61. – P. 518–522.

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

**Ritchie G. A., Keeley J. W.** Maturation in Douglas fir: I. Changes in stem, branch and foliage characteristics associated with ontogenetic ageing // *Tree Physiol.*, 1994. – № 14. – P. 1245–1259.

**Vanderklein D., Martínez-Vilalta J., Lee S., Mencuccini M.** Plant size, not age, regulates growth and gas exchange in grafted Scots pine trees // *Tree Physiol.*, 2007. – № 27. – P. 71–79.