

УДК 581.331.2:58.036:582.475.2(470.22)
DOI: 10.36305/0513-1634-2020-136-42-48

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК ВИДОВ *PICEA* (PINACEAE), ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ (КАРЕЛИЯ)

Иван Тарасович Кищенко,

Виталий Васильевич Тренин

Петрозаводский государственный университет,
185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33
E-mail: ivanki@karelia.ru

Наблюдения проводились в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенном в таежной зоне. Объектами исследований служили 1 аборигенный и 5 интродуцированных видов: *Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb., *P. mariana* Britt., *P. glauca* (Mill.) Britt., *P. pungens* Engelm., *P. omorica* (Pane) Purk. Изучение морфогенеза в вегетативных почках проводили у осевых побегов с средней части кроны с момента начала набухания почек до прекращения заложения примордиев хвои (с мая по сентябрь). Растущие побеги срезали через 2-3 сут и фиксировали в смеси спирта и глицерина. За дату начала того или иного этапа принимали то время, когда он отмечался не менее чем у 30,0% почек. Установлено, что внутрипочечное развитие вегетативных органов у аборигенного вида *P. abies* и изученных интродуцированных видов рода *Picea* характеризуется сходными этапами: покоя, заложения кроющих чешуй и заложения примордиев хвои. Морфогенез вегетативных почек у *P. abies* по срокам опережает развитие почек у интродуцированных видов, что свидетельствует о значительно большей требовательности последних к температурному режиму. Продолжительность морфогенеза почек у всех изученных видов различается незначительно (131-137 сут). Однако морфогенез вегетативных почек аборигенного вида на 1-4 недели опережает по срокам развитие почек у интродуцированных видов. У видов, отличающихся сходством морфогенеза почек (*P. abies* и *P. glauca*), величина годовичного прироста побегов почти одинакова.

Ключевые слова: *Picea*; хвойные; вегетативные почки; морфогенез; интродукция.

Введение

Изучение устойчивости интродуцированных видов растений к новым условиям существования не может ограничиваться наблюдениями за внешними морфологическими изменениями, возникающими в процессе роста и развития. Необходимо выяснение особенностей и внутренних изменений, происходящих в вегетативных и генеративных почках, а также в стробилах. Только отбором наиболее адаптированных к новым условиям особей, выращенных из семян местной интродукции, новый вид можно ввести в культуру [3-5]. При изучении адаптации интродуцированных растений крайне необходимо выяснение особенностей внутренних изменений, происходящих в почках, в первую очередь в вегетативных почках [6, 7]. У представителей рода *Picea* выделяется 3 этапа (фазы) развития органов: покоя, заложения кроющих чешуй и заложения примордиев хвои. У *P. abies* в условиях Московской и Вологодской областей фаза заложения кроющих чешуй начинается ранней весной и продолжается до второй-третьей декады июля [1]. Фаза заложения листовых образований длится с середины июля до сентября. В подзоне северной тайги России формирование покровных чешуй почки у ауксипласта *P. obovata* наблюдается в июне-начале июля, а заложение зачатков хвои начинается в конце июля и продолжается до конца вегетационного периода [2]. Среди других видов *Picea*, по которым имеются публикации по морфогенезу вегетативных почек, особый интерес представляет *P. glauca*, так как этот вид интродуцирован в Карелию. В таежной зоне Северной Америки фаза покоя у этой наблюдается с середины октября до конца апреля, фаза заложения кроющих чешуй почки — с конца апреля до конца июля, фаза инициации хвои — с начала августа до середины октября [10]. Исследователи отметили,

что фаза заложения кроющих чешуй по времени совпадает с периодом линейного роста побегов.

Целью настоящих исследований являлось изучение морфогенеза вегетативных чек интродуцированных в Карелию видов *Picea*.

Объект и методы исследований

Наблюдения проводились в 2002-2003 гг. в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенном в таежной зоне. Объектами исследований служили 1 аборигенный и 5 интродуцированных видов: *Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb., *P. mariana* Britt., *P. glauca* (Mill.) Britton et al., *P. pungens* Engelm., *P. omorica* (Pane) Purk. Характеристика объектов исследований приведена в таблице 1.

Таблица 1

Характеристика объектов исследований

Species	Место происхождения саженцев (ботсад-город)	Возраст, лет	Средняя высота, м	Наличие семено-шения
<i>Picea glauca</i> (Mill.) Britton et al.	С.-Петербург	42	16,7	есть
<i>P. pungens</i> Engelm. f. <i>glauca</i> Regel.	С.-Петербург	45	16,2	есть
<i>P. obovata</i> Ledeb.	Минск	32	9,2	нет
<i>P. mariana</i> Britt.	Бухарест	28	7,1	нет
<i>P. omorica</i> (Pane) Purk.	Бухарест	28	5,8	нет
<i>P. abies</i> (L.) Karst.	Петрозаводск	31	8,4	нет

Изучение морфогенеза в вегетативных почках проводили у осевых побегов с юго-западной стороны средней части кроны с момента начала набухания почек до прекращения заложения примордиев хвои (с мая по сентябрь). Растущие побеги срезали через 2-3 сут и фиксировали в смеси спирта и глицерина (соотношение 3:1). Объем выборки по каждому этапу морфогенезу составлял 10 почек. За дату начала того или иного этапа принимали то время, когда он отмечался не менее чем у 30,0% почек. Препараты для анатомического исследования почек готовили по стандартной методике [9]. Применяли двойную фиксацию в глутаральдегиде и осмии, проводку через спирт и ацетон, заключение в эпоксидную смолу. Срезы толщиной около 1 мкм готовили на ультрамикротоме и окрашивали в 1%-м водном растворе метиленового синего.

Результаты и обсуждение

Результаты микроскопического изучения специально приготовленных препаратов показали, что у всех исследуемых видов рода *Picea* перед началом роста вегетативные почки имеют строение, описанное впервые И.Г. Серебряковым [6]. Почка представляет собой зачаточный побег с апексом, покрытым почечными чешуями (катафиллами). Внутрпочечное развитие начинается с увеличения размеров примордиев хвои и удлинения зачаточного стебля за счет интенсивного деления клеток сердцевинной меристемы. Ранее всего эти процессы начинаются у *P. abies* – 4 V, а позже всего – у *P. pungens* – 15 V (табл. 2)*. Наиболее близка к аборигенному виду по времени начала этих процессов *P. glauca* – 7 V. Аналогичная тенденция обнаружена и по срокам распускания вегетативных почек. Так, эта фенофаза у *P. abies* и *P. glauca*

* Примечание: здесь и далее приводятся средние данные за два года исследований

отмечается уже 20 и 23 V, а у *P. pungens* – лишь 4 VI. У других изучаемых видов она наблюдается 25-28 V.

К началу заложения терминальных дочерних почек инициальная часть апекса почки заметно увеличивается в объеме и принимает вид вытянутого конуса с закругленной верхушкой (рис. 1). Как и отмеченные выше процессы, данный этап ранее всего начинается у *P. abies* и *P. glauca* (25 и 28 V), а у остальных видов – на 11-20 сут. позже. Его продолжительность достигает 5-9 сут.

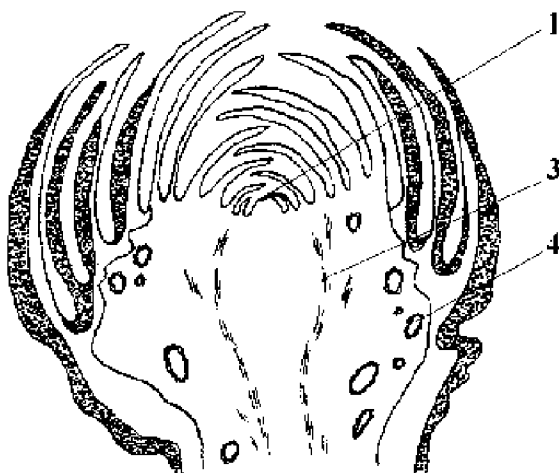


Рис. 1 Вегетативная почка *P. glauca* на этапе заложения катафиллов.

1 – конус нарастания; 2 – почечные чешуи; 3 – проводящие пучки стеблевой части почки;
4 – смоляные ходы

Заложение катафиллов терминальных дочерних почек начинается в нижней части апекса с формирования метамеров, имеющих значительно более широкое основание, чем у растущей хвои годовичного побега. В этот период времени верхняя часть апекса начинает приобретать полусферическую форму, что обусловливается активизацией как апикальных инициалей, так и центральных меристематических клеток. В дальнейшем увеличение размеров апекса происходит за счет роста и деления клеток периферической и сердцевинной меристем. В этот период молодая вегетативная почка состоит из стеблевой части, с расположенными на ней катафиллами и апексом (рис. 2). Катафиллы имеют заостренную верхушку, утолщены и несколько сплюснуты в поперечном сечении. Проводящие пучки закладываются базипетально чуть выше их оснований и характеризуются вполне развитыми ксилемными элементами. С обеих сторон проводящего пучка к основанию чешуи подходят по два узких смоляных канала. В этот период времени почти все клетки катафиллов представлены тонкостенными прозенхимными элементами, а в апексе хорошо видна зональность. При этом каких-либо выраженных различий в структуре почек между изучаемыми видами рода *Picea* не обнаружено.

По срокам начала формирования почечных чешуй *P. abies* и *P. glauca* (4–5 VI) на 2–3 сут. опережают *P. obovata*, *P. mariana* и *P. omorica*. Позднее всего этот процесс начинается у *P. pungens* (12 VI). Наименьшая продолжительность периода формирования катафиллов характерна для *P. abies* (38 сут.), а у других видов она достигает 49–52 сут.

Таблица 2

Этапы развития вегетативных почек у различных видов *Picea*

Виды	Начало внутрипо- чечного роста	Распуска -ние почек	Начало заложения терминаль- ных почек	Начало заложения катафиллов	Заложение примордиев хвои		Годи чный прир ост побег а, см
					начало	окон чание	
2002 г.							
<i>P. abies</i>	8 V	26 V	30 V	7 VI	13 VII	12 IX	8,7
<i>P. glauca</i>	13 V	29 V	2 VI	8 VI	20 VII	18 IX	9,4
<i>P. pungens</i>	25 V	8 VI	11 VI	16 VI	5 VIII	22 IX	6,2
<i>P. obovata</i>	18 V	1 VI	2 VI	9 VI	26 VII	25 IX	6,4
<i>P. mariana</i>	16 V	30 V	3 VI	9 VI	28 VII	27 IX	7,3
<i>P. omorica</i>	16 V	30 V	3 VI	10 VI	20 VII	27 IX	5,4
2003 г.							
<i>P. abies</i>	1 V	14 V	21 V	2 VI	12 VII	14 IX	8,9
<i>P. glauca</i>	2 V	18 V	24 V	3 VI	23 VII	23 IX	9,2
<i>P. pungens</i>	6 V	30 V	2 VI	9 VI	1 VIII	25 IX	5,7
<i>P. obovata</i>	5 V	21 V	20 VI	5 VI	24 VII	25 IX	6,2
<i>P. mariana</i>	4 V	25 V	30 VI	5 VI	26 VII	27 IX	6,5
<i>P. omorica</i>	4 V	26 V	29 VI	4 VI	26 VII	28 IX	5,2

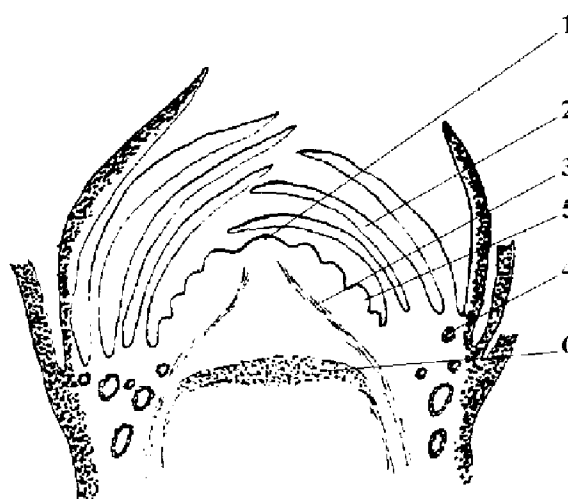


Рис. 2 Вегетативная почка *P. glauca* в конце этапа формирования примордиев хвои:
 1 – конус нарастания; 2 – почечные чешуи; 3 – проводящие пучки стеблевой части почки;
 4 – смоляные ходы; 5 – примордии хвои; 6 – сердцевинная диафрагма

К началу заложения примордиев хвои апекс достигает максимальных размеров и имеет ясно выраженную цитогистологическую зональность. Зона инициалей представлена 2-3 слоями клеток. Периферическая меристема к этому времени увеличивается по толщине до 6-7 слоев клеток благодаря периклинальным делениям последних. Зачаточная хвоя формируется клетками именно этой меристемы, которые последовательно делятся периклинально и антиклинально. Примордии хвои закладываются в акропетальном направлении и имеют в это время форму полусферы. Одновременно с этим процессом начинается быстрое антиклинальное деление клеток сердцевинной меристемы, приводящее к удлинению зачаточного стебля.

Исследования показали, что наиболее ранние сроки начала формирования примордиев хвои, так же как и других этапов морфогенеза почек, характерны для *P. abies* (12 VI). У других изучаемых видов данный этап начинается в третьей декаде июля, или на 9–22 сут позже.

К окончанию этапа заложения примордиев хвои меристематический апекс почки уменьшается в объеме, а зона периферической меристемы увеличивается. Никаких существенных различий в структуре почек между изучаемыми видами рода *Picea* в данный период не обнаружено. Как показывает рис. 3, к этому времени вегетативная почка покрыта хорошо развитыми чешуями и состоит из зачаточного побега новой генерации с листовыми примордиями. Зачаточный стебель имеет коническую форму. В его основании формируется сердцевинная диафрагма, состоящая из паренхимных клеток с утолщенными стенками. Выше ее по оси стебля образуется сердцевинная паренхима, окруженная целой системой прокамбиальных пучков. Строение вегетативной почки *P. abies* ранее подробно рассмотрено В.Б. Скупченко [7].

Исследованиями обнаружено, что раньше всех этап заложения примордиев хвои заканчивается у *P. abies* и *P. glauca* – 13 и 20 IX. У остальных изучаемых видов этот процесс прекращается 23–27 IX. Аналогичные этапы внутрпочечного развития у *P. abies* и *P. obovata* выявлены ранее И. Д. Аникиевой и Е. Г. Мининой [1], В. Б. Скупченко [7]. Следует отметить, что за период наблюдения у всех объектов исследования к концу вегетации зимующие почки успевали полностью закончить свое развитие. Однако удлинение периода формирования почек у интродуцентов подвергает их опасности повреждения ранними осенними заморозками, которые в условиях южной Карелии могут наступать уже во второй декаде сентября. Самый короткий период образования примордиев хвои характерен для *P. pungens* (50 сут.), а у остальных видов он составляет 60–63 сут.

Данные таблицы 2 позволяют сделать вывод, что сроки прохождения всех этапов внутрпочечного развития изучаемых видов рода *Picea* довольно заметно варьируют по годам. По-видимому, это связано с соответствующими изменениями в погодных условиях. При этом наиболее заметно изменяются сроки начала внутрпочечного развития и заложения терминальных почек, причем наименьшие различия отмечаются для *P. abies* и *P. glauca* (7–11 сут), а для других видов ели они достигают 27 сут.

Сравнение результатов наших исследований с данными по морфогенезу вегетативных почек, полученными другими авторами для *P. abies* [1, 1969] и *P. glauca* [10], . Некоторые этапы развития вегетативной почки *P. glauca* представлены на рис. 3.

Выводы

1. Внутрпочечное развитие вегетативных органов у аборигенного вида *P. abies* и изученных интродуцированных видов рода *Picea* характеризуется сходными этапами: покоя, заложения кроющих чешуй и заложения примордиев хвои.

2. Морфогенез вегетативных почек у *P. abies* по срокам опережает развитие почек у интродуцированных видов, что свидетельствует о значительно большей требовательности последних к температурному режиму.

3. Продолжительность морфогенеза почек у всех изученных видов различается незначительно. У видов, отличающихся сходством морфогенеза почек (*P. abies* и *P. glauca*), величина годичного прироста побегов почти одинакова.

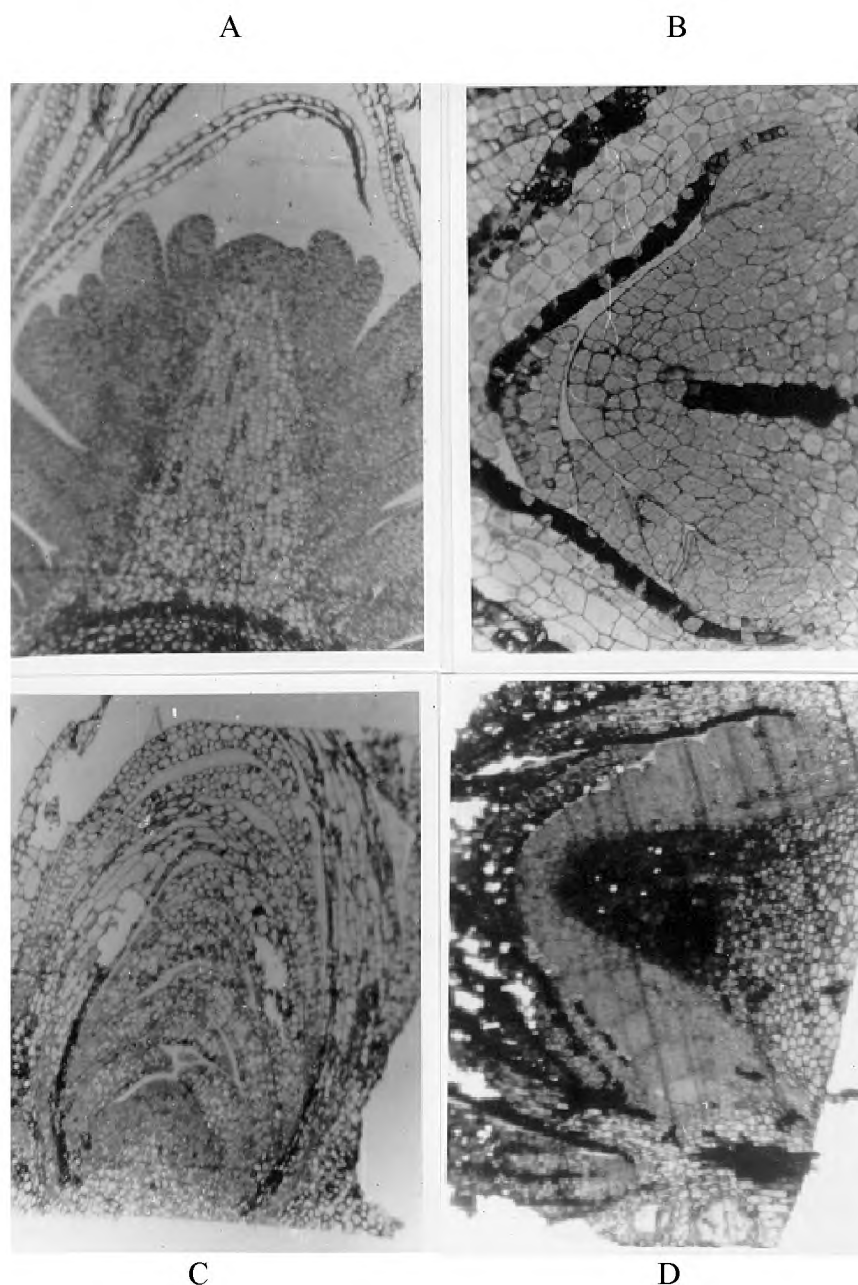


Рис. 3 Вегетативная почка *P. glauca* на разных этапах развития (2002 г.):
А – 16 III, В – 2 VI, В – 28 VII, Г – 8 IX (фото В. В. Тренина): А, В, С - х 90; D - х 200.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект 18-44-100002 p_a)

Список литературы

1. Аникиева В.А., Минина Е.Г. О жизнедеятельности конуса нарастания у древесных пород в связи с сексуализацией побегов // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 44. – № 7. – С. 907-915.
2. Артемов В.А. Морфогенез побегов Pinaceae (вступление в микрофенологию) // Научн. докл. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар. – 1976. – № 24. – С. 57.
3. Елагин И.Н. Характерные особенности развития древесных пород Нечерноземья // Сезонная ритмика феноиндикаторов природы Нечерноземья. – Москва. – 1980. – 309 с.
4. Калуцкий К.К., Крылов Г.В., Болотов Н.А. Опыт и перспективы интродукции

древесных растений в создании лесов будущего // Изв. вузов СССР. Лесной журнал. – 1981. – № 5. – 6-14.

5. Некрасов В.И. К определению положения интродуцентов в акклиматизационном процессе и их сравнительная оценка // Опыт интродукции древесных растений. – Москва. – 1975. – С. 16-79.

6. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – Москва. – 1952. – 392 с.

7. Скупченко В.Б. Морфофункциональная характеристика меристем почек ели, сосны, лиственницы и пихты в подзоне средней тайги Коми АССР // Биологические исследования на северо-востоке европейской части СССР. – Сыктывкар. – 1974. – С. 47-53.

8. Скупченко В.Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. – Ленинград. – 1985. – 80 с.

9. Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. – Москва. – 1982. – 101 с.

10. Owens J.N., Molder M., Longer H. Bud development in *Picea glauca*. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums // Can. J. Bot. – 1977. – № 21. – Pp. 228-245.

Статья поступила в редакцию 11.10.2019 г.

Kishchenko I.T., Trenin V.V. The morphogenesis of vegetative buds of *Picea* species (Pinaceae), introduced in the taiga zone (Karelia) // Bull. Of the State Nikita Botan. Gard. – 2020. – №136. – P. 42-48.

The observations were carried out in the Botanical garden of the Petrozavodsk state University, located in the taiga zone. Objects of research served 1 native and 5 introduced species: *Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb., *P. mariana* Britt., *P. glauca* (Mill.) Britt., *P. pungens* Engelm., *P. omorica* (Pane) Purk. The study of morphogenesis in vegetative buds was carried out axial shoots from the middle part of the crown since the beginning of the bud swelling until the cessation of laying primordial needles (May to September). The growing shoots are cut off after 2-3 days and were fixed in a mixture of alcohol and glycerin. For the start date of a stage, took the time when it was noted in not less than 30,0% of the buds. It is established that intrarenal development of vegetative organs from the native species *P. abies* was studied and introduced species of the genus *Picea* characterized by similar phases: rest, laying cover scales and laying primordial needles. Morphogenesis of vegetative buds of *P. abies* on the timing ahead of the development of the bud in the introduced species, which indicates a much greater insistence of the latter to temperature. The duration of the morphogenesis of the buds in all studied types varies slightly (days 131-137). However, the morphogenesis of vegetative buds of native species for 1-4 weeks ahead in terms of development of the buds in introduced species with a similarity of morphogenesis of the bud (*P. abies* and *P. glauca*), the value of the annual increment of the shoots is almost the same.

Key words: *conifers; vegetative buds; morphogenesis; introduction.*