Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 42. С. 140–159

УДК 634.0.416.1.: 582.475.4
doi: 10.17223/19988591/42/7

С.Н. Горошкевич

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия

Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов

Работа выполнена за счет базового бюджетного финансирования (ФАНО) при поддержке РФФИ (проект № 18-04-00833)

Изучена структура кроны молодых генеративных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) *в 70–80-летнем кедровнике на юго-востоке Томской области (южная часть южной подзоны тайги). Анализ распределения побегов по размеру показал явное преобладание мелких, некоторый дефицит очень мелких, а также острый дефицит средних и особенно крупных побегов. Ярко выраженный акропетальный градиент вегетативного роста побегов наблюдается в системах ветвления любого ранга. По направлению от вершины к периферии кроны уровень разнообразия и средний размер побегов сокращаются сначала очень резко, затем очень плавно. С увеличением размера побега сдвигаются вперед сроки начала и окончания морфогенеза и роста побегов, увеличиваются их продолжительность и интенсивность, возрастает сложность метамерной организации побега и усиливается его полярная дифференциация (акротония). Корреляционные связи между вегетативными признаками всегда являются либо прямыми, либо обратными: исключены ситуации, когда с увеличением значения одного из признаков значение другого сначала увеличивалось бы, а затем снижалось или наоборот.*

Ключевые слова: *Pinus sibirica; система побегов; крона; порядок ветвления; апикальное доминирование; градиент роста.*

Введение

Многолетнее древесное растение при всей его генетической и физиологической целостности в то же время представляет собой «метапопуляцию» отдельных ветвей, каждая из которых имеет дату рождения и смерти, индивидуальные продолжительность и содержание жизни [1, 2]. В совокупности они являются сложной самоорганизующейся системой, корректное представление об организации которой необходимо для моделирования ее развития с самыми разнообразными целями. Это и общие вопросы самоорганизации иерархических систем [3–5], и анализ развития систем ветвления

в разных экологических условиях [6], и расчет продуктивности на уровне отдельного дерева [7] или древесного полога в целом [8].

В кроне легко распознаются иерархически организованные субъединицы [9, 10]. Элементы высшего порядка – это скелетные ветви, состоящие из модулей – элементарных осевых побегов с листьями, почками, боковыми побегами [11]. Модули, в свою очередь, состоят из более мелких субъединиц – метамеров (лист + пазушная почка + междоузлие) [12, 13]. Модули и метамеры, имеющие более или менее одинаковые функции, повторяются в кроне многие тысячи раз [1]. Они в значительной мере независимы друг от друга, взаимозаменяемы; после гибели или удаления одних другие продолжают функционировать [14].

Дерево ежегодно образует многие тысячи новых модулей, во многом похожих на предыдущие, но и чем-то отличающихся от них. Основатели теории архитектурных моделей кроны [10] акцентировали внимание на качественных признаках (какие типы модулей участвуют в сложении данной кроны). Это актуально для тропических деревьев, у которых качественное разнообразие очень велико. В умеренных широтах, тем более, в бореальной зоне, сколько-нибудь широко распространены лишь 2 архитектурных модели из 23 известных: Troll и Rauch, т.е. как раз те, которые отличаются от остальных относительно большим числом относительно мелких модулей. Поэтому актуально исследование количественного разнообразия внутри этих моделей. Основы этого подхода заложены J.B.Fisher [15]: оказалось, что внутри одной архитектурной модели могут формироваться совершенно разные кроны в зависимости от длины модулей, их повторяемости, взаимоотношений порядков ветвления, выживаемости элементов структуры и т.д. В России это направление представлено, например, работами И.С.Антоновой с соавт. [16–19].

В этих и других работах недостаточное внимание уделялось исследованию диалектической организации разнообразия структурных элементов внутри одного типа модулей и кроны в целом (диапазоны разнообразия и характер распределения факторов и признаков, их пространственные и временные градиенты, переход количественных изменений в новое качество). Именно эти вопросы нам хотелось бы решить на примере кроны кедра сибирского. В первой статье настоящей серии мы рассмотрели факторы разнообразия побегов в кроне: порядок ветвления и собственный возраст ветви [20]. С увеличением порядка ветвления уровень роста снижается не линейно, а гиперболически: чем старше порядок, тем меньше различия между ним и предшествующим порядком. На протяжении развития крупных ветвей уровень вегетативного роста снижается сильно, у средних – «средне», у мелких – остается практически неизменным, а у очень мелких – несколько повышается. В верхней части кроны терминальные почки относительно слабо доминируют над латеральными, но в ходе развития возникших из них многолетних ветвей апикальное доминирование постоянно возрастает.

В нижней части кроны, напротив, доминирование одних почек над другими выражено очень сильно, но развивающиеся из них ветви достаточно быстро выравниваются по скорости роста. *Два компонента разнообразия побегов* (собственный возраст ветвей и порядок ветвления) и *две группы факторов* (внешние, в основном освещенность; и внутренние, в основном «корнеобеспеченность») согласованно (усиливая действие друг друга) влияют на изменчивость размера побегов. Эта согласованность настолько тесная, что в дальнейшем мы больше не будем возвращаться к анализу природы разнообразия побегов по общему уровню вегетативного роста и не будем специально рассматривать другие свойства побегов в контексте *двух компонентов их разнообразия и двух групп определяющих его факторов*. Весь дальнейший анализ будет построен на связи между общим уровнем вегетативного роста побегов и другими признаками. Иными словами, если мы будем говорить, например, что значение такого-то признака снижается по мере снижения общего уровня вегетативного роста, это будет означать, что оно снижается по направлению от вершины к основанию кроны, от ее периферии к стволу, с увеличением собственного возраста ветвей, порядка ветвления и т.д.

Цель настоящей работы – исследовать структуру кроны кедра сибирского в начале генеративного этапа онтогенеза: разнообразие побегов по размеру, его пространственную организацию, градиенты основных признаков и корреляции между ними.

Материалы и методики исследования

Материал собран в Смокотинском припоселковом кедровнике (56°15' с.ш., 84°25' в.д.). Это юго-восток Томской области, южная часть южной подзоны тайги. Кедровник расположен в районе бывшего с. Смокотино в 28 км к югу от г. Томска на 2-й надпойменной террасе р. Ум. Высота над уровнем моря 125 м. Тип леса разнотравный. Древостой одновозрастный (70–80 лет), состав 7К2Е1П, класс бонитета III, полнота 0,7, средняя высота деревьев 18 м, диаметр ствола 39 см. Для сбора ветвей использовали 5 деревьев с постоянной пробной площади: средних по высоте и диаметру ствола, а также по числу и соотношению мужских и женских побегов.

В каждой из 40–45 мутовок с живыми ветвями подсчитывали число скелетных осей первого порядка, затем отбирали для анализа 8 из них, средних по размеру (из 5-й, 10-й, 15-й, 20-й, 25-й, 30-й, 35-й и 40-й мутовок, считая от вершины). На скелетных ветвях учитывали все живые ветви всех порядков ветвления. Для каждой из них определяли расстояние от основания скелетной ветви, а также длину трех последних годичных побегов. Эти данные использовали для «картирования» ростовой зональности кроны, а также для расчета общего числа побегов каждого класса длины.

Чтобы определить основные показатели роста различных по длине побегов, мы разделили весь диапазон их разнообразия на 5 неравных отрезков:

до 5, 6–11, 12–27, 28–62, более 63% от максимального для данного дерева значения длины побега. В каждом отрезке собрали на каждом дереве 5 ветвей. На каждой из этих ветвей для измерений использовали 3 последних годичных побега. Таким образом, сравниваемые вариационные ряды состояли из 75 значений: 5 деревьев × 5 ветвей × 3 побега. Статистическую значимость различий между вариантами сравнения определяли посредством дисперсионного анализа данных (ANOVA): попарные сравнения вариантов проводили с помощью метода линейных контрастов Шеффе.

Результаты исследования

Рассмотрим сначала распределение побегов по размеру, затем локализацию разных побегов в кроне, затем градиенты признаков и, наконец, корреляции между признаками. Среднее число побегов в кроне у использованной группы деревьев – около 30 тысяч. Их распределение по размеру очень далеко от нормального. Оно характеризовалось гистограммой, имеющей сложную форму: примерно 1/6 часть побегов имели длину около 1 см, более половины – 2–3 см, а по мере дальнейшего увеличения длины число побегов постепенно сокращалось таким образом, что в последних классах распределения (17–25 см) содержались единичные побеги, которые даже не могли быть отражены на рисунке в принятом масштабе (рис. 1).

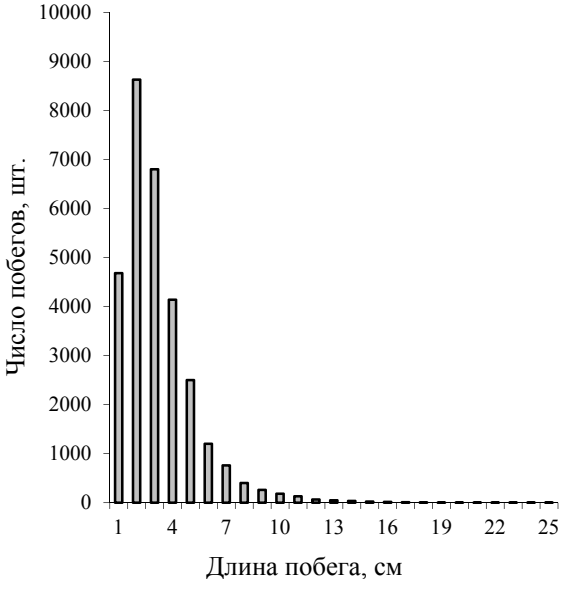

Рис. 1. Распределение побегов по длине
[**Fig. 1.** Distribution of shoots according to their length.
On the X-axis - Shoot length, cm; on the Y-axis - Number of shoots]

Самые мелкие побеги располагались в глубине кроны (рис. 2). По направлению к периферии кроны, особенно в сторону вершины дерева, средняя длина побегов закономерно возрастала. Изолинии, как правило, располагались параллельно друг другу, демонстрируя четкую картину вегетативной зональности кроны. Ширина зон, ограниченных изолиниями, существенно различалась в разных частях кроны: резко сужалась по направлению от вершины к основанию. Это характеризует изменение величины рассматриваемого градиента вдоль кроны (рис. 3). В верхней части кроны он очень крутой: на протяжении 1,5 м по направлению от вершины средняя длина побега снижалась в 10 раз, с 20 до 2 см. В нижней части кроны этот градиент едва выражен: на протяжении оставшихся 6 м средняя длина побега снижалась всего лишь в 4 раза, с 2 до 0,5 см.

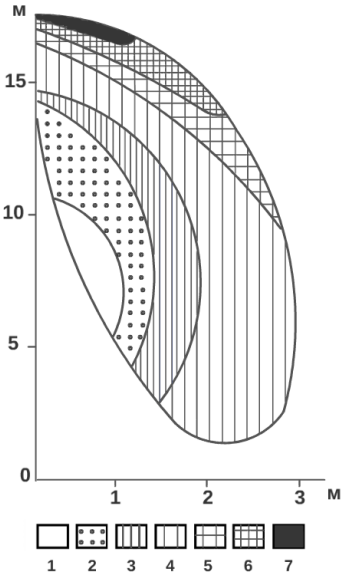

Рис. 2. Размещение в кроне зон с различной средней длиной годичного побега: *1* – < 0,5 см; *2* – 0,5–0,6 см; *3* – 0,7–1,0 см; *4* – 1,1–2,0 см; *5* – 2,1–4,0 см; *6* – 4,1–10,0 см; *7* – > 10 см
[**Fig. 2.** Crown zones with various average length of shoots]

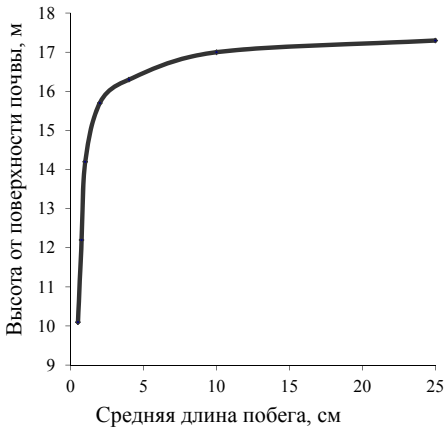

Рис. 3. Изменение средней длины побега вдоль ствола по направлению от вершины к основанию кроны
[**Fig. 3.** Change in the average shoot length along the trunk from the top to the base of the crown. On the Y-axis - Height from ground level, m; on the X-axis - Average shoot length, cm]

Как и следовало ожидать, вместе с длиной побега увеличивались все остальные признаки (табл. 1). Связь между ними очень тесная, линейная. Различия выражались лишь в разном уровне разнообразия внутри ряда: при

увеличении длины побега в 26 раз число метамеров и ширина ксилемного кольца увеличивались примерно на порядок, а число метамеров – всего в 2,8 раза.

Таблица 1 [Table 1]

Основные показатели органогенеза и роста различных по размеру побегов [The main indicators of organogenesis and growth of shoots varying in size]

Признаки [Indicators]	Размерные категории побегов [Size categories of shoots]				
	Очень крупные [Very large]	Крупные [Large]	Средние [Medium-sized]	Мелкие [Small]	Очень мелкие [Very small]
Длина побега, см [Shoot length, cm]	26,00a*	14,00b	5,80c	2,50d	1,00e
Число метамеров, шт. [Number of stem units]	90,2a	58,3b	30,1c	19,8d	9,6e
Длина междоузлий, мм [Internode length, mm]	0,28a	0,24ab	0,19b	0,13c	0,10c
Ширина кольца ксилемы, мм [Width of xylem ring, mm]	1,25a	0,70b	0,48c	0,30d	0,12e

Примечание. * Разные буквы показывают наличие статистически значимых различий в строках, $p < 0,05$

[*Note.* *Different letters show statistically significant differences in lines, $p < 0.05$]

Кроме среднего размера побегов, зоны существенно отличались еще и по изменчивости этого размера (табл. 2). Уровень изменчивости последовательно и очень сильно возрастал по направлению от внутренних частей кроны к ее поверхности. Так, в глубине кроны встречались лишь побеги длиной менее 1 см. Напротив, в зонах с высокой средней длиной побега (верхняя периферическая часть кроны) встречались побеги, в сущности, любого размера.

Таблица 2 [Table 2]

Изменчивость длины побегов в зонах кроны с различной средней длиной побега [Variation of shoot length in crown zones with different average shoot length]

Зоны со средней длиной побега, см [Zones with average shoot length, cm]	Доля побегов различных классов длины (см), % от общего числа побегов в зоне [Ratio of shoots of various length classes (cm), % of the total number of shoots in the given zone]							
	< 0,5	0,5–0,6	0,7–1,0	1,1–2,0	2,0–4,1	4,1–10,0	> 10	Всего [Total]
< 0,5	66	31	3	0	0	0	0	100
0,5–0,6	41	47	10	2	0	0	0	100
0,7–1,0	18	25	43	11	3	0	0	100
1,1–2,0	10	13	18	44	13	2	0	100
2,1–4,0	4	7	9	14	50	16	0	100
4,1–10,0	2	4	6	9	15	47	17	100
> 10	0	1	3	5	9	16	66	100

Упрощенно эту закономерность можно представить так: в глубине кроны все побеги одинаково мелкие, в средних слоях есть мелкие и средние по раз-

меру, по периферии встречаются любые (от мелких до крупных). С чем это связано? Очевидно, с тем, что разнообразие побегов «организуется» не только вокруг главной оси дерева (ствола), но и вокруг всех остальных сколько-нибудь значимых осей. В представленной схеме мы исходим из того, что на мелком осевом побеге не может возникнуть средний или крупный боковой побег; на крупном же осевом побеге формируются боковые побеги любого размера. Из очень мелких латеральных побегов развиваются ветви с замедленным ростом. Ежегодно образующиеся на них очень мелкие годичные побеги продолжения остаются сконцентрированными вокруг крупных осей младших и средних порядков ветвления. Поэтому зона очень мелких побегов оказывается сильно разветвленной и повторяет очертания скелетной части кроны (этот принцип организации разнообразия побегов по размеру представлен на рис. 4).

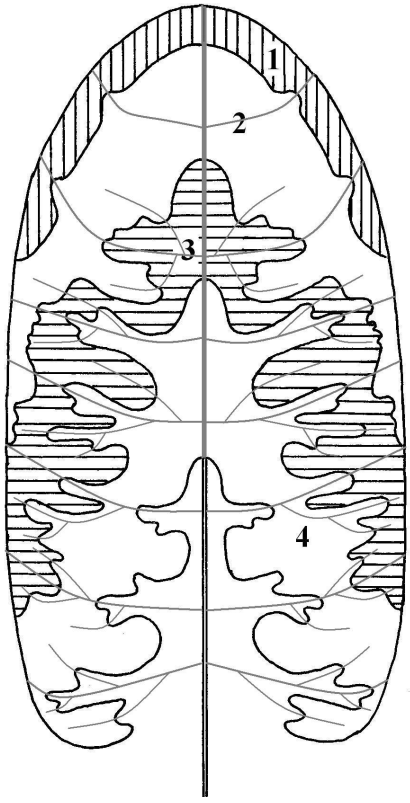

Рис. 4. Упрощенная схема расположения побегов различного размера в кроне дерева: *1* – крупные побеги; *2* – средние по размеру побеги; *3* – мелкие побеги; *4* – очень мелкие побеги
[**Fig. 4.** A simplified location scheme of shoots of different size in the tree crown: 1 - Large shoots, 2 - Medium-sized shoots, 3 - Small shoots, 4 - Very small shoots]

Крупные латеральные побеги порождают латеральные ветви с высоким уровнем роста. Растут они, естественно, по градиенту освещенности. Поэтому ежегодно образующиеся на них крупные побеги продолжения все время остаются в периферической части кроны, а зона мощных побегов имеет форму купола с простыми, не «ветвистыми» границами. Зоны средних по размеру и мелких побегов располагаются между двумя описанными выше зонами. По конфигурации границ зона средних по размеру побегов ближе к зоне крупных побегов, а зона мелких побегов – к зоне очень мелких побегов.

Обсуждение результатов исследования

Крона дерева состоит из двух функционально взаимосвязанных, но принципиально разных типов структурных элементов. Первый – это образующие скелет кроны старые (многолетние) ветви. Все они связаны между собой в единое «древо». Их основные функции – флоэмный и ксилемный транспорт веществ, а также механическое поддержание разобщенных между собой элементов второго типа – молодых облиственных побегов с почками. Функции этого типа элементов несравненно более многообразны: новообразование элементов структуры, фотосинтез, транспирация, половая репродукция и др. Учитывая направленность настоящей работы, основным объектом нашего интереса являются элементы второго типа, а некоторая информация об элементах первого типа используется лишь для интерпретации результатов. Более того, обсуждая структуру кроны, мы будем иметь в виду, как правило, лишь совокупность однолетних (текущего года) побегов с почками.

Эти однолетние побеги в кроне любого дерева весьма разнообразны, и разнообразны они, в первую очередь, по размеру. Сразу оговоримся, что, употребляя слово «размер», мы имеем в виду весь набор характеризующих его признаков: высоту и диаметр апикальной меристемы, число образующихся за сезон метамеров (в том числе латеральных побегов), длину междоузлий и годичного побега в целом, диаметр стебля и площадь отдельных тканей на его поперечном срезе, массу листьев или площадь их поверхности и т.д. Давно доказано [21–22] и подтверждено для нашего объекта [20], что все эти признаки прямо и достаточно тесно связаны между собой в метамерной изменчивости, следовательно, могут использоваться как единый комплекс, характеризующий именно размер побега. Это обстоятельство позволяет в некоторых случаях, когда требуется определить размер большого числа побегов, ограничиваться измерением одного из характеризующих его признаков, например, длины оси [23–24]. Очевидно, что размер побега целиком определяется уровнем (продолжительностью и/или интенсивностью) вегетативного роста (чем сильней и/или продолжительней рост, тем больше размер). Поэтому в дальнейшем понятия «размер» и «уровень роста» будут рассматриваться нами как синонимы и использоваться в зависимости от контекста.

Длина побега определяется числом метамеров и длиной междоузлий. У *Pinus* вообще [25] (Lanner, 1976 и др.) и у кедра сибирского в частности [20] первый элемент разнообразия гораздо важнее второго. Число метамеров, в свою очередь, зависит от продолжительности и интенсивности органогенеза, а длина междоузлий – от продолжительности и интенсивности роста. Начнем с анализа продолжительности этих процессов. Формирование почек и рост побега весьма тесно связаны между собой в сезонной динамике: по ходу одного можно с уверенностью судить о ходе другого [26–28]. Следовательно, есть возможность обсуждать их не раздельно, а вместе, обозначив как единый процесс морфогенеза и роста. В научной литературе много сведений о сезонной динамике этого процесса в зависимости от размера побегов. Разные авторы работали с разными видами, произрастающими в самых разнообразных климатических условиях, анализировали многие признаки: от грубых (длина побега, длина хвои) до тонких (митотическая частота, митотический индекс, размер клеток). Некоторые не нашли различий, например, И.Т. Кищенко [29] по началу роста побега у *Pinus sylvestris* L. в Карелии. Другие, наоборот, обнаружили огромные (более 2 месяцев) различия, например, M.P.Bollman и G.B.Sweet [30] по окончанию заложения листовых примордиев у *Pinus radiata* Don. в Новой Зеландии. Поэтому обобщить и усреднить имеющуюся информацию сложно, тем более, что большинство исследователей не сравнивали крайние по размеру побеги. Однако если суммировать результаты многих авторов по *Pinaceae* из лесной зоны умеренного пояса [31–35], то окажется, что у мелких побегов морфогенез и рост в среднем начинаются примерно на неделю раньше, а заканчиваются примерно на месяц раньше, чем у крупных. Последние, таким образом, остаются активными гораздо дольше, а пик их активности сдвинут на более поздние сроки. Наши данные по кедру сибирскому показывают, что он весьма типичен в этом отношении [36].

В чем адаптивный смысл описанных различий, и каков физиологический механизм их реализации? Удивительно, но факт: в научной литературе практически отсутствуют даже попытки обсуждения этих вопросов. Относительно опережающего весеннего развития мелких побегов по отношению к крупным имеется лишь точка зрения M. Zumer [37], который полагает: адаптивное значение этого явления состоит в защите главного лидирующего побега от обмерзания в случае поздних заморозков. С этим, пожалуй, можно согласиться. Действительно, у бореальных *Pinaceae* вся сезонная активность в сфере побегообразования явно сдвинута на первую половину вегетационного периода, заканчивается она задолго до осенних морозов, и реальную опасность для растений представляют только поздние весенние заморозки. В этой связи естественный отбор, по-видимому, вывел из под удара в первую очередь мощные привершинные побеги как наиболее важные для успеха в борьбе за существование и к тому же расположенные зачастую вне утепляющего влияния полога на его границе с открытой атмосфе-

рой. Особая важность этих побегов как обеспечивающих захват жизненного пространства, по-видимому, обусловила также сдвиг их максимальной ростовой и морфогенетической активности на наиболее обеспеченный ресурсами среды период – середину лета. Если для ответа на вопрос «почему?» достаточно умозрений, то ответ на вопрос «как?» требует конкретных и при этом глубоких знаний о физиологической дифференциации кроны. Современное состояние исследований в этой области пока не позволяет ответить на него удовлетворительно: недостает фактов – «строительного материала» для теории.

Если по продолжительности морфогенеза и роста мелкие побеги уступают крупным не более чем в 2–3 раза, то по большинству «итоговых» ростовых признаков различия между ними на порядок больше. Очевидно, что последние складываются, в основном, за счет интенсивности морфогенеза и роста. Следовательно, все, что сказано выше о значении и причинах дифференциации побегов по размеру, относится в равной мере к их дифференциации по интенсивности процессов морфогенеза и роста. Нам осталось рассмотреть лишь некоторые частности, вытекающие из этих общих закономерностей. До сих пор морфогенез и рост побегов мы рассматривали вместе. Если разграничить их, то окажется, что вклад первого в разнообразие побегов и их отдельных элементов по размеру многократно больше, чем второго. Это прослеживается на всех уровнях организации, начиная с клеточного: различия в размере органов определяются почти исключительно числом клеток (т.е. интенсивностью цитогенеза), но не размером составляющих его клеток [38–40]. На метамерном уровне это проявляется почти так же четко: длина побега зависит в основном от числа узлов, а не от длины междоузлий. Иными словами, крупные побеги оказываются крупными, главным образом, потому, что имеют широкую апикальную меристему, которая образует за сезон много новых метамеров. Два последних признака, скорее всего, функционально взаимосвязаны. Согласно полевой теории филлотаксиса вновь заложившийся листовой примордий создает вокруг себя некую зону ингибирования, в которой невозможен органогенез; следующий примордий закладывется тогда, когда меристема подрастает настолько, что в ней появляется свободная от ингибирования зона [41, 42]. Понятно, что чем шире апикальная меристема, тем чаще появляются в ней такие свободные зоны, следовательно, продолжительность пластохрона оказывается меньше, а число образующихся за сезон метамеров – больше.

Как же организовано разнообразие побегов по размеру в кроне дерева? Если объединить все побеги в единый вариационный ряд, их распределение по размеру оказывается настолько далеким от нормального, что оценка уровня изменчивости признака коэффициентом вариации, как это делал в свое время С.А. Мамаев [43], становится совершенно бессмысленной. В то же время, и без специальной количественной оценки очевидно, что уровень метамерной изменчивости размера побегов очень высок: самые крупные по-

беги крупнее самых мелких в десятки раз. Форма распределения побегов по размеру основательно изучена B.F.Wilson [44] на примере видов *Quercus*, *Acer*, *Picea* и *Pinus*. Оказалось, что у этих разных во всех отношениях растений распределение побегов по размеру на удивление единообразно (логарифмически нормальное): характеризуется ярко выраженными положительными асимметрией и эксцессом. Видимо, это отличительная черта дерева как жизненной формы. Вполне естественно, что и у нашего объекта распределение оказалось таким же: очень много мелких, мало средних и совсем мало крупных побегов.

Распределение побегов различного размера в кроне дерева – это, пожалуй, самое заметное внешнее проявление ее полярности. На том этапе онтогенеза, о котором идет речь в настоящей работе, крона имеет иерархический план организации [по 45]: градиент вегетативного роста сугубо акропетальный и выражен он очень ярко. Для осей первого порядка ветвления это показано многими авторами на примере многих видов [46–48]. В нашей работе установлено, что акропетальный градиент вегетативного роста характерен для систем ветвления любого ранга: от простейших, состоящих всего из нескольких осей, до кроны в целом. Это характерное свойство деревьев связано с «устремленностью» их кроны вверх, к выходу в верхний ярус лесного фитоценоза. Акропетальный градиент вегетативного роста у деревьев регулируется двумя группами факторов: внутренними (физиологическими) и внешними (экологическими). Физиологические факторы (ростовые корреляции, главным образом, апикальное доминирование) являются первичными. Поэтому даже в условиях полного солнечного освещения акропетальный градиент вегетативного роста сохраняется. В то же время экологические факторы (освещенность) резко усиливают полярную дифференциацию побегов по размеру. Это, кстати, отлично проявляется и в условиях полного освещения, только «центр тяжести» переносится на другой уровень: с кроны в целом к отдельным скелетным ветвям.

Отмечая акропетальность размерного градиента побегов в кроне, исследователи, как правило, не обращали внимания на его внутреннюю неоднородность. В нашей работе показано, что такая неоднородность имеет место и выражена очень четко: по направлению от вершины кроны к основанию или от ее периферии к стволу размер побегов в поверхностном слое снижается резко, а в остальной части – плавно. Для удовлетворительной интерпретации этого факта достаточно внешних причин: градиента освещенности. Этот градиент выражается точно такой же параболической кривой: большая часть света поглощается самым плотным периферическим слоем кроны, а внутренние, относительно рыхлые слои обеспечены остаточным светом более или менее равномерно [49–51].

Когда мы говорим о концентрических куполообразных слоях кроны, различающихся по размеру побегов и вложенных друг в друга наподобие матрешек, надо иметь в виду, что эти слои можно обнаружить только в том

случае, если использовать средний размер побега. На самом же деле такой купол, симметричный относительно ствола дерева, реально образуют лишь наиболее мощные побеги в периферической части кроны. Чем меньше размер побегов, тем больше они рассредоточены по кроне. Это отлично проявляется, например, при анализе распределения по размеру побегов разных порядков ветвления: чем старше порядок, тем меньше разнообразие [16–20]. Рассредоточенность относительно мелких побегов предполагает не хаотическое расположение побегов, а их организованность вокруг осей старших порядков ветвления. При этом чем меньше размер побегов, тем выше организующее значение осей старших порядков, следовательно, сложней конфигурация занимаемого такими побегами пространства. Световой режим кроны во многом зависит от тех свойств родов и видов, которые определяют их положение на шкале теневыносливости [52]. Даже у теневыносливого кедра сибирского в молодом возрасте организованные вокруг главной оси дерева «слои–купола–матрешки» выражены слабо, следовательно, велика доля внутренних факторов в пространственной организации побегов разного размера. Очевидно, что у светолюбивых видов с рыхлой, проницаемой для света кроной концентрические слои похожих по свойствам побегов должны быть выражены еще хуже, а доля внутренних факторов в дифференциации кроны должна быть еще выше.

Таким образом, и развитие отдельных ветвей, и их коррелятивное взаимодействие между собой обусловливают такое распределение по размеру составляющих крону побегов, при котором наблюдается явное преобладание мелких, некоторый дефицит очень мелких, а также острый дефицит средних и особенно крупных побегов. Для молодых деревьев характерен ярко выраженный акропетальный градиент всех без исключения проявлений вегетативного роста побегов. По направлению от вершины и периферии кроны уровень разнообразия и средний размер побегов сокращаются сначала очень резко, затем очень плавно. Внутренние факторы вегетативной дифференциации кроны, в первую очередь, акропетальный градиент «корнеобеспеченности» побегов, безусловно, являются первичными [53, 54]. Внешние факторы, в первую очередь градиент освещенности, вторичны, но не менее важны. Взаимодействие между внутренними и внешними факторами осуществляется по принципу синергизма: они взаимно усиливают действие друг друга.

Все морфологические и морфофизиологические признаки, характеризующие вегетативные процессы, определяются размером побегов (общим уровнем их роста). С увеличением размера побега сдвигаются вперед сроки начала и особенно окончания морфогенеза и роста побегов, увеличивается их продолжительность и интенсивность, возрастает сложность метамерной организации побега и усиливается его полярная дифференциация (акротония). Корреляционные связи между любыми вегетативными признаками всегда являются либо прямыми, либо обратными: исключены ситуации, ког-

да с увеличением значения одного из признаков значение другого признака сначала увеличивалось бы, а затем снижалось или наоборот, сначала снижалось, а затем – увеличивалось.

Заключение

Анализ распределения побегов по размеру в кроне молодых генеративных деревьев кедра сибирского показал явное преобладание мелких, некоторый дефицит очень мелких, а также острый дефицит средних и особенно крупных побегов. Для систем ветвления любого ранга характерен акропетальный градиент вегетативного роста, т.е. имеется более или менее доминирующий дистальный полюс, где сосредоточены относительно молодые ветви младших порядков ветвления, а по направлению к дистальному полюсу уровень вегетативных процессов в той или иной мере снижается параллельно с увеличением собственного возраста ветвей и доли осей старших порядков ветвления. Кроме этой «генеральной» закономерности, есть еще несколько усложняющие картину закономерности «второго порядка», однако они влияют лишь на величину градиента изменений, не меняя его общего направления.

По направлению от вершины кроны к ее основанию и от периферии к «мертвой» зоне внутри кроны уровень разнообразия и средний размер побегов сокращаются сначала очень резко, затем очень плавно. С увеличением размера побега сдвигаются вперед сроки начала и окончания морфогенеза и роста побегов, увеличивается их продолжительность и интенсивность, возрастает сложность метамерной организации побега и усиливается его полярная дифференциация (акротония). Корреляционные связи между вегетативными признаками всегда являются либо прямыми, либо обратными: исключены ситуации, когда с увеличением значения одного из признаков значение другого сначала увеличивалось бы, а затем снижалось или наоборот.

Литература

1. White J. The plant as a metapopulation // Annual Review of Ecology and Systematics. 1979. Vol. 10. PP. 109–145.
2. Harper J. L. Plant demography and ecological theory // Oicos. 1980. Vol. 35. PP. 224–253.
3. Oborny B. External and internal control in plant development // Complexity. 2004. Vol. 9. PP. 22–28.
4. Sachs T. Self-organization of tree form: a model for complex social systems // Journal of Theoretical Biology. 2004. Vol. 230. PP. 197–202.
5. Damascos M.A., Prado C.H., Ronquim C.C. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species // Annals of Botany. 2005. Vol. 96. PP. 1075–1084.
6. Pearcy R.W., Muraoka H., Valladares F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and tradeoffs with a 3-D simulation model // New Phytologist. 2005. Vol. 166. PP. 791–800.

7. Fourcaud T., Zhang X.-P., Stokes A., Lambers H., Korner C. Plant growth modelling and applications: the increasing importance of plant architecture in growth models // Annals of Botany. 2008. Vol. 101 (8). PP. 1053–1063.
8. Kennedy M.C. Functional–structural models optimize the placement of foliage units for multiple whole-canopy functions // Ecological Research. 2010. Vol. 25. PP. 723–732.
9. Hallé F., Oldeman R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris : Masson, 1970. 178 p.
10. Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forest: an architectural analysis. Berlin, Heidelberg, NY : Springer Verlag, 1978. 442 p.
11. Waller D.M. The dynamics of growth and form // Crawley, M.J., ed. Plant Ecology. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: Blackwell Scientific Publications, 1986. PP. 291–320.
12. White J. Plant metamerism // R. Dirzo and J. Sarukha´n, eds. Perspectives on Plant Population Ecology. Sunderland, MA : Sinauer, 1984. PP. 176–185.
13. Room P.M., Maillette L., Hanan J.S. Module and metamer dynamics and virtual plants // Advances in Ecological Research. 1994. Vol. 25. PP. 105–157.
14. Novoplansky A., Cohen D., Sachs T. Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots // Physiologia Plantarum. 1989. Vol. 77. PP. 136–140.
15. Fisher J. B. Tree architecture: relationships between structure and function / R.A. White, W.C. Dickison, eds. Contemporary problems in plant anatomy. New York : Academic Press, 1984. PP. 541–589.
16. Антонова И.С., Тертерян Р.А. Развитие побеговых систем у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 9. С. 39–53.
17. Антонова И.С., Тертерян Р.А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 1. С. 109–123.
18. Антонова И.С., Белова О.А. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией // Вестник Тверского государственного университета. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 10–16.
19. Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Сер. 3. 2011. Вып. 4. С. 52–62.
20. Горошкевич С.Н. Структура кроны у молодых генеративных деревьев *Pinus sibirica* (Pinaceae). Факторы разнообразия побегов // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 9. С. 1378–1393.
21. Цельникер Ю. Л. Динамика фотохимической и ферментной систем фотосинтеза в онтогенезе хвои и листа // Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М. : Наука, 1993. С. 35–55.
22. Longuetaud F., Caraglio Y. Pith: a marker of primary growth of in *Picea abies* (L.) Karst // Trees – Structure and Function. 2009. Vol. 23. PP. 325–334.
23. Nicolini E., Chanson B., Bonne F. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.) // Annals of Botany (London). 2001. Vol. 87. PP. 737–750.
24. Guedon Y., Caraglio Y., Heuret P., Lebarbier E., Meredieu U. Analyzing growth components in trees // Journal of Theoretical Biology. 2007. Vol. 248. PP. 418–447.
25. Lanner R.M. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential // M. G. R. Cannell and F. T. Last, eds. Tree phisiology and yield improvement. L. : Academic Press, 1976. PP. 223–243.
26. Owston P.W. Multiple flushing in eastern white pine // Forest Science. 1968. Vol. 14. PP. 66–67.

27. Елагин И.Н. Применение методов фенологии при изучении динамики роста и развития растений // Лесоведение. 1970. № 1. С. 91–92.
28. Owens J.N., Molder M. Bud development in Sitka spruce. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots // Canadian Journal of Botany. 1976. Vol. 54 (3–4). PP. 766–779.
29. Кищенко И.Т. Сезонный рост побегов и хвои сосны в разных частях кроны // Лесоведение. 1983. № 3. С. 27–32.
30. Bollman M.P. Sweet G.B. Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand. II. The seasonal shoot growth pattern oa seven clones at four sites // New Zealand Journal of Forest Science. 1979. Vol. 9, № 2. PP. 153–165.
31. Kozlowski T.T. Growth characteristics of forest trees // Journal of Forestry. 1963. Vol. 61 (9). PP. 655–662.
32. Franklin J.F., Ritchie G. A. Phenology of cone and shoot development of Noble fir and some associated true firs // Forest Science. 1970. Vol. 16 (3). PP. 356–364.
33. Powell G.R. Initiation and development of subterminal buds in *Abies balsamea* // Canadian Journal of Forest Researches. 1977. Vol. 7 (2). PP. 258–262.
34. Owens J.N., Molder M. Development of long-shoot terminal buds of western white pine (*Pinus monticola*) // Canadian Journal of Botany. 1977. Vol. 55 (10). PP. 1308–1321.
35. Owens J.N., Colangeli A.M. Promotion of flowering in western hemlock by gibberellin $A_{4/7}$ applied at different stages of bud and shoot development // Canadian Journal of Forest Researches. 1989. Vol. 19 (8). PP. 1051–1058.
36. Горошкевич С.Н. Различия в фенологии органогенеза как фактор дифференциации кроны кедра сибирского на генеративные ярусы // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 2. С. 278–282.
37. Zumer M. Knoppsprett hos gran (*Picea abies* (L.) Karst.) // Meldinger fra Norges Landbrukshogskole. 1968. Bd. 47 (10). S. 14–18.
38. Milthorpe F.L., Newton P. Studies on the expansion of the ieaf surfase. 3. The influence of radiation cell division and leaf expansion // Journal of Experimental Botany. 1960. Vol. 14 (42). PP. 483– 495.
39. Sunderland M. Cell division and expansion in the growth of the leaf // Journal of Experimental Botany. 1960. Vol. 11 (31). PP. 148–158.
40. Dale J. E. Cell division in leaves // Yeoman M.M., ed. Cell division in higher plants. L. : Academic Press, 1976. PP. 315–345.
41. Schoute J. C. Beiträge zur Blattstellungslehre // I Die theorie. Recueil des Travaux Botanique Neerlandais. 1913. Bd. 10. SS. 153–339. In German
42. Wardlaw C.W. Experiments on organogenesis in ferns // Growth. 1949. Vol. 9. PP. 93–131.
43. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. : Наука, 1972. 283 с.
44. Wilson B. F. Tree branshes as populations of twigs // Canadian Journal of Botany. 1989. Vol. 67 (2). PP. 434–442.
45. Edelin C. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de Plan d'organisation // L'arbre biologie et developpement. Actes du 2 Colloque international fur l'arbre Montpellier 1–15 September 1990. Montpellier, 1991. PP. 127–154. In French
46. Ward W.W. Bud distribution and branching in red oak // Botanical Gazette. 1964. Vol. 125 (3). PP. 217–220.
47. Jensen E.C. The crown structure of a single codominante Douglas-fir. Seattle: University of Washington, WA, 1976. 76 p.
48. Powell G.R. Shoot and bud development in balsam fir: implications for prunning of Christmas trees // Forest Chronicle. 1982. Vol. 58 (4). PP. 168–172.
49. Horn H.S. The adaptive geometry of trees. Princeton (N.J.) : University press, 1971. 144 p.
50. Larcher W., Ökologie der Pflanzen. Stuttgart : Verlag Eugen Ulmer, 1976. 322 p. In German.

51. Cescatti A., Niinemets U. Sunlight capture. Leaf to landscape / Smith W.K., Vogelmann T.C., Chritchley C. eds. Photosynthetic Adaptation of Chloroplast to Landscape. Berlin : Springer Verlag, 2004. PP. 42–85
52. Цельникер Ю.Л. Радиационный режим под пологом леса. М. : Наука, 1969. 101 с.
53. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 195 с.
54. Ford E.D., Avery A., Ford R. Simulation of branch growth in the Pinaceae: interactions of morphology, phenology, foliage productivity and the requirement for structural support, on the export of carbon // Journal of Theoretical Biology. 1990. Vol. 146. PP. 15–36.

Поступила в редакцию 28.12.2017 г.; повторно 17.04.2018 г.;
Принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.

Горошкевич Сергей Николаевич – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории дендроэкологии, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).
E-mail: gorosh@imces.ru

For citation: Goroshkevich SN. Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity**.** *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2018;42:140-159. doi: 10.17223/19988591/42/7 In Russian, English Summary

Sergey N. Goroshkevich

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation

Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity

In the 70-80-year-old Siberian stone pine forest in the southeast of Tomsk Region (56°15'N, 84°25'E), the crown structure of young generative Siberian pine trees (*Pinus sibirica* Du Tour) was studied. Five trees, average in height and DBH, were used to collect branches. The number of the first order branches was counted in each whorl. Then, eight of them, medium in size, were selected for analysis. There were branches from the 5th, 10th, 15th, 20th, 25th, 30th, 35th and 40th whorls, counting from the top. On these branches, all live shoots of all branching orders were counted. For each of them, the distance from the trunk, as well as the length of the last three annual shoots, was measured. The entire range of shoot diversity was divided into 5 unequal segments: up to 5, 6-11, 12-27, 28-62, and more than 63% of the maximum shoot length for a given tree. In each segment on each tree, 5 shoots were collected. On each of them, the number of stem units, the length of the internodes, and the width of the first xylem ring was determined.

It was established that in the crown there is a clear predominance of small, some deficit of very small, and an acute deficit of medium-sized and, especially, large shoots (See Fig. 1). In the direction from the top and from the periphery of the crown, the level of diversity and the average size of shoots decrease, at first, very sharply, then very gradually (See Fig. 2, Fig. 3 and Table 1). Concentric domelike crown layers that differ in shoot size and are put into each other only exist if the average size of a shoot is used. As a matter of fact, only the most vigorous shoots in the peripheral part of a crown really form such a dome, which is symmetrical relative to the trunk of the tree. The smaller the size of the shoots, the more they are dispersed throughout the crown volume

(See Fig. 4). However, they are located not chaotically, but are organized around the axes of lower order of branching. At the same time, the smaller the size of the shoots is, the higher the organizing value of the axes of lower orders and the more complex the configuration of the space occupied by such shoots are. All the morphological and morphophysiological features that characterize vegetative processes are determined by the size of shoots (the overall level of their growth) (See Table 1). With an increase in the shoot size, the beginning and ending of seasonal periods of morphogenesis and shoot growth move forward, their duration and intensity increase, the metameric structure of the shoot becomes more complicated, and its polar differentiation (acrotonia) increases. Correlations between any vegetative features are always either direct or inverse.

The paper contains 4 Figures, 2 Tables and 54 References.

Key words: *Pinus sibirica*; shoot system; crown structure; order of branching; apical dominance; growth gradient.

Funding:: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 18-04-00833a).

References

1. White J. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1979;10:109-145. doi: 10.1146/annurev.es.10.110179.000545
2. Harper JL. Plant demography and ecological theory. *Oicos*. 1980;35:224-253. doi: 10.2307/3544432
3. Oborny B. External and internal control in plant development. *Complexity.* 2004;9:22-28. doi: 10.1002/cplx.20012
4. Sachs T. Self-organization of tree form: a model for complex social systems. *Journal of Theoretical Biology.* 2004;230:197-202. doi: 10.1016/j.jtbi.2004.05.006
5. Damascos MA, Prado CH, Ronquim CC. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Annals of Botany*. 2005;96:1075-1084. doi: 10.1093/aob/mci258
6. Pearcy RW, Muraoka H, Valladares F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and tradeoffs with a 3-D simulation model. *New Phytologist*. 2005;166:791-800. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01328.x
7. Fourcaud T, Zhang XP, Stokes A, Lambers H, Korner C. Plant growth modelling and applications: the increasing importance of plant architecture in growth models. *Annals of Botany*. 2008;101(8):1053-1063. doi: 10.1093/aob/mcn050
8. Kennedy MC. Functional-structural models optimize the placement of foliage units for multiple whole-canopy functions. *Ecological Research*. 2010;25:723-732. doi: 10.1007/s11284-009-0658-6
9. Hallé F, Oldeman RAA. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux [An essay on the architecture and growth dynamics of tropical trees]. Paris: Masson Publ.; 1970. 178 p. In French
10. Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. Tropical trees and forest: an architectural analysis. Berlin, Heidelberg, NY: Springer Verlag; 1978. 442 p. doi: 10.1007/978-3-642-81190-6
11. Waller DM. The dynamics of growth and form. Crawley MJ, editor. *Plant Ecology*. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: Blackwell Scientific Publications; 1986. pp. 291-320. doi: 10.1017/S0266467400001875
12. White J. Plant metamerism. Dirzo R and Sarukha´n J, editors. Perspectives on Plant Population Ecology. Sunderland, MA: Sinauer Publ.; 1984. pp. 176-185.
13. Room PM, Maillette L. Hanan JS. Module and metamer dynamics and virtual plants. *Advances in Ecological Research*. 1994;25:105-157.

14. Novoplansky A, Cohen D, Sachs T. Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots. *Physiologia Plantarum*. 1989;77:136-140. doi: 10.1111/j.1399-3054.1989.tb05989.x
15. Fisher JB. Tree architecture: relationships between structure and function. In: *Contemporary problems in plant anatomy.* White RA and Dickison WC, editors. *New York: Academic Pres;* 1984. pp. 541-589.
16. Antonova IS, Terteryan RA. Razvitie pobegovykh sistem u *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [Development of shoot systems in *Pinus sylvestris* (Pinaceae)]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal.* 1997;82(9):39-53. In Russian
17. Antonova IS, Terteryan RA. K voprosu o strukturnoy organizatsii krony *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [On structural organization of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) crown]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal.* 2000;85(1):109-123. In Russian
18. Antonova IS, Belova OA. Transformatciia modulei raznykh urovnei krony nekotorykh drevesnykh rastenii v sviazi s usloviiami sredy i fitotcenoticheskoi pozitciei [Transformation of modules of different levels of a crown of some woody plants in connection with environmental conditions and phytocenotic position]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiia i ekologiia = Tver State University Bulletin. Biology and ecology.* 2008;9:10-16. In Russian
19. Antonova IS, Sharovkina MM. Nekotorye osobennosti stroeniia pobegovykh sistem i krony molodykh generativnykh derevev *Tilia platyphyllos* Scop. v umerenno-kontinentalnom klimate v raznykh usloviiakh biotopa [Some structural features of shoot systems and crowns of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. on the continental climate under diff erent biotope conditions]. *Vestnik St. Petersburg University. Ser. 3*. 2011;3(4):52-62. In Russian
20. Goroshkevich SN. Crown structure and shoot diversity in *Pinus sibirica* (Pinaceae) young generative trees. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal.* 2008;93(9):1378-1393. In Russian
21. Tsel'niker YuL. Dinamika fotokhimicheskoy i fermentnoy sistem fotosinteza v ontogeneze khvoi i lista [Dynamics of photochemical and enzymatic systems of photosynthesis in the ontogenesis of needles and leaves]. In: *Rost i gazoobmen SO2 u lesnykh derev'ev* [Growth and gas exchange of CO2 in forest trees]. Moscow: Nauka Publ.; 1993. pp. 35-55. In Russian
22. Longuetaud F, Caraglio Y. Pith: a marker of primary growth of in *Picea abies* (L.) Karst. Trees – Structure and Function. 2009;23:325-334. doi: https://doi.org/10.1007/s00468-008-0280-1
23. Nicolini E, Chanson B, Bonne F. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany*. 2001;87:737-750. doi: 10.1006/anbo.2001.1398
24. Guedon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu U. Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology*. 2007;248:418-447. doi: 10.1016/j.jtbi.2007.05.029
25. Lanner RM. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential. In: *Tree phisiology and yield improvement*. Cannell MGR and Last FT, editors. New York: Academic Press; 1976. pp. 223-243.
26. Owston PW. Multiple flushing in eastern white pine. *Forest Science*. 1968;14:66-67. doi: https://doi.org/10.1093/forestscience/14.1.66
27. Elagin IN. Primenenie metodov fenologii pri izuchenii dinamiki rosta i razvitiya rasteniy [Application of phenology methods in studying the dynamics of plant growth and development]. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science.* 1970;1:91-92. In Russian
28. Owens JN, Molder M. Bud development in Sitka spruce. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots. *Canadian Journal of Botany*. 1976;54(3-4):766-779. doi: 10.1139/b76-029

29. Kishchenko IT. Sezonnyi rost pobegov i khvoi sosny v raznykh chastiakh krony [Seasonal growth of shoots and needles of pine in different parts of the crown]. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 1983;3:27-32. In Russian
30. Bollman MP. Sweet GB. Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand. II. The seasonal shoot growth pattern of seven clones at four sites. *New Zealand Journal of Forest Science*. 1979;9(2):153-165.
31. Kozlowski TT. Growth characteristics of forest trees. *Journal of Forestry*. 1963;61(9):655-662. doi: 10.1093/jof/61.9.655
32. Franklin JF, Ritchie GA. Phenology of cone and shoot development of Noble fir and some associated true firs. *Forest Science*. 1970;16(3):356-364. doi: 10.1093/forestscience/16.3.356
33. Powell GR. Initiation and development of subterminal buds in *Abies balsamea*. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1977;7(2):258-262. doi: 10.1139/x77-035
34. Owens JN, Molder M. Development of long-shoot terminal buds of western white pine (*Pinus monticola*). *Canadian Journal of Botany.* 1977;55(10):1308-1321. doi: 10.1139/b77-152
35. Owens JN, Colangeli AM. Promotion of flowering in western hemlock by gibberellin $A_{4/7}$ applied at different stages of bud and shoot development. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1989;19(8):1051-1058. doi: 10.1139/x89-160
36. Goroshkevich SN. Razlichiya v fenologii organogeneza kak faktor differentsiatsii krony kedra sibirskogo na generativnye yarusy [Differences in the phenology of organogenesis as a factor in the differentiation of the Siberian stone pine crown into generative layers]. *Fiziologiya rasteniy = Russian Journal of Plant Physiology.* 1993;40(2):278-282. In Russian
37. Zumer M. Knoppsprett hos gran (*Picea abies* (L.) Karst.). *Meldinger fra Norges Landbrukshogskole*. 1968;47(10):14-18. In Norwigian
38. Milthorpe FL, Newton P. Studies on the expansion of the ieaf surfase. 3. The influence of radiation cell division and leaf expansion. *Journal of Experimental Botany.* 1960;14(42):483-495. doi: 10.1093/jxb/14.3.483
39. Sunderland M. Cell division and expansion in the growth of the leaf. *Journal of Experimental Botany.* 1960;11(31):148-158. doi: 10.1093/jxb/11.1.68
40. Dale JE. Cell division in leaves. In: *Cell division in higher plants*. Yeoman MM, editor. London: Academic Press; 1976. pp. 315-345.
41. Schoute JC. Beiträge zur Blattstellungslehre. I Die theorie. *Recueil des Travaux Botanique Neerlandais*. 191;10:153-339. In German
42. Wardlaw CW. Experiments on organogenesis in ferns. *Growth*. 1949;9:93-131.
43. Mamaev SA. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale) [Forms of Intraspecific Variability of Woody Plants (based on Pinaceae family at the Ural)]. Moscow: Nauka Publ.; 1972. 283 p. In Russian
44. Wilson BF. Tree branshes as populations of twigs. *Canadian Journal of Botany*. 1989;67(2):434-442. doi: 10.1139/b89-060
45. Edelin C. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de Plan d'organisation. L'arbre biologie et developpement. Actes du 2 Colloque international fur l'arbre Montpellier 1-15 September 1990. Montpellier, 1991;127-154. In French
46. Ward WW. Bud distribution and branching in red oak. *Botanical Gazette.* 1964;125(3):217-220.
47. Jensen EC. The crown structure of a single codominante Douglas-fir. Seattle: University of Washington, WA; 1976. 76 p.
48. Powell GR. Shoot and bud development in balsam fir: implications for prunning of Christmas trees. *Forest Chronicle.* 1982;58(4):168-172. doi: 10.5558/tfc58168-4
49. Horn HS. The adaptive geometry of trees. Princeton (N.J.): University press; 1971. 144 p.

50. Larcher W, Ökologie der Pflanzen. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1976. 322 p. In German
51. Cescatti A, Niinemets U. Sunlight capture. Leaf to landscape. In: *Photosynthetic Adaptation of Chloroplast to Landscape*. Smith WK, Vogelmann TC and Chritchley C, editors. Berlin: Springer Verlag; 2004. pp. 42-85.
52. Tsel'niker YuL. Radiatsionnyy rezhim pod pologom lesa [Radiative regime under forest layers]. Moscow: Nauka Publ.; 1969. 101 p. In Russian
53. Sabinin DA. Fiziologiya razvitiya rasteniy [Physiology of plant development]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1963. 195p. In Russian
54. Ford ED, Avery A, Ford R. Simulation of branch growth in the Pinaceae: interactions of morphology, phenology, foliage productivity and the requirement for structural support, on the export of carbon. *Journal of Theoretical Biology*. 1990;146:15-36.

Received 28 December 2017; Revised 17 April 2018;
Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:
Goroshkevich Sergey N, Dr.Sci. (Biol.), Professorial Research Fellow, Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskiy Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.
E-mail: gorosh@imces.ru