
БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 581.522.5 : 582.475.2 : 581.14

МОРФОГЕНЕЗ И РОСТ ПОБЕГОВ *PICEA SCHRENKIANA* (PINACEAE) В СВЯЗИ С ВЫСОТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЗОНАЛЬНОСТЬЮ В ГОРАХ СЕВЕРНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

© 2024 г. В. Б. Скупченко^{1,*}

¹Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: vlastkvs16579@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.2024 г.

После доработки 08.07.2024 г.

Принята к публикации 02.08.2024 г.

Проведено сравнительное изучение морфогенеза апикальной меристемы побегов и их роста у деревьев ели Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.), произрастающих на различных высотах в горах Заилийского Алатау Северного Тянь-Шаня. Апикальная мерисистема ежегодно осуществляет формирование укороченного побега с кроющими чешуями новой почки и заложение меристатического зачатка удлиненного охвоенного побега. Перед каждым из этих двух этапов морфогенеза апекс осуществляет самостоятельный рост, связанный с формированием в периферической мерисистеме материнских групп клеток фитомеров кроющих чешуй почки и фитомеров хвои. Начало вычленения апексом примордиев кроющих чешуй новой почки у деревьев, произрастающих на высотах 1600, 2045 и 2600 м над ур. моря, происходит при накоплении суммы средней суточной положительной температуры воздуха, соответственно – 330, 275 и 185°C. Этап заложения меристатического зачатка охвоенного побега новой генерации деревьев, произрастающих на высотах 1600, 2045 и 2600 м, начинается при накоплении средней суточной температуры воздуха выше 5 °C, соответственно – 650, 527 и 210°C. При увеличении высоты места произрастания деревьев от 1600 до 2600 м у меристатических зачатков охвоенных побегов происходит уменьшение числа ярусов заложенных примордиев хвои от 12 до 7.5. Весной в период пролиферативного продольного роста меристатического зачатка стебля о темпе деления клеток его основной паренхимы можно судить по скорости удвоения его длины. У деревьев, произрастающих на высоте 1600 м при температуре 5°C, скорость роста стебля охвоенного побега составляет 0.0066 цикла удвоения его длины за сутки, а на высоте 2600 м эта величина в 6.3 раза больше. Согласно уравнениям линейной зависимости средней суточной скорости удвоения длины стебля от температуры, температура, при которой начинается деление клеток зачатков стебля, при увеличении высоты места произрастания деревьев от 1600 до 2600 м уменьшается от 4.62 до 2.82°C. Адаптация процесса деления меристатических клеток к низким температурам частично снижает тормозящее действие комплекса экологических факторов на морфогенез и рост побегов при увеличении высоты места произрастания *P. schrenkiana*.

Ключевые слова: *Picea schrenkiana*, вегетативный побег, апикальная мерисистема, адаптация к низким температурам, Заилийский Алатау, Северный Тянь-Шань

DOI: 10.31857/S0033994624040027, **EDN:** PRNVYP

Ель Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.) растет в Средней Азии, на горных склонах в основном по ущельям Большого Тянь-Шаня, поднимаясь до высот 3 000–3 200 м над ур. моря, при этом нижняя граница ее распространения колеблется в зависимости от условий произрастания. Деревья достигают высоты 30–50 м, отличаются очень компактной кипарисовидной кроной. Хвоя довольно

длинная — 18–30 мм, ширина — 1 мм. Ель Шренка играет важную средозащитную роль и подлежит всемерной охране [1–3].

В Заилийском Алатау Северного Тянь-Шаня леса произрастают в интервале высот от 1200 м до 2700 м над ур. моря. Ель Шренка является преобладающей лесной породой, занимающей основную часть площади горных лесов. В нижнем поясе

расположены яблоневые леса, выше — осиновые и еще выше, примерно с 1500 м, начинаются еловые леса, которые доходят до абсолютной высоты 2700 м. В Заилийском Алатау леса из ели Шренка занимают преимущественно склоны северных экспозиций и почти полностью отсутствуют на южных склонах [4].

В горах при увеличении высоты наблюдается значительное изменение параметров всех экологических факторов: снижаются температуры, увеличиваются влажность воздуха и количество атмосферных осадков, снижается атмосферное давление, возрастаёт интенсивность солнечного света, происходит обогащение спектра коротковолновым излучением и др. В соответствии с имеющимся у растений физиологическим диапазоном толерантности к факторам окружающей среды, на различных высотах формируется определенный состав растительных сообществ [5]. Важную роль в адаптации растений к изменяющимся условиям окружающей среды выполняет процесс побегообразования. Апикальные меристемы, расположенные в почках, осуществляют морфогенез новых структур побегов с последующим ростом путем увеличения числа клеток и их объема. По мнению И. Г. Серебрякова [6], различия в величине побегов в кроне ели, а стало быть, и сама форма кроны, в решающей степени детерминированы уже в состоянии почек. В изучении причин различного развития почек следует искать раскрытие законов сложения кроны древесных пород, в частности хвойных.

Морфогенез и рост годичного охвоенного побега *Picea schrenkiana*, *P. abies* и *P. excelsa* осуществляется апикальной меристемой в продолжение двух лет [7, 8]. В первый вегетационный период апекс осуществляет следующие этапы морфогенеза: 1А. Рост апикальной меристемы перед началом морфогенеза укороченного побега почки с кроющими чешуями; 1Б. Морфогенез и рост укороченного побега с кроющими чешуями почки новой генерации; 2А. Рост апикальной меристемы под покровами молодой почки перед началом морфогенеза меристематического зачатка охвоенного побега; 2Б. Морфогенез меристематического зачатка удлиненного охвоенного побега.

После зимнего покоя в меристематическом зачатке охвоенного побега, сформированном в предшествующий год и расположенным под покровами зрелой вегетативной почки, все клетки представ-

ляют собой инициали соответствующих тканей стебля и хвои.

Во второй вегетационный период осуществляются следующие этапы морфогенеза: 3А. Продольный меристематический рост зачатка охвоенного побега путем увеличения числа клеток за счет их деления; 3Б. Продольный рост побега путем увеличения объема клеток стебля и хвои; 4Р. Радиальный рост стебля побега, который осуществляется в результате формирования камбием новых слоев клеток вторичной флоэмы, вторичной ксилемы, феллогеном флоэмы и феллодермой перидермы.

Этап 3А начинается под покровами материнской почки при наступлении положительных температур. Он продолжается после раскрывания покровов материнской почки, до меристематического разрастания стебля в длину примерно на 40% от годичного прироста. Затем, во второй половине июня, наступает этап морфогенеза побега 3Б, на котором завершается процесс продольного роста стебля за счет увеличения объема клеток. На этапах 3А и 3Б осуществляется линейный тип роста стебля и листовых зачатков путем их равномерного удлинения [9]. К этому сроку завершается процесс заложения апексом структур укороченного побега молодой почки — этапы 1А и 1Б. Характерно, что сразу после вычленения из основания апекса меристематические зачатки фитомеров почки — кроющие чешуи и принадлежащие им стеблевые структуры, разрастаются и дифференцируются так же, как и расположенные ниже элементы стебля удлиненного охвоенного побега. Это подтверждает мнение о том, что кроющая чешуя почки представляет собой видоизмененное основание листа — листовую подушку. Листовые подушки плотно покрывают поверхность стебля охвоенного побега [9]. Это дает основание считать, что формируемая молодая почка в виде укороченного побега с недоразвитыми листьями — катофиллами представляет собой структурный элемент растущего удлиненного охвоенного побега.

Этап морфогенеза 4Р радиального роста стебля охвоенного побега осуществляется вторичными латеральными меристемами — камбием и феллогеном на протяжении второй половины вегетационного периода. Этап радиального роста стебля охвоенного побега в каждый следующий год его жизни протекает в продолжение всего вегетационного периода, создавая основу для формирования ствола и ветвей дерева.

Соматическое деление клетки осуществляется в результате сложных биохимических процессов пресинтетического, синтетического и премитотического периодов интерфазы митоза [10–13]. При этом происходит удвоение количества ДНК, увеличивается содержание РНК, структурных, энзиматических, двигательных белков [14]. В результате активизации процесса дыхания образуются строительные блоки — продукты неполного окисления сахаров, которые необходимы для синтеза разнообразных веществ [15]. Для осуществления деления меристематические клетки должны быть обеспечены продуктами фотосинтеза и достаточным количеством минеральных элементов — азота, фосфора, калия, магния, кальция и др. При объемном росте и дифференциации меристематические клетки должны быть обеспечены в большей мере продуктами фотосинтеза для построения углеводных оболочек и в меньшей мере, чем при митозе, минеральными элементами [16].

Температурный режим при увеличении высоты местности в горных условиях значительно изменяется и представляет собой один из доминирующих факторов, влияющих на деление, рост клеток и интенсивность процессов жизнедеятельности растений. Изучение влияния низких температур на деление и рост клеток меристем показало, что эти процессы замедляются многократно, однако их характер аналогичен тому, который наблюдается в условиях оптимальных температур [17–21]. В листьях арабидопсиса, кукурузы и подсолнечника при субоптимальных температурах продолжительность и скорость деления и роста клеток имеют сходный характер и линейно изменяются в соответствии со свободно изменяющейся температурой в полевых условиях и в камерах роста при постоянных температурах [22–24]. Митотическое деление клеток растений нарушается под влиянием широкой амплитуды колебания температуры, изменения суточного ритма освещения, в результате действия факторов, повреждающих митоз. Существует мнение, что регулирование температурой клеточного деления мало изучено [25].

В настоящей работе были поставлены задачи определить характер морфогенеза и роста побегов у деревьев ели Шренка, произрастающих в нижней, средней и верхней частях пояса ее естественного распространения в горах Заилийского Алатау Северного Тянь-Шаня; определить продолжительность периода этапов формирования апикальной меристемой структур укороченного

побега новой вегетативной почки и следующего за ним этапа формирования меристематического зародыша охвоенного побега новой генерации при увеличении высоты места произрастания деревьев; оценить температурную зависимость процесса роста делением клеток меристематических зародышей охвоенных побегов в связи с уменьшением уровня теплообеспеченности при увеличении высоты места произрастания деревьев. Дать характеристику гистогенеза тканей стебля охвоенного побега и оценить причины различия его роста в длину на разных высотных уровнях произрастания деревьев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Опытные экземпляры ели Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.) в возрасте 80–100 лет, обладающие активным семеношением, были подобраны на склонах северной экспозиции хребта Заилийского Алатау Северного Тянь-Шаня (бассейн реки Малая Алма-Атинка, 43° с.ш.) в естественных древостоях полнотой 0.5–0.8 на высотах 1600, 2045 и 2600 м над ур. моря, что соответствует нижней, средней и верхней частям пояса естественного распространения вида.

В Заилийском Алатау, на северном склоне на территории распространения еловых лесов, по многолетним данным средние месячные и средние минимальные температуры характеризуется изменением соответственно на 0.5° и 0.7° на 100 м высоты (понижение температуры с высотой). В теплое время года (июль) градиент средней месячной температуры воздуха в поясе от 800 м до 3000 м составляет 0.6–0.7°C на 100 м высоты [26]. Самым жарким месяцем в году в поясе до 2600 м является июль, самый холодный месяц — январь (табл. 1).

Зона естественного распространения ели Шренка характеризуется довольно высоким средним годовым количеством осадков — 839–904 мм. Наибольшее среднемесячное количество осадков выпадает в мае — 168–179 мм. В теплый период года максимум количества осадков приходится на конец весны и начало лета — апрель, май, июнь. В августе количество осадков снижается до 39–48 мм в месяц. Затем в октябре, ноябре наблюдается подъем количества выпадающих осадков. Минимальное количество осадков приходится на холодное время года, в январе оно составляет 19–31 мм. Снеговая линия летом в Заилийском Алатау располагается на высоте 3400–3500 м.

Таблица 1. Средние месячные температуры воздуха (°C) в Заилийском Алатау (бассейн р. Малая Алма-Атинка)
Table 1. Average monthly air temperatures (°C) in the Trans-Ili Alatau mountains (the basin of the Malaya Alma-Atinka river)

Год /Year							
1968				1969			
Месяц Month	Высота, м над ур. моря Elevation, m a.s.l.			Месяц Month	Высота, м над ур. моря Elevation, m a.s.l.		
	1600	2045	2600		1600	2045	2600
01	-4.08	-4.87	-7.77	01	-11.39	-11.66	
02	-5.78	-6.59	-9.38	02	-10.89	-11.16	-13.56
03	1.15	-0.47	-3.24	03	-0.49	-0.89	-13.24
04	3.24	2.02	-0.71	04	5.54	4.19	-2.91
05	9.46	7.70	4.60	05	9.65	8.03	1.39
06	14.27	12.10	8.58	06	13.66	11.64	5.00
07	16.57	14.40	10.79	07	16.27	14.10	8.14
08	15.46	13.57	10.18	08	13.85	12.23	10.45
09	9.83	9.01	6.40	09	9.13	8.18	9.29
10	3.12	2.44	-0.06	10	4.53	3.71	5.41
11	0.23	-0.85	-3.82	11	-0.09	-0.36	1.14
12	-5.57	-6.52	-8.89	12	-0.77	-1.59	-2.66
Средняя за год Average for the year	4.84	3.49	0.56	Средняя за год Average for the year	3.93	2.98	-4.51 0.34

Средние месячные и годовые температуры воздуха в период исследования (1968–1969 гг.) не значительно отличались от многолетних данных, 1968 г. был несколько теплее, а 1969 г. — холоднее по отношению к средним многолетним температурным показателям. В теплое время года отклонение температуры воздуха от многолетних показателей было незначительным.

Почвы ельников, расположенных на разной высоте над ур. моря, по содержанию в верхнем горизонте гидролизуемого азота довольно близки между собой и относятся к хорошо обеспеченных доступным азотом. Нижележащие горизонты содержат его меньше и могут быть отнесены только к среднеобеспеченным. По содержанию подвижного фосфора верхние горизонты почв низкогорных ельников относятся к среднеобеспеченным, а средние горизонты — к хорошо обеспеченным. Почвы ельников среднегорного и высокогорного поясов бедны подвижным фосфором. Наиболее богаты подвижным калием почвы средней части пояса еловых лесов. Почвы верхней части елового пояса относятся к категории хорошо обеспеченных

подвижным калием, а нижней части — к категории бедных. С увеличением высоты места произрастания еловых древостоев почва под ними заметно подкисляется: в нижней части елового пояса pH составляет 6.36, а в верхней — 5.40. По почвенному профилю во всех частях елового пояса pH почвы изменяется незначительно [27, 28].

Для анатомического исследования начиная от ранней весны до поздней осени, через промежутки времени в 1–2 недели, в каждый срок наблюдений в течение одного дня заготавливались побеги третьего порядка ветвления, содержащие вегетативные и репродуктивные почки. Отбор побегов проводился в верхней половине кроны деревьев, произраставших на высотах 1600 м, 2045 м, 2600 м над ур. моря. Параллельно проводились фенологические наблюдения.

Побеги фиксировали в 70%-ном этаноле. Срезы почек, стеблей и хвои толщиной 20–30 мкм получали на вибрационном микротоме без заливки в твердые среды, с использованием естественной структурной вязкости тканей [29]. В срезах гисто-

химически выявлялась ДНК реакцией Фельгена, и сумма ДНК + РНК реакцией с галоцианинхромовыми квасцами и контрольным извлечением РНК рибонуклеазой [30–32]. Микропрепараты изучались под микроскопом МБИ-3. Измерения объектов под микроскопом выполнялись при помощи окулярного микрометра. При расчете средней суточной скорости удвоения длины стебля и хвои ($I_{удв.}$) в период их меристематического роста путем деления клеток использована формула:

$$I_{удв.} = (\log_2 N_2 - \log_2 N_1) / P,$$

где: N_1 — длина органа в начале периода наблюдения; N_2 — длина органа в конце периода наблюдения; P — продолжительность периода наблюдения в сутках.

Процесс подбора проб побегов и морфометрические измерения микропрепараторов выполнялись с ошибкой репрезентативности не более 5% [33].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В начале вегетационного периода апикальная меристема побега ели Шренка располагается под кроющими чешуями в зрелой перезимовавшей вегетативной почке на стебле меристематического зачатка охвоенного побега (почка и зачаток побега сформированы апексом в предыдущем году). В этот период апекс, зачаток стебля и примордии хвои представляют собой единую взаимосвязанную систему готовых к пролиферативному росту меристематических клеток. Меристематический зачаток побега непосредственно связан при помощи прокамбиальных пучков только с центральным цилиндром укороченного стебля почки, несущего кроющие чешуи, и отделен сердцевинной диафрагмой от ее зрелых структур. Зачаток побега сложен меристематическими клетками, представляющими собой инициали тканей развивающегося охвоенного побега. Поэтому все заложенные меристематические примордии фитомеров хвои развиваются синхронно, как самостоятельные зоны роста в начале пролиферативно, путем деления клеток, а затем объемным ростом и дифференциацией в соответствующие зрелые ткани. В связи с этим морфогенез апикальной меристемы находится в прямой зависимости от уровня обеспеченности

сти продуктами питания и гормональным фоном расположенного под нею развивающегося меристематического зачатка охвоенного побега. Это обстоятельство обуславливает необходимость рассмотрения по срокам наблюдения роста и морфогенеза апикальной меристемы и формируемых ею меристематических структур параллельно с процессами роста и дифференциации развивающегося в ее основании зачатка охвоенного побега.

В первой декаде апреля (9 апреля 1968 г.) меристематические зачатки охвоенных побегов с апикальной меристемой в вегетативных почках в пределах всего пояса распространения ели сохраняют покоящееся зимнее состояние. У деревьев на высоте 1600 м над ур. моря при сумме положительных температур 51.3°C апикальная меристема побега имеет коническую форму с округлой терминальной частью (рис. 1, 1). Апикальные инициальные клетки и центральные материнские клетки крупные (20 × 23 мкм) с относительно рыхлыми, массивными ядрами (диаметром до 10 мкм) со слабо заметными ядрышками. Клетки однослойной протодермы по мере удаления от апикальных инициалей в направлении к основанию апекса приобретают антиклинальное удлинение (до 18–20 мкм) с более коротким тангенциальным диаметром (10–14 мкм). Они имеют плотные округлые ядра (диаметром до 8 мкм) с хорошо заметными ядрышками. Периферическая зона апикальной меристемы берет начало от зоны центральных материнских клеток и сложена в 3 слоя из относительно мелких клеток (диаметром около 14 мкм) с плотными ядрами. Она подстилается 2 слоями клеток инициалей прокамбия, следующих от центральных материнских клеток в цилиндр прокамбиальных пучков нижерасположенного стебля меристематического зачатка охвоенного побега. Осевая часть апекса сложена клетками сердцевинной меристемы, берущей начало от центральных материнских клеток. Ее осевые ряды клеток шириной около 20 мкм продолжаются в сердцевинную меристему зачатка стебля охвоенного побега. Ядра в них мелкие (до 7 мкм диаметром) правильной округлой формы, с мало заметными ядрышками. В апикальных инициалах, центральных материнских клетках, протодерме и в периферической меристеме ядра клеток относительно слабо окрашиваются реакцией Фельгена на наличие ДНК. В отличие

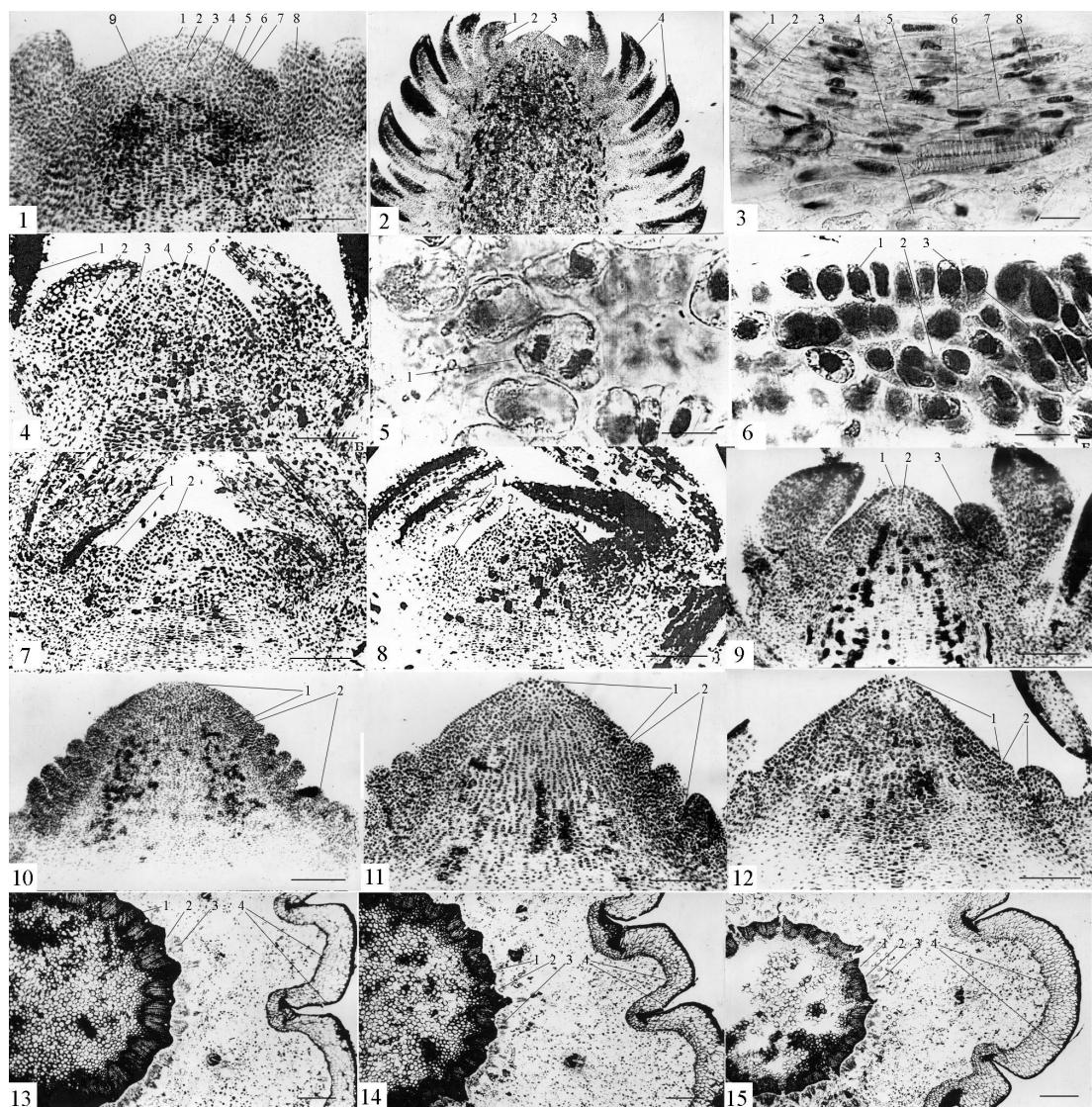


Рис. 1. Формирование апикальной меристемой структур вегетативного побега и их рост у *Picea schrenkiana* на различных высотах в горах Северного Тянь-Шаня. 1. Верхняя часть меристематического зачатка побега в покоящемся зимнем состоянии. 1600 м над ур. моря (н. у. м.): 1 – апикальные инициальные клетки; 2 – центральные материнские клетки; 3 – сердцевинная меристема апекса; 4 – клетки прокамбия; 5 – периферическая меристема; 6 – протодерма; 7 – сердцевинная меристема охвоеного зачатка побега; 8 – примордий хвои верхнего яруса зачатка охвоеного побега; 9 – характерные для зимнего состояния компактные ядра клеток сердцевинной меристемы. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 250 мкм. 2. Зачаток охвоеного побега в начале этапа продольного меристематического роста. 1600 м н. у. м.: 1 – примордий хвои верхнего яруса; 2 – прокамбий примордия хвои; 3 – апикальная меристема. Окраска галлюцианинхромовыми квасцами (ГХК). Масштабная линейка: 500 мкм. 3. Проводящие пучки центрального цилиндра и листового следа зачатка охвоеного побега в начале этапа продольного меристематического роста. 1600 м н. у. м.: 1 – первичная флоэма листового следа; 2 – прокамбий листового следа; 3 – трахеида первичной ксилемы листового следа; 4 – сердцевинная меристема стебля; 5 – метафаза митоза прокамбиальной клетки проводящего пучка центрального цилиндра стебля; 6 – трахеиды первичной ксилемы проводящего пучка центрального цилиндра стебля; 7 – прокамбий проводящего пучка центрального цилиндра стебля; 8 – первичная флоэма проводящего пучка центрального цилиндра стебля. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 25 мкм. 4. Апикальная меристема побега в начале этапа заложения фитомеров укороченного побега почки. 1600 м н. у. м.: 1 – основание хвои верхнего яруса охвоеного побега; 2 – кроющая чешуя первого яруса новой почки; 3 – клетки прокамбия; 4 – апикальные инициальные клетки; 5 – центральные материнские клетки; 6 – таниновые клетки сердцевинной меристемы. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 200 мкм. 5. Центральные материнские клетки апикальной меристемы побега в начале этапа заложения фитомеров укороченного побега почки. 1600 м над ур. моря: 1 – анафаза митоза центральной материнской клетки. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 25 мкм. 6. Основание апекса побега в начале этапа заложения фитомеров укороченного побега почки. 1600 м н. у. м.: 1 – протодерма; 2 – периферическая меристема; 3 – клетки прокамбия. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 25 мкм. 7. Терминальный апекс побега на этапе формирования почки. 1600 м н. у. м.: 1 – кроющие чешуи новой почки; 2 – апекс побега. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм.

8. Терминальный апекс побега на этапе формирования почки. 2045 м н. у. м.: 1 – кроющие чешуи новой почки; 2 – апекс побега. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм. 9. Апекс побега в начале этапа формирования почки. 2600 м н. у. м.: 1 – апикальные инициальные клетки; 2 – центральные материнские клетки; 3 – зародыш кроющей чешуи новой почки. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм. 10. Апекс побега на этапе заложения меристематического зародыша охвоенного побега. 1600 м н. у. м.: 1 – апекс побега; 2 – меристематический зародыш побега с примордиями хвои. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 500 мкм. 11. Апекс побега на этапе заложения меристематического зародыша охвоенного побега. 2045 м н. у. м.: 1 – апекс побега; 2 – меристематический зародыш побега с примордиями хвои. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм. 12. Апекс побега на этапе заложения меристематического зародыша охвоенного побега. 2600 м н. у. м.: 1 – апекс побега; 2 – мерistemатический зародыш побега с примордиями хвои. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм.

13. Поперечный срез стебля годичного прироста охвоенного побега в конце вегетационного периода. 1600 м н. у. м.: 1 – вторичная ксилема; 2 – камбимальная зона; 3 – вторичная флоэма; 4 – перицерма. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 500 мкм. 14. Поперечный срез стебля годичного прироста охвоенного побега в конце вегетационного периода. 2045 м н. у. м.: 1 – вторичная ксилема; 2 – камбимальная зона; 3 – вторичная флоэма; 4 – перицерма. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 500 мкм. 15. Поперечный срез стебля годичного прироста охвоенного побега в конце вегетационного периода. 2600 м н. у. м.: 1 – вторичная ксилема; 2 – камбимальная зона; 3 – вторичная флоэма; 4 – перицерма. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 500 мкм.

Fig. 1. Formation of vegetative shoot structures from the apical meristem and their growth in *Picea schrenkiana* at different elevations in the mountains of the Northern Tien Shan. 1. The upper part of meristematic shoot primordium in winter dormancy. 1600 m above sea level (a.s.l.): 1 – apical initial cells; 2 – central mother cells; 3 – apex ground meristem; 4 – procambium cells; 5 – peripheral meristem; 6 – protoderm; 7 – pith meristem of primordial shoot with needles; 8 – upper row primordial needles of the primordial shoot; 9 – compact cell nuclei of the pith meristem, common to winter. Feulgen stain. Scale bar – 250 μm . 2. The primordium shoot with primordium needles at the beginning of the stage of longitudinal meristem growth. 1600 m a.s.l.: 1 – primordial needles of the upper row; 2 – procambium of primordia needles; 3 – apical meristem. Gallocyanin-chrome alum (GCA) stain. Scale bar – 500 μm . 3. Vascular bundles of stele and leaf scar of the primordium shoot with needles at the beginning of the stage of longitudinal meristem growth. 1600 m a.s.l.: 1 – leaf gap primary phloem; 2 – leaf gap procambium; 3 – primary xylem tracheides of the leaf gap; 4 – pith meristem of the stem; 5 – metaphase of the procambial cell of mitosis in the vascular bundle of stem stele; 6 – primary xylem tracheides of the vascular bundle of the stem stele; 7 – procambium of the vascular bundle of the stem stele; 8 – primary phloem of the vascular bundle of the stem stele. Feulgen stain. Scale bar – 25 μm . 4. Shoot apical meristem at the stage of initiation of the shortened bud shoot. 1600 m a.s.l.: 1 – the base of the upper row needles of primordium shoot; 2 – cataphyll of a new bud; 3 – procambium cells; 4 – apical initial cells; 5 – central mother cells; 6 – tannin cells of the pith meristem. GCA stain. Scale bar – 200 μm . 5. Central mother cells of the apical shoot meristem at the beginning of the shortened bud shoot phytomer initiation. 1600 m a.s.l.: 1 – anaphase of mitosis of the central mother cell. Feulgen stain. Scale bar – 25 μm . 6. Base of the shoot apex at the beginning of the shortened bud shoot phytomer initiation. 1600 m a.s.l.: 1 – protoderm; 2 – peripheral meristem; 3 – procambium cells. GCA stain. Scale bar – 25 μm . 7. Shoot terminal apex at the stage of bud formation. 1600 m a.s.l.: 1 – cataphylls of a new bud; 2 – shoot apex. GCA stain. Scale bar – 250 μm . 8. Shoot terminal apex at the stage of bud formation. 2045 m a.s.l.: 1 – cataphylls of a new bud; 2 – shoot apex. GCA stain. Scale bar – 250 μm . 9. Shoot apex at the stage of bud initiation. 2600 m a.s.l.: 1 – apical initial cells; 2 – central mother cells; 3 – cataphyll primordium in a new bud. GCA stain. Scale bar – 250 μm . 10. Shoot apex at the stage of shoot initiation. 1600 m a.s.l.: 1 – shoot apex; 2 – meristematic primordial shoot with needle primordia. GCA stain. Scale bar – 500 μm . 11. Shoot apex at the stage of shoot initiation. 2045 m a.s.l.: 1 – shoot apex; 2 – meristematic primordial shoot with needle primordia. GCA stain. Scale bar – 250 μm . 12. Shoot apex at the stage of shoot initiation. 2600 m a.s.l.: 1 – shoot apex; 2 – meristematic primordial shoot with needle primordia. GCA stain. Scale bar – 250 μm . 13. Cross-section of an annual needle-bearing shoot at the end of the growing season. 1600 m a.s.l.: 1 – secondary xylem; 2 – cambial zone; 3 – secondary phloem; 4 – periderm. Feulgen stain. Scale bar – 500 μm . 14. Cross-section of an annual needle-bearing shoot at the end of the growing season. 2045 m a.s.l.: 1 – secondary xylem; 2 – cambial zone; 3 – secondary phloem; 4 – periderm. Feulgen stain. Scale bar – 500 μm . 15. Cross-section of an annual needle-bearing shoot at the end of the growing season. 2600 m a.s.l.: 1 – secondary xylem; 2 – the cambial zone; 3 – secondary phloem; 4 – periderm. Feulgen stain. Scale bar – 500 μm .

от этих тканей, ядра клеток сердцевинной меристемы имеют значительно более интенсивную окраску, что характерно для зимнего состояния апексов и зародышей побегов (рис. 1, 1, 9). Основание апекса окружено слабо развитыми листовыми примордиями, заложенными последними в прошедшем вегетационном периоде. Они сложены из четких слоев продольно удлиненных клеток с овальными ядрами. В ядрах имеются крупные ядра (диаметром до 3 мкм), что свидетельствует о повышенном уровне метаболизма. Аналогичную структуру имеют апексы побегов у деревьев на высотах 2045 м и 2600 м над ур. моря. На высотах 1600 м, 2045 м и 2600 м

у деревьев в почках меристематические зародышки охвоенных побегов имеют длину, соответственно 1.09, 1.59 и 1.50% от общего сезонного осевого прироста стебля побега.

К началу третьей декады апреля (23 апреля 1968 г.) у деревьев на высоте 1600 м над ур. моря при сумме положительных температур 119.3°C апикальная меристема еще не включилась в активный рост и сохраняет коническую форму. В то же время начались процессы пролиферативного роста у меристематического зародыша охвоенного побега, на котором расположен апекс. Примордии хвои осуществляют рост более активно по отношению к их стеблевой части.

В осевой части каждого примордия сформирован прокамбимальный пучок, имеющий повышенное содержание нуклеопротеидов, который связывает его с центральным цилиндром стебля. Нуклеопротеиды, в основном РНК, в наибольшей мере сконцентрированы в клетках меристемы мезофилла, в особенности на центральной стороне примордииев хвои. В центральном цилиндре прокамбимальных пучков стебля зачатков побегов наряду с ростом первичной флоэмы дифференцировались первые 2 слоя кольчатах трахеид первичной ксилемы. Наблюдается деление клеток инициального слоя камбия (рис. 1, 2, 3). Отдельные трахеиды сформировались и на центральной стороне прокамбимальных пучков зачатков хвои.

К началу мая (6 мая) на высоте 1600 м над ур. моря при сумме положительных температур воздуха 183°C началось активное деление клеток апекса (рис. 1, 4–6). В результате разрастания зон апикальных инициальных и центральных материнских клеток апекс приобрел удлиненную полуэллипсоидальную форму и увеличился по объему. Толщина периферической меристемы увеличилась до 4 слоев клеток. В ней сформировались цепочки удлиненных клеток прокамбия, следующих из центрального цилиндра к протодерме, что свидетельствует о процессе инициации материнских групп клеток фитомеров кроющих чешуй новой почки. Дифференцировались клетки инициалей прокамбия на внутреннем крае периферической меристемы. В сердцевинной меристеме в основании апекса увеличились в объеме таниновые клетки. Апекс приступил к этапу заложения новой почки и сформировал первые зачатки ее кроющих чешуй. Характерно, что после вычленения из апекса примордии кроющих чешуй сразу включаются в объемный рост клеток и дифференциацию. У меристематического зачатка охвоенного побега, который расположен в почке предыдущей генерации, над апексом сомкнулись разросшиеся прошлогодние листовые примордии верхнего яруса. Длина его стебля по отношению к началу вегетации увеличилась в 2.07 раза, а примордииев хвои — в 2.9 раза. У деревьев на высоте 2045 м над ур. моря при сумме положительных температур воздуха 193.2°C также, но в меньшей мере, чем на уровне 1600 м, над апексом разрослись прошлогодние листовые примордии верхнего яруса зачатка меристематического побега, приступившего к весеннему внутрипочечному росту. В результате разрастания зон апикальных инициальных и центральных материнских клеток апекс также приобрел полуэллипсоидальную форму. Митозы обнаруживаются в тканях верхушки апекса, протодерме, периферической меристеме, а также в первых бугорках кроющих чешуй почки новой генерации. Зачаток охвоенного побега, несущий апекс, за период 27 дней вырос по длине в 1.12 раза, зачатки хвои — в 1.33 раза. У деревьев в средней и верхней частях елового пояса к 6 мая в апексе побегов еще не произошло изменений относительно зимнего состояния. Апексы имеют правильную коническую форму.

В середине мая (18 мая) проявились морфологические различия апикальной меристемы побегов в почках деревьев, произрастающих на различных высотах в поясе естественного распространения ели Шренка. На высоте 1600 м над ур. моря сумма положительных температур воздуха составила 287.2°C. Во всех зонах апекса происходит митотическое деление, включая центральные материнские клетки (рис. 1, 4–6). В результате разрастания зон апикальных инициальных и центральных материнских клеток апекс приобрел удлиненную полуэллипсоидальную форму и увеличился по объему. Толщина периферической меристемы

увеличилась до 4 слоев клеток. В ней сформировались цепочки удлиненных клеток прокамбия, следующих из центрального цилиндра к протодерме, что свидетельствует о процессе инициации материнских групп клеток фитомеров кроющих чешуй новой почки. Дифференцировались клетки инициалей прокамбия на внутреннем крае периферической меристемы. В сердцевинной меристеме в основании апекса увеличились в объеме таниновые клетки. Апекс приступил к этапу заложения новой почки и сформировал первые зачатки ее кроющих чешуй. Характерно, что после вычленения из апекса примордии кроющих чешуй сразу включаются в объемный рост клеток и дифференциацию. У меристематического зачатка охвоенного побега, который расположен в почке предыдущей генерации, над апексом сомкнулись разросшиеся прошлогодние листовые примордии верхнего яруса. Длина его стебля по отношению к началу вегетации увеличилась в 2.07 раза, а примордииев хвои — в 2.9 раза. У деревьев на высоте 2045 м над ур. моря при сумме положительных температур воздуха 193.2°C также, но в меньшей мере, чем на уровне 1600 м, над апексом разрослись прошлогодние листовые примордии верхнего яруса зачатка меристематического побега, приступившего к весеннему внутрипочечному росту. В результате разрастания зон апикальных инициальных и центральных материнских клеток апекс также приобрел полуэллипсоидальную форму. Митозы обнаруживаются в тканях верхушки апекса, протодерме, периферической меристеме, а также в первых бугорках кроющих чешуй почки новой генерации. Зачаток охвоенного побега, несущий апекс, по отношению к началу вегетации увеличился в длину в 1.87 раза, а примордии хвои — в 2.24 раза. В почках деревьев в верхней части елового пояса, где сумма положительных температур воздуха составила лишь 72.8°C, в апексе не отмечено морфологических изменений относительно зимнего состояния. Так же, как и зимой, в клетках сердцевинной меристемы ядра остаются мелкими и более плотными, чем в остальных тканях (аналогичные показанным на рис. 1, 1, 9). Ядрышки слабо различимы на светомикроскопическом уровне. Такое состояние апекса свидетельствует о его относительном физиологическом покое. Ме-

Таблица 2. Сравнительная характеристика меристематических зачатков в вегетативных почках *Picea schrenkiana* на разных высотах в горах Заилийского Алатау (Северный Тянь-Шань) в первой половине вегетационного периода 1968 г.
Table 2. Comparative characteristics of meristematic rudiments in vegetative buds of *Picea schrenkiana* at different heights in the mountains of the Trans-Ili Alatau (Northern Tien Shan) in the first half of the growing season of 1968

Показатель Indicator	Высота, м над ур. моря Elevation, m a.s.l.	9 апреля April 9	6 мая May 6	18 мая May 18	3 июня June 3	18 июня June 18	3 июля July 3
Высота апекса, мм Apex height, mm	1600 2045 2600	0.17 ± 0.008 0.16 ± 0.007 0.14 ± 0.005	0.20 ± 0.01 0.18 ± 0.009 0.17 ± 0.007	0.25 ± 0.01 0.23 ± 0.01 0.19 ± 0.009	0.30 ± 0.01 0.28 ± 0.01 0.22 ± 0.1	0.40 ± 0.02 0.33 ± 0.01 0.29 ± 0.01	0.36 ± 0.02 0.31 ± 0.01 0.33 ± 0.01
Длина зрелого побега, мм / Длина зачатка побега, мм Length of mature shoot, mm / Length of primordial shoot, mm	1600 2045 2600	2.33 ± 0.11 1.88 ± 0.08 1.46 ± 0.07	2.64 ± 0.10 2.33 ± 0.10 1.46	4.83 ± 0.25 3.51 ± 0.17 1.51 ± 0.07	15 ± 0.41 9.3 ± 0.35 2.63 ± 0.13	82.51 ± 2.84 45.17 ± 2.77 6.5 ± 0.19	214.57 ± 11.03 /0.58 ± 0.03 118.52 ± 6.14 /0.43 ± 0.02 27.49 ± 1.38 /0.33 ± 0.01
Длина листовых зачатков, мм Length of primordial leaf, mm	1600 2045 2600	0.61 ± 0.02 0.63 ± 0.02 —	0.81 ± 0.03 0.87 ± 0.03 0.56 ± 0.021	1.63 ± 0.07 1.45 ± 0.07 0.63 ± 0.019	5.88 ± 0.19 4.51 ± 0.19 1.01 ± 0.023	18.1 ± 0.83 16.7 ± 0.071 2.175 ± 0.081	— — 14.1 ± 0.63
Число слоев кроющих чешуй новой почки Number of primordial cataphyll layers	1600 2045 2600	— — —	— — —	— — —	3.0 ± 0.1 1.5 ± 0.1 —	7.5 ± 0.4 5.5 ± 0.3 1.5 ± 0.1	7.5 ± 0.3 6.5 ± 0.3 3.5 ± 0.2
Число ярусов листовых зачатков Number of primordial leaf rows	1600 2045	— —	— —	— —	— —	— —	2.5 ± 0.1 2.0 ± 0.1
Сумма положительных температур, °C Positive accumulated temperature, °C	1600 2045 2600	51.3 14.6 0	182.5 108.7 25	287.2 193.2 72.8	465 340.6 168.3	668 512.1 288	894 705.5 428.1
Сумма температур выше 5 °C Accumulated effective temperature > 5 °C	1600 2045 2600	0 0 0	74.9 27.3 0	179.5 111.7 0	357.3 259.2 98	560.3 430.7 209.4	786.2 624.1 249.5

ристематический зачаток охвоенного побега, несущий апекс, не обнаруживает значительного прироста по отношению к началу вегетации.

К началу июня (3 июня) в нижней части елового пояса сумма положительных температур воздуха составила 465 °C. В результате усиленного роста тканей основания апекса побегов деревьев, произрастающих в этом поясе, приобрел правильную коническую форму.

Терминальный апекс находится на этапе формирования почки и заложил 3–4 яруса кроющих чешуй (рис. 1, 7). Удлиненный охвоенный побег, на верхушке которого расположен апекс, по отношению к ранневесеннему состоянию (9 апреля) вырос по длине в 4.23 раза, а примордии хвои — в 8.64 раза. Материнская зрелая почка прежней генерации, в которой находится зачаток охвоенного побега с меристематическим апексом, находится в состоянии

Таблица 3. Сравнительная характеристика меристематических зачатков в вегетативных почках *Picea schrenkiana* на разных высотах в горах Заилийского Алатау (Северный Тянь-Шань) во второй половине вегетационного периода 1968 г.

Table 3. Comparative characteristics of meristematic primordia in vegetative buds of *Picea schrenkiana* from provenances at different elevations in the mountains of the Trans-Ili Alatau (Northern Tien Shan) in the second half of the growing season of 1968

Показатель Indicator	Высота, м над ур. моря Elevation, m a.s.l.	18 июля July 18	3 августа August 3	18 августа August 18	3 сентября September 3	9 октября October 9
Высота апекса, мм Apex height, mm	1600	0.29 ± 0.02	0.25 ± 0.011	0.23 ± 0.01	0.20 ± 0.01	0.18 ± 0.01
	2045	0.25 ± 0.01	0.26 ± 0.01	0.24 ± 0.01	0.22 ± 0.01	0.17 ± 0.01
	2600	0.44 ± 0.02	0.29 ± 0.01	0.23 ± 0.01	0.21 ± 0.01	0.15 ± 0.01
Длина зачатка побега, мм Length of primordial shoot, mm	1600	1.06 ± 0.04	1.90 ± 0.1	1.92 ± 0.08	2.18 ± 0.1	2.30 ± 0.011
	2045	0.64 ± 0.03	1.49 ± 0.06	1.53 ± 0.075	1.65 ± 0.081	1.79 ± 0.07
Длина зрелого побега, мм / Длина зачатка побега, мм Length of mature shoot, mm / Length of primordial shoot, mm	2600	97.54 ± 4.73 / 0.44 ± 0.02	0.84 ± 0.04	1.31 ± 0.04	1.37 ± 0.06	1.44 ± 0.7
Число ярусов листовых зачатков Number of primordial leaf rows	1600	5.0 ± 0.2	7.0 ± 0.4	10.5 ± 0.4	11.5 ± 0.6	12.0 ± 0.7
	2045	3.5 ± 0.18	6.0 ± 0.3	8.5 ± 0.3	10.0 ± 0.5	9.5 ± 0.4
	2600	1.0 ± 0.1	4.0 ± 0.2	7.0 ± 0.4	8.0 ± 0.4	7.5 ± 0.4
Сумма положительных температур, °C Positive accumulated temperature, °C	1600	1134	1387.3	1616.7	1805	2115.4
	2045	913.7	1135.3	1336.2	1505.5	1778.3
	2600	582.8	748.9	898.7	1021.9	1227.2
Сумма температур выше 5 °C Accumulated effective temperature > 5 °C	1600	1026	1279.7	1509	1697.2	2032.5
	2045	823.3	1053.9	1254.8	1424.1	1709.3
	2600	555.6	670.4	820.1	843.3	1090.7

окончания фазы набухания. На высоте 2045 м над ур. моря к началу июня сумма положительных температур воздуха составила 340.6°C. У деревьев, произрастающих здесь, терминальный апекс также приобрел коническую форму, но сформировал лишь 1–2 яруса кроющих чешуй почки новой генерации (рис. 1, 8). Обнаружилось отставание роста и морфогенеза зачатков побегов в почках деревьев по сравнению с нижней частью елового пояса. На высоте 2600 м над ур. моря к началу июня

сумма положительных температур воздуха составила лишь 168.3°C, обнаружились первые признаки роста апексов (рис. 1, 9). В результате разрастания зон апикальных инициалей и центральных материнских клеток верхушка апекса побегов у деревьев, произрастающих на этой высоте, приобрела округлую форму. В базальной части апекса началось вычленение первого яруса примордиев кроющих чешуй, что можно рассматривать как начало процесса формирования укороченного побега почки.

Начались процессы внутрипочечного роста меристематического зачатка охвоенного побега, длина стебля которого увеличилась лишь в 1.80 раза, а примордиев хвои — в 1.63 раза по отношению к их ранневесеннему состоянию.

К середине июня (18 июня) в нижней и средней частях елового пояса у деревьев произошло распускание вегетативных почек прежней генерации и продолжался вне почек пролиферативный рост молодых охвоенных побегов текущего сезонного прироста. На высоте 1600 м над ур. моря сумма положительных температур воздуха составила 668°C. Здесь на растущих удлинивших молодых охвоенных побегах апекс продолжал формировать структуры укороченного побега почек, число ярусов кроющих чешуй которых достигло 7.5. Апекс вырос до наибольшей величины (высота 0.40 мм) за вегетационный период (табл. 2). Несущий почку новой генерации охвоянный молодой побег по отношению к началу вегетационного периода вырос в длину в 35.41 раза, а хвоя — в 29.67 раза. При этом стебель достиг длины 82.5 мм, а хвоя — 18.1 мм, что составляет соответственно 38.45 и 100% от общего сезонного прироста. В середине июня на высоте 2045 м над ур. моря сумма положительных температур воздуха составила 512.1 °C. По сравнению с деревьями нижней части елового пояса, здесь обнаружилось отставание в темпе роста апекса и его органогенеза. Апекс имеет высоту 0.33 мм. Он заложил широкий укороченный стебель и лишь 5.5 ярусов кроющих чешуй почки новой генерации. Длина стебля молодого охвоенного побега по отношению к началу вегетации увеличилась в 29.35 раз, а хвои в 26.51 раз. При этом стебель достиг длины 55.17 мм, а хвоя — 16.7 мм, что составляет соответственно 46.5 и 100% от общего сезонного прироста. В верхней части елового пояса к середине июня накопилась сумма положительных температур воздуха, составляющая лишь 288°C, что соответствует 43% от соответствующей величины в нижней части елового пояса. В этих условиях произошло только набухание вегетативных почек прежней генерации. Продолжался рост структур апексов, достигших высоты 0.29 мм, и они приступили к вычленению примордиев кроющих чешуй (1.5 слоя) и стеблевых структур укороченного побега почек новой генерации. Длина стебля меристематического зачатка охвоенного побега по отношению к началу ве-

гетации увеличилась в 4.26 раз, а примордиев хвои — в 3.73 раз. При этом стебель достиг длины 6.26 мм, а примордии хвои — 2.175 мм, что составляет соответственно 6.41 и 15.42% от их общего сезонного прироста.

Начало заложения первого слоя кроющих чешуй почки новой генерации у деревьев верхней части елового пояса относится к 4–6 июня. Отставание от деревьев нижней части елового пояса составляет 13–15 дней, а от деревьев среднего части — 8–10 дней. При этом начало процессов вычленения примордиев кроющих чешуй новой почки у деревьев, произрастающих на высотах 1600 м, 2045 м и 2600 м над ур. моря происходит при накоплении суммы положительных температур воздуха соответственно порядка 330, 275 и 185°C.

Во второй половине июня на высотах 1600 м и 2045 м над ур. моря молодые охвоенные побеги закончили осевой рост и в них завершилась дифференциация большинства тканей. В этот период у деревьев, произрастающих на высоте 2600 м над ур. моря, произошло раскрывание вегетативных почек, и побеги выросли в длину на 1/3 сезона прироста. Гистогенез побегов деревьев в верхней части елового пояса имеет сходный характер с таковым у деревьев, растущих на высоте 2045 м и 1600 м над ур. моря. Наиболее значительный темп осевого прироста побегов на высоте 2600 м над уровнем моря наблюдался в первой половине июля, когда они и достигли своей полной длины.

К началу июля (3 июля) на высотах 1600 м и 2045 м над ур. моря сумма положительных температур воздуха составила соответственно 894 и 705.5°C. Завершился продольный рост молодых охвоенных побегов. Их терминальный апекс сформировал полный набор кроющих чешуй почки новой генерации. После чего он приступил к росту своего объема, который достиг максимальной сезонной величины. На обеих высотах апекс начал вычленение структур меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации — примордиев хвои и стеблевых, число ярусов которых достигло соответственно 2.5 и 2.0. Процесс вычленения листовых примордиев осуществляется путем пролиферации клеток протодермы, периферической меристемы и прокамбиальных пучков листовых следов. Наряду с этим формируется стеблевая часть ли-

стовых примордиев за счет роста периферической меристемы, а также увеличения диаметра сердцевинной меристемы. Появляющиеся примордии хвои осуществляют пролиферативный рост, в отличие от примордиев кроющих чешуй почки, клетки которых сразу после вычленения из апекса включаются в объемный рост и дифференциацию. Зачатки охвоенных побегов имеют заметно большую длину стебля (в 1.32–1.38 раза) в нижней части елового пояса, чем в его середине. При этом на обеих высотах началось уменьшение высоты апексов.

На высоте 2600 м над ур. моря к 3 июля сумма положительных температур воздуха составила 428.1°C. На молодых охвоенных побегах терминальный апекс сформировал по 3–4 яруса кроющих чешуй почки. Апекс побегов приобрел более остроконическую форму (угол с осью апекса порядка 35–40°), в отличие от тупоконической у побегов в средней и нижней частях елового пояса. Остроконическая форма апекса в верхней части елового пояса формируется в результате слабого роста объема сердцевинной меристемы. В сравнении с почками деревьев из нижней и средней части елового пояса, у которых сердцевинная меристема сложена клетками, приплюснутыми по оси апекса, на высоте 2600 м над ур. моря, эти клетки почти квадратного сечения, а некоторая часть из них даже удлинена вдоль оси апекса. Это является следствием слабой активности деления клеток сердцевинной меристемы перегородками, поперечными оси апекса. Также характерно, что клетки зоны периферической меристемы имеют периклинальное удлинение в направлении к верхушке апекса, слабее развита зона центральных материнских клеток. Кроющие чешуи почек покрыты значительно более плотным слоем трихом, которые содержатся также на чешуях внутренних слоев, в то время как у деревьев, произрастающих на 1600 м и 2045 м над ур. моря, трихомы формируются только на чешуях поверхностных слоев. Возможно, что усиление развития покрова из трихом кроющих чешуй почек представляет собой адаптационную реакцию к суровым условиям окружающей среды верхней границы распространения ели Шренка в горах.

У деревьев, произрастающих на высоте 2600 м над ур. моря, в течение первой половины июля завершился этап заложения почки.

К середине июля (18 июля) апекс побегов достиг максимальной сезонной величины, в его основании заложился 1 ярус примордиев хвои зачатка побега новой генерации. Клетки сердцевинной меристемы вытянулись поперек оси апекса при относительно небольшом изменении размеров клеток остальных меристатических тканей.

Процесс заложения апексом структур новой почки — ее кроющих чешуй и укороченного стебля происходит в продолжение роста меристатического зачатка охвоенного побега в период от начала сезона вегетации до завершения продольного роста его стебля. При этом рост всех структур стебля и хвои зачатка побега под покровами материнской почки предыдущей генерации и в начале периода после распускания почки осуществляется преимущественно пролиферативно путем деления клеток, до достижения длины 30–40% от общего сезонного прироста стебля. В последующем удлинение молодого стебля обеспечивается главным образом путем объемного роста клеток основной паренхимы с последующей их дифференциацией. В дальнейшем зоны пролиферации клеток стебля продолжают функционирование только в латеральной меристеме — камбии центрального цилиндра и листовых следов, продуцирующем вторичные флоэму и ксилему, а также в феллогене, формирующем перидерму.

К середине июля во всем еловом поясе в молодых почках начался процесс заложения меристатических зачатков охвоенных побегов новой генерации (рис. 1, 10–12). Наибольшее отставание по срокам начала этого этапа органогенеза у вегетативных апексов побегов обнаруживается у деревьев на высоте 2600 м. По сравнению с высотой 1600 м над ур. моря, оно составляет 20–22 дня; на высоте 2045 м отставание существенно меньше — всего 5–7 дней.

В Гималаях на высоте 2500 над ур. моря у *Picea smithiana* период удлинения побега продолжается от марта до середины июня. Период образования катафиллов — середина мая — начало августа. Период развития листовых примордиев — середина июля — середина ноября [34].

В середине июля (18 июля) у деревьев ели Шренка на разных высотах наблюдается значительное различие по степени созревания тканей

стеблей побегов. В стеблях побегов деревьев на высотах 1600 м и 2045 м над ур. моря произошла полная дифференциация клеток сердцевины. При этом, наряду со склероидами, лигнифицируется оболочка также и обычных тонкостенных паренхимных клеток. На обеих высотах в стебле охвоенного побега ксилема проводящих пучков центрального цилиндра образовала сплошное кольцо. Флоэма центрального цилиндра остается сложенной в виде отдельных тяжей, но также имеет тенденцию тангенциального роста. В проводящих пучках центрального цилиндра обнаруживается существенное преобладание в развитии ксилемы над флоэмой. В то же время в листовых следах в толще коровой паренхимы наблюдается меньшее различие по площади сечения ксилемы и флоэмы. На обеих указанных высотах к середине июля началась деятельность феллогена, который сформировал 1–2 слоя зрелых клеток пробки под паренхимой листовых подушек и гиподермой в местах их примыкания. Оболочка клеток пробки и паренхимы листовых подушек сильнее суберинизируется на высоте 1600 м над ур. моря, чем на высоте 2045 м. В нижней части елового пояса выявляется также наибольшая степень лигнификации оболочек клеток гиподермы и эпидермы.

Этап заложения меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации на высотах 1600, 2045 и 2600 м над ур. моря начинается при накоплении суммы средних суточных температур воздуха выше 5°C соответственно 650, 527 и 210°C. Таким образом, обнаруживается весьма существенная термическая адаптация процессов заложения апексами почек структур побегов новой генерации по мере увеличения высоты произрастания деревьев.

В процессе заложения новых ярусов листовых бугорков в тех из них, которые вычленились из апекса ранее, обнаруживаются признаки небольшого роста путем клеточных делений. При этом в осевой части примордиев дифференцируется прокамбимальный пучок, который объединяется с прокамбимальной системой стебля. В дальнейшем до конца вегетационного периода наблюдается устойчивая тенденция уменьшения размеров апекса побегов.

К началу августа (3 августа) на высотах 1600 и 2045 м над ур. моря температура заложения листовых зачатков снижается, в результате чего каждый последующий их ярус закладывается при более значительном, чем ранее, пролифе-

ративном разрастании примордиев предыдущих ярусов. Разрастание примордиев хвои приводит к изменению общей конфигурации зачатков побегов, которые принимают полуэллипсоидальную форму, с четко выделяющимся тупоконическим апексом. В отличие от мест произрастания ели Шренка на высотах 1600 и 2045 м, на высоте 2600 м над ур. моря зачатки ее побегов в почках к началу августа имеют заметно меньшее число ярусов (4 яруса) листовых примордиев. Последние имеют незначительный рост, поэтому общий контур зачатков побегов сохраняет коносовидную форму (угол с осью порядка 50°). При этом наблюдается обособление зон апикальных инициалей и центральных материнских клеток, которые образуют полусферический бугорок на верхушке апекса. В течение первой половины августа во всем еловом поясе продолжается заложение примордиев хвои на зачатках побегов. Наибольший темп их заложения сохраняется на высоте 2600 м над ур. моря.

К началу сентября (3 сентября) завершается заложение примордиев хвои в вегетативных почках деревьев во всем поясе естественного распространения ели Шренка. Наряду с этим во второй половине августа продолжается пролиферативный рост заложенных ранее листовых зачатков. В течение сентября и октября происходит незначительное увеличение размеров листовых примордиев в меристематических зачатках охвоенных побегов в почках деревьев во всем еловом поясе. На высоте 1600 м над ур. моря наблюдается наибольшая степень разрастания листовых примордиев, они формируются более заостренными и сильнее изогнутыми к верхушке зачатка побега. Примордии сложены из продольно удлиненных меристематических клеток с коэффициентом прозенхимности 2–3. Разрастание листовых примордиев в нижней и средней частях елового пояса сопровождается незначительным изменением объема стеблевой части зачатков охвоенных побегов, ввиду чего боковая поверхность последних приобретает форму близкую к остроконечному усеченному конусу. На высоте 2600 м над ур. моря зачатки охвоенных побегов в почках имеют полуэллипсоидальную форму, поскольку в них в меньшей степени, чем на высотах 1600 м и 2045 м, разрастаются листовые примордии верхних ярусов. Апекс меристематических зачатков охвоенных побегов на всех высотах елового пояса приобре-

тает правильную тупоконическую форму и минимальную сезонную величину.

У деревьев, произрастающих на высоте 1600 м над ур. моря, за вегетационный период закладываются самые крупные зачатки охвощенных побегов с наибольшим числом ярусов листовых примордиев (12). Зачатки побегов у деревьев, произрастающих на высоте 2600 м над ур. моря, в общей сложности имеют минимальные общие размеры и число ярусов листовых примордиев (7.5). Во всем словом пояссе в терминальных почках концевых побегов ветвей в верхней части кроны деревьев число спиралей листовых зачатков побегов новой генерации изменяется в пределах от 8 + 13 до 13 + 21 контактных парастих. В последующем до наступления устойчивой отрицательной зимней температуры в зачатках охвощенных побегов вегетативных почек деревьев в пределах всего елового пояса не наблюдается морфологических изменений. В таком состоянии они зимуют.

За вегетационный период в проводящем цилиндре стебля годичного побега деревьев, произрастающих в нижней части елового пояса формируется в два раза больше слоев трахеид вторичной ксилемы в радиальном направлении (23 ± 1), чем у деревьев, произрастающих в верхней его части (11.0 ± 0.6) (рис. 1, 13, 14, 15). Общая толщина ксилемы в проводящем цилиндре стебля изменяется у побегов от нижней к верхней части елового пояса в виде такой последовательности: 0.410 ± 0.019 мм, 0.312 ± 0.015 мм и 0.203 ± 0.010 мм. Парциальный объем проводящего цилиндра ксилемы по отношению к общему объему тканей стебля годичных побегов по мере увеличения высоты от 1600 м до 2045 м и 2600 м над ур. моря уменьшается в последовательности: 41 ± 2 , 38 ± 1 , $30 \pm 1\%$. На высотах 1600 и 2045 м над ур. моря за вегетационный период в центральном цилиндре стебля побегов происходит полное смыкание ксилемы проводящих пучков. На высоте 2600 м ксилема проводящих пучков не смыкается в общее кольцо и имеет меньшую среднюю ширину в тангенциальном направлении. В поздней части годичного слоя ксилемы в побегах на высотах 2045 м и особенно — 1600 м над ур. моря в каждом проводящем пучке образуется по 1–2 осевых смоляных канала сечением 0.04–0.05 мм. У деревьев, произрастающих на высоте 2600 м над ур. моря, в ксилеме побегов смоляные каналы не обнаружены. С увеличением высоты места

произрастания происходит уменьшение степени суберинизации слоев пробки. Аналогично изменяется и степень лигнификации тонкостенных клеток сердцевинной паренхимы.

Основная паренхима представляет собой важную ткань, которая обеспечивает в весенний период продольный осевой рост меристематических зачатков стебля и хвои под покровами кроющих чешуй материнской почки и их рост после раскрытия почки. В этот период ее инициальные клетки осуществляют продольный меристематический рост путем деления клеточными пластинками, ориентированными строго поперек продольной оси стебля и хвои. Благодаря этому формируются колонки дочерних клеток, расположенных строго параллельно продольной оси органа, которые создают механический вектор его продольного роста. У *Picea abies* установлено, что продольный рост стебля в основном осуществляется путем клеточных делений основной паренхимы, начиная от ранней весны под покровами почки и после ее распускания до достижения порядка 39% от полной длины годичного прироста побега [35]. Установлено также, что скорость роста корней растений при разных температурах достаточно точно соответствует скорости митотического цикла [19]. Это обстоятельство дает основание оценить скорость клеточных делений стебля и хвои ели Шренка в начале вегетационного периода в разных условиях произрастания в горах на основе анализа скорости удвоения длины этих органов.

Пролиферативный весенний рост меристематических зачатков охвощенных побегов под покровами кроющих чешуй в почках и в начальный период после их распускания проявляет значительную адаптацию к низким температурам при увеличении высоты произрастания ели Шренка от 1600 м до 2600 м над ур. моря (рис. 2, 1–6). При температуре 9°C средняя суточная скорость удвоения осевого роста стебля охвощенного побега в интервале высот 1600, 2045 и 2600 м возрастает и составляет соответственно 0.0766, 0.0955 и 0.118. При данной температуре, на высоте 2600 м скорость деления клеток в 1.541 раз выше, чем на высоте 1600 м. При температуре 5°C средняя суточная скорость удвоения осевого роста стебля охвощенного побега в интервале высот 1600 м, 2045 м и 2600 м увеличивается в еще большей мере и составляет, соответственно 0.0066, 0.0271, 0.0416. Различие в скорости при температуре 5°C на высоте 1600 м и 2600 м составля-

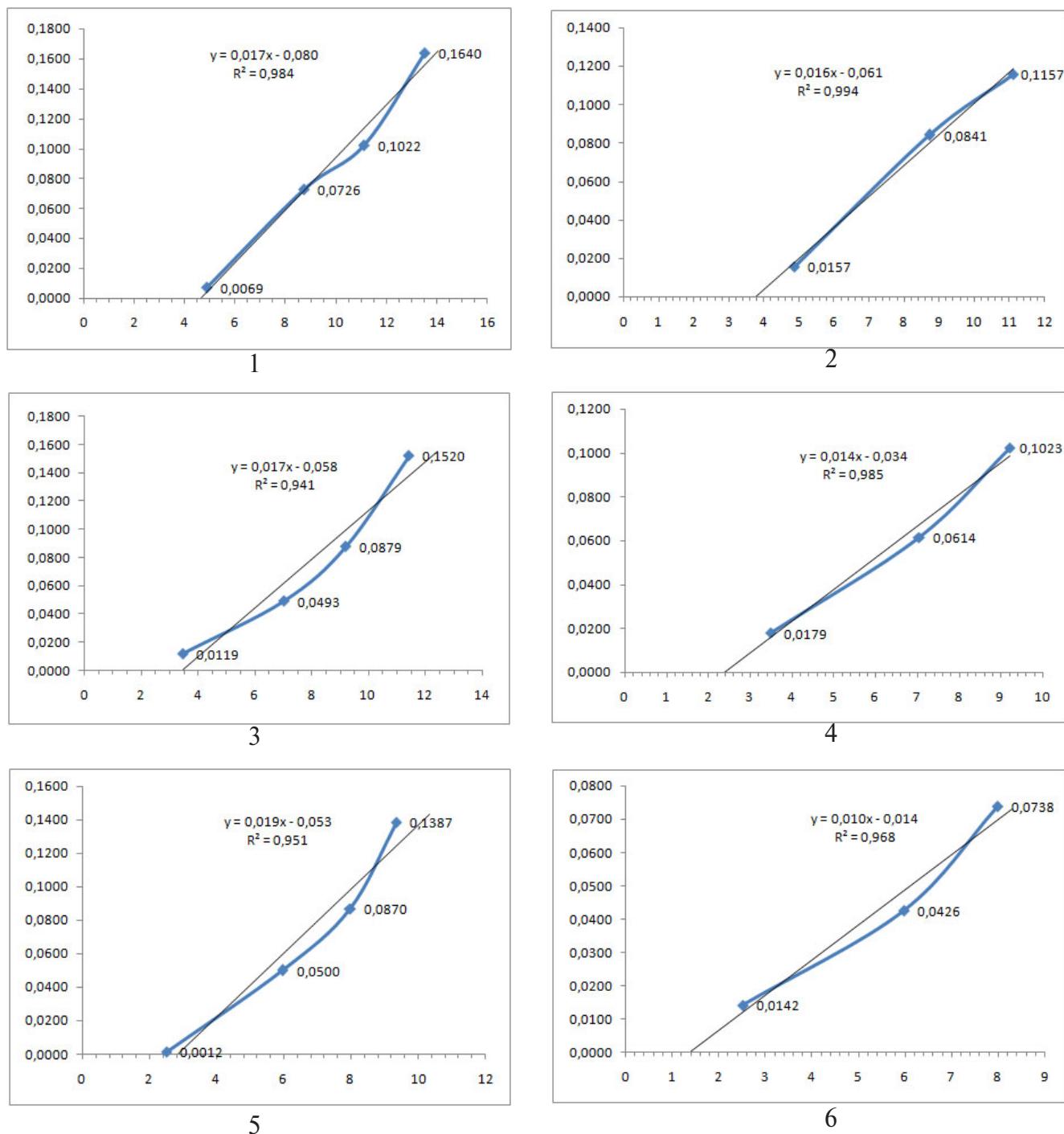


Рис. 2. Температурная зависимость средней суточной скорости удвоения длины стебля и хвои зачатка охвоенного побега *Picea schrenkiana* в начале вегетационного периода на разной высоте произрастания в Заилийском Алатау (Северный Тянь-Шань).

По горизонтали: средняя суточная температура воздуха, °C.

По вертикали: 1, 3, 5 – средняя суточная скорость удвоения длины стебля зачатка охвоенного побега; 2, 4, 6 – средняя суточная скорость удвоения длины хвои зачатка охвоенного побега. Высота над ур. моря: 1, 2 – 1600 м; 3, 4 – 2045 м; 5, 6 – 2600 м.

Fig. 2. The relationship between average daily air temperature and average daily rate of primordial stem and needle length doubling in *Picea schrenkiana* at the beginning of the growing season in the Trans-Ili Alatau mountains (Northern Tien Shan).

X-axis: 1–6 – the average daily air temperature, °C. Provenance elevations, m a. s. l.: 1, 2 – 1600; 3, 4 – 2045; 5, 6 – 2600;

Y-axis: 1, 3, 5 – the average daily rate of stem length doubling in primordial shoot; 2, 4, 6 – the average daily rate of needle length doubling in primordial shoot.

ет 6,303 раза. Согласно уравнениям линейной зависимости средней суточной скорости удвоения длины стебля от температуры, теоретически начало деления клеток зачатков стебля на высотах 1600, 2045 и 2600 м регистрируется соответственно при температуре 4.623, 3.415 и 2.822°C. Таким образом, меристематический рост стебля побегов ели Шренка обнаруживает существенные признаки адаптации к низким температурам при увеличении высоты места произрастания. Листовые зачатки обнаруживают в процессе меристематического роста признаки большей адаптации к низким температурам при увеличении высоты места произрастания деревьев ели, чем стебли. По сравнению со стеблем, зачатки хвои начинают деление клеток при более низкой температуре: на высотах 1600 м, 2045 м и 2600 м соответственно при 3.795, 2.161 и 1.386°C.

В арборетуме Санкт-Петербургского лесотехнического университета у ели обыкновенной (*Picea abies*) удвоение скорости меристематического роста стебля зачатков охвоянных побегов при температуре 9°C составляет 0.0869, а при 5°C — 0.0337, что аналогично величинам, установленным у ели Шренка в нижней и средней частях пояса ее естественного распространения на Тянь-Шане. Минимальная температура возможного начала деления клеток меристем зачатков стебля побегов ели обыкновенной составляет 2.466°C, как это наблюдается у ели Шренка на высоте 2600 м над ур. моря [35]. В этих же условиях произрастания у псевдотсуги Мензиса в Санкт-Петербурге скорость удвоения длины стебля меристематических зачатков побегов при температуре 9°C составляет 0.0609, а при температуре 5°C — 0.0209, а начало деления клеток фиксируется при температуре 2.91°C. По сравнению с зачатками стебля меристематические примордии хвои псевдотсуги Мензиса также проявляют большую адаптацию процесса деления клеток к низким температурам: при температуре 9°C удвоение клеток осуществляется со средней суточной скоростью 0.104, а при 5°C — 0.0504, минимальная температура возможного начала деления клеток зачатков хвои у псевдотсуги составляет 1.239°C [36].

Адаптация ростовых процессов к условиям низких температур носит комплексный характер. Так, при выращивании проростков пшеницы при пониженной температуре оболочки клеток мезофилла «холодных» растений значительно толще, чем «теплых». Клетки мезофилла растений, выращенных

при пониженной температуре, имеют значительно больше митохондрий, хлоропластов, пероксисом, диктиосом и менее развитые вакуоли. Единица площади листа, сформировавшегося на холода, содержит больше сырой и сухой массы мезофилла, при этом отмечается более высокая интенсивность дыхания и фотосинтеза в широком диапазоне температур. Увеличение численности органелл в клетке представляет собой один из путей адаптации растений в процессе онтогенеза к пониженной температуре [37]. У растений о. Врангель установлена более высокая дыхательная способность, чем у родственных видов, произрастающих в зоне умеренного климата [38]. Снижение атмосферного давления может стимулировать интенсивность фотосинтеза, транспирации и продуктивности, что обнаружено по мере подъема в горы до высот 2000–2500 м над ур. моря у растений Восточного Памира [39, 40]. Высказано мнение, что это явление связано с улучшением развития эндоплазматической сети клеток, функционирования плазмодесм, вследствие чего стимулируется фотосинтез, транспорт ассимилятов и рост растений [41, 42]. Изучение ультраструктуры фотосинтетического аппарата наиболее типичных для Восточного Памира высокогорных древесных форм (кустарников, полукустарников, подушек) показало, что у них проявляется ряд признаков, характерных для светолюбивых растений, таких, например, как небольшие размеры пластид и слабое развитие их гранальной мембранный системы [43]. Донорно-акцепторные отношения в организме растений играют важную роль в функционировании фотосинтетического аппарата. В частности, установлено, что любое снижение массы образующихся ассимилятов вызывает еще более резкое обострение конкуренции за их получение, причем, прежде всего, от этого страдают корни [44]. Возможно, что снижение ростовой функции побегов ели Шренка при увеличении высоты ее произрастания в горах может быть связано с нарушением распределения ассимилятов между органами дерева и снижением их поступления в корневую систему. При морфогенезе процессам поляризации клеток и тканей принадлежит определяющее значение, поскольку возникающие при этом градиенты морфогенетических факторов являются основой для дифференциальной активности генома на разных этапах развития растения [45]. Вероятно, полярные механизмы, действующие при морфогенезе апикальных меристем побегов, обеспечивают формирование оптимальной структуры ассимиляционного аппарата и побеговой системы кроны дерева, соответствую-

щей комплексу экологических факторов на различных высотах произрастания деревьев ели Шренка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Снижение длины годичных побегов у деревьев ели Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.) по мере увеличения высоты их произрастания в горных условиях вызывается целым рядом факторов. Прежде всего, это обусловливается неодинаковым температурным режимом и продолжительностью периода меристематического развития зачатков побегов. При увеличении высоты местности снижается теплообеспеченность растений. В условиях района исследований это выражается в сокращении продолжительности периода с суммой температур выше 5°C на высотах 1600, 2045, 2600 м над ур. моря. В частности, в 1968 г. к 9 октября она составляла соответственно: 166, 156, 125 дней. Аналогичным образом изменяется и длительность вегетационного периода. На разной высоте у деревьев существует значительный сдвиг фаз развития побегов. В начале вегетационного периода в верхней части елового пояса (2600 м н.у.м.) по сравнению с нижней наблюдается их запаздывание, а во второй половине – более раннее завершение. Вследствие этого по мере увеличения высоты места произрастания деревьев в вегетативных почках затормаживается развитие апексов. Из них формируются укороченные побеги почек и меристематические зачатки удлиненных охвоенных побегов с меньшим числом листовых фитомеров, как по периметру основания, так по числу их ярусов в продольном направлении. В следующий вегетационный период те же особенности температурного режима по мере подъема в горы приводят к тому, что ослабляется рост фитомеров хвои, которые формируются меньшими по размерам. В совокупности это приводит к торможению развития ассимиляционного аппарата и в целом прироста побегов и органической массы дерева по мере увеличения высоты его произрастания в еловом поясе на Тянь-Шане.

После окончания пролиферативного продольного роста стебля зачатка охвоенного побега его клетки приступают к завершающему объемному росту и дифференциации. Эти процессы зависят от экологических условий места произрастания деревьев ели Шренка. В частности, после завер-

шения митотического деления клеток сердцевинной паренхимы стебля побега их объемный рост, протекающий в первой половине вегетационного периода, практически не лимитируется, что подтверждается отсутствием существенного различия величины диаметра этих клеток у побегов деревьев, произрастающих в разных частях елового пояса. То же самое относится и к трахеидам ранней древесины. Торможение объемного роста клеток трахеид ксилемы наступает в конце вегетационного периода в поздней части радиального годичного прироста центрального цилиндра стебля побега. С увеличением высоты места произрастания деревьев в перидерме стебля охвоенных побегов, которая формируется во второй половине вегетационного периода, обнаруживается возрастание числа слоев пробки с 3.167 ± 0.182 на высоте 1600 м над ур. моря до 4.571 ± 0.321 на высоте 2600 м. При этом клетки лучше растут по объему в нижней части елового пояса.

Начало деления клеток меристематического зачатка охвоенного побега и пролиферативный рост стебля и хвои при увеличении высоты места произрастания деревьев проявляет значительную степень адаптации к низким температурам. Температурная адаптация роста меристем побегов при увеличении высоты произрастания деревьев в поясе естественного распространения ели Шренка только частично снижает отрицательное влияние всего комплекса экологических факторов на морфогенез и рост побегов.

Есть основание считать, что у ели Шренка на каждой высоте в зоне естественного произрастания в Заилийском Алатау Северного Тянь-Шаня развиваются специфические экологические формы деревьев, приспособленные к данным экологическим условиям. Поэтому при проведении работ по созданию высокопроизводительных древостоев ели Шренка необходимо осуществлять сбор семян с экземпляров деревьев на тех же высотах, на которых из них будут выращиваться лесные культуры.

Материалы данного исследования могут быть использованы при выполнении исследований в области экологического мониторинга изменений климата, а также биоиндикации окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Козубов Г. М., Муратова Е. Н. 1986. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). Л.: 192 с.
2. Крюсман Г. 1986. Хвойные породы. М. 256 с.
3. Березин Э. Л. 1969. Об изменчивости в систематике елей Казахстана и Средней Азии в связи с задачами селекции. – В кн.: Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата. С. 28–30.
4. Гудочкин М. В., Чабан П. С. 1958. Леса Казахстана. Алма-Ата. 323 с.
5. Вайнерт Э., Вальтер Р., Ветцель Т., Егер Э., Клауснитцер Б., Клоц С., Ман Э. Г., Прассе И., Ручке Э., Темброк Г., Титце Ф., Фричке В., Хенчель П., Хильбиг В., Шлее Д., Шу И., Штёккер Г., Шуберт Р. 1988. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. Перевод с нем. М. 350 с.
6. Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
7. Скупченко В. Б. 1985. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л. 80 с.
8. Скупченко В. Б. 1998. Формирование побегов и репродуктивных органов ели в связи с эндогенными и экологическими факторами. Сыктывкар. 62 с.
9. Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 334 с.
10. Мэзия Д. 1963. Митоз и физиология клеточного деления. Перевод с англ. М. 427 с.
11. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Д. 1994. Молекулярная биология клетки. 2-е изд. Т. 1. Пер. с англ. М. 517 с. http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol1.pdf
12. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Д. 1994. Молекулярная биология клетки: 2-е изд. Т. 2. Пер. с англ. М. 539 с. http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol2.pdf
13. Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Д. 1994. Молекулярная биология клетки. 2-е изд. Т. 3. Пер. с англ. М. 504 с. http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol3.pdf
14. Hall J. L., Flowers T. J., Roberts R. M. 1981. Plant cell structure and metabolism. Ed. 2. London, New York. 543 p.
15. Galston A. W., Davies P. J., Satter R. L. 1980. The life of the green plant. Ed. 3. Englewood Cliffs. NJ. 552 p.
16. Гамалей Ю. В. 1972. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л. 144 с.
17. Гриф В. Г. 1956. О возможности деления клеток у растений при отрицательных температурах. – Докл. АН СССР. 108(4): 734–737.
18. Гриф В. Г. 1963. Действие низких температур на митоз и хромосомы растений. – Цитология. 5(4): 404–413.
19. Гриф В. Г. 1981. Применение коэффициента температурной зависимости при изучении митотического цикла у растений. – Цитология. 23(2): 166–173.
20. Гриф В. Г., Валович Е. М. 1973а. Действие низких положительных температур на рост и деление клеток при прорастании семян. – Цитология. 15(11): 1362–1369.
21. Гриф В. Г., Валович Е. М. 1973б. Митотический цикл клеток растений при минимальной температуре митоза. – Цитология. 15(12): 1510–1514.
22. Ben-Haj-Salah H., Tardieu F. 1995. Temperature effects expansion rate of maize leaves without change in spatial distribution of cell length (analysis of the coordination between cell division and cell expansion). – Plant Physiol. 109(3): 861–870. <https://doi.org/10.1104/pp.109.3.861>
23. Granier C., Tardieu F. 1998. Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? – Plant Cell Environ. 21(7): 695–703. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00319.x>
24. Granier C., Massonnet C., Turc O., Muller B., Chenu K., Tardieu F. 2002. Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana*: a stable thermal-time-based programme. – Ann Bot. 89(5): 595–604. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf085>
25. Гриф В. Г., Иванов В. Б., Мачс Е. М. 2002. Клеточный цикл и его параметры у цветковых растений. – Цитология. 44(10): 936–980.
26. Справочник по климату СССР. 1966. Вып. 17. Температура воздуха и почвы. Л. Гидрометеоиздат. 327 с.
27. Соколов С. И., Ассинг И. А., Бурмангалиев А. Б., Сериков С. Н. 1962. Почвы Алма-Атиской области. Алма-Ата. 251 с.
28. Уваров Ю. П. 1971. Эколого-физиологическая характеристика основных форм и экотипов ели Шренка. – Автореф. дис. канд. биол. н. Алма-Ата. 28 с.

29. Скупченко В. Б. 1979. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сер. препринт. сообщ. «Новые научные методики». Коми фил. АН СССР. Вып. 2. Сыктывкар. 56 с.
30. Пирс Э. 1962. Гистохимия. Теоретическая и прикладная. Пер. с англ. М. 963 с.
31. Einarson L. 1951. On the theory of gallocyanin-chromalum staining and its application for quantitative estimation of basophilia. A selective staining of exquisitely progressive. — Acta Pathol. Microbiol. Scand. 28(1): 82–102.
<https://doi.org/10.1111/j.1699-0463.1951.tb05005.x>
32. Зандриппер В., Кифер Г., Рик В. 1969. Галлоциани-хромовые квасцы. – В кн.: Введение в количественную гистохимию. М. С. 240–264.
33. Лакин Г. Ф. 1980. Биометрия. М. 293 с.
34. Pillai S. K., Chacko B. 1978. Growth periodicity and structure of the shoot apex of *Picea smithiana* (Wall) Boiss.: An anatomical and histochemical study. – Flora. 167(6): 515–524.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31149-0](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31149-0)
35. Скупченко В. Б. 2019. Клеточный рост основной паренхимы стебля в морфогенезе побега *Picea abies* (Pinaceae). – Раст. ресурсы. 55(2): 195–212.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020092>
36. Скупченко В. Б. 2022. Морфогенез и рост вегетативного побега *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге. – Раст. ресурсы. 58(1): 43–57.
<https://elibrary.ru/llbltv>
37. Мирославов Е. А., Кислюк И. М., Шухтина Г. Г. 1984. Ультраструктура клеток, дыхание и фотосинтез листьев озимой пшеницы, выращенной в контролируемых условиях при разной температуре. – Цитология. 26(6): 672–677.
38. Иванова Т. И., Васьковский М. Д. 1976. Дыхание растений острова Врангель. – Бот. журн. 68(3): 324–331.
39. Глаголева Т. А., Филиппова Л. А. 1965. Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. – Пробл. Бот. 7: 121–132.
40. Измайлова Н. Н. 1965. Интенсивность транспирации высокогорных растений в зависимости высоты произрастания. – Пробл. Бот. 7: 205–212.
41. Гамалей Ю. В. 1996. Отток ассимилятов в природных и экспериментальных условиях. – Физиология растений. 43(3): 328–343.
42. Курсанов А. Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растении. М. 647 с.
43. Вознесенская Е. В. 1996. Структура фотосинтетического аппарата представителей древесной флоры высокогорий Восточного Памира. – Физиология растений. 43(3): 391–398.
44. Чиков В. И. 1987. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М. 185 с.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=35298635>
45. Медведев С. С. 2013. Полярность и ее роль в регуляции роста и морфогенеза растений. 73-е Тимирязевские чтения. Издательство «Наука». 77 с.

Morphogenesis and Growth of *Picea Schrenkiana* (Pinaceae) Shoots in Relation to the High-Altitude Ecological Zonality in the Mountains of the Northern Tien Shan

© 2024. V. B. Skupchenko^{1,*}

¹*St. Petersburg State Forestry Engineering University named after S.M. Kirov, St. Petersburg, Russia*

^{*}e-mail: vlaskvs16579@mail.ru

Abstract — A comparative study of the shoot apical meristem morphogenesis and shoot growth in Schrenk's spruce (*Picea schrenkiana* F. et M.) from the provenances at different elevations within its natural distribution range in the mountains of the Trans-Ili Alatau mountains of the Northern Tien Shan was conducted. Each year, the apical meristem undergoes a stage of forming a shortened shoot with covering scales of a new bud, and the stage of initiation of the meristematic primordium of an elongated needle shoot. Before each stage of morphogenesis, the apex goes through an independent growth phase associated with the formation of the mother cell groups of the bud scale and needle phytomers from the peripheral meristem. The initiation of the bud scales primordia in trees growing at elevations of 1600 m, 2045 m, and 2600 m above sea level occurs when positive accumulated temperatures reach 330, 275, and 185°C respectively. In trees growing at 1600 m, 2045 m, and 2600 m, the stage of the initiation of new meristematic primordial needle-bearing shoots begins when the accumulated effective temperature (above + 5°C) reaches 650, 527, and 210°C respectively. With the site elevation increase from 1600 m to 2600 m, the number of the initiated rows of primordial needles decreases from 12.0 to 7.5. In spring, during the proliferative longitudinal growth of the meristematic stem primordia, the rate of ground tissue cell division can be estimated by the rate of the stem length doubling. At 5°C, in trees growing at 1,600 m, the stem growth rate of needle-bearing shoots is 0.0066 length doubling cycles per day, while it is 6.3 times greater at 2 600 m. According to the equations for the linear relationship between the average daily rate of stem length doubling and temperature, the temperature of the initiation of primordial shoot cell division decreases with an increase in the provenance elevation from 4.62°C at 1 600 m to 2.82°C at 2 600 m. The adaptation of the meristematic cell division process to low temperatures helps to reduce the inhibitory effect of altitudinal environmental factors on the morphogenesis and shoot growth in Schrenk's spruce.

Keywords: *Picea schrenkiana*, vegetative shoot, apical meristem, adaptation of cell division to low temperatures, the Trans-Ili Alatau mountains, the Northern Tien Shan

REFERENCES

1. Kozubov G. M., Muratova E. N. 1986. [Modern gymnosperms (morphological and systematic review and karyology)]. Leningrad. 192 p. (In Russian)
2. Krusman G. 1986. [Coniferous species]. Moscow. 256 p. (In Russian)
3. Berezin E. L. 1969. [On the variability in the taxonomy of the spruces of Kazakhstan and Central Asia in relation to the objectives of breeding]. – In: [Forest breeding, seed production and introduction in Kazakhstan]. Alma-Ata. P. 28–30. (In Russian)
4. Gudochkin M. V., Chaban P. S. 1958. [Forests of Kazakhstan]. Alma-Ata. 323 p. (In Russian)
5. Vajnert E., Val'ter R., Vetcel' T., Eger E., Klausnitcer B., Kloc S., Man E. G., Prasse I., Ruchke E., Tembrok G., Titce F., Friche V., Henchel' P., Hil'big V., SHlee D., SHu J., SHtyokker G., SHubert R. 1988. Bioindikation in Terrestrischen Ökosystemen [Bioindication in terrestrial ecosystems]. Transl. from German. Moscow. 350 p. (In Russian)
6. Serebryakov I. G. 1962. [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russian)
7. Skupchenko V. B. 1985. [Organogenesis of vegetative and reproductive structures of spruce]. Leningrad. 80 p. (In Russian)
8. Skupchenko V. B. 1998. [Formation of shoots and reproductive organs of spruce in connection with endogenous and environmental factors]. Syktyvkar. 62 p. (In Russian)
9. Serebryakov I. G. 1952. [Morphology of vegetative organs of higher plants]. Moscow. 334 p. (In Russian)
10. Mazia D. 1963. Mitosis and physiology of cell division. Transl. from Engl. Moscow. 427 p. (In Russian)
11. Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. D. 1994. [Molecular biology of the cell]. – T. 1. Transl. from Engl. Moscow. 517 p. (In Russian)
http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_voll.pdf
12. Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. D. 1994. [Molecular biology of the cells]. – T. 2. Transl. from Engl. Moscow. 539 p. (In Russian)

- http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol2.pdf
13. *Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. D.* 1994. [Molecular biology of the cells]. – T. 3. Transl. from Engl. Moscow. 504 p. (In Russian)
- http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol3.pdf
14. *Hall J. L., Flowers T. J., Roberts R. M.* 1981. Plant cell structure and metabolism. Ed. 2. London, New York. 543 p.
15. *Galston A. W., Davies P. J., Satter R. L.* 1980. The life of the green plant. Ed. 3. Englewood Cliffs. NJ. 552 p.
16. *Gamaley Yu. V.* 1972. [Cytological basis of xylem differentiation]. Leningrad. 144 p. (In Russian)
17. *Grif V. G.* 1956. [On the possibility of cell division in plants at subzero temperatures]. – Dokl. USSR Academy OF Sciences. 108(4): 734–737.
18. *Grif V. G.* 1963. [The effect of low temperatures on mitosis and plant chromosomes]. – Tsytobiya. 5(4): 404–413. (In Russian)
19. *Grif V. G.* 1981. [Application of the temperature dependence coefficient in the study of the mitotic cycle in plants]. – Tsytobiya. 23(2): 166–173. (In Russian)
20. *Grif V. G., Valovich E. M.* 1973a. [The effect of low positive temperatures on cell growth and division during seed germination]. – Tsytobiya. 15(11): 1362–1369. (In Russian)
21. *Grif V. G., Valovich E. M.* 1973b. [The mitotic cycle of plant cells at a minimum mitotic temperature]. – Tsytobiya. 15(12): 1510–1514. (In Russian)
22. *Ben-Haj-Salah H., Tardieu F.* 1995. Temperature effects expansion rate of maize leaves without change in spatial distribution of cell length (analysis of the coordination between cell division and cell expansion). – Plant Physiol. 109(3): 861–870.
<https://doi.org/10.1104/pp.109.3.861>
23. *Granier C., Tardieu F.* 1998. Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? – Plant Cell Environ. 21(7): 695–703.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00319.x>
24. *Granier C., Massonnet C., Turc O., Muller B., Chenu K., Tardieu F.* 2002. Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana*: a stable thermal-time-based programme. – Ann Bot. 89(5): 595–604.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcf085>
25. *Grif V. G., Ivanov V. B., Machs E. M.* 2002. [Cell cycle and its parameters in flowering plants]. – Tsytobiya. 44(10): 936–980.
26. [Handbook of climate of the USSR]. 1966. Issue. 17. [Air and soil temperature]. Leningrad. 327 p. (In Russian)
27. *Sokolov S.I., Assing I.A., Burmangaliev A.B., Serikov S.N.* 1962. [Soils of the Alma-Ata region]. Alma-Ata. 251 p. (In Russian)
28. *Uvarov Yu. P.* 1971. [Ecological and physiological characteristics of the main forms and ecotypes of the Schrenk's spruce: Abstr. ... Dis. Cand. (Biology Sci.)]. Alma-Ata. 28 p. (In Russian)
29. *Skupchenko V. B.* 1979. [Vibrational microtomy of soft tissues]. — In: Novye nauchnye metodiki. Iss. 2. Syktyvkar. 56 p. (In Russian)
30. *Pierce E.* 1962. Histochemistry. Theoretical and applied. Transl. from Engl. Moscow. 963 p. (In Russian)
31. *Einarson L.* 1951. On the theory of gallocyanin-chromalum staining and its application for quantitative estimation of basophilia. A selective staining of exuisite progressivity. — Acta Pathol. Microbiol. Scand. 28(1): 82–102.
<https://doi.org/10.1111/j.1699-0463.1951.tb05005.x>
32. *Zandritter V., Kiefer G., Rick V.* 1969. [Gallocyanin-chrome alum]. – In: [Introduction to quantitative histochemistry]. Moscow. P. 240–264. (In Russian)
33. *Lakin G. F.* 1980. [Biometrics]. Moscow. 293 p. (In Russian)
34. *Pillai S. K., Chacko B.* 1978. Growth periodicity and structure of the shoot apex of *Picea smithiana* (Wall) Boiss.: An anatomical and histochemical study. – Flora. 167(6): 515–524.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31149-0](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31149-0)
35. *Skupchenko V. B.* 2019. Cell growth and proliferation in ground tissue of developing terminal shoot in *Picea abies* (Pinaceae). – Rastitelnye Resursy. 55(2): 195–212.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020092> (In Russian)
36. *Skupchenko V. B.* 2022. Morphogenesis and growth in vegetative shoot of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) introduced in St. Petersburg. – Rastitelnye Resursy. 58(1): 43–57. <https://elibrary.ru/llbltv> (In Russian)
37. *Miroslavov E. A., Kislyuk I. M., Shukhtina G. G.* 1984. [Ultrastructure of cells, respiration and photosynthesis of leaves of winter wheat grown under controlled conditions at different temperatures]. – Tsytobiya. 26(6): 672–677. (In Russian)
38. *Ivanova T. I., Vaskovsky M. D.* 1976. Respiration of plants of the Wrangel Island. – Bot. Zhurnal. 61(3): 324–331. (In Russian)

39. Glagoleva T. A., Filippova L. A. 1965. [Features of plant photosynthesis in the conditions of the Pamir highlands]. – [Problems of Botany. Issues of biology and physiology of plants of high mountain regions]. Vol. 7. P. 121–132. (In Russian)
40. Izmailova N. N. 1965. [The intensity of transpiration of Alpine plants depending on the height of growth]. – [Problems of botany. Vol. 7. Issues of biology and physiology of Alpine plants]. P. 205–212. (In Russian)
41. Gamalei Yu. V. 1996. Assimilate export under natural and experimental conditions. – Russ. J. Plant Physiol. 43(3): 282–296.
42. Kursanov A. L. 1976. [Transport of assimilates in the plant]. Moscow. 647 p. (In Russian)
43. Voznesenskaya E. V. 1996. Structure of photosynthetic apparatus in arborescent plants inhabiting the Eastern Pamir highlands. – Russ. J. Plant Physiol. 43(3): 342–348.
44. Chikov V. I. 1987. Photosynthesis and assimilate transport. Moscow. 185 p. <https://elibrary.ru/item.asp?id=35298635> (In Russian)
45. Medvedev S. S. 2013. [Polarity and its role in the regulation of plant growth and morphogenesis. 73rd Timiryazev readings]. St. Petersburg. 77 p. (In Russian)