

УДК 582.475.091:581.444

СТРОЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ВТОРИЧНОЙ КРОНЫ У *PICEA ABIES* (L.) KARST. (PINACEAE)

М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова

Московский педагогический государственный университет, Москва

Литературные данные о формировании вторичной кроны у одной из ведущих лесообразующих пород *Picea abies* (L.) Karst. весьма противоречивы. Цель данной работы состояла в изучении динамики образования побегов из спящих почек у *P. abies* и выявлении факторов, влияющих на этот процесс. Исследование проводили в подмосковных сосново-еловых лесах. Изучали особенности формирования побегов из спящих почек у виргинильных и генеративных растений. Результаты исследования показали, что спящие почки у *P. abies* сохраняют жизнеспособность 15-20 лет и иницируются в основании ветвей I-III порядков первичной кроны. В отличие от *P. schrenkiana* Fisch. et E. Mey. и *P. pungens* Engelm. у *P. abies* спящие почки в основании ветвей I порядка не просыпаются. Появление побегов из спящих почек у *P. abies* обусловлено старением хвои и ветвей первичной кроны и другими факторами, ведущими к уменьшению фотосинтезирующей поверхности. На свету этот процесс протекает интенсивней, чем в условиях затенения.

Ключевые слова: *Picea abies*, нарастание, ветвление, крона, спящие почки, реитерационный комплекс, условия освещения.

DOI: 10.26456/vtbio14

Введение. Специфика кроны дерева определяется процессами, описываемыми концепцией архитектурных моделей (Hallé et al., 1978) и концепцией реитерации (Hallé et al., 1978; Barhtélémy et Caraglio, 2007).

В основе формирования кроны дерева лежит реализация генетической программы развития растения, видимое выражение которой обозначают как архитектурную модель - систему многолетних наземных осей разных порядков, закономерным образом связанных друг с другом. Эта система обеспечивает захват максимального воздушного пространства.

Одной из важнейших характеристик архитектурных моделей типичных деревьев является наличие у них ствола – главной оси. На протяжении большей части онтогенеза ствол оказывает физиологическое и формирующее воздействие на боковые

соподчиненные ему оси, вызывая специфические особенности их роста и строения (Серебряков, 1962). Регулирующая роль ствола на формирование боковых ветвей состоит в том, что положение почки на годичном приросте, входящем в состав ствола, определяет не только дальнейшую судьбу побега, который из нее образуется, т.е. ту роль, которую он будет выполнять в кроне, но и судьбу тех побегов, которые он будет производить сам.

Реитерацию определяют как морфогенетический процесс, посредством которого организм дублирует, воспроизводит или восстанавливает свою собственную элементарную архитектуру. Реитерационные комплексы возникают разными способами, но их объединяет то, что они накладываются на присущую той или иной древесной породе архитектурную конструкцию и увеличивают ее долговечность и экологическую пластичность. Реитераты могут возникать в ответ на естественное старение осей, травматические события или при улучшении ресурсного обеспечения дерева (Barhtélémy et Caraglio, 2007).

Следует отметить, что у деревьев умеренной зоны в реализации архитектурной модели задействованы побеги, развивающиеся из почек возобновления, реже силлептические побеги, как, например, у *Betula pendula* (Kostina et al., 2015). Образование реитерационных комплексов связано со спящими почками, хотя есть и другие механизмы восстановления и дублирования архитектурной модели.

В результате реализации архитектурной модели формируется первичная крона дерева, а в процессе образования реитератов – вторичная крона. Однако в целом изменение габитуса и структуры дерева в процессе онтогенеза определяется закономерностями развития как первичной, так и вторичной крон.

Picea abies (L.) Karst. – одна из ведущих лесообразующих пород России. Эта древесная порода имеет архитектурную модель Massart или Rauch (Gruber, 1988), для которых характерны моноподиальное нарастание, акротонное ветвление и резко выраженное различие в интенсивности и направлении роста, морфологии и долголетию главного ствола и боковых ветвей (Серебряков, 1962).

Литературные данные о роли спящих почек в формировании кроны у *P. abies* противоречивы. И.Г. Серебряков (1962), описавший морфогенез этой древесной породы, считал, что для *P. abies* вторичная крона не характерна, поскольку спящие почки функционируют на стволе и ветвях не более 10 лет, и поэтому нижняя, еще живая часть ствола ко времени отмирания верхушки дерева бывает уже лишена жизнеспособных резервных точек роста.

Однако исследование F. Gruber (1988) показало, что у *P. abies* в результате инициации спящих почек формируют сложные побеговые комплексы. По данным О.В. Смирновой и М.В. Бобровского (2001) спящие почки у темнохвойных видов (ели, пихты) пробуждаются по всей длине скелетных ветвей, образуют много охвоенных побегов вторичной кроны, что позволяет дереву расти и производить семена в течение более длительного периода времени (Smirnova et al., 1999). Исследование А.М. Романовского (2006) показало, что у средневозрастных и старых генеративных растений на нижних ветвях до 92-100 % хвои располагается на побегах, образующихся из спящих почек. По отношению к кроне в целом доля таких побегов превышает 60-80%.

Цель данной работы состояла в изучении строения вторичной кроны у *P. abies*, динамики ее развития и факторов, влияющих на этот процесс. В задачи исследования входило также сопоставление процессов формирования вторичной кроны *P. abies* с *P. schrenkiana* Fisch. et Mey. и *P. pungens* Engelm.

Методика. Исследование проводили в Подмосковных сосново-еловых лесах с примесью березы. Объектами исследования были виргинильные (v1, v2) и генеративные растения (g1, g2) *P. abies*. У модельных растений, произрастающих на опушке, исследовали нижние ветви, отходящие от ствола и расположенные на освещенной и теневой стороне дерева. Кроме того, изучали виргинильные и молодые генеративные растения низкой и пониженной жизненности, произрастающие в глубине леса.

Выявляли место локализации спящих почек, длину побегов, образующихся из спящих почек, особенности их нарастания и ветвления. Сопоставляли динамику формирования побегов первичной и вторичной кроны. В пределах нижних ветвей, отходящих от ствола, измеряли длину охвоенной части побегов, образовавшихся из почек регулярного возобновления и из спящих почек.

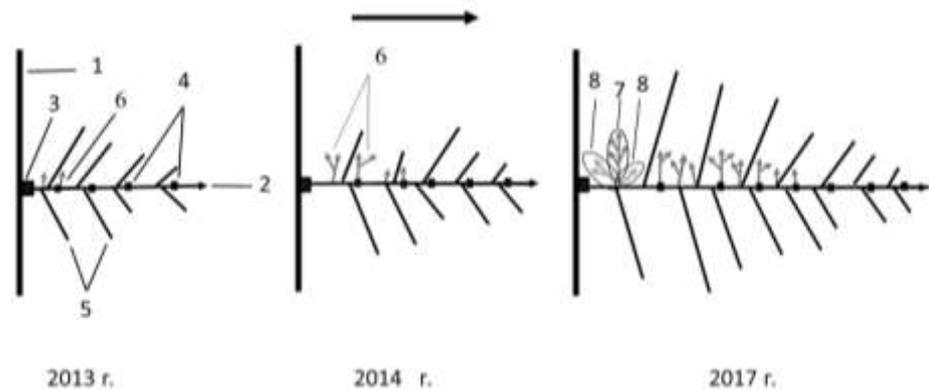
Формирование вторичной кроны *P. schrenkiana* и *P. pungens* изучали у генеративных растений, произрастающих в коллекциях Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук, а у *P. pungens* также и в городских посадках.

Результаты исследования. *Строение и динамика развития вторичной кроны P. abies.*

Годичные побеги *P. abies* имеют хорошо выраженное почечное кольцо. F. Gruber (1988) установил, что спящие почки закладываются только в его дистальной части. Почки регулярного возобновления немногочисленны, поскольку большая часть меристем, расположенных в пазухах хвоинок в почки возобновления

не развиваются. Размеры почек на годичном побеге соответствует длине образующихся из них побегов. Наибольшей энергией роста обладает побег, развивающийся из верхушечной почки. Самые мощные и долгоживущие боковые побеги развиваются из почек, расположенных вблизи верхушечной почки. Они дают начало нескольким скелетным осям, на основе которых образуются ветви, отходящие от ствола. Остальные боковые оси недолговечны и выполняют в основном функцию фотосинтеза. Сходным образом формируется и системы осей III и IV порядков (Серебряков, 1962).

Максимальной длины (50-70 см) достигают годичные побеги, участвующие в формировании ствола в возрасте 20-30 лет. По мере нарастания осей первичной кроны происходит уменьшение длины годичных приростов, из которых они складываются.

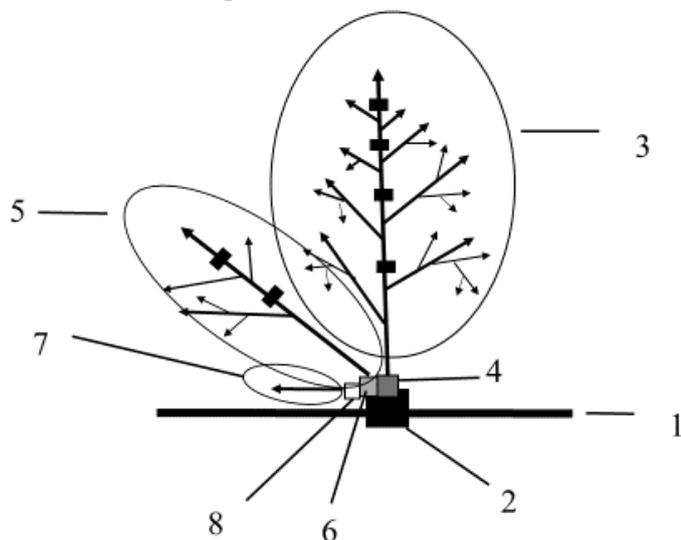


Р и с . 1 . Формирование реитерационных комплексов у *Picea abies* в процессе нарастания ветви, отходящей от ствола:
1 – ствол; 2 – ветвь I порядка; 3 – почечное кольцо, находящееся в основании ветви I порядка; 4 – почечные кольца; 5 – ветви II порядка (без детализации строения); 6 – побеги, образующиеся из спящих почек; 7 - реитерационный комплекс I порядка; 8 – реитерационные комплексы II порядка.
Стрелкой показан акропетальный порядок образования реитерационных комплексов.

Наблюдение за развитием побеговых систем *P. abies* подтвердило данные А.М. Романовского (2006) о том, что спящие почки у этой древесной породы начинают инициироваться уже у иматурных растений. Изучение динамики формирования ветвей, отходящих от ствола, показало, что побеги из спящих почек образуются на приростах, имеющих возраст три года и больше (рис.1), в зоне почечного кольца каждого прироста. Однако побеги из спящих почек в зоне почечного кольца, расположенного в основании

ветви I порядка, не образуются. По нашим данным спящие почки могут изредка формироваться из пазушных меристем листьев срединной формации. Побеги из спящих почек могут возникать в основании всех ветвей II-IV порядков в зоне почечного кольца, а у скелетных ветвей II-IV порядка и по всей длине ветви в зонах почечных колец приростов старше трех лет.

Хвоя у *P. abies* в условиях подмосковных лесов функционирует 5-8 лет (Серебряков, 1962), но первые хвоинки отмирают в возрасте трех лет, что совпадает с появления первых побегов из спящих почек, т.е. начало инициации спящих почек совпадает с началом отмирания хвои.

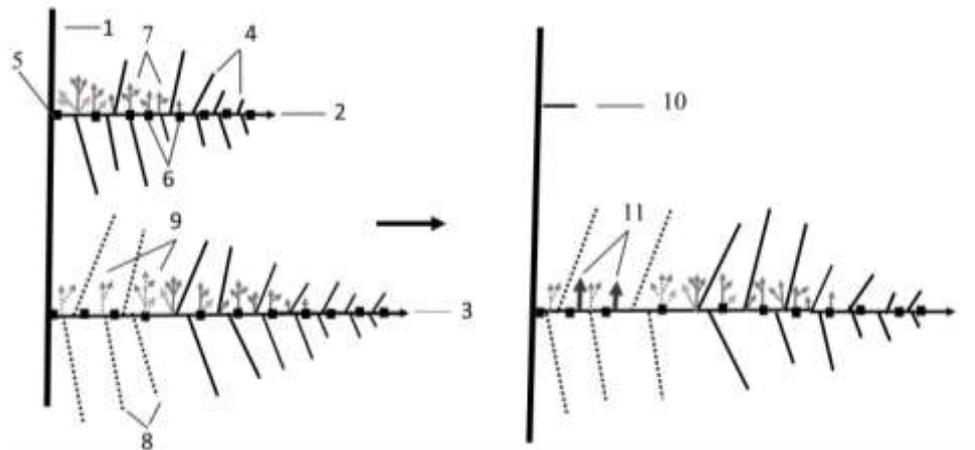


Р и с . 2 . Строение реитерационного комплекса, образовавшего в зоне почечного кольца на ветви I порядка: 1 – ветвь I порядка; 2 - почечное кольцо между годовичными приростами на ветви I порядка; 3 - реитерационный комплекс I порядка; 4 - почечное кольцо реитерационного комплекса I порядка; 5 - реитерационный комплекс II порядка; 6 – почечное кольцо реитерационного комплекса II порядка; 7 – реитерационный комплекс III порядка; 8 – почечного кольца реитерационного комплекса III порядка.

Из спящих почек формируются побеги длиной 2-15 см. В результате их дальнейшего моноподиального нарастания и ветвления до 2-4 порядков образуются системы побегов длиной до 80 см. Эти системы можно назвать ветвями вторичной кроны или реитерационными комплексами. Следует отметить, что реитерационные комплексы не достигают размеров скелетных ветвей II порядка. В основании реитерационных комплексов I порядка могут инициироваться спящие почки, что приводит к формированию

реитерационных комплексов II порядка и т.д. (рис. 1, 2). В результате такого базитонного ветвления образуется сложный реитерационный комплекс, состоящий более чем из 10 разновозрастных ветвей и по виду напоминающий «пучок» (Gruber, 1988). Данная специфика ветвления реитерационных комплексов позволяет им не только замещать отмирающие ветви II порядка первичной кроны, но и увеличивать свою численность даже после остановки нарастания скелетной ветви I порядка.

В процессе развития первичной кроны дерева, вышерасположенные ветви начинают затенять нижние ветви, что приводит к отмиранию как ветвей первичной, так и вторичной кроны. Однако, если верхняя ветвь по тем или иным причинам отмирает или обламывается, то на вновь осветленном участке нижележащей ветви могут инициироваться спящие почки (рис. 3). Подсчет возраста таких участков кроны показывают, что спящие почки у *P. abies* сохраняют жизнеспособность 15-20 лет.

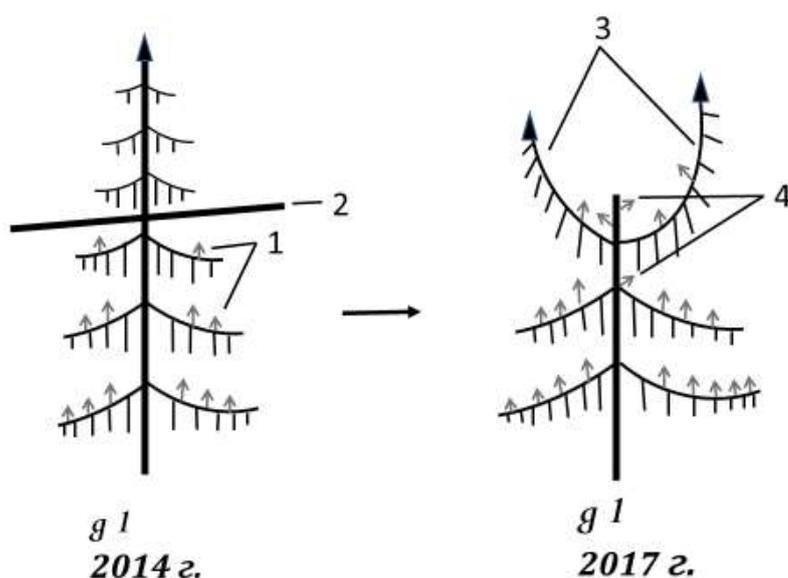


Р и с . 3 . Формирование побегов из спящих почек на вновь осветленном проксимальном участке ветви в результате обламывания вышележащей ветви: 1 – ствол; 2 – ветвь I порядка первичной кроны, затеняющая проксимальную часть нижней ветви; 3 – нижняя ветвь I порядка; 4 – ветви II порядка; 5- почечное кольцо в основании ветви I порядка; 6– почечные кольца; 7 - реитерационные комплексы; 8 - засохшие реитерационные комплексы; 9 – засохшие ветви II порядка первичной кроны (без детализации строения); 10 – обломавшаяся ветвь; 11 – побеги из спящих почек, появившиеся на осветленной части ветви.

Как уже отмечалось выше, спящие почки у *P. abies* могут инициироваться в основании ветвей II и более высоких порядков ветвления первичной кроны. Однако у этого вида образование побегов из спящих почек в основании ветвей I порядка, т.е. ветвей,

отходящих от ствола, обычно не происходит. Естественное отмирание таких ветвей, которое происходит в акропетальной последовательности, приводит к оголению ствола.

Механические повреждения первичной кроны, в том числе и обрезка, стимулируют пробуждение спящих почек, на что обращал внимание F. Gruber (1988). По нашим наблюдениям удаление одно-трехлетних верхушек виргинильных и молодых генеративных елей приводит к инициации спящих почек не только на ветвях, но и на стволе, но мощные побеги, способные взять на себя функцию главной оси дерева, при этом не образуются. Замещение ствола происходит за счет поднятия ветвей первичной кроны (рис. 4). И.Г. Серебряков (1962) отмечал, что при удалении многолетней верхушки главной оси могут подниматься ветви до 8-10 летнего возраста.



Р и с . 4. Поднятие ветвей первичной кроны после повреждения верхушки дерева: 1 – реитерационные комплексы; 2 – место облома (обрезки верхушки дерева); 3 – поднимающиеся ветви первичной кроны; 4 – побеги из спящих почек образовавшиеся на стволе.

Изучение средневозрастных деревьев, произрастающих на опушке леса и имеющих ярко выраженную асимметричную крону, показало, что ветви I порядка, обращенные к свету, располагаются на стволе, начиная с высоты около 2 м, и могут достигать пятиметровой длины. Более 75 % хвои на таких ветвях располагается в системе побегов, образовавшихся из спящих почек, поскольку ветви II порядка первичной кроны в результате естественного старения уже

по большей части засохли и частично отпали. Нарастание ветвей I порядка практически прекратилось, но в результате специфики ветвления реитерационных комплексов побеги из спящих почек продолжают образовываться. На противоположной стороне дерева, обращенной в сторону леса, на уровне 2 м располагаются только мутовки засохших веток, а самые нижние живые ветви начинаются на высоте около 4 м (рис. 5).

В средней части кроны таких деревьев, ветви, отходящие от ствола и обращенные в сторону опушки, более густые, по сравнению с изреженными ветвями, расположенными с теневой стороны. Наблюдаемые различия связаны с тем, что реитерационные комплексы лучше развиты на ветвях, обращенных к свету.

У молодых генеративных растений на нижних ветвях, отходящих от ствола на свету до 55 % хвои находится в системе побегов, образовавшихся из спящих почек, в то время как на теневой стороне только 15-25%. У виргинильных растений эти цифры соответственно составляют 10-20% и 2-5%.

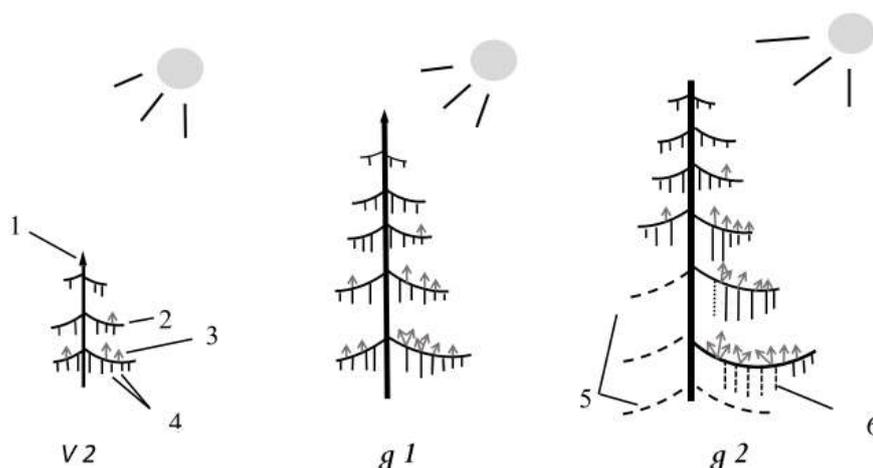


Рис. 5. Формирование кроны *P. abies* на опушке леса в условиях неравномерного освещения: 1 – ствол; 2 – ветви I порядка; 3 – побеги из спящих почек; 4 – ветви II порядка; 5 – засохшие ветви I порядка; 6 – засохшие ветви II порядка.

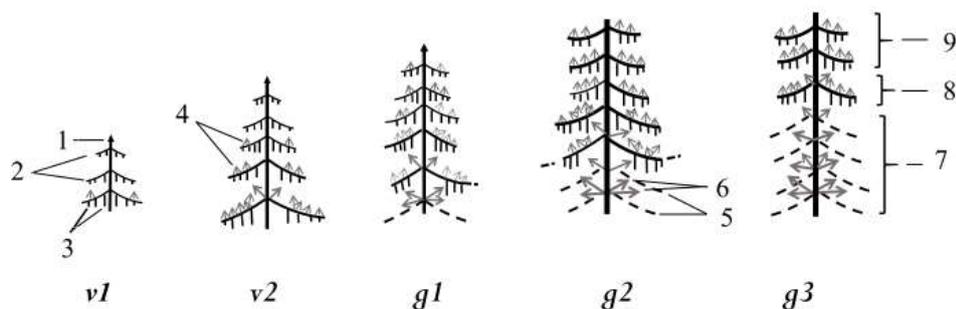
Изучение внутри леса виргинильных и молодых генеративных растений низкой и пониженной жизненности, имеющих обычно ассиметричную крону, показало, что у таких растений наблюдается массовое отмирание ветвей первичной кроны, особенно интенсивно протекающее на более затененной стороне дерева. На оставшихся немногочисленных ветвях первичной кроны можно обнаружить единичные побеги вторичной кроны. Но на тех участках кроны,

которые оказываются в более благоприятных условиях освещенности, побеги из спящих почек могут составлять у виргинильных и молодых генеративных растений до 80 % от общей длины побегов, несущих хвою.

Строение и динамика развития вторичной кроны у P. schrenkiana и P. pungens

Нам представилось интересным сопоставить строение крон *P. abies*, *P. schrenkiana* и *P. pungens*.

Н.Д. Кожевникова (1982) установила, что количество побегов из спящих почек, образующихся на ветвях у *P. schrenkiana* увеличивается с возрастом и наиболее интенсивно эти побеги развиваются в условиях оптимального для данной древесной породы освещения. Однако образование вторичной кроны у этого вида Н.Д. Кожевникова связывала с возникновением побегов из спящих почек в основании засыхающих ветвей, отходящих от ствола. Крону *P. schrenkiana* Н.Д. Кожевникова (1982) подразделяла на вторичную, расположенную в нижней части ствола, первичную - на верхушке ствола и смешанную - в средней части ствола. Вторичная крона у этого вида начинает формироваться у молодых генеративных растений: по мере отмирания ветвей первичной кроны, которое происходит в акропетальной последовательности, т.е. снизу-вверх по стволу, формируются пучки ветвей вторичной кроны (рис.6). Сходную картину формирования вторичной кроны у *Pinus sibirica* Du Tour описывает С.Н. Горошкевич и С. Н. Велисевич (2000). У *P. abies*, как уже отмечалось выше, побеги из спящих почек в основании ветвей, отходящих от ствола, обычно не возникают.



Р и с . 6. Формирование вторичной кроны у *P. schrenkiana*: 1 – ствол; 2 – ветви I порядка; 3 – ветви II порядка; 4 – реитерационные комплексы; 5 – засохшие ветви I порядка; 6 – реитерационные комплексы, формирующиеся взамен засохшим ветвям I порядка; 7 – вторичная крона в понимании Н.Д. Кожевниковой (1988); 8 – смешанная крона в понимании Н.Д. Кожевниковой (1988); 9 – первичная крона в понимании Н.Д. Кожевниковой (1988).

Результаты изучения строения побеговых систем у средневозрастных генеративных экземпляров *P. schrenkiana* и *P. pungens* в коллекциях Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина, показали, что у этих видов формирование ветвей вторичной кроны развивающихся на осях первичной кроны подчиняется тем же закономерностям, что и у *P. abies*. Кроме того, как у *P. schrenkiana*, так и у *P. pungens* можно наблюдать образование из спящих почек небольших ветвей, отходящих от ствола и от основания отмерших ветвей первичной кроны.

Обсуждение. Появление побегов из спящих почек – это механизм компенсации утраченного (недостаточного) листового аппарата (Смирнова и др., 1990, Ильюшенко, Романовский, 2000). Инициацию спящих почек вызывают как эндогенные факторы (естественное старение ветвей первичной кроны), так и экзогенные факторы, такие как травматические события (повреждение ветвей ветром, филлофагами, болезнями, обрезкой), недостаток света, приводящий к быстрому отмиранию ветвей первичной кроны. Однако степень развития и длительность существования побегов вторичной кроны, по всей видимости, определяется соотношением между затратами пластических веществ на образование реитераторов и процессы 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.

Наиболее благоприятные условия для развития реитерационных комплексов складываются в условиях достаточного освещения, т.к. в этом случае энергетические затраты на образование данных структур полностью возмещаются их фотосинтезирующей активностью. Таким образом, важнейшим фактором, регулирующим процесс формирования вторичной кроны, является свет.

Результаты исследования позволяют предположить, что у изученных древесных пород начальным фактором, запускающим инициацию спящих почек в процессе онтогенеза, является естественное старение хвои. По всей видимости, развитие побегов из спящих почек, компенсирует уменьшение фотосинтезирующей поверхности. Образование побегов из спящих почек происходит в акропетальной последовательности по мере нарастания ветвей первичной кроны, т.е. развитие первичной и вторичной кроны осуществляется с временным смещением равным 3-4 годам.

Сравнение динамики формирования вторичной кроны *P. abies* и лиственных пород, основные закономерности которой были сформулированы П.Г. Шиттом (1958), показало, что образование реитерационных комплексов у последних происходит в

базипетальной последовательности (Мазуренко, Хохряков, 1991; Цельникер и др., 2000; Kostina et al., 2015; Костина, Барабанщикова, 2016).

В основе формирования первичной и вторичной крон *P. abies* лежат разные механизмы. Первичная крона представляет собой единую непрерывную систему, которая образуется из почек возобновления в результате акротонного ветвления и регулируется главной осью дерева. Вторичная крона представлена реитерационными комплексами, образующимися из спящих почек, которые встраиваются в первичную крону в местах, требующих восстановления (Gruber, 1988). Формирование сложных реитерационных комплексов (рис.1) происходит в процессе базитонного ветвления (Горошкевич, Велисевич, 2000).

Результаты исследования А.М. Романовского (2006) показали, что с возрастом доля участие в формировании кроны *P. abies* реитерационных комплексов возрастает. Больше всего вторичная крона развита у средневозрастных и старых генеративных деревьев. Однако обращаем внимание на то, что этот показатель сильно варьирует даже в пределах одного растения и во многом определяется степенью освещенности ветвей. В период интенсивного формирования первичной кроны асимметрия деревьев *P. abies*, произрастающих на опушках в условиях неравномерного освещения, обусловлена быстрыми темпами роста ветвей в сторону света. По мере естественного старения осей первичной кроны, которое проявляется в замедлении ростовых процессов, асимметрия кроны дерева определяется другими причинами – на освещенной стороне формируется больше реитерационных комплексов, что коррелирует с долговечностью, длиной и толщиной ветвей, отходящих от ствола. Увеличение роли реитерационных комплексов у виргинильных и молодых генеративных растений при ухудшение ценотической обстановки опять-таки, происходит не равномерно по всей кроне, а только в тех местах, которые оказались лучше освещенными.

Реитерационные комплексы *P. abies*, как отмечает А.М. Романовский (2006), способствуют обновлению фотосинтетического аппарата дерева и продлению его жизни при старении кроны в целом, отдельных ее частей. Действительно, их появление приводит к увеличению долголетия скелетных осей первичной кроны. Однако формирующиеся из спящих почек побеговые комплексы не способны полностью замещать скелетные ветви II-III порядков поскольку не достигают их размеров. У *P. schrenkiana* и *P. pungens* реитерационные комплексы могут формировать вторичную крону (в понимании И.Г. Серебрякова и Н.Д. Кожевниковой), но имеющую меньший диаметр по сравнению с первичной. У лиственных пород реитерационные

комплексы играют более существенную роль в формировании скелетной основы дерева, достигая 5 и более м в длину (Шитт, 1958).

Что касается главной оси – ствола, то у *P. abies* его естественное отмирание, начинающееся с усыхания верхушки, не вызывает пробуждения спящих почек на стволе, как у многих лиственных пород (Серебряков, 1962; Чистякова, 1988). Также в литературе не описаны случаи образования немногочисленных и многоствольных деревьев *P. abies*. Такая жизненная форма, возникновение которой обусловлено задержкой развития или отмиранием главной оси и ранним пробуждением спящих почек в ее основании, характерна для многих лиственных пород (Чистякова, 1988). Не участвуют реитерационные комплексы *P. abies* и в процессе вегетативного размножения, что наблюдается у многих лиственных пород (Чистякова, 1988).

Заключение. Формирование реитерационных комплексов на ветвях I - III порядков у *P. abies*, *P. schrenkiana* и *P. pungens* происходит во время продолжающегося роста материнской оси в акропетальной последовательности.

Побеги и системы побегов, формирующиеся из спящих почек, у *P. abies* выполняет функции обновления фотосинтезирующего аппарата и способствуют продлению жизнедеятельности скелетных ветвей I - III порядков. У *P. schrenkiana* и *P. pungens* эти системы принимают более существенное участие в формировании скелетной основы дерева, замещая скелетные ветви I порядка по мере их отмирания снизу-вверх по стволу. У лиственных пород реитерационные комплексы могут замещать не только оси I порядка, но и ствол.

Вторичная крона, если ее рассматривать как совокупность реитерационных комплексов, формируется у всех рассмотренных нами видов елей, но у *P. abies* ее участие в формировании кроны дерева в целом выражено слабее, чем у *P. schrenkiana* и *P. pungens*.

Инициация спящих почек у рассмотренных древесных пород происходит в ответ на старение хвои и ветвей первичной кроны, а также может быть вызвана и другими причинами, приводящими к уменьшению фотосинтезирующих поверхностей. Наиболее благоприятные условия для развития реитерационных комплексов создаются при оптимальном для данной древесной породы световом режиме.

Список литературы

- Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. 2000. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // *Krylovia*. Т. 2. № 1. С. 110-122.
- Кожевникова Н.Д. 1982. Биология и экология тьянь-шанской ели. Фрунзе: Илим. 239 с.
- Костина М.В., Барабанищкова Н.С., Ясинская О.И. 2016. Изучение кроны клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с позиций концепции архитектурных моделей и реитерации // Вестник Удмуртского университета. вып. 4. С. 32-42.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. 1991. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. № 3. С. 409-420.
- Романовский А.М. 2001. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Ботан. жур. Т. 86. № 8. С. 72-85.
- Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 378 с.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. 1990. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части ССР). Информационный материал. Научн. Центр биол. исследований МПГИ им. В.И. Ленина. Пушкино: Изд-во АНСИР. 92 с.
- Смирнова О.В., Бобровский М. В. 2001. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. №3. С. 177-181.
- Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Зейде Б.Б. 2000. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев. М. 93 с.
- Чистякова А.А. 1988. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе на примере широколиственных деревьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 6. С. 93-105.
- Шумт П.Г. 1958. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз. 447 с.
- Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Ann. Bot.* Vol. 99. P. 375-407.
- Gruber F. 1988. Die Anpassung der Fichtencrone (*Picea abies* (L.) Karst.) über die Trieb-bildungs arten // *Schwiz. Z. Forstwesen.* Jg. 139. № 3. S. 173-201.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. *Tropical Trees and Forests*. Berlin: Springer-Verlag. 441 p.
- Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., and Dubach A.M. 2015. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) Crown in Relation to Environmental Conditions // *Contemporary Problems of Ecology*. V. 8. №. 5. P. 584-597.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovskii A.M. 1999. Ontogeny of a tree // Бот. журн. Т. 84. № 12. С. 8-20.

STRUCTURE AND FORMATION OF THE SECONDARY CROWN AT *PICEA ABIES* (L.) KARST.

M.V. Kostina, N.S. Barabanshchikova
Moscow State Pedagogical University, Moscow

Data available in literature on secondary crone formation in one of the most important forest trees, *Picea abies* (L.) Karst., are contradictory. The aim of our work was to study the dynamics of the formation of shoots from dormant buds in *P. abies* and to identify the factors influencing this process. The study was conducted in pine and spruce forests around Moscow. We studied formation of shoots from dormant buds in generative and pregenerative plants. It was found, that dormant buds in *P. abies* remain alive for up to 15-20 years. They are set at bases of the II-IV order shoots in the primary crone of the tree. In contrast to *P. schrenkiana* Fisch. et E. Mey. And *P. pungens* Engelm., dormant buds at the II order branches in *P. abies* do not sprout. Dormant bud sprouting in *P. abies* is controlled by the aging of the needles and III-V order shoots. This process is more intensive at better lighting conditions.

Keywords: *Picea abies*, growth, branching pattern, dormant bud, reiterated complex, light conditions.

Об авторах:

КОСТИНА Марина Викторовна – доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры ботаники, Институт биологии и химии, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 129164, Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 3; e-mail: mkostina@list.ru

БАРАБАНИЦКОВА Наталия Сергеевна – кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры ботаники, Институт биологии и химии, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 129164, Москва, ул.Кибальчича, д.6, корп. 3; e-mail: baraba@list.ru

Костина М.В. Строение и формирование вторичной кроны у *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae) / М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 233-246.