

## Роль спящих почек в построении кроны у некоторых хвойных и лиственных видов деревьев умеренной зоны

М. В. КОСТИНА<sup>1</sup>, Н. С. БАРАБАНЩИКОВА<sup>1</sup>, О. И. ЯСИНСКАЯ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский педагогический государственный университет  
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, к. 3  
E-mail: mkostina@list.ru, baraba@list.ru

<sup>2</sup>Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН  
127276, Москва, ул. Ботаническая, 4  
E-mail: ksen.yasinka@mail.ru

Статья поступила 26.12.2019

После доработки 09.01.2020

Принята к печати 13.01.2020

### АННОТАЦИЯ

Работа посвящена изучению локализации спящих почек и специфики структур, возникающих из них, у хвойных и лиственных деревьев в ответ на возрастные изменения и различные условия произрастания. Анализ кроны проводили с позиций концепций архитектурных моделей и реитерации. Установлено, что у лиственных деревьев спящие почки приурочены, как правило, к основанию годичных приростов, у хвойных – в основании годичного прироста, в пазухах почечных чешуй, а также по всей длине побега в пазухах хвоинок и в дистальной части побега. Выявлено, что функцию спящих почек могут выполнять терминальные почки укороченных побегов. У лиственных пород эндогенным фактором, вызывающим развитие побегов из спящих почек, является естественное старение скелетных осей, у вечнозеленых хвойных пород – реакция растения на старение хвои. Это приводит к побуждению спящих почек и акропетальной последовательности их появления на материнской оси у хвойных. Формирование реитерационных комплексов у лиственных пород происходит в ответ на завершение цикла развития оси, что вызывает инициацию спящих почек в центростремительном направлении. Реитерационные комплексы у хвойных видов по внешнему виду напоминают пучки: формирование таких структур обусловлено легкой инициацией спящих почек, приводящей к образованию побегов следующих порядков. Для реитерационных комплексов лиственных деревьев характерно длительное нарастание, акротонное ветвление и ортотропное направление роста. У лиственных деревьев крона старогенеративных и сенильных растений практически полностью состоит из реитерационных комплексов. Установлено, что хвойные виды различаются по степени участия спящих почек в формировании кроны, которая может сильно варьировать в пределах одного рода. У *Picea abies* (L.) Karst. реитерационные комплексы замещают небольшие веточки. У других видов, например у *Picea schrenkiana* Fisch. et E. Mey., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour., реитерационные комплексы могут замещать также скелетные ветви, отходящие от ствола. У *Pinus sylvestris* L. вторичная крона не формируется.

**Ключевые слова:** деревья, крона, архитектурная модель, скелетные оси, ветви, реитерационные комплексы, спящие почки.

Жизненная форма “дерево” более других жизненных форм приспособлена к максимальному освоению воздушного пространства и верхних ярусов фитоценозов. Этому способствуют такие биолого-морфологические особенности деревьев, как акротонность ветвления и дифференциация осей с обязательным выделением лидерной оси – ствола, наиболее интенсивно растущего и принимающего вертикальное положение [Серебряков, 1962]. Специфика конструктивной организации деревьев рассматривается в концепции архитектурных моделей [Hallé et al., 1978].

В течение жизни дерево подвергается различным травматическим воздействиям, а также возрастным трансформациям, обусловленным естественным старением скелетных осей архитектурной модели. У деревьев выработались многочисленные способы, позволяющие им восстанавливать и воспроизводить свою собственную архитектурную модель. Эти аспекты жизнедеятельности деревьев рассматриваются концепцией реитерации [Tomlinson, Gill, 1973; Hallé et al., 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007]. В зависимости от того, насколько полно воспроизводится архитектурная модель, реитерация может быть полной или частичной. Реитерационные комплексы возникают разными способами, в том числе и из спящих почек, но их объединяет то, что они накладываются на присущую той или иной древесной породе архитектурную конструкцию и увеличивают ее долговечность и экологическую пластичность.

В результате реализации архитектурной модели формируется первичная крона дерева. Процесс образования вторичной кроны обычно связывают со спящими почками. Однако в целом изменение габитуса и структуры дерева в ходе онтогенеза определяется закономерностями развития как первичной, так и вторичной кроны.

Под кроной понимают совокупность ветвей древесного растения, образующихся в результате многократного ветвления ствола [Жмылев и др., 2005]. По представлению В. И. Тихонова [1979], крону древесных растений можно рассматривать как “сложную динамическую систему осей различных порядков”. Ось I порядка (ствол) и наиболее мощные оси II–IV порядков образуют основной скелет дерева, его остов. На основе других осей фор-

мируются небольшие недолговечные веточки (обрастающие), основная функция которых сводится к размещению листового аппарата и репродуктивных органов.

Различные аспекты строения и формирования вторичной кроны у лиственных и хвойных деревьев умеренной зоны России рассматривались рядом исследователей [Любименко, 1900; Шитт, 1936, 1958; Серебряков, 1954, 1962; Ляшенко, 1964; Чистякова, 1979; Кожевникова, 1982; Gruber, 1988; Цельникер, 1997; Горошкевич, Велисевич, 2000; Ильюшенко, Романовский, 2000; Романовский, 2001; Kostina et al., 2015; Костина и др., 2016]. Сопоставления особенностей строения и формирования вторичной кроны *Pinus sibirica* и *Picea schrenkiana* с лиственными видами проведены соответственно С. Н. Горошкевичем, С. Н. Велисевичем [2000] и Н. Д. Кожевниковой [1982]. Однако многие вопросы, связанные с локализацией спящих почек у хвойных видов, спецификой образующихся из них структур и их участием в формировании кроны, остаются недостаточно проработанными. Существует также необходимость в анализе и обобщении литературных данных по реитерационным комплексам из спящих почек для выявления у лиственных и хвойных деревьев как общих закономерностей, так и специфических особенностей по удержанию воздушного пространства.

Цель настоящей работы заключалась в обобщении литературных и наших собственных данных, как полученных ранее, так и совсем новых, касающихся степени участия спящих почек в построении кроны ряда хвойных и лиственных деревьев, а также в их локализации в системе годичного побега, специфике структур, развивающихся из спящих почек в ответ на естественное старение скелетных осей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Вопросы, связанные со спящими почками хвойных видов деревьев, рассматривали на примере *Picea abies* (L.) Karst., *P. schrenkiana*, *P. pungens* Engelm., *Pinus sylvestris* L., *P. sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. *Taxus baccata* L., лиственных – *Betula pendula* Roth, *Quercus robur* L., *Acer negundo* L., *Tilia cordata* Mill., *Malus*

*domestica* Borkh. Данные по строению вторичной кроны *Quercus robur*, *Acer platanoides* L., *Tilia cordata*, *Malus domestica* взяты из работ В. Н. Любименко [1900], П. Г. Шитта [1936, 1958], И. Г. Серебрякова [1962], А. А. Чистяковой [1979], по остальным видам – из других литературных источников и дополнены результатами наших собственных наблюдений.

Основной метод – сравнительно-морфологический. К анализу кроны подходили с позиций концепций архитектурных моделей и реитерации [Hallé et al., 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007]. Возраст растений оценен по морфологической характеристике онтогенетических состояний [Диагнозы..., 1989].

Изучение вторичной кроны у *Picea abies*, *Pinus sylvestris* проводили в подмосковных сосново-еловых лесах с примесью березы. Объектами исследования служили виргинильные ( $v_1$ ,  $v_2$ ) и генеративные ( $g_1$ ,  $g_2$ ) растения *Picea abies*, *Pinus sylvestris*. Локализацию спящих почек в системе годичного побега определяли у 10–20 особей каждого онтогенетического состояния. Всего просмотрено 140 годичных побегов каждого вида. Динамический аспект формирования реитерационных комплексов изучали путем сопоставления нижних скелетных ветвей, отходящих от ствола у 10 растений каждого онтогенетического состояния. Влияние условий произрастания выявляли путем сравнения скелетных ветвей у деревьев, произрастающих на опушке и в лесу. Просмотр скелетных ветвей производили с дистального конца. По почечным кольцам определяли возраст той части ветви, на которой из спящих почек развивался реитерационный комплекс. Выявляли место локализации реитерационных комплексов, длину побегов их составляющих, характер нарастания и ветвления. Просмотрено по 60 реитерационных комплексов каждого вида.

Особенности локализации спящих почек, расположение реитерационных комплексов, их строение изучали у 10–15 генеративных растений *Picea schrenkiana*, *Picea pungens*, *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, *Taxus baccata*, произрастающих в коллекциях Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН, а у *Larix sibirica* и *Picea pungens* – также в парках и скверах Москвы и в подмосковных городах. По каждому виду просмотрено по 40–50 годичных побегов и по 30–40 реите-

рационных комплексов. Локализацию реитерационных комплексов изучали на скелетных ветвях, отходящих от ствола на высоте 1,5–3,5 м, а также в основании отмерших ветвей и на стволе. У *Larix sibirica* отмечали наличие функционирующих брахибластов и брахибластов, проросших в ауксилабласты, в проксимальной части скелетных осей, отходящих от ствола, в основании отмерших ветвей и на стволе.

Особенности строения и расположения реитерационных комплексов у *Acer negundo* и *Betula pendula* изучали у 15 молодых, зрелых и старогенеративных растений путем сопоставления скелетных ветвей, отходящих от ствола. Проводили сравнение реитерационных комплексов, образующихся в дистальной, средней и проксимальной частях материнской ветви. Побеги и системы побегов из спящих почек определяли по характерному ортотропному направлению роста.

Для выявления особенностей локализации спящих почек использовали биноккуляр МБС-9.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Лиственные виды деревьев.** У лиственных видов деревьев спящие почки находятся в основании годичного побега, формируясь в зоне почечного кольца и пазухах нижних листьев срединной формации. У некоторых видов спящими становятся почки самых верхних листьев, примыкающих к терминальной почке. Спящие почки сохраняют жизнеспособность десятки и даже сотни лет [Любименко 1900; Шитт, 1958; Ляшенко, 1964; Серебряков, 1964; Михалевская, 2002].

Побеги из спящих почек нередко имеют ортотропное направление роста, благодаря которому хорошо выделяются в кроне дерева. Те из них, для которых характерен длительный, интенсивный рост и крупные листья, нередко называют “волчковыми побегами” или “волчками” [Шитт, 1958; Бюсен, 1961; Мазуренко, Хохряков, 1977].

У лиственных деревьев в реализации первичной кроны задействованы в основном побеги, развивающиеся из почек регулярного возобновления, реже – силлептические побеги, как, например, у *Betula pendula* [Kostina et al., 2015]. Спящие почки в этом процессе

не участвуют, но могут инициироваться в ответ на нарушения, вызванные экзогенными факторами. Образование многочисленных побегов из спящих почек в ответ на дефолиацию, вызванную вредителями, или на механические повреждения, одним из вариантов которых является обрезка, можно рассматривать как примеры таких ростовых адаптационных корреляций [Шитт, 1958; Рубцов, Уткина, 2008]. Они способствуют восстановлению архитектурной модели и ее дальнейшему развитию в соответствии с генетической программой.

Завершение цикла развития скелетных осей первичной кроны также может вызвать инициацию спящих почек. Образующиеся в этом случае реитерационные комплексы замещают отмирающие системы побегов первичной кроны. Основные закономерности протекания этих процессов изучены П. Г. Шиттом [1958] на примере плодовых растений. Однако формирование вторичной кроны и у многих других видов лиственных деревьев, например *Betula pendula* [Kostina et al., 2015], *Acer negundo* [Костина и др., 2016], *Quercus robur* [Серебряков, 1964], *Tilia cordata* [Чистякова, 1979], в целом подчиняется тем же закономерностям.

Рассмотрим, основываясь на работах П. Г. Шитта [1936, 1958], формирование реитерационных комплексов на стволе и мощных

осях II порядка у *Malus domestica*. Эти оси образуют скелетную основу дерева. От длительности их существования зависит продолжительность жизни дерева.

В процессе формирования первичной кроны оси II порядка нарастают моноподиально или симподиально за счет почек регулярного возобновления (рис. 1, а). По мере завершения цикла развития оси длина годичных побегов, участвующих в ее образовании, постепенно уменьшается. Соответственно, уменьшается и число почек регулярного возобновления, за счет которых происходит нарастание и ветвление. В конце концов, ось теряет способность нарастать и ветвиться. Единственными точками роста в системе скелетной оси остаются только спящие почки, расположенные в основании годичных побегов, из которых эта ось формировалась. Из спящих почек развиваются побеги, которые благодаря вертикальному или близкому к вертикальному направлению роста хорошо заметны в кроне дерева (рис. 1, б–г). На основе этих побегов в результате нарастания и ветвления формируются многолетние побеговые системы (реитерационные комплексы), которые замещают отмирающие дистальные части скелетных ветвей архитектурной единицы. М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряков [1977] образно сравнивали такие структуры с миниатюрным де-

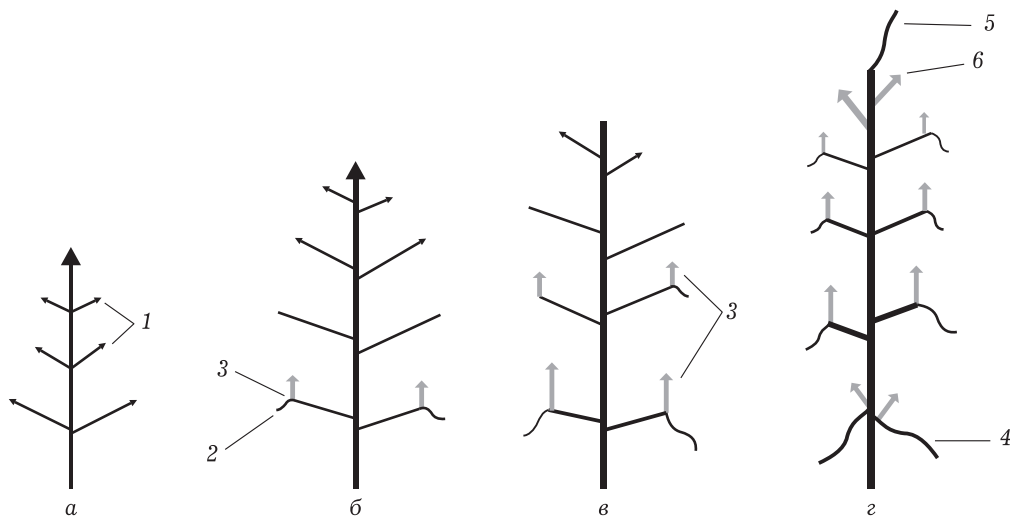


Рис. 1. Реитерационные комплексы, возникающие в ответ на естественное старение осей I (ствола) и II порядков первичной кроны.

1 – растущие оси II порядка первичной кроны; 2 – засыхающая часть оси II порядка первичной кроны; 3 – реитерационные комплексы на осях II порядка; 4 – полностью засохшая ось II порядка; 5 – засыхающая верхушка ствола; 6 – реитерационные комплексы на стволе

ревцем, имеющим свои ортотропно растущий ствол и крону.

В результате описанных выше процессов скелетная ось постепенно укорачивается с дистального конца, но при этом утолщается. Благодаря развивающимся на ней ортотропно ориентированным реитерационным комплексам, скелетная ось приобретает характерную изломанную форму. Наиболее мощные реитерационные комплексы обычно образуются в средней части материнской оси или ближе к ее основанию (см. рис. 1, з). Они могут достигать трех метров и более, но никогда не превышают длину материнской скелетной оси, на которой формируются. Спящие почки могут инициироваться и в основании скелетных осей II порядка первичной кроны, полностью их замещая (см. рис. 1, з).

Завершив цикл развития, ствол, так же как и другие скелетные оси, начинает отмирать с дистального конца, что приводит к появлению суховершинности и формированию реитерационных комплексов уже непосредственно на стволе (см. рис. 1, з). Полного замещения ствола реитерационными комплексами у деревьев, в отличие от кустарников, не происходит. Может сформироваться лишь небольшая недолговечная поросль. Однако если срубить или спилить дерево на пень, то у многих видов лиственных деревьев из спящих почек разовьются мощные побеги, на основе которых в дальнейшем образуются дочерние стволы и сформируется жизненная форма – многоствольное дерево [Серебряков, 1962]. Но в этом случае замещение ствола до-

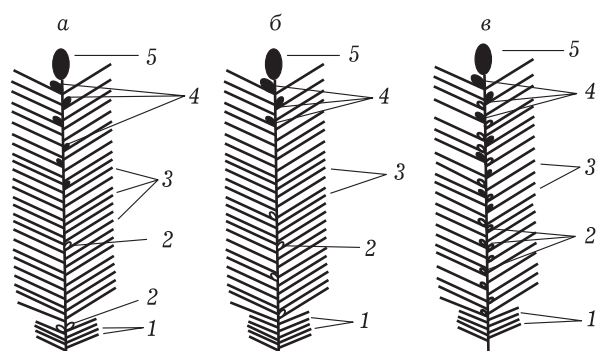


Рис. 2. Локализация спящих почек на годичном побеге: а – *Picea abies*, *P. schrenkiana* и *P. pungens*; б – *Abies sibirica*; в – *Taxus baccata*.

1 – почечные чешуи; 2 – спящие почки; 3 – хвоинки; 4 – почки регулярного возобновления; 5 – верхушечная почка

черными будет обусловлено не естественными причинами, а травматическим повреждением.

Изучение влияния условий произрастания на формирование вторичной кроны у *Betula pendula* показало, что наибольшее развитие получают реитерационные комплексы у свободно растущих деревьев. Благодаря таким комплексам, замещающим полностью или частично нижние скелетные ветви первичной кроны, даже у стареющих генеративных деревьев формируется низкоопущенная крона, начинающаяся на высоте 4–5 м. В лесу ветви, отходящие от ствола, завершив свой цикл развития, отмирают быстрее, и ствол оголяется до высоты 14 м и более [Kostina et al., 2015].

**Хвойные виды деревьев. *Picea abies*, *P. schrenkiana* и *P. pungens*.** В основании годичных побегов *Picea abies* формируется хорошо выраженное почечное кольцо. Побеги завершаются верхушечной почкой. Почки регулярного возобновления немногочисленны. Самые мощные и долгоживущие боковые побеги образуются из почек, расположенных вблизи верхушечной почки [Серебряков, 1962; Цельникер, 1994]. Спящие почки закладываются в пазухах самых верхних почечных чешуй. Изредка спящие почки могут образоваться в пазухах хвоинок [Gruber, 1988; Костина, Барабанщикова, 2018] (рис. 2, а).

Изучение динамики формирования ветвей, отходящих от ствола, показало, что спящие почки инициируются и дают побеги в процессе нарастания материнской ветви. Их можно обнаружить в зоне почечного кольца на приростах, имеющих возраст 3–4 года и более [Костина, Барабанщикова, 2018]. Также нередко пробуждаются спящие почки, расположенные в основании ветвей II порядка (рис. 3). Следует отметить, что хвоя у *P. abies* в условиях подмосковных лесов обычно функционирует 5–8 лет [Серебряков, 1962], однако часть хвоинок начинает отмирать раньше, через 3–4 года. Появление первых побегов из спящих почек нередко совпадает с началом отмирания хвои.

Из спящих почек формируются побеги длиной 2–15 см. В результате их дальнейшего моноподиального нарастания и ветвления до II–IV порядков развиваются веточки вторичной кроны, которые, по нашим данным, могут достигать в длину 80 см. Эти веточки можно назвать реитерационными комплексами I порядка. В их основании могут иници-



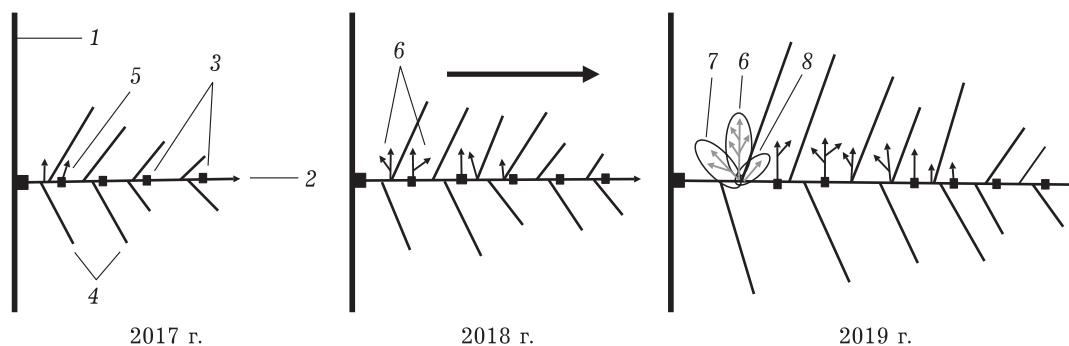


Рис. 3. Формирование реитерационных комплексов у *Picea abies* в процессе нарастания ветви, отходящей от ствола.

1 – ствол; 2 – ветвь I порядка; 3 – почечные кольца; 4 – ветви II порядка (без детализации строения); 5 – побеги, образующиеся из спящих почек; 6 – реитерационный комплекс I порядка; 7 – реитерационные комплексы II порядка; 8 – реитерационный комплекс III порядка. Стрелкой показана акропетальная последовательность развития реитерационных комплексов на материнской оси

роваться спящие почки, что приводит к формированию реитерационных комплексов II порядка. Соответственно, пробуждение спящих почек в основании реитерационных комплексов II порядка даст начало реитерационным комплексам III порядка и т. д. (рис. 3, 4). В результате такого базитонного ветвления может образоваться сложный реитерационный комплекс, состоящий более чем из 10 разновозрастных ветвей и по виду напоминающий “пучок” [Gruber, 1988]. Как правило, реитерационные комплексы развиваются и функционируют до тех пор, пока выше расположенные ветви не начинают затенять нижние ветви, на которых эти комплексы располагаются.

Появление побегов из спящих почек у *P. abies* можно наблюдать уже у молодых виргинильных ( $v_1$ ) растений. Наибольшего развития вторичная крона достигает у средневозрастных и старых генеративных деревьев, у которых на нижних ветвях до 92–100 % хвои располагается на побегах, образующихся из спящих почек. По отношению к кроне в целом доля таких побегов доходит до 80 % [Романовский, 2001].

По данным И. Г. Серебрякова [1962], у *P. abies* спящие почки функционируют не более 7–10 лет. Наше исследование показало, что спящие почки у этого вида сохраняют жизнеспособность более 15 лет [Костина, Барабанщикова, 2018].

Таким образом, в процессе формирования у *P. abies* мощных скелетных ветвей, отходящих от ствола, на них в акропетальной последовательности возникают реитерационные

комплексы. После завершения цикла развития ветви могут еще некоторое время функционировать благодаря специфике ветвления реитерационных комплексов. Исчерпав все ростовые ресурсы, связанные со спящими почками, ветви полностью отмирают и ствол оголяется.

У растущих на опушке леса старогенеративных деревьев этого вида формируется асимметричная крона. Обращенные к свету нижние ветви могут располагаться на стволе на высоте около 2 м. Более 75 % хвои на таких ветвях находится в системе побегов, обра-

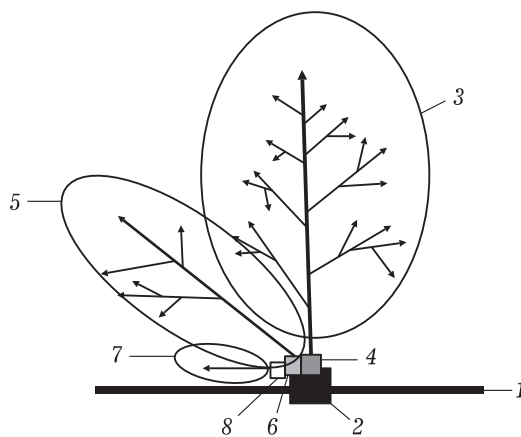


Рис. 4. Строение реитерационного комплекса, образовавшегося в зоне почечного кольца на ветви I порядка в результате базитонного ветвления.

1 – ветвь I порядка; 2 – почечное кольцо между годичными приростами на ветви I порядка; 3 – реитерационный комплекс I порядка; 4 – почечное кольцо реитерационного комплекса I порядка; 5 – реитерационный комплекс II порядка; 6 – почечное кольцо реитерационного комплекса II порядка; 7 – реитерационный комплекс III порядка; 8 – почечное кольцо реитерационного комплекса III порядка

зовавшихся из спящих почек. На противоположной затененной стороне дерева на уровне 2 м можно обнаружить только мутовки засохших веток, а самые нижние живые ветви располагаются на высоте около 4 м. По всей видимости, на освещенной стороне дерева складываются более благоприятные условия для развития реитерационных комплексов, функционирование которых, в свою очередь, замедляет процесс отмирания ветвей первичной кроны [Костина, Барабанщикова, 2018].

Спящие почки у *Picea schrenkiana* и *P. pungens*, так же как и у *Picea abies*, образуются в пазухах верхних почечных чешуй почечного кольца и изредка в пазухах хвоинок. Строение и динамика формирования реитерационных комплексов у этих видов подчиняются тем же закономерностям, что и у *P. abies*. Однако у *Picea schrenkiana* спящие почки дольше сохраняют жизнеспособность [Серебряков, 1945; Кожевникова, 1982]. По мере отмирания ветвей первичной кроны I порядка, которое происходит в акропетальной последовательности, т. е. снизу вверх по стволу, в их основании из спящих почек формируются вторичные системы побегов (рис. 5). У старых генеративных деревьев нижняя часть кроны представлена только реитерационными комплексами, в средней части ствола в ее образовании принимают участие как системы побегов архитектурной модели, так и реитерационные комплексы, верхняя часть кроны образована только ветвями архитектурной единицы. У *P. pungens* также можно наблюдать формирование реитерационных комплексов, замеща-

ющих скелетные ветви, отходящие от ствола [Костина, Барабанщикова, 2018].

***Abies sibirica*.** Годичные побеги *Abies sibirica* имеют сходное строение с побегами *Picea abies*. Сведения о наличии вторичной кроны у *Abies sibirica* весьма противоречивы. В работах одних исследователей нет упоминания о спящих почках и вторичной кроне у этого вида [Нухимовская, 1971; Махатков, 1991]. Однако, по данным О. В. Смирновой и М. В. Бобровского [2001], у *A. sibirica* спящие почки пробуждаются по всей длине скелетных ветвей, образуя много охвоенных побегов.

В зоне почечного кольца спящие почки у этого вида мы не обнаружили. Они закладываются в пазухах хвоинок. В основном приурочены к средней и нижней частям годичного побега, могут находиться и в непосредственной близости от почечного кольца (см. рис. 2, б). Инициированная спящая почка в течение вегетационного периода подрастает до размеров почки регулярного возобновления и на следующий год развивается в побег. Реитерационные комплексы в целом имеют сходное строение с реитерационными комплексами рассмотренных видов елей. Образование побегов из спящих почек происходит во время продолжающегося моноподиального нарастания материнской ветви и совпадает с началом процесса старения и опадения хвои.

У *A. sibirica* реитерационные комплексы можно обнаружить на стволе и в основании отмерших или отмирающих ветвей, отходящих от ствола. У деревьев, произрастающих в Главном ботаническом саду Москвы,

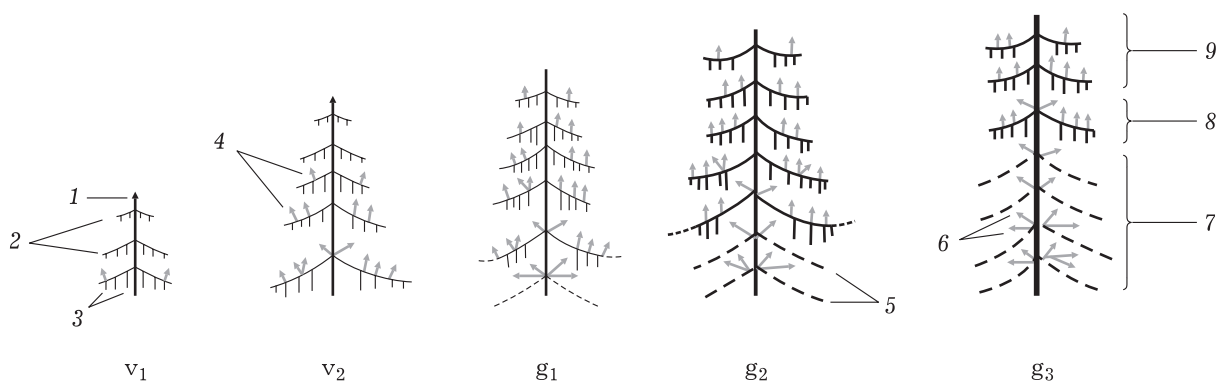


Рис. 5. Формирование вторичной кроны у *P. schrenkiana*.

1 – ствол; 2 – ветви I порядка; 3 – ветви II порядка; 4 – реитерационные комплексы, образующиеся в основании засыхающих ветвей; 5 – засохшие ветви I порядка; 6 – реитерационные комплексы, замещающие засохшие ветви I порядка; 7 – вторичная крона; 8 – смешанная крона; 9 – первичная крона;  $v_1$ ,  $v_2$  – виргинильные,  $g_1$ ,  $g_2$ ,  $g_3$  – генеративные растения

они дают начало небольшим ветвям длиной до 1 м.

***Taxus baccata*.** У этого вида в основании годичных побегов имеется хорошо выраженное почечное кольцо. Побеги завершаются верхушечными почками. По всей длине побега формируются почки регулярного возобновления (см. рис. 2, в). Наиболее сильные боковые побеги развиваются вблизи верхушки материнского побега. В зоне почечного кольца спящие почки не образуются. Они формируются по всей длине материнского побега в пазухах хвоинок. На многочисленность спящих почек у *T. baccata*, которые при освещении дают обильную поросль, указывали Д. Л. Матюхин и его коллеги [2006]. Спящие почки могут дать начало реитерационным комплексам, сходным по строению с таковыми у *Abies sibirica*. Эти комплексы можно обнаружить на стволе и в основании ветвей, отходящих от ствола.

***Larix sibirica*.** У видов рода *Larix*, в том числе и у *L. sibirica*, формируются удлиненные (ауксибласты) и укороченные (брахибласты) побеги [Бюсген, 1961]. На ауксибластах почки регулярного возобновления заклады-

ваются в пазухах только некоторых хвоинок (рис. 6, а). Из почек, расположенных в дистальной, реже в средней части развиваются дочерние ауксибласты. Большая часть почек, дающих начало брахибластам, приурочена к средней и проксимальной частям ауксибластов [Цельникер, 1997]. Брахибласты на материнских побегах располагаются достаточно густо: на 1 см длины удлиненного побега, по нашим данным, в среднем приходится по одному брахибласту. Брахибласты нарастают моноподиально, обычно не ветвятся [Паутова, 2002]. Их длина не превышает 1,5 см. Основная функция этих структур связана с обеспечением фотосинтеза (рис. 6, б).

Из литературных данных известно, что брахибласты у *L. sibirica* живут дольше, чем ауксибласты, и могут сохранять жизнеспособность до 20 лет [Цельникер, 1997]. По нашим данным, у зрелых генеративных растений их нередко можно обнаружить в основании скелетных ветвей, отходящих от нижней части ствола, как еще функционирующих, так и уже отмерших, а также на стволе. В литературе указывается, что иногда брахибла-

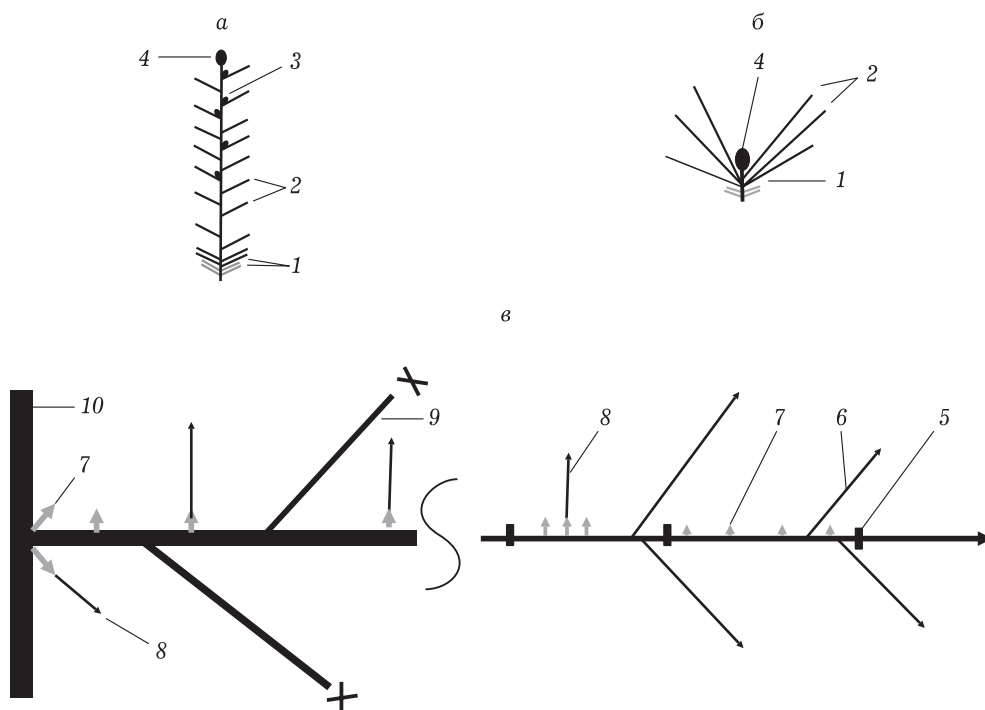


Рис. 6. Строение побегов и ветви, отходящей от ствола *Larix sibirica*: а – строение ауксибласта; б – строение брахибласта; в – строение ветви, отходящей от ствола.

1 – почечные чешуи; 2 – хвоинки; 3 – почки регулярного возобновления; 4 – верхушечная почка; 5 – почечное кольцо; 6 – ауксибласт; 7 – брахибласт; 8 – брахибласт, проросший в ауксибласт; 9 – ветвь первичной кроны, завершившая цикл развития; 10 – ствол



сты могут прорасти в ауксибласты [Тимофеев, Дылис, 1953; Пчелин, 2007]. По нашим данным, в процессе формирования скелетных осей первичной кроны брахибласты любого возраста могут дать начало ауксибластам. Брахибласты, расположенные на стволе или в основании мощных скелетных ветвей, отходящих от ствола, также могут прорасти в ауксибласты (рис. 6, в). Длина формирующихся на их основе ветвей у деревьев, произрастающих в Москве, не превышает 2 м.

В литературе присутствуют многочисленные упоминания о водяных или волчковых побегах, образующихся у *L. sibirica* из спящих почек [Манжос, 1959; Бюсен, 1961; Цельникер, 1997; Паутова, 2002]. По данным А. М. Манжос [1959], спящие почки формируются в пазухах хвоинок на ауксибластах и сохраняют жизнеспособность до 20–30 лет. Нами установлено, в зоне почечного кольца спящие почки у *L. sibirica* не образуются. На приростах текущего года в пазухах хвоинок отмечены едва заметные пазушные образования, но при просмотре приростов старших возрастов они не были обнаружены. Пробуждение спящих почек у большинства видов деревьев можно инициировать обрезкой. Этот прием позволяет выявить потенциальные возможности меристем к реализации в побеги и их локализацию. Проведенная весной и летом обрезка ветвей не привела к инициации пазушных меристем хвоинок, но стимулировала процесс прорастания брахибластов в ауксибласты, которые другие авторы принимали, по всей видимости, за побеги, образующиеся из спящих почек. Брахибласты *L. sibirica*, таким образом, можно рассматривать как структуры, функционально замещающие спящие почки.

***Pinus sylvestris*, *P. sibirica*.** Для *Pinus sylvestris*, как и для всех видов этого рода, характерно два типа побегов: ауксибласты и брахибласты. На ауксибластах располагаются только чешуевидные листья, а ассимилирующие листья (хвоинки) развиваются на брахибластах [Troll, 1937]. У сосен дифференциация побегов на удлиненные и укороченные происходит в результате внутриветвильного ветвления, начиная с третьего года жизни [Серебряков, 1962]. В зимующей вегетативной почке можно обнаружить не только зачаточный удлиненный побег с зачаточными верхушечной и боковыми почками,

но и многочисленные зачаточные брахибласты. В генеративных почках помимо перечисленных выше элементов формируются зачатки мужских и (или) женских шишек [Михалевская, 1963]. Следует отметить, что обычно при описании побеговых систем сосен в качестве структурной единицы используют понятие “годичный прирост” или “годичный побег”, под которым подразумевают систему годичного побега. В нашей работе для облегчения описания побеговых систем сосны обыкновенной мы будем также придерживаться такой трактовки данных терминов.

Годичные вегетативные приросты *P. sylvestris* устроены следующим образом. В основании ауксибласта находятся стерильные чешуевидные листья. В пазухах вышерасположенных чешуевидных листьев располагаются брахибласты. В основании брахибластов имеются пленчатые листья, за которыми следуют два, реже три зеленых листа (хвоинки) и верхушечная почка, остающаяся обычно в состоянии покоя (см. рис. 6, а). В дистальной части ауксибласта в пазухах чешуевидных листьев формируются боковые почки возобновления, которые на следующий год дают начало новым годичным приростам. Самые крупные почки располагаются под верхушечной почкой. Из этих почек развиваются наиболее мощные годичные приросты, обеспечивающие акротонность ветвления [Troll, 1937; Михалевская, 1963; Чепик, 1969, 1974]. Самые мелкие боковые почки длиной 1–3 мм, расположенные на границе с зоной брахибластов, остаются спящими (см. рис. 6, б, в). Эти почки могут дать начало боковым побегам, но сохраняют жизнеспособность у *P. sylvestris* всего до 4–5 лет [Любименко, 1900; Чепик, 1969, 1974; Костина, Барабанщикова, 2017].

Брахибласты являются недолгоживущими структурными элементами кроны, поскольку длительность их существования обычно не превышает четырех лет. Под воздействием различного рода экзогенных и эндогенных факторов верхушечные почки брахибластов способны прорасти в ауксибласты [Любименко, 1900; Troll, 1937; Бюсен, 1961]. Они могут инициироваться на следующий год после своего образования, через 2–3 года, или так и остаться в состоянии покоя. В первом случае эти почки выполняют функцию почек

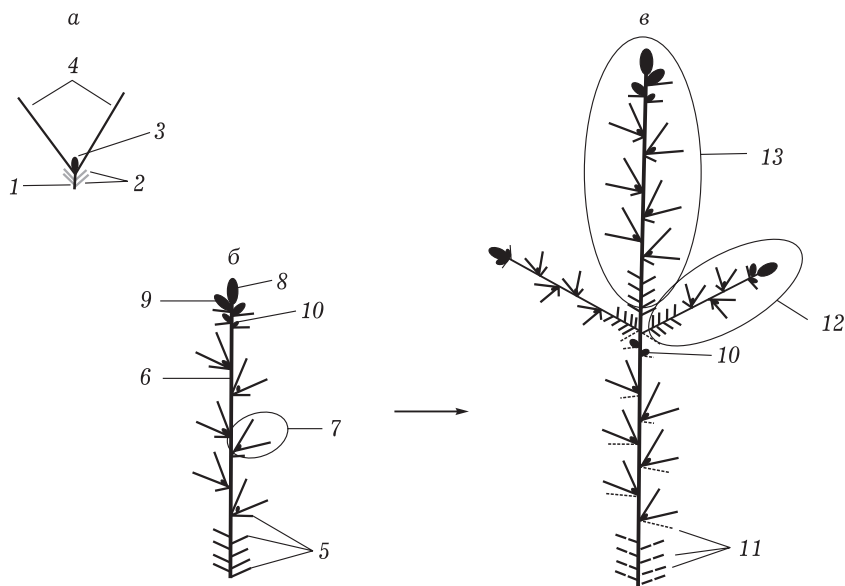


Рис. 7. Строение побегов у *Pinus sylvestris*: а – строение брахибласта, б – строение годичного прироста, в – строение двулетней побеговой системы. 1 – стембель; 2 – пленчатые листья; 3 – верхушечная почка; 4 – хвоинки; 5 – чешуевидные листья ауксипласта; 6 – стембель ауксипласта; 7 – брахибласт; 8 – верхушечная почка ауксипласта; 9 – боковая почка регулярного возобновления ауксипласта; 10 – боковая спящая почка ауксипласта; 11 – опавшие чешуевидные листья; 12 – годичный прирост, образовавшийся из боковой почки возобновления ауксипласта; 13 – годичный прирост, образовавшийся из верхушечной почки ауксипласта

возобновления, а во втором их можно причислить к категории спящих почек.

Таким образом, у *P. sylvestris* имеются два типа резервных точек роста, имеющих весьма непродолжительный период функционирования: верхушечные почки брахибластов и боковые почки, расположенные ниже мутовки боковых побегов.

И. Г. Серебряков [1962] отмечал, что для *P. sylvestris* вторичная крона нехарактерна. В работах М. М. Котова [1997] и О. И. Евстигнеева [2014], М. В. Ермаковой [2017] также нет упоминаний о вторичной кроне у этого вида. Это связано с быстрой утратой у *P. sylvestris* способности спящих почек формировать реитерационные комплексы, замещающие отмирающие ветви первичной кроны. Однако верхушечные почки брахибластов выполняют другую, не менее существенную функцию в жизни дерева. Так, по данным Ф. А. Чепика [1969, 1974], в процессе развития первичной кроны у *P. sylvestris* в результате различного рода механических и прочих экзогенных воздействий нередко повреждается верхушка ствола. Такие события в жизни дерева происходят неоднократно, в среднем через каж-

дые 5–7 лет. Восстановление биологической главной оси дерева – ствола, может произойти несколькими способами: из боковых почек регулярного возобновления; путем поднятия ниже расположенных ветвей, одна из которых со временем заместит ствол; благодаря инициации верхушечных почек брахибластов.

У *P. sibirica* спящие почки, расположенные под мутовкой ветвей, дольше сохраняют жизнеспособность. Так же, как и у *Picea abies*, реитерационные комплексы *P. sibirica* появляются в процессе нарастания ветвей первичной кроны, отходящих от ствола. Они образуются в акропетальной последовательности, состоят из веток разных порядков ветвления и напоминают пучки [Горошкевич, Велисевич, 2000; Горошкевич, 2014].

У *P. sibirica* в возрасте 150 лет в период выхода дерева в верхний ярус начинают формироваться реитерационные комплексы, замещающие ветви, отходящие от ствола. Область распространения вторичных систем ветвления перемещается вдоль ствола в акропетальном направлении, так как наиболее старые проксимальные “пучки” постепенно отмирают, а новые появляются все выше и выше по ство-

лу. Длина таких комплексов может достигать трех метров, в то время как длина ветвей, в основании которых они образуются, – шести метров [Горошкевич, Велисевич, 2000].

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Переходя к обсуждению полученных результатов, прежде всего следует отметить, что у хвойных пород по сравнению с лиственными наблюдается большее число вариантов локализации спящих почек в системе годичного побега. Спящие почки могут формироваться в основании годичного прироста, в пазухах почечных чешуй, по всей длине побега в пазухах хвоинок, в дистальной части побега. Функцию спящих почек могут выполнять терминальные почки укороченных побегов.

Формирование реитерационных комплексов из спящих почек – это механизм компенсации утраченного (недостаточного) листового аппарата [Смирнова и др., 1990; Ильюшенко, Романовский, 2000]. Инициацию спящих почек вызывают как эндогенные (естественное старение ветвей первичной кроны), так и экзогенные факторы, такие как травматические события (повреждение ветвей ветром, филлофагами, болезнями, обрезкой), недостаток света и т. д. [Barhtélémy, Caraglio, 2007; Рубцов, Уткина, 2008].

Развитие реитерационных комплексов определяется ролью, которую играет та или иная ось видимого порядка и формирующаяся на ее основе ветвь первичной кроны в структурно-функциональной организации дерева. Немаловажным фактором, определяющим интенсивность реитерационных процессов, является онтогенетическое состояние дерева. Так, в период интенсивного роста дерева ствол формирует мощные скелетные оси II порядка. На завершающих этапах развития первичной кроны, когда рост ствола замедляется, мощные ветви не формируются, в то время как образовавшиеся ранее в силу естественных причин начинают отмирать. Появление реитерационных комплексов, замещающих эти ветви, позволяет сохранить скелетную основу дерева.

У лиственных пород важнейшим эндогенным фактором, иницирующим развитие побегов из спящих почек, является естественное старение скелетных осей. Этот процесс, по мнению П. Г. Шитта [1958], В. О. Казаряна

[1969], обусловлен ослаблением корнелистовой функциональной корреляции по мере удаления всасывающей корневой системы от листового аппарата при увеличении возраста дерева. Формирование реитерационных комплексов происходит в ответ на завершение цикла развития оси, что вызывает инициацию спящих почек в центробежном направлении.

У вечнозеленых хвойных пород таким фактором может оказаться не только старение скелетных осей, но и реакция растения на старение хвои. Возможно, с этим связано раннее пробуждение спящих почек, а также акропетальная последовательность появления реитерационных комплексов на материнской оси, на которую обращали внимание ряд исследователей [Кожевникова, 1982; Горошкевич, Велисевич, 2000; Костина, Барабанщикова, 2018].

Из факторов внешней среды для развития реитерационных комплексов наибольшее значение имеют условия освещения, оптимальные для данного вида, с учетом его онтогенетического состояния [Кожевникова, 1982]. Однако степень развития и длительность существования побегов вторичной кроны, по всей видимости, определяются соотношением между затратами пластических веществ на образование реитератов и процессами дыхания, с одной стороны, и получением пластических веществ в результате фотосинтеза побегов этого типа, с другой. В случае отрицательного баланса реитерационные комплексы не получают своего дальнейшего развития и отмирают.

Хвойные виды деревьев обладают различной способностью к формированию вторичной кроны, которая может сильно варьировать в пределах одного рода. У одних видов вторичная крона представлена только реитерационными комплексами, замещающими небольшие веточки, у других – также и реитерационными комплексами, замещающими скелетные ветви. Среди хвойных есть виды, у которых вторичная крона не формируется. К ним относится одна из наиболее широко распространенных древесных пород – сосна обыкновенная, занимающая обширный ареал и встречающаяся в разных экотопах. Следует отметить, что габитус этого вида во многом определяется условиями произрастания, но в его корректировке спящие почки участия не принимают.

Интересно отметить, что И. Г. Серебряков [1962], Н. Д. Кожевникова [1982] вторичную крону связывали с реитерационными комплексами, замещающими мощные ветви, отходящие от ствола, а А. М. Романовский [2001], О. В. Смирнова и М. В. Бобровский [2001] – с реитерационными комплексами, замещающими ветви II–IV порядков.

Также следует обратить внимание на строение реитерационных комплексов – образующиеся из спящих почек у хвойных видов по внешнему виду они напоминают пучки. Образование таких структур обусловлено потерей побегом способности к длительному моноподиальному нарастанию и акротонному ветвлению, легкой инициацией спящих почек в основании материнского побега, приводящей к развитию побегов следующих порядков, и отсутствием иерархии порядков ветвления по скорости роста [Горошкевич, Велисевич, 2000].

У покрытосеменных растений реитерационные комплексы, особенно замещающие крупные скелетные ветви, формируются по программе архитектурной единицы. Для них характерно длительное нарастание и акротонное ветвление. Отличительной их особенностью является ортотропное направление роста, обусловленное присущим им отрицательным геотропизмом.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное обобщение литературных и наших собственных данных показало, что реитерационные комплексы у рассмотренных лиственных и хвойных видов деревьев, возникающие как компенсаторные механизмы, замедляющие естественное старение деревьев, имея много общего, характеризуются и очевидным своеобразием. Образование реитерационных комплексов в кроне дерева, прежде всего, способствует продлению существования его скелетной основы, что позволяет дольше удерживать освоенное воздушное пространство. Но очевидны и существенные отличия между рассмотренными видами хвойных и лиственных деревьев, которые касаются локализации спящих почек и реитерационных комплексов в первичной кроне, времени возникновения, последовательности развития на материнской оси, факторов, вызывающих их инициацию, роли в построении кроны в це-

лом. Изучение этих вопросов позволяет глубже понять особенности структурно-функциональной организации кроны лиственных и хвойных видов деревьев, их возможностей по освоению и удержанию воздушного пространства.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бюсен М. Строение и жизнь наших лесных деревьев. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1961. 424 с.
- Горошкевич С. Н. Структура и развитие элементарного побега кедрового сибирского // Вест. Том. гос. ун-та. Биология. 2014. № 4 (28). С. 37–55. [Goroshkevich S. N. The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary shoot // Tomsk State University Journal of Biology. 2014. N 4 (28). P. 37–55.]
- Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н. Структура кроны кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia. 2000. Т. 2, № 1. С. 110–122. [Goroshkevich S. N., Velisevich S. N. Crown structure in Siberian cedar (*Pinus sibirica* Du Tour) during generative stage of ontogenesis // Krylovia. 2000. Vol. 2, N 1. P. 110–122.]
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / А. А. Чистякова, Л. Б. Заугольнова, И. В. Полтинкина, И. С. Кутьина, Н. Н. Лазинский; под ред. О. В. Смирновой. М.: Изд-во “Прометей” МГПИ им. В. И. Ленина, 1989. Ч. 1 (1). 105 с.
- Евстигнеев О. И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69–77. [Evstigneev O. I. The multivariate Scots pine in the Bryansk Polesye // Rus. J. Forest Sci. 2014. N 2. P. 69–77.]
- Ермакова М. В. Классификация морфологических нарушений деревьев сосны обыкновенной в Зауралье // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2017. № 1. С. 43–41. [Ermakova M. V. Classification of morphological violations of the trees of Scotch pine in the Urals // Aktual'nye problemy gumanitarnykh i estestvennykh nauk. 2017. N 1. P. 43–41.]
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с.
- Ильющенко А. Ф., Романовский М. Г. Формирование вторичной кроны дуба и ее роль в динамике состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 3. С. 65–72. [Il'yushenko A. F., Romanovskij M. G. The formation of the secondary crown of turkey oak and its role in the dynamics of the stands // Rus. J. Forest Sci. 2000. N 3. P. 65–72.]
- Казарян В. О. Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 312 с.
- Костина М. В., Барабанщикова Н. С. Некоторые аспекты формирования кроны сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Социально-экологические технологии. 2017. № 3. С. 27–42. [Kostina M. V., Barabanshchikova N. S. Some features of crone formation in common pine (*Pinus sylvestris* L.) // Sotsialno-Ecologicheskie Tehnologii. 2017. N 3. P. 27–42.]
- Костина М. В., Барабанщикова Н. С. Строение и формирование вторичной кроны у *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 233–246. [Kostina M. V., Barabanshchi-



- kova N. S. Structure and formation of the secondary crown at *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae) // Vestnik TvGU. Biol. and Ecol. 2018. N 3. P. 233–246.]
- Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Ясинская О. И. Изучение кроны клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с позиций концепции архитектурных моделей и реитерации // Вестн. Удмуртск. ун-та. 2016. Вып. 4. С. 32–42. [Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Yasinskaya O. I. The crown structure of *Acer negundo* L. as viewed from the standpoint of the concept of architectural models and reiteration // Bull. Udmurt Univ. Ser. Biol. Earth Sci. 2016. Issue 4. P. 32–42.]
- Кожевникова Н. Д. Биология и экология тьянь-шаньской ели. Фрунзе: Илим, 1982. 239 с.
- Котов М. М. Изменчивость сосны обыкновенной по адаптивным признакам в связи с условиями произрастания // Лесоведение. 1997. № 3. С. 51–60. [Kotov M. M. Variability of Scots pine on adaptive features in connection with growth conditions // Rus. J. Forest Sci. 1997. P. 51–60.]
- Любименко В. Н. О спящих почках // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1900. Т. 30. С. 195–260. [Lyubimenko V. N. About latent buds // Tr. SPb. Obshch. Estestvoisp. 1900. Vol. 30. P. 195–260.]
- Ляшенко Н. И. Биология спящих почек. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1964. 87 с.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Манжос А. М. Типы почек лиственницы сибирской и их фенология // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 8. С. 1148–1154. [Manzhos A. M. Types of Siberian larch buds and their phenology // Bot. J. 1959. Vol. 44, N 8. P. 1148–1154.]
- Матюхин Д. Л., Манина О. С., Королева Н. С. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Ч. I. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 259 с.
- Махатков И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79–88. [Mahatkov I. D. Multivariance of ontogenesis of Siberian fir // Vjulletin of MOIP. Biol. Department. 1991. Vol. 96 (4). P. 79–88.]
- Михалевская О. Б. Развитие почек сосны обыкновенной в условиях Московской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1963. Вып. 48. С. 61–68. [Mikhalevskaya O. B. Development of the buds of Scots pine in conditions of the Moscow region // Bulletin of the Main Botanical Garden. 1963. Issue 48. P. 61–68.]
- Михалевская О. Б. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М.: МГПУ, 2002. 66 с.
- Нухимовская Ю. Д. Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях Подмоскovie // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 2. С. 105–112. [Nuhimovskaya Yu. D. The ontogenesis of *Abies sibirica* Ledeb. in the vicinity of Moscow // Vjulletin of MOIP. Biol. Department. 1971. Vol. 76 (2). P. 105–112.]
- Паутова Н. В. Структура кроны лиственницы сибирской // Лесоведение. 2002. № 4. С. 3–13. [Pautova N. V. Structure of the Crown of Siberian Larch // Rus. J. Forest Sci. 2002. N 4. P. 3–13.]
- Пчелин В. И. Дендрология: учебник. Йошкар-Ола: Марийский гос. техн. ун-т, 2007. 520 с.
- Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 8. С. 72–85. [Romanovsky A. M. The multivariate ontogeny of the *Picea abies* (Pinaceae) in the Bryansk Polesye // Botan. J. 2001. Vol. 86, N 8. P. 72–85.]
- Рубцов В. В., Уткина И. А. Адапционные реакции дуба на дефолиацию. М.: Ин-т лесоведения, 2008. 302 с.
- Серебряков И. Г. Биология тьянь-шаньской ели и типы ее насаждений в пределах Заилийского и Кунгей Алатау // Тр. Ботан. сада. Уч. зап. 1945. Вып. 82. С. 105–122. [Serebryakov I. G. Biology of *Picea schrenkiana* and Types of Its Plantations within the Zailiyskiy and Kungey Alatau // Trudy Botanicheskogo sada. Uchenye zapiski MGU. 1945. N 82, book 5. P. 103–175.]
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 392 с.
- Серебряков И. Г. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59, вып. 1. С. 53–69. [Serebryakov I. G. Morphogenesis of the life form of a tree in forest species of the middle belt of the European part of the USSR // Vjulletin of MOIP. Biol. Department. 1954. Vol. 59 (1). P. 105–112.]
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Смирнова О. В., Бобровский М. В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177–181. [Smirnova O. V., Bobrovskij M. V. Ontogenesis of a tree and its reflection in the structure and dynamics of vegetation and soil landscape // Ecology. 2001. N 3. P. 177–181.]
- Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В., Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Митрофанова М. В., Пономаренко Е. В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Информационный материал / Научн. Центр биол. исследований МПГИ им. В. И. Ленина. Пушкино: Изд-во АНСИР, 1990. 92 с.
- Тимофеев В. П., Дылис Н. В. Лесоводство. М.: Госсельхозиздат, 1953. 552 с.
- Тихонов В. И. Организация осевых систем надземной части многолетних растений // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 740–750. [Tihonov V. I. Organization of axial systems of aerial parts of perennial plants // Botan. J. 1979. N 5. P. 740–750.]
- Цельникер Ю. Л. Структура кроны ели // Лесоведение. 1994. № 3. С. 34–44. [Tsel'niker Yu. L. Structure of Spruce Crowns // Russ. J. Forest Sci. 1994. N 4. P. 35–44.]
- Цельникер Ю. Л. Структура кроны лиственницы // Лесоведение. 1997. № 3. С. 40–42. [Tsel'niker Yu. L. Structure of Larch Crowns // Rus. J. Forest Sci. 1997. N 3. P. 40–42.]
- Чепик Ф. А. Значение спящих почек укороченных побегов сосны // Проблемы геоботаники и биологии древесных растений: науч. тр. Лесотехнической академии. 1969. № 128. С. 89–95. [Chepik F. A. The value of dormant buds short shoots of pine // Problemy geobotaniki i biologii drevesnykh rastenii. Nauchnye trudy Lesotekhnicheskoi akademii. 1969. N 128. P. 89–95.]
- Чепик Ф. А. Особенности формирования и строения замещающих побегов у *Pinus sylvestris* L. // Ботан. журн. 1974. № 3. С. 321–433. [Chepik F. A. Peculiarities of formation and structure of the residual shoots from *Pinus sylvestris* L. // Botan. J. 1974. N 3. P. 321–433.]
- Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 2.



- C. 85–98. [Chistyakova A. A. Large life cycle *Tilia cordata* Mill. // Вulletin of MOIP. Biol. Department. 1979. Vol. 84 (2). P. 321–433.]
- Шитт П. Г. Введение в агротехнику плодовогодства. М.: Сельхозгиз, 1936. 214 с.
- Шитт П. Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 447 с.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99, Issue 3. P. 375–407.
- Gruber F. Die Anpassung der Fichtenkrone (*Picea abies* (L.) Karst.) über die Trieb-bildungs arten // Schwiez. Z. Forstwesen. 1988. Jg. 139, N 3. S. 173–201.
- Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical Trees and Forests. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441 S.
- Kostina M. V., Barabanshikova N. S., Bityugova G. V., Yasinskaya O. I., Dubach A. M. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) Crown in Relation to Environmental Conditions // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 5. P. 584–597.
- Tomlinson P. B., Gill A. M. Growth habits of tropical trees: Some guiding principles // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review: A comparative review. Wash. (D. C.): Smithsonian Inst., 1973. P. 129–143.
- Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Die blühende Ppflanze Jena: Gustav Fischer, 1937. Teil II. 420 S.

## Role of latent buds in crown architecture in coniferous and deciduous trees of the temperate zone

M. V. KOSTINA<sup>1</sup>, N. S. BARABANSHCHIKOVA<sup>1</sup>, O. I. YASINSKAYA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Moscow Pedagogical State University  
129164, Moscow, Kibalchicha str., 6-3  
E-mail: mkostina@list.ru, baraba@list.ru

<sup>2</sup>Tsytzin Main Moscow Botanical Garden of RAS  
127276, Moscow, Botanicheskaya str., 4  
E-mail: ksen.yasinka@mail.ru

The study was aimed to investigate the latent buds localization and the characteristics of the structures arising from the buds in conifers and deciduous trees in response to age-related changes and various growing conditions. The crown analysis was performed using architectural models and reiteration concept. It was found that in deciduous trees, the latent buds were usually at the bases of annual growth, and in conifers the latent buds were at the bases of annual growth, in the bud scales axils, or along the entire length of the shoot in the needle axils and in the shoot's distal part. It was revealed that the short shoots' terminal buds could function as latent buds. In deciduous trees, the skeletal axes' natural aging is the endogenous factor of shoots' development from latent buds. In evergreen conifers it is the plant's response to the needles' aging. This leads to the growth induction of latent buds and to the acropetal appearance of the buds on the mother axis in conifers. In deciduous trees, the reiterated complexes form in response to the axis development cycle completion, which causes the initiation of latent buds in the centripetal direction. In conifers, the reiterated complexes look like bundles: such structures form due to the latent buds' easy initiation, which leads to the formation of the other orders' shoots. In deciduous trees, the reiterated complexes are characterized by prolonged growth, acrotonic branching mode and orthotropic growth direction. In deciduous trees, the crown of the old generative and senile plants almost entirely consists of reiterated complexes. It has been found that conifers have a different degree of latent buds participation in the crown formation, which can vary significantly within the same genus. In *Picea abies* (L.) Karst., the reiterated complexes replace small twigs. In some other species (for example, *Picea schrenkiana* Fisch. et E. Mey., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour.), the reiterated complexes can also replace the extending from the trunk skeletal branches. In *Pinus sylvestris* L., no secondary crown is formed.

**Key words:** trees, crown, architectural model, skeletal axis, branches, reiterated complexes, latent buds.