

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ  
ПОБЕГОВ ПРИ СНИЖЕНИИ ОСВЕЩЕННОСТИ В КРОНЕ  
*PSEUDOTSUGA MENZIESII* (PINACEAE)  
ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ**

© 2023 г. В. Б. Скупченко\*

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

\*e-mail: vlaskvs16579@mail.ru

Поступила в редакцию 22.07.2023 г.

После доработки 21.08.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

У псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco), интродуцированной в Санкт-Петербурге, изучены изменения морфогенеза апикальной меристемы по формированию укороченного побега почки с кроющими чешуями и меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации при снижении освещенности в кроне дерева. Терминальные побеги 1–4-летних осей 3-го порядка ветвления в нижней части кроны дерева при относительном световом довольствии (ОСД) в диапазоне 23.9–18.3% осуществляют полный годичный цикл морфогенеза апикальной меристемы побега. Перед каждым этапом морфогенеза апикальная меристема осуществляет самостоятельный объемный рост, связанный с формированием материнских групп клеток фитомеров кроющих чешуй и хвои в периферической меристеме. При уменьшении ОСД до 15.1–15.4% у терминальных побегов 5–6-летних осей за вегетационный период апикальная меристема осуществляет только этап формирования укороченного побега почки с кроющими чешуями и прекращает объемный рост. Это связано с тем, что в проводящих пучках центрального цилиндра укороченного стебля почки не формируются ситовидные клетки флоэмы, а ксилемная часть слабо развита. Блокируется непосредственный контакт апекса с центральным цилиндром стебля почки при помощи пучков прокамбия, поскольку их клетки дифференцируются и накапливают в оболочках кристаллическую целлюлозу. Паренхима коры укороченного стебля почки содержит значительно меньшую концентрацию двоякосветопреломляющих включений оболочек клеток, и лишь единичные мелкие смоляные вместилища.

**Ключевые слова:** *Pseudotsuga menziesii*, интродукция, апикальная меристема побега, морфогенез, освещенность, укороченный побег почки с кроющими чешуями, меристематический зачаток охвоенного побега, Санкт-Петербург

**DOI:** 10.31857/S0033994623040118, **EDN:** GSWBKD

Процесс развития новых вегетативных побегов, структура и количество органов которых формируются апикальными меристемами в соответствии с конкретными уровнями значений экологических факторов, составляет важное звено адаптации растения к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды. Поэтому сведения о биологии роста побегов растений, интродуцированных в новых условиях, имеют большое теоретическое и практическое значение.

Апикальная меристема побега *Pseudotsuga menziesii* имеет гистологическую зональность по “типу гинкго” характерную для многих голосеменных растений [1]. Согласно данной классификации, в терминальной части на поверхности апекса

побега расположены апикальные инициалы, дающие начало всем нижележащим структурам, клетки которых включают программу морфогенеза в соответствии с их положением в апексе. В осевой части под ними находятся центральные материнские клетки, представляющие собой зону, иницирующую по оси меристему паренхимы сердцевин, а к флангам — клетки прокамбия и органогенной периферической меристемы; от апикальных инициалей развивается поверхностный слой — протодерма, образующая покровную ткань формируемых латеральных структур. Путем пролиферации, увеличением числа клеток по типу митоза, апекс осуществляет формирование осевых и боковых органов новых вегетативных и репродуктивных побегов.

Этап развития вегетативного побега хвойных растений большинство авторов определяет как период, в продолжение которого апикальной меристемой формируются однотипные боковые зачатки кроющих чешуй почки — катафиллов либо хвои [2–7]. Однако при этом не учитывается целостность структуры этих зачатков, их фитомерный характер. По современным представлениям побег является типичным органом метамерного строения, имеющим две степени модульности: фитомеры и приросты. Фитомеры при большом количестве, выражающемся в розеточном строении побега, могут располагаться мутовчато или спирально, метамеры, к которым относятся приросты, всегда последовательны [8]. У хвойных растений *Abies sibirica*, *Picea abies*, *P. excelsa*, *Larix sibirica*, побег, имеющий многочисленную хвою, целесообразно рассматривать как совокупность листовых фитомеров, каждый из которых содержит игловидный лист и принадлежащий ему стеблевой сектор. Почки, в которой осуществляется жизнедеятельность апикальной меристемы, также представляет собой укороченный побег с многочисленными кроющими чешуями — катафиллами, расположенными спирально. К фитомеру почки следует относить катафилл и принадлежащий ему сектор укороченного стебля [7]. В соответствии с вышесказанным, годичный цикл морфогенеза вегетативного апекса побега этих пород хвойных складывается из этапа заложения почки и последующего этапа заложения зачатка охвоенного побега.

В морфогенезе вегетативного побега *Picea abies*, *P. excelsa*, *P. schrenkiana* выделяются следующие этапы, протекающие в течение одного вегетационного периода: 1 — заложения и роста апекса побега; 2 — заложения почки, включающий периоды 2а — внутрипочечного развития и 2б — внепочечного развития; 3 — заложения охвоенной части побега. После зимнего покоя, весной следующего вегетационного периода наступает этап 4 — гистогенеза и внутрипочечного роста зачатка охвоенного побега; 5 — внепочечного продольного и объемного роста зачатка охвоенного побега; в последующие вегетационные периоды — этап 6 — радиального и тангенциального роста стебля [9].

На основе сравнительного изучения морфогенеза побегов и репродуктивных органов ели сибирской, пихты сибирской, лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в подзоне средней тайги Европейского Северо-Востока установлено, что перед началом инициации фитомеров почки апекс осуществляет самостоятельный объемный рост без вычленения латеральных структур. Поэтому в качестве первого этапа органогенеза вегетативных побегов и репродуктивных органов указанных хвойных растений был выделен этап заложения первичной органогенной массы апикальной меристемы. Также установлено, что в конце этапа

заложения фитомеров почки апикальная меристема вновь активно разрастается без вычленения боковых зачатков и приобретает максимальный сезонный объем, что представляет собой подготовительный процесс к этапу заложения листовых фитомеров зачатка охвоенного побега. Характерно, что для начала морфогенеза фитомеров почки требуется значительно меньшая масса апикальной меристемы, чем для начала закладки листовых фитомеров [10].

На примере морфогенеза побега псевдотсуги, интродуцированной в Санкт-Петербурге, установлено, что при наступлении этапа формирования фитомеров кроющих чешуй почки апекс увеличивает объем в 3 раза по отношению к ранневесеннему состоянию. При переходе к этапу заложения листовых фитомеров апекс разрастается по объему в 14.6 раза по отношению к началу вегетационного периода, в нем в 2.5–3 раза по сравнению с этапом заложения почки расширяется периферическая меристема на всем ее протяжении до апикальных инициальных клеток [11]. В периферической меристеме формируются зоны материнских клеток листовых фитомеров, в виде широких антиклинальных областей с большей интенсивностью окраски нуклеальными гистохимическими красителями, которые разделяются узкими зонами с низкой базофилией, что также наблюдается у *Picea abies*, *P. excelsa*, *Pseudotsuga menziesii* [7, 11].

Солнечная радиация является главным экологическим фактором, предопределяющим морфогенез и рост побегов. Древесные растения различаются по чувствительности к ее недостатку. У светолюбивых пород — березы, лиственницы, сосны минимальное световое довольствие, при котором в кроне дерева сохраняется побегообразование, составляет 10–20% от общего количества света, поступающего извне, а у теневыносливых — пихты, ели, бука — 1–3% [12]. Морфогенез и рост побегов дифференцируется в кроне дерева в соответствии с уровнем поступающей световой энергии и детерминируется биологическими свойствами древесной породы. Однако до настоящего времени у хвойных растений мало изучено влияние уровня обеспеченности светом на морфогенез и рост побегов в кроне дерева. У ели сибирской в подзоне средней тайги Европейского Северо-Востока побеговые прекращают осевой рост из-за торможения деятельности апикальных меристем в средней части кроны при ослаблении радиации ниже 30%, а в основании кроны — ниже 16% [13].

Цель настоящей работы состояла в выяснении характера изменений морфогенеза апикальной меристемы побега при заложении почек и формировании меристематического зачатка охвоенного побега *Pseudotsuga menziesii*, интродуциро-

ванной в Санкт-Петербурге, в зависимости от условий светового режима в кроне дерева.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили 30-летние экземпляры *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, высотой около 8 м, из биогруппы, произрастающей на территории верхнего дендросада Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Изучение процессов жизнедеятельности апикальных меристем выполняли на терминальных годичных побегах осей 3-го порядка ветвления разного возраста, расположенных у поверхности кроны дерева, и на побегах осей 2-го порядка ветвления в глубине кроны. Побеги отбирались с ветвей, обращенных к периферии биогруппы на северо-восток на высоте 2 м от поверхности почвы. Оси 3-го порядка образуют мутовки, включающие 2–3 ответвления в терминальной части годичных приростов ветвей 2-го порядка. Было выполнено определение возраста ветвей 2-го порядка, который составил 17–18 лет при общей длине ветвей – 250–260 см. Установили границу распространения живой хвои, которая на данном уровне кроны имеет максимальный возраст 14–15 лет. Выявлена зона формирования зачатков новых охвоенных побегов в терминальных почках осей 3-го порядка, возраст которых составляет от 1 до 4 лет.

Проведено измерение относительного светового довольствия годичных терминальных побегов осей 3-го порядка: во внешней части кроны, где осуществляется заложение зачатков побегов в терминальных почках; в глубине кроны, где закладывающиеся новые почки теряют способность формировать зачаток охвоенного побега новой генерации; на границе расположения живой хвои и у ствола дерева. Измерение светового довольствия побегов выполняли путем одновременного отсчета двумя наблюдателями с люксметрами Ю-116. При этом фотоэлемент одного из них размещали в соответствующей части кроны дерева, а фотоэлемент другого – на участке без древесного полога. Измерение выполнено в безоблачную погоду и при сплошной облачности.

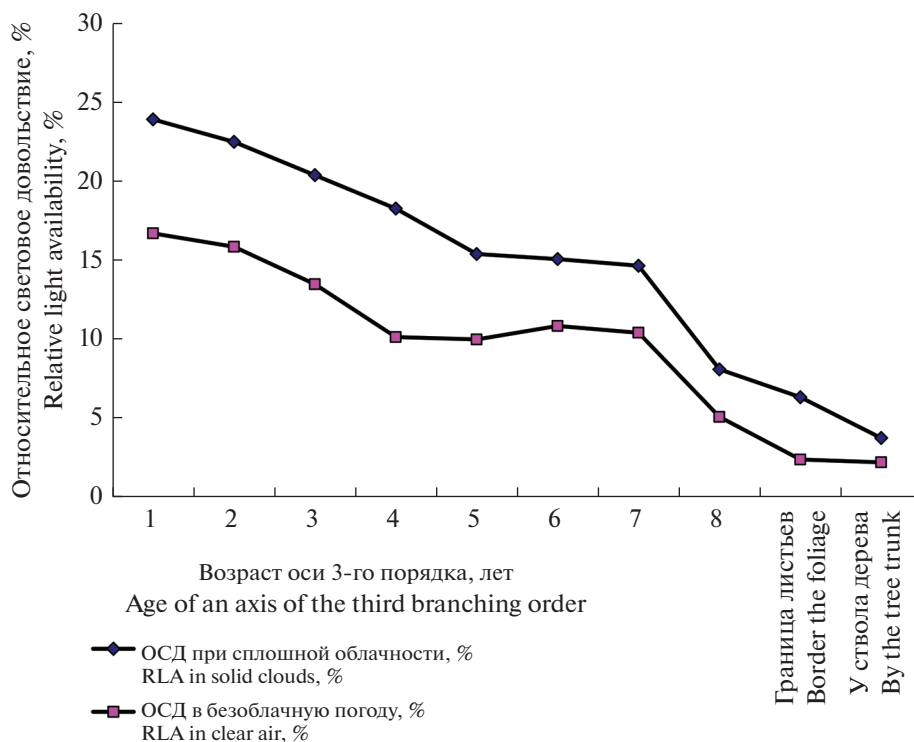
Для анатомо-морфологического исследования выполнили фиксации годичных терминальных побегов на осях 3-го порядка в возрасте 1–6 лет с полным годичным циклом морфогенеза апекса побега, включающим заложение фитомеров кроющих чешуй почки, а также листовых фитомеров меристематического зачатка охвоенного побега и неполным циклом, включающим только заложение фитомеров кроющих чешуй почки. Первая фиксация выполнена 23 июля 1999 г. в период этапа заложения структур фитомеров кроющих чешуй почки и завершения продольного роста хвои и стебля материнского годичного побега. Вторая фиксация проведена 29 октября 1999 г.

после завершения годичного цикла морфогенеза апекса побега и ростовых процессов структур охвоенного материнского годичного побега. Объекты фиксировали и хранили в 70%-ном этаноле. Срезы почек, стеблей и хвои толщиной 20–30 мкм для изготовления постоянных светомикроскопических препаратов, получены на вибрационном микротоме, используя естественную структурную вязкость объектов, без их пропитки твердой средой [14]. Срезы окрашивали нуклеальными красителями метиловым зеленым – пиронином и заключали в пихтовый бальзам [15–17]. Микропрепараты изучали с помощью микроскопа “Биомед 5” в обычном и поляризованном свете для выявления двоякосветопреломляющих структур клеток. Проведена цифровая микросъемка объектов. Морфометрический анализ абсолютных и парциальных размеров органов, тканей и клеток побега выполнен на основе измерений микропрепаратов объектов под микроскопом при помощи окулярного микрометра. Также проведен количественный анализ структур побегов на цифровых микрофотографиях, при помощи программного обеспечения обработки изображений “LOMO-MicrosystemsMCview” (<http://www.lomo-microsystems.ru>). Все измерения выборочных средних выполнены с ошибкой не более 5% [18].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### *Световой режим кроны дерева*

Изучение светового режима в кроне дерева показало, что при различном состоянии облачности доля проходящей солнечной радиации остается непостоянной на одной и той же глубине кроны. На одном и том же месте в пределах кроны наиболее неустойчивой проходящая радиация оказывается при безоблачной солнечной погоде (рис. 1). Это связано с наличием солнечных бликов, проходящих через неравномерный по плотности полог кроны дерева и окружающей растительности при дневном движении солнца. Кроме того, неравномерность подсветки частей кроны может усиливаться при наличии ветра, раскачивающего растения. Более равномерное во времени распределение по глубине кроны проходящей солнечной радиации наблюдается при рассеянной и сплошной облачности. В целом процент проходящей радиации оказывается ниже на 5–6% при солнечной погоде, чем при пасмурной. При этом абсолютная освещенность побегов в солнечную погоду составляет на периферии кроны в среднем 6–7 тыс. люкс, а в пасмурную погоду 3–4 тыс. люкс. Эти результаты согласуются со сведениями, полученными Э.П. Галенко в процессе изучения радиационного режима соснового фитоценоза в подзоне средней тайги [19]. Согласно ее данным, в малооблачные дни доля пропускания солнечной радиации меньше, чем в дни со сплошной об-



**Рис. 1.** Величина относительного светового довольствия на различной глубине кроны *Pseudotsuga menziesii* в безоблачную погоду и при сплошной облачности.

**Fig. 1.** The value of the relative light availability at different depths of the crown in *Pseudotsuga menziesii* in clear air and solid clouds.

лачностью, так как лесной полог более “прозрачен” для диффузного потока радиации по сравнению с прямой радиацией.

#### Изменение структур укороченного побега почки с кроющими чешуями при снижении уровня освещенности в кроне дерева *Pseudotsuga menziesii*

В условиях Санкт-Петербурга в нижней части кроны дерева псевдотсуги Мензиса в диапазоне относительного светового довольствия (ОСД) 23.9–18.3% осуществляется полный годичный цикл морфогенеза апикальной меристемы побегов. Он включает этап формирования укороченного побега почки с кроющими чешуями, на котором под покровами чешуй апекс осуществляет второй этап заложения меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации. Понижение уровня освещенности в данном диапазоне приводит к снижению активности морфогенеза апекса. Оно заключается в значительном уменьшении числа закладываемых фитомеров кроющих чешуй укороченного побега почки и листовых фитомеров зачатка охвоенного побега, а также в относительно небольшом уменьшении размеров единичного фитомера — бокового примордия кроющей чешуи или хвои и его стеблевых эле-

ментов. В конечном итоге происходит существенное уменьшение общих параметров укороченного побега почки с кроющими чешуями и зачатка охвоенного побега, которое в основном связано со снижением числа закладываемых фитомеров. Последующее уменьшение уровня ОСД до 15.1–15.4% затормаживает морфогенез настолько, что на протяжении всего вегетационного периода апекс побега сохраняет только способность осуществлять первый этап формирования структур укороченного побега почки, под покровами которой он переходит к зимнему покою.

Снижение ОСД с 23.9 до 18.3% приводит к существенному (в 3.8 раза) уменьшению величины сформированной за вегетационный период общей площади поперечного сечения живых тканей стебля почки по внешней границе коровой паренхимы (9.81 мм<sup>2</sup>), а при уровне ОСД 15.1% эта величина уменьшается в 5.1 раза. При этом в диапазоне ОСД 23.9–15.1% (при переходе от однолетних осей к шестилетним) площадь сечения паренхимы коры терминальных почек уменьшается от 8.628 мм<sup>2</sup> — в 4.8 раза, а паренхима сердцевины — от 0.845 мм<sup>2</sup> — в 11.5 раза (табл. 1). Укороченный побег почки имеет стебель большего диаметра, чем стебель нижерасположенного удлиненного охвоенного побега.

**Таблица 1.** Параметры стебля укороченного побега терминальной почки осей 3-го порядка ветвления различного возраста *Pseudotsuga menziesii* в конце вегетационного периода**Table 1.** Parameters of the stem of the short shoot bearing terminal bud of an axis of the third branching order in *Pseudotsuga menziesii* of different ages at the end of the growing season

| Возраст осей 3-го порядка ветвления, лет<br>Age of the axes of the 3 <sup>rd</sup> branching order, years | 1                                                                           | 2             | 3             | 4             | 5             | 6             |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Относительное световое довольствие, %<br>Relative light availability, %                                   | 23.9 ± 0.98                                                                 | 22.5 ± 0.97   | 20.4 ± 0.92   | 18.3 ± 0.77   | 15.4 ± 0.63   | 15.1 ± 0.62   |
| Наименование ткани<br>Tissue                                                                              | Площадь поперечного сечения тканей, мм <sup>2</sup><br>Cross-sectional area |               |               |               |               |               |
| Паренхима коры<br>Bark parenchyma                                                                         | 8.628 ± 0.350                                                               | 3.886 ± 0.151 | 3.082 ± 0.114 | 2.011 ± 0.105 | 1.790 ± 0.075 | 1.798 ± 0.081 |
| Флоэма<br>Phloem                                                                                          | 0.157 ± 0.005                                                               | 0.152 ± 0.006 | 0.149 ± 0.008 | 0.145 ± 0.006 | —             | —             |
| Камбий<br>Cambium                                                                                         | 0.077 ± 0.004                                                               | 0.075 ± 0.004 | 0.071 ± 0.003 | 0.067 ± 0.003 | 0.065 ± 0.003 | 0.068 ± 0.003 |
| Ксилема<br>Xylem                                                                                          | 0.102 ± 0.005                                                               | 0.096 ± 0.003 | 0.090 ± 0.004 | 0.054 ± 0.002 | —             | —             |
| Паренхима сердцевинны<br>Pith parenchyma                                                                  | 0.845 ± 0.036                                                               | 0.552 ± 0.023 | 0.473 ± 0.016 | 0.267 ± 0.010 | 0.116 ± 0.005 | 0.074 ± 0.004 |
| Сумма живых тканей по поверхности паренхимы коры<br>Total living tissues of the bark parenchyma surface   | 9.810 ± 0.402                                                               | 4.761 ± 0.223 | 3.865 ± 0.178 | 2.544 ± 0.078 | 1.971 ± 0.061 | 1.940 ± 0.083 |

Проводящие пучки центрального цилиндра укороченного стебля почек с полным циклом морфогенеза апекса содержат более развитую флоэму по сравнению с ксилемой (рис. 2, № 2). Причем флоэма и ксилема непосредственно внедряются в центральный цилиндр стебля меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации. Трахеиды ксилемы стебля почки также контактируют с сердцевинной диафрагмой, которая отделяет клетки сердцевинной меристемы стебля охвоенного зачатка побега от зрелых дифференцированных клеток сердцевинны укороченного стебля почки, несущего кроющие чешуи. Между зрелыми клетками паренхимы сердцевинны стебля почки и сердцевинной диафрагмой развиваются слизевые клетки (рис. 2, № 1, 3). Известно, что для паренхимы стеблей псевдотуги мензиса характерно наличие слизевых клеток [20].

В конце вегетационного периода в почках с неполным циклом морфогенеза, не сформировавших зачатка охвоенного побега, под сводом кроющих чешуй располагается меристематический апекс, имеющий минимальный объем (рис. 2, № 7–9). В проводящих пучках центрального цилиндра укороченного стебля, на котором располагается апекс, ксилемная часть слабо развита, а зрелые

ситовидные клетки отсутствуют (рис. 2, № 9). Дифференцированные клетки сердцевинной паренхимы укороченного стебля почки отделены от сердцевинной меристемы апекса побега 5–6-ю слоями уплощенных толстостенных клеток широкой сердцевинной диафрагмы (рис. 2, № 8, 9).

В составе тканей укороченного стебля почки паренхима коры занимает наибольший относительный объем в диапазоне 73–92%. Она приобретает большее значение, увеличиваясь в частичном объеме по мере уменьшения уровня освещенности развивающихся почек. Паренхима коры содержит слизевые клетки и служит местом депонирования живицы во вместилищах смолы: у почки однолетней оси 3-го порядка объем полости вместилища смолы составляет 13.0%.

Во всем диапазоне ОСД в составе эргастических веществ в оболочках и межклетниках паренхимы коры укороченного стебля почки псевдотуги Мензиса содержится значительное количество включений, обладающих сильным двойным светопреломлением. (рис. 2, № 2, 9). В условиях недостатка ОСД паренхима коры почек 5- и 6-летних осей, не формирующих меристематических зачатков охвоенных побегов, содержит лишь единичные мелкие смоляные вместилища и значительно

меньшую концентрацию двоякосветопреломляющих частиц, чем у почек с полным циклом морфогенеза. Подобные включения обнаружены также в паренхиме коры укороченного стебля почек *Picea abies*, *P. excelsa*. В трансмиссионном электронном микроскопе обнаружено, что данные включения, содержат электроноплотную осmioфильную среду, в которую погружены электронопрозрачные компоненты. Двойным светопреломлением включений обладает липидный компонент в кристаллической форме, составляющий их наибольшую часть. Данные включения появляются в зонах активного роста тканей, в зачатках хвои и стеблей и остаются в них продолжительное время. Высказывается мнение, что эти включения имеют важное значение в процессах жизнедеятельности побегов *Picea abies*, *P. excelsa*, поскольку они накапливаются в их тканях в значительных количествах [21].

При полном цикле морфогенеза апекса формируется чашеобразный стебель почки, с кроющими чешуями, несущий меристематический зачаток охвоенного побега (рис. 2, № 1, 4, 5). Чашеобразный стебель почки, несущий апекс, формируется в процессе вторичного роста коровой паренхимы, осуществляемого камбием центрального цилиндра в продолжение второго этапа морфогенеза апикальной меристемы. При этом формируются радиальные ряды клеток паренхимы коры в процессе пролиферации периклинальными перегородками инициальных клеток на внешней стороне камбия центрального цилиндра укороченного стебля почки. Они следуют к основанию кроющих чешуй и представляют собой связующее звено с камбием центрального цилиндра стебля. Меристематический зачаток охвоенного побега при этом полностью оказывается погруженным в чашеобразное окружение стебля почки.

Чашевидное окружение стебля обеспечивает более существенную защиту апикальных меристем от внешних воздействий, чем обычный свод кроющих чешуй, расположенный на плоском укороченном стебле почки, который мы наблюдаем, например, у почек *Picea abies*, *P. excelsa*, *P. schrenkiana*. Такое окружение создает сплошной покров от механических воздействий на апикальную меристему. Кроме того, обеспечивается поддержание более стабильных температурных условий и уровня влажности пространства, в котором происходит развитие меристематических зачатков охвоенных побегов. Вогнутый стебель почки, несущий кроющие чешуи, также формируется у сеянцев псевдотсуги прибрежной (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* Mirb.), выращиваемых в условиях быстрого перехода к короткому 8-ми часовому дневному периоду освещенности [22].

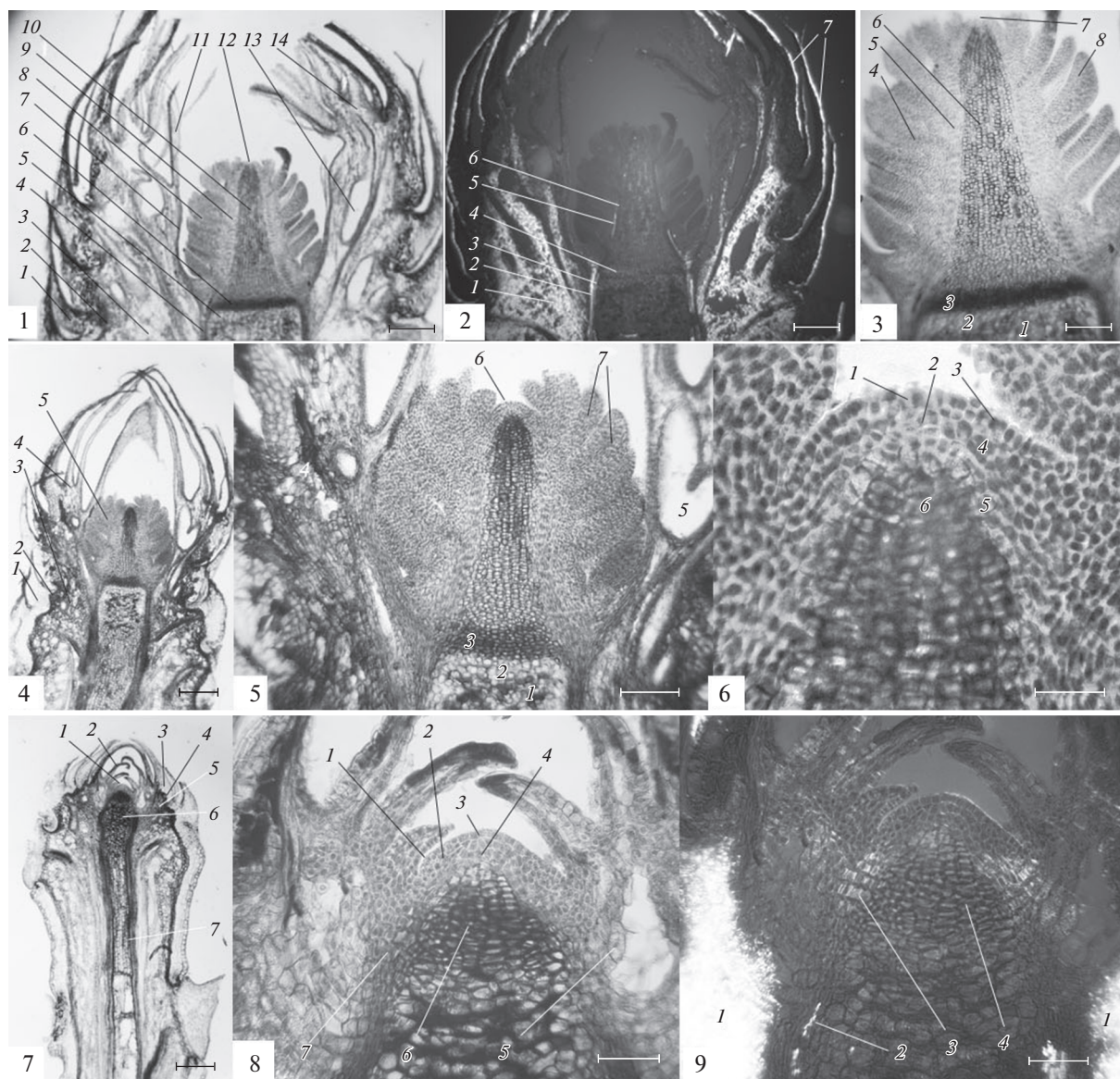
В конце вегетационного периода зачаток побега и апекс непосредственно окружены стенкой чашевидного стебля почки и лишь на его верхушке

расположены внутренние кроющие чешуи. Непосредственно с зачатком побега контактирует живая паренхима внутренней стенки чаши, покрытая эпидермой. Внешнюю стенку чаши образуют основания отмерших первых кроющих чешуй с пробкой, составляющих перидерму.

У почек с полным циклом морфогенеза в период подготовки к закладке зачатков хвои происходит прекращение заложения апексом кроющих чешуй, и он включается в самостоятельный объемный рост. В связи с этим в конце вегетационного периода во внутреннем ярусе кроющие чешуи имеют полное развитие и отсутствуют их зачатки (рис. 2, № 1, 4, 5). Наряду с ростом апекса в этот период продолжается активный вставочный рост паренхимы стебля почки, которая образует высокую чашу вокруг зачатка охвоенного побега. В конечном итоге чашевидное окружение меристематического зачатка охвоенного побега с апексом на верхушке вырастает на одну треть выше последнего.

По мере уменьшения освещенности в кроне дерева в терминальных почках осей 3-го порядка в возрасте 1–6 лет количество формируемых за вегетационный период слоев кроющих чешуй снижается от 11 до 6–7. Кроющие чешуи внешних слоев покрыты узкими клетками эпидермы, под которыми располагаются прямоугольные клетки гиподермы. Внутренний объем чешуй заполнен клетками пробки. В оболочках клеток эпидермы и гиподермы на внешней стороне кроющих чешуй содержится кристаллическая целлюлоза, которая придает им механическую прочность и обеспечивает сохранение их формы (рис. 2, № 2). Согласно К. Эсау [23] в оболочках растительных клеток двойным светопреломлением обладают структуры, содержащие кристаллическую форму целлюлозы. Кроющие чешуи средних слоев имеют кристаллическую целлюлозу только в верхней части на внешней поверхности. Внутренние слои кроющих чешуй не имеют накопления кристаллической целлюлозы в оболочках клеток. Первые слои коротких кроющих чешуй в основании почки располагаются над слоями феллемы, сформированной подстилающим ее феллогеном, и входят в состав перидермы. Клетками пробки эти чешуи полностью отделены от живой паренхимы первичной коры и состоят из мертвых клеток (рис. 2, № 1, 1).

У почек с полным циклом морфогенеза апекса чешуи самых внутренних слоев, закладываемые в последнюю очередь, к концу вегетационного периода вырастают на полную длину, прикрывая своим сводом весь меристематический зачаток побега с апексом. Они сложены живыми дифференцированными клетками. Основания этих чешуй располагаются на внутренней стороне чашевидного окружения стебля на уровне верхней границы



**Рис. 2.** Функциональные изменения апикальной меристемы побегов при снижении освещенности в кроне дерева *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге.

№ 1, 2. Укороченный побег терминальной почки с кроющими чешуями оси третьего порядка ветвления, несущий меристематический зачаток охвоенного побега, при развитии с относительным световым довольствием (ОСД) в диапазоне 23.9%: 1 – кроющая чешуя нижнего яруса в составе перидермы укороченного стебля почки. 2 – феллоген. 3 – паренхима коры укороченного стебля почки. 4 – проводящие пучки центрального цилиндра укороченного стебля почки. 5 – паренхима сердцевины укороченного стебля почки со слизевыми клетками. 6 – сердцевинная диафрагма меристематического зачатка охвоенного побега. 7 – внутренняя стенка чашевидной части стебля почки. 8 – листовые примордии меристематического зачатка охвоенного побега. 9 – прокамбий меристематического зачатка охвоенного побега. 10 – сердцевинная меристема стебля меристематического зачатка охвоенного побега. 11 – внутренний ярус кроющих чешуй. 12 – меристематический апекс побега. 13 – вместилище смолы чашевидной части стебля почки. 14 – верхняя часть чашевидного стебля почки, несущая кроющие чешуи средних ярусов.

№ 2. Объект № 1 в темном поле поляризованного света: 1 – отложения включений оболочек паренхима коры укороченного стебля почки с двойным светопреломлением. 2 – флоэма центрального цилиндра укороченного стебля почки. 3 – ксилема центрального цилиндра укороченного стебля почки. 4 – сердцевинная диафрагма меристематического зачатка охвоенного побега. 5 – флоэма стебля центрального цилиндра меристематического зачатка охвоенного побега. 6 – прокамбий стебля центрального цилиндра меристематического зачатка охвоенного побега. Масштабная линейка: № 1, 2 – 500 мкм.

№ 3. Меристематический зачаток охвоенного побега, сформированный в условиях ОСД в диапазоне 23.9%: 1 – зрелые клетки паренхимы сердцевины укороченного стебля почки. 2 – слизевые клетки на границе сердцевины стебля почки и сердцевинной диафрагмы. 3 – сердцевинная диафрагма меристематического зачатка охвоенного побега. 4 – прокамбий

примордия хвои. 5 — прокамбий центрального цилиндра стебля зачатка охвоенного побега. 6 — сердцевинная меристема стебля зачатка охвоенного побега. 7 — терминальная апикальная меристема зачатка охвоенного побега. 8 — примордий хвои. Масштабная линейка: № 3 — 250 мкм.

№ 4. Укороченный побег терминальной почки с кроющими чешуями оси третьего порядка ветвления, несущий меристематический зачаток охвоенного побега, при развитии в условиях ОСД в диапазоне 18.3%: 1 — первый ярус отмерших кроющих чешуй в составе перидермы зрелого стебля почки. 2 — пробковый камбий. 3 — паренхима коры стебля почки. 4 — верхняя часть чашевидного стебля почки, несущая кроющие чешуи средних ярусов. 5 — примордии хвои меристематического зачатка охвоенного побега. Масштабная линейка: № 4 — 500 мкм.

№ 5. Меристематический зачаток охвоенного побега, сформированный в условиях ОСД в диапазоне 18.3%: 1 — зрелые клетки паренхимы сердцевинной укороченного стебля почки. 2 — слизевые клетки на границе между сердцевинной почки и диафрагмы сердцевинной зачатка охвоенного побега. 3 — сердцевинная диафрагма. 4 — паренхима коры чашевидной части стебля почки. 5 — смоляное вместилище паренхимы коры чашевидной части стебля почки. 6 — апикальная меристема побега. 7 — листовые примордии зачатка охвоенного побега. Масштабная линейка: № 5 — 250 мкм.

№ 6. Апекс меристематического зачатка охвоенного побега, сформированного в условиях ОСД в диапазоне 18.3%: 1 — апикальные инициальные клетки. 2 — центральные материнские клетки. 3 — протодерма. 4 — периферическая меристема. 5 — прокамбий. 6 — сердцевинная меристема. Масштабная линейка: № 6 — 50 мкм.

№ 7. Укороченный побег терминальной почки с кроющими чешуями оси третьего порядка ветвления, при развитии в условиях ОСД в диапазоне 15.1%: 1 — апикальная меристема. 2 — предпоследний ярус живых кроющих чешуй почки. 3 — мертвые кроющие чешуи почки второго яруса в составе перидермы стебля почки. 4 — пробковый камбий. 5 — паренхима коры стебля почки. 6 — паренхима сердцевинной. 7 — проводящие пучки центрального цилиндра стебля охвоенного побега, несущего почку. Масштабная линейка: № 7 — 500 мкм.

№ 8. Апикальная меристема укороченного побега терминальной почки с кроющими чешуями оси третьего порядка ветвления, при развитии в условиях ОСД в диапазоне 15.1%: 1 — протодерма. 2 — периферическая меристема. 3 — апикальные инициальные клетки. 4 — центральные материнские клетки. 5 — слизевые клетки паренхимы коры. 6 — сердцевинная диафрагма. 7 — проводящие пучки центрального цилиндра стебля почки. Масштабная линейка: № 8 — 100 мкм.

№ 9. Объект № 8 в темном поле поляризованного света. 1 — отложения включений оболочек паренхимы коры укороченного стебля почки с двойным светопреломлением. 2 — зрелые трахеиды ксилемы. 3 — дифференцированные клетки — производные прокамбия, содержащие кристаллическую целлюлозу. 4 — сердцевинная диафрагма. Масштабная линейка: № 9 — 100 мкм.

**Fig. 2.** Functional changes in the shoot apical meristem induced by the reduced illumination in the crown of the *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) introduced in St. Petersburg.

No. 1, 2. A short shoot of a scaly terminal bud of an axis of the third branching order, bearing meristematic primordial shoot with needles, when developed under relative light availability (RLA) ranging at 23.95%: 1 — covering scale of the lower row as a part of the periderm of the short stem of the bud. 2 — phellogen. 3 — bark parenchyma of the short bud stem. 4 — vascular bundles of stele of the short stem of a bud. 5 — pith parenchyma of the short stem of a bud with mucous cells. 6 — diaphragmed pith of meristematic primordial shoot with needles. 7 — inner wall of the bud stem calyx. 8 — leaf primordia of the meristematic primordial shoot with needles. 9 — procambium of meristematic primordial shoot with needles. 10 — stem pith meristem of meristematic primordial shoot with needles. 11 — inner row of scales. 12 — meristematic shoot apex. 13 — resin receptacle of the bud stem calyx. 14 — the upper part of the bud stem calyx, bearing covering scales of the middle layers.

No. 2. Dark-field microscopy of object No. 1: 1 — deposits of birefringent inclusions of the parenchyma bark walls of the short stem of the bud. 2 — phloem of the stele of short stem of the bud. 3 — xylem of the stele of the short stem of the bud. 4 — diaphragmed pith of meristematic primordial shoot with needles. 5 — phloem of the stele of the meristematic primordia of the shoot with needles. 6 — procambium of the stem stele of the meristematic primordia of the shoot with needles. Scale bar: No. 1, 2 — 500 microns.

No. 3. The meristematic primordial shoot formed under relative light availability (RLA) in the range of 23.95%: 1 — mature pith parenchyma cells of the short stem of the bud. 2 — mucous cells at the border of the stem pith of the bud and the diaphragmed pith. 3 — diaphragmed pith of the meristematic primordial shoot with needles. 4 — procambium of the needle primordia. 5 — stele procambium of the stem of primordial shoot with needles. 6 — pith meristem of the stem of primordial shoot with needles. 7 — terminal apical meristem of primordial shoot with needles. 8 — primordial needles. Scale bar: No. 3 — 250 microns.

No. 4. A short shoot of a scaly terminal bud of the axis of the third branching order, bearing meristematic primordial shoot with needles, when developed under relative light availability (RLA) ranging at 18.30%: 1 — first row of the dead bud scales as part of periderm of the mature stem of the bud. 2 — cork cambium, 3 — bark parenchyma of the bud stem. 4 — upper part of the bud stem calyx, bearing scales of the middle rows. 5 — primordia needles of the meristematic primordial shoot with needles. Scale Bar: No. 4 — 500 microns.

No. 5. Meristematic primordial shoot formed under relative light availability (RLA) ranging at 18.30%: 1 — mature pith parenchyma cells of the short bud stem. 2 — mucous cells at the border of the stem pith of the bud and the diaphragmed pith of the short shoot with needles. 3 — shoot diaphragm. 4 — parenchyma of the cup-shaped cortex parts of the bud stem. 5 — resin receptacle of the bud stem calyx. 6 — shoot apical meristem. 7 — leaf primordia of a short primordial shoot. Scale bar No. 5 — 250 microns.

No. 6. The apex of the meristematic primordial shoot formed under relative light availability (RLA) ranging at 18.30%: 1 — apical initial cells. 2 — central mother cells. 3 — protoderm. 4 — peripheral meristem. 5 — procambium. 6 — pith meristem. Scale bar: No. 6 — 50 microns.

No. 7. A short shoot of a scaly terminal bud of the axis of the third order of branching, when developed under relative light availability (RLA) ranging at 15.1%: 1 — apical meristem. 2 — the penultimate row of living bud scales. 3 — dead bud scales of the second layer as part of the periderm of the bud stem. 4 — cork cambium. 5 — bark parenchyma of the bud stem. 6 — pith parenchyma. 7 — vascular bundles of a stem stele of a shoot bearing a bud. Scale bar: No. 7 — 500 microns.

No. 8. Apical meristem of a short shoot of a scaly terminal bud of the axis of a third order branching, when developed under relative light availability (RLA) ranging at 15.1%: 1 — protoderm. 2 — peripheral meristem. 3 — apical initial cells. 4 — central mother cells. 5 — mucous cells of the cortex parenchyma. 6 — pith diaphragm. 7 — vascular bundles of the stem stele of the bud. Scale bar: No. 8 — 100 microns.

No. 9. Dark-field microscopy of object No. 2. 1 — deposits of birefringent inclusions in the parenchyma walls of the bark of the short bud stem. 2 — mature xylem tracheids. 3 — differentiated procambium-derived cells containing crystalline cellulose. 4 — pith diaphragm. Scale bar: No. 9 — 100 microns.

меристематического зачатка охвоенного побега с апексом, поскольку в продолжение второго этапа морфогенеза они приподнимаются растущим чашевидным стеблем. Наибольшую длину кроющие чешуи имеют на самой вершине чашевидного окружения стебля почки меристематического зачатка охвоенного побега, то есть начиная с 4–5 яруса (рис. 2, №1, 14).

У почек 5–6-летних осей, функционирующих при дефиците ОСД, за весь вегетационный период апикальная меристема формирует всего 6–7 слоев кроющих чешуй и не способна осуществлять процесс формирования меристематического зачатка охвоенного побега (рис. 2, № 7). Причем лишь 3 внутренних слоя образуют полностью замкнутый свод над апексом побега. Они тонкие, не примыкают друг к другу и образуют покров с большими воздушными промежутками, слабо защищающий апекс от внешней среды. Окончания этих чешуй сложены мертвыми клетками. Рядом с апексом расположены живые, заложенные последними, короткие слабо развитые кроющие чешуи (рис. 2, № 8, 9). Внешние слои чешуй – короткие, с широким основанием, сложены мертвыми клетками, не замыкаются сплошным сводом над апексом. Они покрыты одним слоем клеток эпидермы, подстилаемой гиподермой, и заполнены крупными клетками пробки, являясь продолжением перидермы нижерасположенного стебля охвоенного побега. В целом свод кроющих чешуй глухих почек менее надежно защищает апикальную меристему, по сравнению с почками, имеющими полный годичный цикл морфогенеза апекса. Поверхность стебля почек в основании кроющих чешуй имеет коническую форму и лишь слегка приподнята на уровень верхушки апекса.

Считается, что кроющие чешуи многих древесных пород, включая ель обыкновенную, клен остролистный, конский каштан, формируются за счет гипертрофированного развития основания листа, при одновременном недоразвитии листовой пластинки [24, 25]. Данными признаками характеризуются и кроющие чешуи рассматриваемой нами псевдотсуги Мензиса.

*Изменение структуры зачатка охвоенного побега с апексом при снижении уровня освещенности в кроне дерева*

За вегетационный период апикальная меристема осуществляет формирование всего комплекса листовых фитомеров будущего годичного охвоенного побега в почке. По мере снижения светового довольствия от 23.9 до 18.3% существенно уменьшается активность морфогенеза апексов: в терминальных почках побегов однолетних осей 3-го порядка ветвления сформировалось по 10–11 ярусов листовых примордиев, а у почек 4-летних осей – лишь 6–7 ярусов (рис. 2,

№ 1–5). Происходит уменьшение размеров различных частей зачатков побегов. Общий объем зачатка побега снижается от 1.574 мм<sup>3</sup> в 1.7 раза; общий объем зачатков хвой – от 1.012 мм<sup>3</sup> в 1.6 раза; меристема первичной коры – от 0.289 мм<sup>3</sup> в 1.8 раза, прокамбий центрального цилиндра – от 0.130 мм<sup>3</sup> в 1.8 раза, сердцевинная меристема – от 0.143 мм<sup>3</sup> – в 3.3 раза. Минимальное снижение объема зачатков хвой свидетельствует о действии механизмов морфогенеза, направленных на максимальную степень использования ресурсов роста по формированию листовых примордиев. Наибольшее снижение объема сердцевинной меристемы показывает, что ее значение в осуществлении морфогенеза листовых примордиев значительно меньше, чем органогенных тканей – меристемы паренхимы коры и прокамбия (табл. 2).

При снижении уровня освещенности отношение объема зачатков хвой к объему стебля возрастает от 1.8 у почек однолетних осей до 2.4 у почек четырехлетних осей. В терминальных почках однолетних осей в средних ярусах зачатка побега длина листовых примордиев составляет 0.397 мм, а у четырехлетних осей – 0.352 мм. Это свидетельствует о том, что при незначительном различии (в 1.1 раза) средней длины зачатка хвой (а, следовательно, и его объема) в средних ярусах побега, несмотря на значимое уменьшение (в 1.6 раза) закладываемого числа листовых зачатков, система морфогенеза обеспечивает преобладание формирования примордиев хвой. Изменение соотношения между объемами стебля и зачатков хвой происходит в основном за счет уменьшения стеблевых элементов листовых фитомеров и, прежде всего, за счет снижения объема сердцевины. Парциальный объем сердцевины по мере ослабления освещенности уменьшается от 9.11 до 4.75%, то есть в 1.9 раза.

Листовые примордии располагаются на поверхности зачатка стебля плотно прижатыми друг к другу. Они сложены меристематическими клетками, не имеющими в оболочках включений кристаллической целлюлозы (рис. 2, № 2). По оси примордиев сформирован прокамбиальный пучок, состоящий из порядка 11 слоев продольно вытянутых клеток. Прокамбиальный пучок листового примордия представляет собой продолжение прокамбиального пучка центрального цилиндра стебля зачатка побега (рис. 2, № 3). Под однослойной меристемой эпидермы расположен слой узких вытянутых продольно клеток меристемы гиподермы. Между прокамбиальным пучком и протодермой располагается 4–5 слоев слегка вытянутых продольно клеток меристемы мезофилла.

В зачатке побега сердцевинная меристема стебля имеет наиболее крупные клетки. Они сплюснуты вдоль продольной оси стебля, имеют попереч-

**Таблица 2.** Параметры меристематического зачатка побега в терминальной почке осей 3-го порядка ветвления различного возраста *Pseudotsuga menziesii* в конце вегетационного периода

**Table 2.** Parameters of the meristematic primordium shoot in terminal bud of an axis of the third branching order in *Pseudotsuga menziesii* of different ages at the end of the growing season

| Возраст осей 3-го порядка ветвления, лет<br>Age of the axes of the 3 <sup>rd</sup> branching order, years | 1                                                 | 2             | 3             | 4             |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|---------------|---------------|---------------|
| Относительное световое довольствие, %<br>Relative light availability, %                                   | 23.9 ± 0.98                                       | 22.5 ± 0.97   | 20.4 ± 0.92   | 18.3 ± 0.77   |
| Структура побега<br>Shoot structure                                                                       | Объем, мм <sup>3</sup><br>Volume, mm <sup>3</sup> |               |               |               |
| Зачатки хвои<br>Needle primordia                                                                          | 1.012 ± 0.033                                     | 0.725 ± 0.031 | 0.656 ± 0.024 | 0.650 ± 0.028 |
| Меристема первичной коры<br>Primary bark meristem                                                         | 0.288 ± 0.013                                     | 0.190 ± 0.008 | 0.220 ± 0.010 | 0.157 ± 0.007 |
| Прокамбий центрального цилиндра стебля<br>Procambium of the stele                                         | 0.129 ± 0.005                                     | 0.073 ± 0.003 | 0.101 ± 0.004 | 0.072 ± 0.003 |
| Сердцевинная меристема<br>Pith meristem                                                                   | 0.143 ± 0.007                                     | 0.072 ± 0.003 | 0.077 ± 0.003 | 0.043 ± 0.002 |
| Зачаток стебля<br>Stem primordium                                                                         | 0.562 ± 0.026                                     | 0.336 ± 0.016 | 0.398 ± 0.016 | 0.273 ± 0.013 |
| Общий объем зачатка побега<br>Total volume of shoot primordium                                            | 1.574 ± 0.080                                     | 1.061 ± 0.052 | 1.055 ± 0.051 | 0.924 ± 0.045 |
| Зачатки хвои. Длина, мм<br>Needle primordia. Length, mm                                                   | 0.403 ± 0.016                                     | 0.412 ± 0.019 | 0.373 ± 0.018 | 0.404 ± 0.017 |

ный диаметр 27.0 мкм, продольный — 21.1 мкм. На продольном срезе клетки сложены в 8–9 осевых рядов и заполнены крупными пластидами с гранулами крахмала, имеющими небольшую степень полимеризации со слабым двойным светопреломлением (рис. 2, № 2). В центральном цилиндре стебля зачатка побега прокамбиальные пучки содержат 3 гистологические зоны, выявляемые в поляризованном свете. Осевая часть пучков сложена 7–8 слоями собственно прокамбиальных клеток, параллельных оси стебля, имеющих минимальное свечение в поляризованном свете. Снаружи к ним примыкают 2–3 слоя дифференцированных клеток флоэмы, обладающих ярким свечением и содержащих кристаллическую целлюлозу, которые продолжают почти до самой верхушки зачатка побега. С внутренней стороны прокамбиальных пучков выявляется 1–2 слоя клеток инициалей трахеид ксилемы, имеющих существенно меньшее накопление кристаллической целлюлозы, чем в ситовидных клетках флоэмы. Клетки меристемы паренхимы коры имеют диаметр 12–15 мкм.

В основании зачатка побега сформирована широкая сердцевинная диафрагма, состоящая из

8 слоев уплощенных вытянутых поперек оси зачатка клеток (рис. 2, № 1.3–5). Их оболочки, поперечные продольной оси стебля, в поляризованном свете имеют большее свечение, чем продольные. Оболочки клеток сердцевинной диафрагмы обладают метилофилией и выделяются синей окраской, указывающей на плотную молекулярную упаковку мицелл. Клетки сердцевинной диафрагмы отделены от зрелых клеток паренхимы сердцевины укороченного стебля почки межклетником, возникшим при участии слизевых клеток.

К концу вегетационного периода терминальный апекс по мере завершения этапа заложения меристематического зачатка охвоенного побега приобретает минимальный сезонный объем. В осях 3-го порядка ветвления при увеличении возраста от 1 до 4 лет по мере снижения уровня ОСД от 24.0 до 18.3% объем апекса терминальных почек уменьшается от 0.003193 мм<sup>3</sup> в 1.98 раза. Несмотря на многократное уменьшение (порядка 19 крат) своего объема по отношению к началу этапа заложения зачатков фитомеров хвои, апекс сохраняет довольно обширную зону органогенной периферической меристемы, шириной в

3 слоя клеток (рис. 2, № 6). Зона центральных материнских клеток сократилась до 1 слоя больших шаровидных клеток с крупным ядром, имеющим рыхлый деспирализованный хроматин. Апикальные инициальные клетки слегка вытянуты антиклинально, имеют диаметр в этом направлении, превышающий таковой в клетках протодермы. Толщина слоя клеток протодермы заметно уменьшается к основанию апекса. Сердцевинная меристема на уровне основания апекса занимает относительно небольшой объем в апексе и сложена 5-ю осевыми слоями клеток. Она отличается от остальных тканей апекса большим накоплением в клетках танинов, окрашивающихся нуклеальным красителем метиловым зеленым — пиронином в интенсивный синий цвет. В особенности это характерно для структур протопласта клеток, примыкающих к их оболочкам. В целом сердцевинная меристема имеет явный, повышающийся градиент накопления танинов в направлении от стебля зачатка охвоенного побега к его апексу.

Снижение ОСД до 15.1–15.4% у терминальных почек 5–6-летних осей 3-го порядка приводит к существенному торможению морфогенеза апексов и потере способности осуществлять этап заложения листовых фитомеров меристематического зачатка охвоенного побега. В подзоне средней тайги европейского Северо-Востока в сосново-еловом древостое черничного типа, полнотой 0.6, при аналогичном ОСД (16%) в почках нижней части кроны дерева *Picea obovata* Ledeb. происходит прекращение закладки апикальной меристемой зачатков охвоенных побегов новой генерации. Установлено, что главным признаком адаптации всей системы структур побега к снижению уровня освещенности в кроне дерева является уменьшение числа фитомеров. Оно приводит к одновременному существенному снижению функций: фотосинтеза и роста в расчете на побег. Светозависимые системы регуляции морфогенеза зачатка охвоенного побега в почке в весенний период, при критически низких уровнях освещенности в первую очередь обеспечивают поддержание нормального роста и развития заложенных меристематических примордиев хвои и торможение функционирования его апикальной меристемы в процессе формирования зрелого годичного побега [13].

У псевдотсуги Мензиса в конце вегетационного периода у почек 5–6-летних осей 3-го порядка апикальные меристемы имеют объем 0.002468 и 0.001225 мм<sup>3</sup>, соизмеримый с объемом апексов, расположенных на верхушке меристематических зачатков охвоенных побегов у почек с полным годичным циклом морфогенеза. Апексы почек данных осей характеризуются интерфазным состоянием ядер апикальных инициалей и центральных материнских клеток (рис. 2, № 8, 9). Крупные пиронинофильные ядра этих клеток, заполняющие почти весь внутренний объем клеток, отличаются

максимальной деспирализацией хроматина зернистой структуры. Меристема сердцевинны располагается по оси в 3 слоях клеток от верхушки апекса. Под протодермой в основании апекса насчитывается только два слоя клеток периферической меристемы. Они имеют метилофильные ядра с высокой спирализацией хроматина и однородную стекловидную структуру. Между периферической и сердцевинной меристемами располагается два–три слоя клеток прокамбия, имеющих крупные пиронинофильные ядра с зернистым хроматином. В целом клетки апексов терминальных почек в возрасте 5–6 лет характеризуются менее интенсивной окраской нуклеальными красителями, чем таковые 1–4-летних осей, что свидетельствует о меньшей концентрации в них нуклеиновых кислот [17]. Под апексом в центральном цилиндре укороченного стебля почки сформирована сердцевинная диафрагма. По ее флангам в проводящих пучках центрального цилиндра, следующих в основание апекса, сформированы радиальные ряды в 4–5 клеток. Их стенки параллельные продольной оси пучков, проявляют свечение в поляризованном свете, связанное с присутствием включений кристаллической целлюлозы (рис. 2, № 9). Поперечные стенки этих клеток не содержат заметного количества кристаллической целлюлозы. Эти радиальные ряды клеток представляют собой результат пролиферации прокамбиальных клеток перегородками, параллельными продольной оси пучков. В последующем прокамбий центрального цилиндра в основании апекса дифференцируется в постоянные гистологические элементы, содержащие кристаллическую целлюлозу, подобные сердцевинной диафрагме. Возможно, их роль состоит в осуществлении ими апопластного транспорта метаболитов к основанию апекса. Апопласт представляет собой внеплазматическое свободное пространство с большой внутренней поверхностью целлюлозно-пектиновых оболочек клеток, функционирующее как активный адсорбент [26–30]. Неодревесневшие целлюлозно-пектиновые оболочки построены из относительно рыхло сложенных фибрилл, между которыми остаются многочисленные пустоты и ходы, вытянутые параллельно волокнам. По ним может распространяться вода и растворенные в ней вещества, омывая внешний периметр клеток [31].

В настоящее время получены новые сведения о влиянии света на морфогенез апикальных меристем побегов. В частности установлено, что в условиях длинного дня, у выращенных в почве саженцев томатов зачатки листьев формировались с постоянной скоростью, но развитие листьев полностью прекращалось, когда растения выращивались в темноте. Было показано, что это не зависит от фотосинтеза, поскольку применение ингибиторов фотосинтеза приводило к обра-

зованию хлоротических верхушек, но не влияло на скорость образования примордиев. Установлено, что свет способствует локализации белка носителя оттока ауксина — PIN-FORMED 1 (PIN1) в мембранах клеток центральной зоны апикальной меристемы побега, который транспортирует ауксин к местам зарождающегося зачатка листа, где происходит инициация листьев. При этом передача сигналов ауксина и цитокинина в апикальной меристеме взаимосвязаны. Считается, что цитокинин необходим для поддержания активности меристемы, ауксин необходим для дифференцировки и органогенеза [32].

Воздействие темноты, либо различной интенсивности белого, синего, красного света или FR, при постоянной температуре на дефолиированные растения 6 сортов *Rosa* показало, что у всех сортов распускание почек было подавлено в темноте, но этого не наблюдалось у *Arabidopsis*, томатов и тополей в тех же условиях. У всех сортов *Rosa* распускание почек, рост предварительно сформированных листьев и органогенез меристемы вызывались синим и красным светом и усиливались за счет увеличения интенсивности света. FR ингибировал раскрытие бутона. Эксперименты с частичным затенением показали, что почка, а не стебель является активным местом восприятия света при раскрытии почки [33]. Сильно освещенные почки оказываются наиболее мощными и тормозят или подавляют рост почек, находящихся в тени [34].

У молодых растений Дугласовой пихты (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco), а также других древесных пород за первым весенним всплеском роста может последовать один или несколько всплесков роста терминальных побегов, если условия выращивания благоприятны. Эти дополнительные всплески роста могут существенно повлиять на форму и структуру кроны. Первой фазой этого дополнительного всплеска роста является прорастание молодых почек и первоначальный рост новообразованных более крупных побегов из боковых почек, а не из терминальной почки. Считается, что этот ответ часто включает ослабление апикального доминирования, которое в значительной степени зависит от соотношения ауксинов и цитокининов, а также от других сигналов, включая питательные вещества и воду. Для объяснения этого явления рассматривается гипотеза, включающая две фазы, то есть апикальное доминирование и апикальную регуляцию — факторы, которые будут определять последующий всплеск роста. Выдвигается предположение, что механизмы питания могут быть связаны с гормональной активностью [35].

Анализ причин, обуславливающих выключение этапа заложения меристематического зачатка охвоенного побега в морфогенезе апекса побега

псевдотсуги Мензиса при недостатке света в кроне дерева, дает основание предполагать, что этот процесс носит комплексный характер. Гистологически это выражается в том, что в проводящих пучках центрального цилиндра укороченного стебля почки, на котором располагается апекс, затормаживается развитие проводящих тканей. Ксилемная часть развивается слабо, а зрелые ситовидные клетки флоэмы отсутствуют. Блокируется непосредственная связь апекса побега с прокамбием и проводящими элементами флоэмы и ксилемы нижерасположенного центрального цилиндра укороченного стебля почки.

Существует представление о том, что прежде чем верхушка побега сможет контролировать развитие, она должна развиваться сама [36]. Подтверждением этого положения морфогенеза побегов служит наблюдаемый нами самостоятельный рост апекса побега перед началом вычленения им боковых примордиев катафиллов и зачатков хвои у многих хвойных: ели сибирской, пихты сибирской, лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в подзоне средней тайги Европейского Северо-Востока, ели обыкновенной и псевдотсуги Мензиса в Санкт-Петербурге [10, 11]. Боковые примордии вычленяются на поверхности в основании апекса ниже зоны “инициального кольца” [2]. В этом процессе участвуют клетки протодермы, периферической меристемы, прокамбиальные пучки и паренхимные инициалы. Боковые примордии имеют строго одинаковый размер и возникают одновременно по периметру основания апекса, располагаясь гексагонально в виде дугообразных линий — парастих, идущих от верхушки к основанию зачатка побега в двух взаимно пересекающихся направлениях. Число парастих по окружности зачатка побега зависит от длины периметра основания апекса. У наиболее крупных зачатков побегов ели сибирской число парастих достигает  $21 + 34$ . По мере уменьшения размеров закладываемых побегов число парастих изменяется в соответствии с рядом Фибоначчи:  $13 + 21$ ;  $8 + 13$ ;  $5 + 8$ . Бугорки примордиев хвои появляются на некотором удалении друг от друга. Это свидетельствует о том, что в периферической меристеме задолго до вычленения листовых примордиев формируются их инициальные центры меристематической активности [7]. Одной из причин такой закономерности морфогенеза многоклеточных и одноклеточных организмов является создание специфического паттерна дифференциального роста клеточных стенок, в особенности на внешней границе органа или организма [37]. Подробным изучением клеток профилей протодермы и периферической меристемы в области инициального кольца в апексах ели сибирской обнаружена периодичность их ультраструктуры — количества осмиофильных глобул на единицу площади цитоплазмы, гранул крахмала, степени

вакуолизации, пластидного индекса и других показателей. Кроме этого, в периферической меристеме апексов побегов ели сибирской и псевдотсуги Мензиса установлено наличие зон с высокой окраской нуклеальными красителями, разделенных узкими зонами со слабой окраской [7, 11]. Данные сведения дают основание считать, что в периферической меристеме апексов побегов хвойных до начала вычленения боковых примордиев формируются материнские группы клеток фитомеров. Поэтому в морфогенезе апикальной меристемы *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *P. excelsa*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica* как самостоятельный процесс следует выделять этап роста апекса перед началом осуществления морфогенеза фитомеров укороченного побега почки и перед следующим за ним этапом формирования листовых фитомеров хвои меристематического зачатка охвоенного побега.

В целом в полном годичном цикле морфогенеза апикальной меристемы *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *P. excelsa*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, начиная от ранней весны, целесообразно выделять следующие этапы: 1а) рост апекса перед морфогенезом укороченного побега почки, 1б) морфогенез укороченного побега почки; 2а) рост апекса перед морфогенезом меристематического зачатка охвоенного побега, 2б) морфогенез меристематического зачатка охвоенного побега.

Выпадение этапа 2а приводит к прекращению морфогенеза меристематического зачатка охвоенного побега, а этапа 1а — к прекращению в целом морфогенеза апикальной меристемы данной оси, ее последующей деградации.

Таким образом, выпадение второго этапа морфогенеза зачатка охвоенного побега псевдотсуги Мензиса при значительном снижении уровня освещенности является следствием существенного торможения объемного роста апикальной меристемы, необходимого для формирования материнских групп клеток фитомеров хвои.

У псевдотсуги Мензиса в условиях интродукции в Санкт-Петербурге при значительном затенении в кроне дерева (до уровня относительного светового довольствия 15.1–15.4%) листонесущие побеги обычно формируют нормально развитую хвою и стебель с недоразвитой терминальной почкой. Есть основание считать, что псевдотсуга Мензиса в Санкт-Петербурге при относительном световом довольствии выше 18–19% в межкроновом пространстве древостоев может оптимально развивать вегетативные побеги.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco), интродуцированной в Санкт-Петербурге, апикальная меристема побегов осей 3-го

порядка ветвления в нижней части кроны дерева за вегетационный период осуществляет полный годичный цикл морфогенеза при относительном световом довольствии (ОСД) в диапазоне 23.9–18.3%. В начале периода вегетации формируется дифференцированный укороченный побег почки с чашевидным стеблем, несущим кроющие чешуи, на котором во второй половине вегетационного периода под покровом чешуй развивает меристематический зачаток охвоенного побега новой генерации.

Снижение уровня ОСД до 15.1–15.4% приводит к существенному уменьшению интенсивности пролиферативного роста апекса и его органогенеза. В результате, за весь вегетационный период он успевает сформировать только укороченный побег почки, имеющий примерно в 2 раза меньшее число слоев слабо развитых кроющих чешуй и в 5 раз меньшую общую площадь поперечного сечения живых тканей укороченного стебля почки по внешней границе коровой паренхимы по сравнению с нормально освещенными побегами. Уменьшение освещенности побегов оказывает тормозящее влияние как на скорость формирования апексом новых фитомеров укороченного стебля почки и меристематического зачатка охвоенного побега, так и на их пролиферативный рост. Важным процессом морфогенеза апекса является его самостоятельный пролиферативный объемный рост перед началом этапов формирования укороченного стебля почки и меристематического зачатка охвоенного побега. В результате этого роста в его основании в периферической меристеме развиваются материнские группы клеток фитомеров укороченного побега почки и листовые фитомеры зачатка охвоенного побега. Снижение у годичных побегов уровня ОСД до 15.1–15.4% приводит к недоразвитию проводящих тканей центрального цилиндра укороченного стебля почки и блокировке связи апекса через прокамбиальные пучки с проводящим цилиндром стебля материнского охвоенного побега. В результате этого нарушается трофика апикальной меристемы и способность формировать клеточным делением необходимый объем органогенной периферической меристемы с материнскими группами листовых фитомеров зачатка охвоенного побега, что и приводит к выпадению этапа формирования охвоенного побега новой генерации у побегов с недостаточным уровнем обеспеченности ОСД.

При создании культур псевдотсуги Мензиса в Санкт-Петербурге целесообразно планировать густоту посадки растений с учетом того, чтобы в межкроновом пространстве относительное световое довольствие не было ниже 18–19%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Foster A.S. 1941. Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. — Bull. Torrey Bot. Club. 68(6): 339–350.
2. Camefort H. 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnosperms. — In: Thèses présentées à la Faculté des sciences de l'Université de Paris. Masson et C<sup>ie</sup> Éditeur. Paris. P. 1–185.
3. Sterling C. 1946. Organization of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. I. Structure of the shoot apex. — Am. J. Bot. 33: 742–750.
4. Аникеева И.Д., Минина Е.Г. 1959. О жизнедеятельности конуса нарастания у древесных пород в связи с сексуализацией побегов. — Бот. журн. 44(7): 907–915.  
<http://en.arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19590707>
5. Owens J.N., Molder M., Langer H. 1977. Bud development in *Picea glauca*: 1. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. — Canad. J. Bot. 55(21): 2728–2745.
6. Owens J.N., Molder M. 1977. Bud development in *Picea glauca*: 2. Cone differentiation and early development. — Canad. J. Bot. 55(21): 2746–2760.
7. Скупченко В.Б. 1985. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л. 80 с.
8. Хохряков А.П. Растения как модульные организмы. — В кн.: Труды международной конференции по анатомии и морфологии растений. 2–6 июня 1997 г. Санкт-Петербург. 1997. 371 с.
9. Скупченко В.Б. 1998. Формирование побегов и репродуктивных органов ели в связи с эндогенными и экологическими факторами. Сыктывкар. 62 с.
10. Скупченко В.Б. 1974. Морфофункциональная характеристика меристем почек ели, сосны, лиственницы и пихты в подзоне средней тайги Коми АССР. — В кн.: Биологические исследования на Северо-Востоке Европейской части СССР. Коми филиал АН СССР. Сыктывкар. С. 47–53.
11. Скупченко В.Б. 2022. Морфогенез и рост вегетативного побега *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге. — Раст. ресурсы. 58(1): 43–57.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=48050563>
12. Лархер В. Экология растений. М. 1978. 385 с.
13. Скупченко В.Б., Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. 1997. Формирование побегов и их функциональная организация в кроне *Picea obovata* (Pinaceae). — Бот. журн. 82(5): 16–27.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28178772>
14. Скупченко В.Б. 1979. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сер. препринт. сообщ. “Новые научные методики”. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР. Вып. 2. 56 с.
15. Пирс Э. 1962. Гистохимия. М. 962 с.
16. Джерсен У. 1965. Ботаническая гистохимия. М. 377 с.
17. Конарев В.Г., Закиров С.З., Елсакова Т.Н. 1958. Пиронинофилия ядра как показатель состояния дезоксирибонуклеиновой кислоты. — Изв. АН СССР. 120(2): 409–411.
18. Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М. 293 с.
19. Галенко Э.П. 2001. Радиационный режим соснового фитоценоза как элемент энергообмена. — В кн.: Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб. С. 91–102.
20. Еремин В.М., Чавчавадзе Е.С. 2015. Анатомия вегетативных органов сосновых (Pinaceae Lindl.). Брест. 692 с.
21. Скупченко В.Б. 2016. Включения апопласта с двойным светопреломлением развивающихся структур побегов *Picea obovata* и *P. abies* (Pinaceae). — Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 215: 64–79.  
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.215.64-79>
22. MacDonald J.E., Owens J.N. 1993. Bud development in coastal Douglas-fir seedlings under controlled-environment conditions. — Can. J. For. Res. 23(6): 1203–1212.  
<https://doi.org/10.1139/x93-152>
23. Эсау К. 1980. Анатомия семенных растений. Книга 1. М. 218 с.
24. Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 378 с.
25. Серебрякова Т.И. 1983. Почка как этап развития побега. — В кн.: Тез. Докл. 9 делегат. Съезда Всесоюзн. Бот. общ. 2 т. Донецк 11–14 мая. Л. С.: 232–233.
26. Briggs G.E., Robertson R.N. 1957. Apparent free 3 space. — Annu. Rev. Plant Physiol. 8: 11–30.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.pp.08.060157.000303>
27. Geiger D.R. 1975. Phloem loading. — In: Phloem transport. Springer. P. 395–431.
28. Гамалей Ю.В. 2009. Природа пищевого тракта сосудистых растений. — Цитология. 51(5): 375–387.  
[http://tsitologiya.incras.ru/51\\_5/gamalei\\_ru.htm](http://tsitologiya.incras.ru/51_5/gamalei_ru.htm)
29. Салеев Р.К., Швецова И.В. 1969. Адсорбционные свойства изолированных стенок растительной клетки. — Физиол. раст. 16: 447–451.
30. Салеев Р.К. 1969. Поглощение веществ растительной клеткой. М. 206 с.
31. Курсанов А.Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растениях. М. 647 с.

32. Griffiths J., Halliday K. 2011. Plant Development: Light Exposure Directs Meristem Fate. — *Current Biology*. 21(19): R817–R819.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.054>
33. Girault T., Bergougnoux V., Combes D., Viemont J.-D., Leduc N. 2008. Light controls shoot meristem and organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. — *Plant Cell Environ.* 31(11): 1534–1544.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x>
34. Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
35. Cline M.G., Harrington C.A. 2011. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. — *Can. J. For. Res.* 37(1): 74–83.  
<https://doi.org/10.1139/x06-218>
36. Синнот Э. Морфогенез растений. М. 1963. 603 с.
37. Барлоу П.У. 1994. Деление клеток в меристемах и значение этого процесса для органогенеза и формообразования растений. — *Онтогенез*. 25(5): 5–28.

## Changes in the Shoot Apical Meristem with Decrease in Illumination within the Crown of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) Introduced in St. Petersburg

V. B. Skupchenko\*

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

\*e-mail: vlaskvs16579@mail.ru

**Abstract**—In *Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco introduced in St. Petersburg, the changes in the apical meristem morphogenesis during the formation of a short bud shoot with covering scales and meristematic primordium of shoot with needles, under the decrease in illumination within the crown were studied. Terminal 1–4-year-old shoots of the third-order branches in the lower part of the crown with a relative light availability (RLA) in the range of 23.9–18.3% perform full annual cycle of morphogenesis of the shoot apical meristem. Before each stage of morphogenesis, the apical meristem performs independent volume growth associated with the formation of mother groups of phytomer cells of covering scales and needles in the peripheral meristem. With RLA reducing to 15.1–15.4%, in terminal 5–6-year-old shoots over the growing season, the apical meristem performs only formation of a short bud shoot with covering scales and stops volume growth. This is because in the vascular bundles of the stele of the short bud stem, the sieve cells of the phloem are not formed, and the xylem part is poorly developed. The direct contact of the apex with the stele of the bud stem is blocked by procambium bundles, since their cells are differentiated and crystalline cellulose is accumulated in the cell walls. The cell walls of the bark parenchyma of the short bud stem contains significantly less birefringent inclusions, and only single small resin receptacles.

**Keywords:** *Pseudotsuga menziesii*, St. Petersburg, apical shoot meristem, morphogenesis under different light intensity in the crown of a tree, short shoot of the bud with covering scales, meristematic rudiment of a new generation of shoot with needles

## REFERENCES

1. Foster A.S. 1941. Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. — *Bull. Torrey Bot. Club*. 68(6): 339–350.
2. Camefort H. 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnospermes. — In: *Thèses présentées à la Faculté des sciences de l'Université de Paris*. Masson et C<sup>ie</sup> Éditeur. Paris. P. 1–185.
3. Sterling C. 1946. Organization of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. I. Structure of the shoot apex. — *Amer. J. Bot.* 33: 742–750.
4. Anikeyeva I.D., Minina E.G. 1959. On the physiological activity of the apical meristem in trees as related to the sexual specialization of generative shoots. — *Botanicheskii Zhurnal*. 44(7): 907–915.  
<http://en.arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19590707> (In Russian)
5. Owens J.N., Molder M., Langer H. 1977. Bud development in *Picea glauca*: 1. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation, as they relate to date and temperature sums. — *Canad. J. Bot.* 55(21): 2728–2745.
6. Owens J.N., Molder M. 1977. Bud development in *Picea glauca*: 2. Cone differentiation and early development. — *Canad. J. Bot.* 55(21): 2746–2760.
7. Skupchenko V.B. 1985. [Organogenesis of vegetative and reproductive structures of spruce]. Leningrad. 80 p. (In Russian)
8. Chochrjakov A.P. 1997. [Plants as modular organisms]. — In: [Proc. of Intern. conf. on plant anatomy and morphology]. St. Petersburg. 371 p. (In Russian)

9. *Skupchenko V.B.* 1998. [Formation of shoots and reproductive organs of spruce as related to the endogenic and environmental factors]. Syktyvkar. 62 p. (In Russian)
10. *Skupchenko V.B.* 1974. [Morphofunctional characteristics of the meristem of the buds of spruce, pine, larch, and fir in the middle taiga subzone of the Komi ASSR. — In: Biological studies at the North-East of the European part of the USSR. Syktyvkar. P. 47–53. (In Russian)
11. *Skupchenko V.B.* 2022. Morfogenesis and growth in vegetative shoot of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) introduced to St. Petersburg. — Rastit. Resursi. 58(1): 43–57. (In Russian)  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=48050563>
12. *Larcher V.* 1978. [Plant ecology]. Moscow. 385 p. (In Russian)
13. *Skupchenko V.B., Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V.* 1997. [Shoot formation and their functional arrangement in the crown of *Picea obovata* (Pinaceae)]. — Botanicheskii zhurnal. 82(5): 16–27. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28178772> (In Russian)
14. *Skupchenko V.B.* 1979. [Vibrational microtomy of soft tissues]. — In: Novye nauchnye metodiki. Iss. 2. Syktyvkar. 56 p. (In Russian)
15. *Pearse A.G.E.* 1962. [Histochemistry: theoretical and applied]. Transl. from Engl. Moscow. 963 p. (In Russian)
16. *Dgensen U.* 1965. [Botanical histological chemistry]. Moscow. 378 p. (In Russian)
17. *Konarev V.G., Zakirov S.Z., Elsakova T.N.* 1958. [Pyroninophilia of a nucleus as an indicator of the state of deoxyribonucleic acid]. — Izv. AN SSSR. 120(2): 409–411. (In Russian)
18. *Lakin G.F.* 1980. [Biometrics]. Moscow. 293 p. (In Russian)
19. *Galenco E.P.* 2001. [Radiological Radiacionnij conditions of pine forest as an energy exchange element]. — In: [Bioproduction processes in northern forest ecosystems]. St. Petersburg. P. 91–102. (In Russian)
20. *Yeremin V.M., Chavchavadze E.S.* 2015. Anatomy of vegetative organs of pine family (Pinaceae Lindl.). Brest. 692 p. (In Russian)
21. *Skupchenko V.B.* 2016. [Inclusions of apoplast with double refraction in shoot development structure of *Picea obovata* and *P. abies* (Pinaceae)]. — Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. 215: 64–79. (In Russian)  
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.215.64-79>
22. *MacDonald J.E., Owens J.N.* 1993. Bud development in coastal Douglas-fir seedlings under controlled-environment conditions. — Can. J. For. Res. 23(6): 1203–1212. <https://doi.org/10.1139/x93-152>
23. *Esau K.* 1980. [Anatomy of seed plants]. Moscow. Part. 1. 218 p. (In Russian)
24. *Serebryakov I.G.* 1952. [Morphology of the vegetative organs of higher plants]. Moscow. 378 p. (In Russian)
25. *Serebryakova T.I.* 1983. [Bud as a stage of shoot development]. — In: [Conference abstracts of the 9th Congress of the All-Union botanical society]. Leningrad. P. 323–233.
26. *Briggs G.E., Robertson R.N.* 1957. Apparent free 3 space. — Annu Rev Plant Physiol. 8: 11–30.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.pp.08.060157.000303>
27. *Geiger D.R.* 1975. Phloem loading. — In: Phloem transport. Springer. P. 395–431.
28. *Gamalei Iu.V.* 2009. The nature of the trophic tract in vascular plants. — Tsitologiya. 51(5): 375–387.  
[http://tsitologiya.incras.ru/51\\_5/gamalei\\_ru.htm](http://tsitologiya.incras.ru/51_5/gamalei_ru.htm) (In Russian)
29. *Salyaev R.K., Shvetsova I.V.* 1969. Adsorption properties of isolated plant cell walls. — Soviet Plant Physiol. 16(3): 361–365.
30. *Salaev R.K.* 1969. The absorption of nutrients by the plant cell. Moscow. 206 p. (In Russian)
31. *Kursanov A.L.* 1976. [The transport of assimilants in plants]. Moscow. 647 p. (In Russian).
32. *Griffiths J., Halliday K.* 2011. Plant Development: Light Exposure Directs Meristem Fate. — Current Biology. 21(19): R817–R819.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.054>
33. *Girault T., Bergougnoux V., Combes D., Viemont J.-D., Leduc N.* 2008. Light controls shoot meristem and organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. — Plant Cell Environ. 31(11): 1534–1544.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x>
34. *Serebryakov I.G.* 1962. [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russian)
35. *Cline M.G., Harrington C.A.* 2011. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. — Can. J. For. Res. 37(1): 74–83.  
<https://doi.org/10.1139/x06-218>
36. *Sinnot E.* 1963. [Plant morphogenesis]. Moscow. 603 p.
37. *Barlow P.U.* 1994. [Cell division in meristems and its importance for organogenesis and plant formation]. — Ontogenez. 25(5): 5–28. (In Russian)