

**Особенности циклофизиса у *Pinus sibirica* (Pinaceae):  
ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЕГЕТАТИВНОГО ПОТОМСТВА ОТ МАТОЧНИКОВ РАЗЛИЧНОГО  
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ**

**Features of cyclophysis in *Pinus sibirica* (Pinaceae): experience in studying  
vegetative progeny from mother trees of different ontogenetic states**

Велисевич С. Н.

Velisevich S. N.

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

**Реферат.** На примере разновозрастного вегетативного потомства кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) исследованы особенности циклофизиса – способности привитых или укорененных черенков длительное время сохранять онтогенетические особенности материнского дерева. Для этого в 2013 г. созданы специальные объекты – реципрокные прививки 7-летнего вегетативного потомства иматурных и 180–200-летних генеративных деревьев кедров сибирского (север Обь-Томского междуречья). На их примере 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: черенки от иматурных деревьев активно росли и ветвились, черенки генеративных деревьев хуже росли и по характеру ветвления имели большое сходство с ветвями верхней части кроны материнского дерева. Показано, что все без исключения признаки, характеризующие морфогенез и рост, зависят и от возраста привоя, и от возраста подвоя, но соотношение этих двух факторов для разных признаков разное. Это свидетельствует о наличии эпигенетического компонента в наследовании признаков морфогенеза. В первую очередь это относится к радиальному росту побегов, а также к интенсивности ветвления, которая является частным проявлением коррелятивного взаимодействия между формирующимися органами и тканями у деревьев различных возрастных состояний. Еще ярче эти различия проявляются в эпигенетическом наследовании уровня апикального доминирования, которое характеризует отношения между порядками ветвления. Этот признак целиком определяется онтогенетическим состоянием привоя. Возможность эпигенетического наследования вегетативным потомством многих важнейших возраст-специфических признаков, характеризующих общий уровень роста и характер морфогенеза, открывает широкие перспективы для эпигенетической селекции у лесных древесных растений на основе их возрастных состояний.

**Ключевые слова.** Возраст, морфогенез, реципрокные прививки, рост, *Pinus sibirica*.

**Summary.** On the example of different-aged vegetative progeny of the Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), the features of cyclophysis were studied. By cyclophysis we mean the ability of grafted or rooted cuttings to preserve the ontogenetic characteristics of the mother tree for a long time. For this purpose, special objects were created in 2013 – reciprocal grafting of 7-year-old vegetative progeny of immature and 180–200-year-old generative Siberian pine trees (northern Ob-Tom interfluvium). Using their example, the influence of epigenetic (related to the ontogenetic maturity of the meristem) and macrophysiological (related to the influence of the rootstock) factors on the age-related variability of crown morphogenesis was studied. The prevailing trends in the formation of the crown were revealed: cuttings from immature trees grew actively and branched, cuttings from generative trees grew worse and, in the nature of branching, were very similar to the branches of the upper part of the crown of the mother tree. It has been shown that all the traits characterizing morphogenesis and growth depend on the age of both the scion and the rootstock, but the ratio of these two factors is different for different traits. This indicates the presence of an epigenetic component in the inheritance of morphogenesis traits. First of all, this relates to the radial growth of the shoot, as well as to the intensity of branching, which is a particular manifestation of differences between age-related states in the correlative interaction between developing organs and tissues. These differences are even more pronounced in the epigenetic inheritance of the level of apical dominance, which characterizes the relationships between branching orders. This trait is entirely determined by the ontogenetic state of the scion. The possibility of epigenetic inheritance by vegetative offspring of many of the most important age-specific traits

characterizing the general level of growth and the nature of morphogenesis of forest woody plants opens up prospects for epigenetic selection based on age-related conditions.

**Key words.** Age, growth, morphogenesis, reciprocal grafting, *Pinus sibirica*.

**Введение.** Способность привитых или укорененных черенков продолжительное время сохранять онтогенетические особенности материнского дерева получило название циклофизиса (Olesen, 1978). У плодовых деревьев это явление активно используется для получения сортов с ранним и обильным плодоношением (Oliveira, Browning, 1993; Snowball et al., 1994). У хвойных видов явление циклофизиса менее изучено, хотя в общих чертах известно, что они также подвержены его влиянию и способны сохранять возраст-специфические черты маточника при прививке или укоренении (Parker et al., 1998; Alvarez et al., 2016). Из современной теории онтогенеза известно также, что если тот или иной признак материнского растения устойчиво сохраняется при вегетативном размножении, то это означает, что произошли необратимые изменения в экспрессии генов (Day, Greenwood, 2011). Если признак изменяется при перемещении ткани привоя в новую физиологическую среду подвоя, это свидетельствует о доминирующем влиянии макрофизиологических факторов, действующих со стороны подвоя (Greenwood et al., 2010).

Изучаемый нами кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) является видом важнейшим в природном и хозяйственном отношении. Стоит задача его введения в культуру путем создания прививочных орехоплодных плантаций (Горошкевич, 2000). Известно, что прививка черенков со взрослых генеративных деревьев позволяет существенно сократить время получения первого урожая и промышленной заготовки кедрового ореха (Титов, 2014). Немаловажно также создание быстрорастущих плантационных культур для производства товарной древесины. Однако на данный момент сведения о характере наследования вегетативным потомством возраст-специфических особенностей маточных деревьев весьма ограничены. Настоящее исследование может отчасти восполнить этот пробел. Его цель – на примере реципрокных прививок зрелых генеративных и молодых имматурных деревьев выявить и сопоставить долю эпигенетических и макрофизиологических факторов в изменчивости морфогенеза кроны привоев.

**Объекты и методы исследования.** Для проведения реципрокных прививок (рис. 1) отобраны пять 180–200-летних деревьев из припоселкового кедровника (с. Заварзино, Томский район, между речье Оби и Томи) и десять 7-летних контейнерных саженцев сосны кедровой сибирской, выращенных на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук 20 км южнее с. Заварзино). Согласно классификации онтогенетических состояний, разработанной специально для сосны кедровой сибирской (Николаева и др., 2011), группу молодых 7-летних деревьев мы отнесли к имматурным (*im 1*). Это состояние характеризуется началом активного ветвления стволика, экспоненциальным нарастанием фитомассы кроны, ежегодным формированием латеральных ауксибластов на годичном побеге и постепенным появлением осей старших порядков. Группу 180–200-летних деревьев по этой классификации мы отнесли к зрелому средневозрастному генеративному состоянию (*g 2*), которое характеризуется развитой кроной со специфическим канделябровидным габитусом, пиком плодоношения на фоне начала снижения ростовых процессов. Далее в тексте эти две группы деревьев обозначены как *im* и *g*.

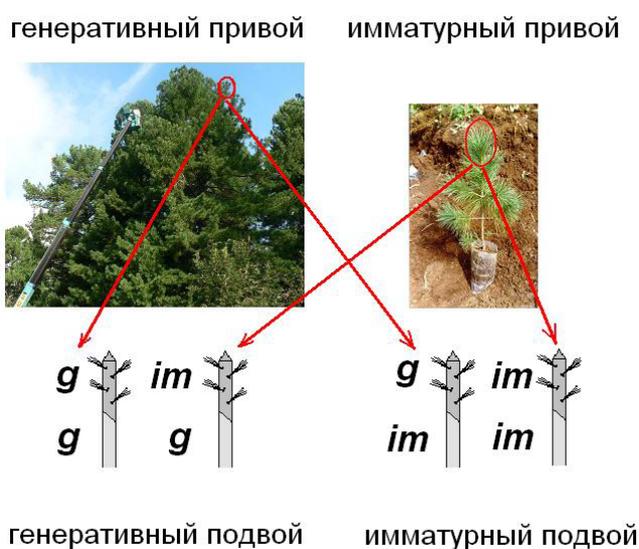


Рис. 1. Схема опыта с реципрокными прививками: (1) генеративный привой на генеративном подвое (*g-g*); (2) имматурный привой на генеративном подвое (*im-g*); (3) генеративный привой на имматурном подвое (*g-im*) и (4) имматурный привой на имматурном подвое (*im-im*).

С каждого генеративного дерева взято по 12 черенков (всего 60 привоев), с каждого имматурного сеянца собрано по 7–10 черенков (всего 58 привоев). Деревья привиты в мае 2013 г. Для прививок в кронах генеративных деревьев и всех мероприятий по уходу за ними использовали автовышку. Регулярные наблюдения за развитием привоев начаты с 2015 г. Анализ фактического материала проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) по Фишеру, включая метод линейных контрастов Шеффе. Расчеты проводили с использованием пакета программ Statistica 12.0. Вариационными рядами служили выборки: 26 шт. генеративных привоев на генеративном подвое (*g-g*); 21 шт. имматурных привоев на генеративном подвое (*im-g*); 33 шт. генеративных привоев на имматурном подвое (*g-im*); 24 шт. имматурных привоев на имматурном подвое (*im-im*).

**Результаты и обсуждение.** Сравнительный анализ структуры годичного побега у привоев различного онтогенетического состояния показал, что длина побегов зависит от возраста подвоя: более длинные побеги формировались на молодом подвое за счет более активного растяжения междоузлий (табл. 1). Радиальный рост побегов, который мы оценивали по их диаметру, напротив, в значительной мере зависел от возраста маточника: у генеративных привоев побеги были толще, чем у имматурных. Обратная зависимость от возраста маточника наблюдается по активности заложения метамеров, которая характеризует интенсивность органогенеза побегов. На имматурном подвое число метамеров достоверно больше, чем на генеративном. Это дает основание предполагать, что органогенез побегов регулируется и возрастом маточника, и влиянием физиологии подвоя, рост растяжением в большей мере обусловлен макрофизиологией подвоя, а рост в толщину регулируется эпигенетически.

Таблица 1

Структура побега привоев различного онтогенетического состояния

Вариант прививки	Длина побега, см	Длина междоузлий, мм-1	Диаметр побега, мм	Число метамеров, шт.
<i>g-g</i>	6,1 ± 2,10 б	1,51 ± 0,26 б	22,5 ± 8,62 аб	41,5 ± 7,42 б
<i>im-g</i>	8,3 ± 3,34 аб	1,93 ± 0,31 а	22,1 ± 7,97 б	55,9 ± 17,51 а
<i>g-im</i>	12,7 ± 4,85 а	1,86 ± 0,51 а	24,5 ± 9,90 а	53,6 ± 13,48 а
<i>im-im</i>	10,7 ± 3,39 а	2,00 ± 0,31 а	21,8 ± 9,17 б	58,8 ± 12,33 а

Примеч.: буквенными индексами обозначена достоверность различий согласно Шеффе-тесту (ANOVA, достоверно при  $P \leq 0,05$ ). При отсутствии различий буквы одинаковы.

Размер и форма кроны – это совокупная характеристика морфогенеза систем ветвления, которая формируется в многолетней динамике. Выбранные для анализа две онтогенетические группы деревьев характеризуются возраст-специфическими особенностями строения кроны. Для генеративных деревьев характерен канделябровидный габитус. Скелетные ветви в верхней части кроны имеют специфический вид: от довольно толстой оси I порядка ветвления отходят тонкие и короткие ветви в основном II и III порядков. То есть, в системе отдельно взятой ветви I порядка наблюдается сильное апикальное доминирование, которое обусловлено коррелятивным торможением роста осей старших порядков со стороны осей младших порядков (Горошкевич, 1994). Для молодых имматурных деревьев характерна раскидистая овальная крона с умеренным апикальным доминированием и активным ветвлением за счет осей II–IV порядков. Анализ наших данных показал, что при перемещении прививочного материала в новую физиологическую среду в целом сохраняются возраст-специфические черты кроны материнского растения (рис. 2, 3). На четырехлетних и десятилетних привоях генеративных деревьев хорошо прослеживается выраженное апикальное доминирование стволика над боковыми ветвями. У имматурных привоев кроны более широкие и ветвистые.

Анализ зависимости размеров кроны от онтогенетического состояния деревьев показал, что длина кроны привитых растений, которая представляет собой сумму длин годичных побегов, зависит как от возраста маточника, так и от возраста подвоя (рис. 4). Самые короткие кроны сформированы у привоев в группе *g-g*, самые длинные – в группе *im-im*. Кроны имматурных привоев на генеративном подвое были существенно короче, нежели генеративные привои на имматурных подвоях. Эти результаты свидетельствуют о том, что длина кроны, как и длина побегов, в большей мере определяется физиологическим статусом подвоя.



Рис. 2. Форма кроны четырехлетних и десятилетних привоев различного онтогенетического состояния.

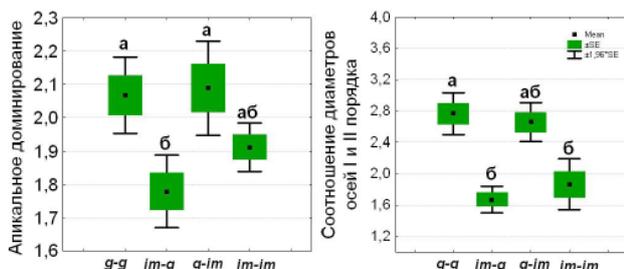


Рис. 3. Апикальное доминирование и соотношение осей I и II порядка ветвления у привоев различного онтогенетического состояния.

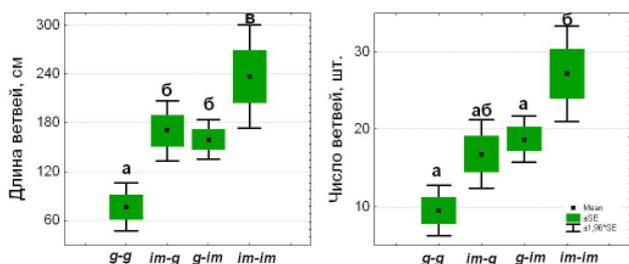


Рис. 5. Длина и число боковых ветвей у привоев различного онтогенетического состояния.

Иная ситуация с диаметром кроны, который зависит от специфики ветвления. Широкие кроны формируются у имматурных привоев. Генеративные привои, в целом, имеют более узкую крону, хотя на имматурном подвое их крона немного шире. То есть, рост кроны по ширине в большей мере зависит от возраста маточника и предположительно имеет эпигенетическую регуляцию.

На примере различных видов хвойных ранее показано, что характер ветвления находится под выраженным эпигенетическим контролем со стороны меристемы побега (Greenwood et al., 2010). Максимальная плотность ветвления характерна для молодых деревьев, по мере увеличения возраста маточника этот показатель снижается. Эти выводы отчасти подтверждаются и результатами нашей работы (рис. 5). Число и суммарная длина боковых вет-

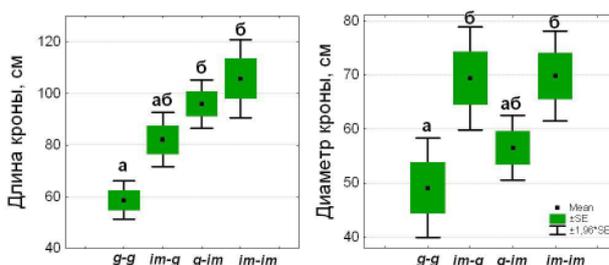


Рис. 4. Длина и диаметр кроны привоев различного онтогенетического состояния.

вей оказалась минимальной в группе g-g, максимальной в группе im-im. Однако отсутствие существенных различий между группами im-g и g-im также показывает влияние на процесс ветвления физиологического статуса подвоя.

**Заключение.** Анализ реципрокных прививок разных онтогенетических состояний (имматурных и генеративных деревьев) показал, что все без исключения признаки, характеризующие морфогенез и рост, зависят как от возраста как привоя, так и подвоя. Но соотношение этих двух

факторов для разных признаков разное. Это говорит о наличии эпигенетического компонента в наследовании признаков морфогенеза. В первую очередь это относится к радиальному росту побега, а также к интенсивности ветвления, которое является частным проявлением различий между возрастными состояниями в коррелятивном взаимодействии между формирующимися органами и тканями. Еще ярче эти различия проявляются в эпигенетическом наследовании уровня апикального доминирования, которое характеризует отношения между порядками ветвления. Этот признак целиком определяется онтогенетическим состоянием привоя. Таким образом, эпигенетическое наследование вегетативным потомством многих важнейших возраст-специфических признаков, характеризующих общий уровень роста и характер морфогенеза, это объективная реальность, следовательно, возможна эпигенетическая селекция у лесных древесных растений на основе их возрастных состояний.

**Благодарности.** Исследование поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, рег. номер 1022042600048-9-1.5.1).

#### ЛИТЕРАТУРА

**Горошкевич С. Н.** О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботан. журн., 1994. – Т. 79. – № 5. – С. 63–71.

**Горошкевич С. Н.** Селекция кедра 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.

**Титов Е. В.** Факторы плантационного ореховодства кедра сибирского // Хвойные бореальной зоны, 2014. – Т. 32., № 3–4. – С. 66–70.

**Alvarez C., Valledor L., Sáez P., Hasbún R., Sánchez-Olate M., Cañal M. J., Ríos D.** Changes in gene expression in needles and stems of *Pinus radiata* rootstock plants of different ontogenic age // American Journal of Plant Sciences, 2016. – Vol. 7. – P. 1205–1216.

**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.). – Dordrecht, Netherlands: Springer, 2011. – P. 91–232.

**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.

**Olesen P. O.** On cyclophysis and topophysis // Silvae Genetica, 1978. – Vol. 27, № 5. – P. 173–178.

**Oliveira C. M., Browning G.** Studies on the induction of flowering in juvenile *Prunus avium* L. // Journal of Horticultural Science, 1993. – Vol. 68, № 5. – P. 731–739.

**Parker S. R., White T. L., Hodge G. R., Powell G. L.** The effects of scion maturation on growth and reproduction of grafted slash pine // New Forests, 1998. – Vol. 15, № 3. – P. 243–259.

**Snowball A. M., Halligan E. A., Warrington I. J., Mullins M. G.** Phase change in citrus: Growth and flowering of citrus seedlings from thirteen genetically diverse seedling // Journal of Horticultural Science, 1994. – Vol. 69, № 1. – P. 141–148.