

УДК 582.746.501-114

*М.В. Костина, Н.С. Барбанищикова, О.И. Ясинская***ИЗУЧЕНИЕ КРОНЫ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO* L.)
С ПОЗИЦИЙ КОНЦЕПЦИИ АРХИТЕКТУРНЫХ МОДЕЛЕЙ И РЕИТЕРАЦИИ**

Цель исследования состояла во всестороннем рассмотрении кроны *Acer negundo* L. с позиций концепций архитектурной модели и реитерации. Сравнительно-морфологическим методом изучали строение побегов и побеговых систем в пределах кроны у особей разных онтогенетических состояний. Основные качественные признаки архитектурной единицы: изгибы ствола в сторону света, акротонное ветвление, смешанное нарастание, боковое положение генеративных побегов, не принимающих участие в формировании многолетней побеговой системы растения, практически полное отсутствие силлептических побегов. Основные характеристики реитерационных комплексов, возникающих в ответ на естественное старение осей архитектурной единицы: легкость инициации спящих почек, расположенных в основании годичных приростов, возможность полного замещения осей всех порядков, кроме отходящих от ствола и самого ствола. Частная и полная травматические реитерации происходят за счет спящих почек, в том числе и находящихся в основании ствола. Травматическая реитерация возможна за счет боковых ветвей, приподнимающихся более или менее вертикально под поврежденной 2-5 летней верхушкой ствола. Немедленная реитерация приводит к раздвоению ствола. Одним из последствий этого события является появление в кроне ветвей, превосходящих по длительности жизни и мощности ветви архитектурной единицы. Механизм такого процесса состоит в формировании под засохшей верхушкой двух равнозначных осей, которые сначала развиваются по программе ствола, а потом одна из них принимает вертикальное направление роста, а вторая отходит в сторону. На первых этапах формирования кроны ее строение и внешний облик определялся в основном особенностями строения архитектурной единицы, на более поздних этапах – спецификой организации реитерационных комплексов.

Ключевые слова: *Acer negundo* L., нарастание, ветвление, почки, годичный побег, ось, архитектурная единица, реитерационные комплексы, раздвоение ствола.

Специфика кроны дерева определяется процессами, описываемыми концепцией архитектурных моделей и реитерации [1; 2]. В основе формирования кроны лежит реализация генетической программы развития растения, видимое выражение которой обозначают как архитектурную модель. К одной и той же архитектурной модели относятся виды со сходными основными стратегиями роста. Признаки, по которым выделяют архитектурные модели, слишком общие для того, чтобы полностью и подробно описать архитектуру каждого конкретного вида [2]. Специфическое проявление модели для каждого вида называется его архитектурной единицей [3]. При изучении архитектурной единицы выявляют все категории осей видимых порядков, их взаимное расположение, длительность существования, последовательность появления и отмирания.

Одной из важнейших характеристик архитектурных единиц деревьев является наличие у них ствола – главной оси. На протяжении большей части онтогенеза ствол оказывает физиологическое и формирующее воздействие на боковые соподчиненные ей оси, вызывая специфические особенности их роста и формирования [4].

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. В зависимости от того, насколько полно воспроизводится архитектурная единица, реитерация может быть полной и частичной [2].

Следует отметить, что основные механизмы реитерации из спящих почек, вызванной естественным старением и повреждением осей, были подробно изучены и проанализированы П.Г. Шиттом [5]. Вопросы формирования вторичной кроны из спящих почек рассматривались в работах и других отечественных исследователей [4; 6; 7].

Раздвоение ствола, возникающее в результате дублирования программы развития, также относится к одному из типов реитераций, которая называется немедленной («immediate») или силлептичес-

ской («*syllaptic*») реитерацией, а также реитерацией при дедифференцировке («*reiteration by dedifferentiation*»). Как отмечают D. Barthélémy, Y. Caraglio [2], при немедленной реитерации происходит возникновение не одного, а двух доминирующих меристематических центров, которые в равной степени начинают притягивать к себе питательные вещества и гормоны.

Проведенное нами изучение немедленной реитерации у *Betula pendula* Roth. позволило установить, что раздвоение ствола у этой древесной породы нередко происходит во время образования силлептических побегов. Верхушка материнского побега в начале лета отмирает, и ближайšie к ней силлептические побеги получают мощное развитие. В дальнейшем каждый из этих побегов развивается не по программе боковой ветви, а по программе ствола. В зависимости от условий произрастания и возрастного состояния дерева один из стволов может отставать в своем развитии от другого и превращаться в боковую ветвь. Ветви-реитераты у *B. pendula* всегда более мощные по сравнению с ветвями архитектурной единицы и отходят от ствола под максимально острым углом [8].

Объект исследования – *Acer negundo* L. – анемофильное двудомное дерево высотой до 20 м – имеет обширный первичный ареал в США и Канаде. Морозоустойчив, обладает высокой скоростью роста, толерантностью к климатическим и почвенным условиям, огромной семенной продуктивностью [9]. В большинстве регионах России, за исключением самых северных, включен в первую сотню black-листа наиболее агрессивных чужеродных видов [10].

Строение и формирование вегетативных побегов *A. negundo* изучал ряд исследователей [11-13]. Двулетние побеговые системы, участвующие в формировании кроны, были изучены еще И.Г. Серебряковым [14]. Особенности организации генеративных побегов рассмотрены в работах П.Г. Путиновой [13], Г.П. Белостокова [15], М.В. Костиной [16]. Биология спящих почек и их роль в порослевом возобновлении изучены В.Д. Казанским [17].

Цель данного исследования состояла в выявлении у *A. negundo* основных особенностей строения архитектурной единицы и реитерационных комплексов разной природы.

Материалы и методы исследований

Наблюдения проводили в 2014–2016 гг. в Москве и Московской области (на улицах, пустырях, в скверах и парках). Объектом исследования были виргинильные, генеративные и сенильные растения *A. negundo*. Основным методом – сравнительно-морфологический.

У виргинильных (*v*) и молодых генеративных растений (*g1*) высотой до 4 м изучали строение побегов и побеговых систем, принимающих участие в построении ствола и отходящих от ствола крупных ветвей. Определяли характер нарастания осей, измеряли угол отхождения боковых побегов от материнского, длину засохшей верхушки у приростов текущего года. У 100 виргинильных и молодых генеративных растений высотой от 4 до 8 м изучали характер завершения 2–3 летней верхушки ствола. У более высоких генеративных растений (*g2*, *g3*) визуально сравнивали расположение скелетных осей в пределах кроны дерева. Сопоставляли схемы расположения скелетных осей в кроне у особей разных онтогенетических состояний (*v* - *g3*). Кроме того, у растений *g2*- и *g3*-состояний фотографировали кроны в безлистном состоянии и сопоставляли их изображения. Побеги и системы побегов, образовавшиеся из спящих почек, определяли по характерному ортотропному направлению роста. Выявляли особенности восстановления кроны у генеративных растений после омолаживающей обрезки. У сенильных особей (*s*) изучали возможности порослевого возобновления.

Результаты и их обсуждение

Основные качественные признаки архитектурной единицы *A. negundo*

На первых этапах формирования кроны ее специфика определяется особенностями строения архитектурной единицы. В образовании архитектурной единицы в основном задействованы почки возобновления. Из терминальных почек формируются побеги, обеспечивающие нарастание осей, а побеги, развивающиеся из боковых почек, дают начало осям более высоких порядков (рис. 1 а, б). Самые мощные боковые побеги обычно развиваются из почек, расположенных под терминальной почкой. Спящие почки располагаются в основании годичных приростов и обычно не принимают участия в формировании архитектурной единицы [11-13; 16]. И.С. Антонова и А.А. Гниловская [1] для каждого возрастного состояния *A. negundo* выявили набор типов двулетних побеговых систем, участвующих в формировании кроны. По данным этих исследователей боковые побеги отходят от материнского побега под углом 45–65 градусов. Остальные ниже расположенные побеги имеют больший

угол отхождения. Генеративные побеги *A. negundo* занимают в системе побегов боковое положение и за редким исключением отмирают после цветения и плодоношения [12; 13; 16]. У *A. negundo* в результате ветвления пазушных и терминальных почек формируются сложные комплексы, состоящие из генеративных и вегетативных побегов [11-13; 16].

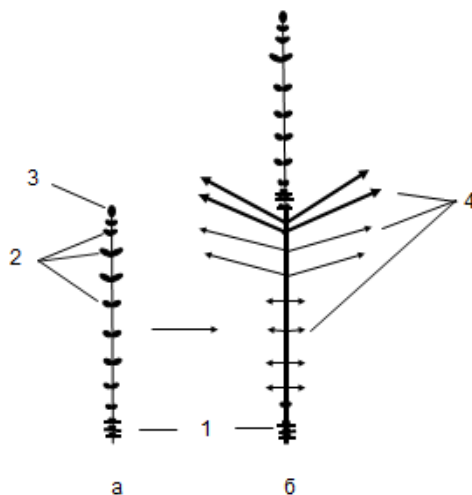


Рис. 1. Формирование системы соподчиненных осей в результате моноподиального нарастания
Условные обозначения: а – строение годичного побега; б – строение двулетней системы побегов, образовавшейся в результате моноподиального нарастания, 1 – почечное кольцо, 2 – боковые почки, 3 – верхушечная почка, 4 – боковые побеги.

Вертикальное направление роста у *A. negundo* сохраняется, если дерево растёт на открытом месте и равномерно освещено со всех сторон или наоборот находится в тени. При неравномерном освещении угол отклонения ствола от вертикали может достигать 30–40°. Кроме того стволы нередко имеют ещё и в разной степени выраженный горизонтальный участок длиной до 5–6 м. Благодаря такой пластичности роста крона дерева может выйти в более благоприятные условия освещения [18].

В течение вегетационного периода у *A. negundo* обычно наблюдается один цикл видимого роста вегетативных побегов, но иногда у этого вида во второй половине лета наблюдается образование еще одного элементарного побега – Иванова побега, имеющего хорошо выраженное почечное кольцо.

Для *A. negundo* не характерно образование силлептических побегов [13], которые нередко развиваются в начале лета, например, у видов рода *Prunus* s.l., *Betula pendula* Roth., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Alnus incana* (L.) Moench [19; 20].

По данным О.Б. Михалевской [12]) для *A. negundo* присуще строго моноподиальное нарастание осей. Однако Л.Г. Путиванова [13] отмечала, что у вегетативных побегов *A. negundo* может отмирать верхушка побега. Результаты нашего исследования показали, что у 25 % виргинильных и молодых генеративных деревьев в конце лета без видимых причин засыхает верхушка побега, принимающего участие в формировании ствола. Длина засохшей верхушки варьирует от 1 до 15 см. Она включает в себя терминальную почку и 2–5 нижележащих метамера и опадает не сразу, а через 1–2 года. Засыхание верхушки можно наблюдать у побегов длиной от 40 до 150 см, обретающих к концу вегетационного сезона разную степень одревеснения.

На следующий год из почек, расположенных под засохшей верхушкой, развиваются два супротивно расположенных побега с углом отхождения 50–40 градусов (рис 2 а, б). Если один из побегов изгибается и принимает направление роста материнского, а второй побег продолжает развиваться под прежним углом, то происходит перевершинивание, и моноподиальное нарастание главной оси сменяется на симподиальное (рис. 2 а, б). При таком варианте развития главная ось – ствол – сохраняет в системе побегов лидирующее положение, а архитектурная модель не претерпевает существенных изменений. Перевершинивание может произойти и при механическом повреждении верхушки побега текущего года.

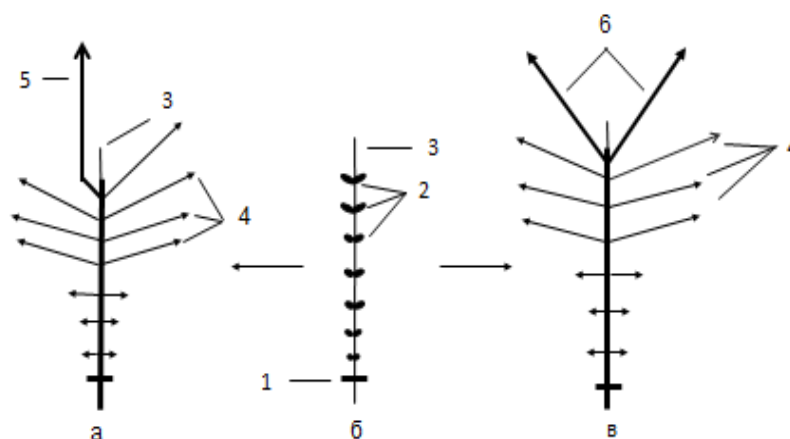


Рис. 2. Формирование двулетней побеговой системы в результате засыхания верхушки побега
Условные обозначения: 1 – почечное кольцо; 2 – боковые почки; 3 – засохшая верхушка побега; 4 – побеги, развивающиеся из боковых почек; 5 – побег, перевершинивающий материнский; 6 – побеги, имеющие одинаковые темпы роста

Изменение способа нарастания осей с моноподиального на симподиальное не всегда связано с гибелью верхушки побега. Перевершинивание может происходить и в том случае, когда у побега текущего года верхушка не засыхает. На следующий год из терминальной почки образуется небольшой побег, без видимых причин отстающий в своем развитии от боковых (рис. 3 а, б). Этот побег может нарастать один-два года, а затем его развитие прекращается. По нашим данным, у 5 % деревьев наблюдается такой вариант развития побегов, принимающих участие в формировании ствола.

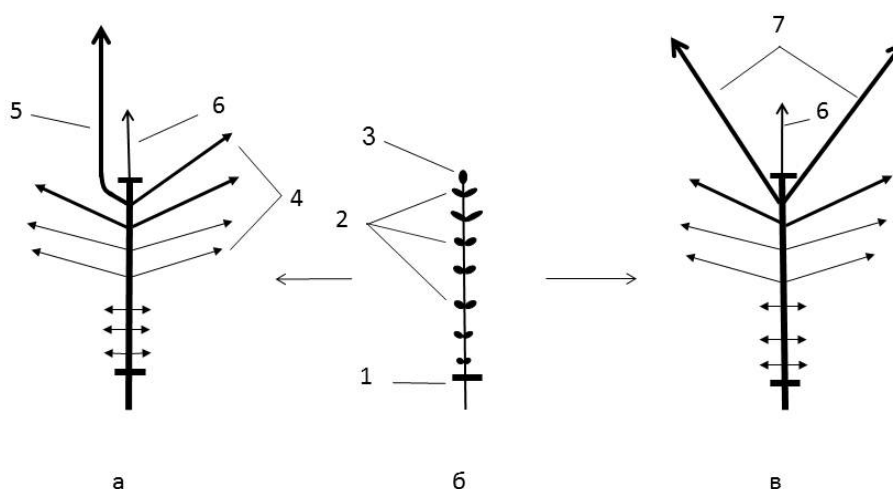


Рис. 3. Формирование двулетней побеговой системы в результате образования из терминальной почки побега, отстающего в своем развитии от боковых побегов

Условные обозначения: 1 – почечное кольцо; 2 – боковые почки; 3 – терминальная почка; 4 – побеги, развивающиеся из боковых почек; 5 – побег, перевершинивающий материнский; 6 – побег, развивающийся из терминальной почки; 7 – побеги, имеющие одинаковые темпы роста.

Особенности протекания процессов реитерации из спящих почек у *A. negundo*

Наблюдения показывают, что у *A. negundo* спящие почки, расположенные в основании годовых приростов, легко пробуждаются при естественном старении скелетных осей архитектурной единицы. Происходит это следующим образом: по мере развития оси длина годовых побегов, участвующих в ее формировании, постепенно уменьшается. Соответственно, сокращается и число почек регулярного возобновления, за счет которых происходит нарастание и ветвление. После прекращения нарастания оси и образования почек возобновления единственными точками роста остаются спящие почки, расположенные в нижней части годовых приростов, из которых эта ось состоит (рис. 4 а). Из

спящих почек развиваются побеги и образующиеся на их основе системы побегов, которые, благодаря вертикальному или к близкому к вертикальному направлению роста, хорошо заметны в кроне дерева. Эти системы замещают отмирающие дистальные части скелетных ветвей архитектурной единицы (рис. 4 б, в). Следует отметить, что ветви из спящих почек не превосходят по длине, диаметру оси, степени разветвленности скелетные ветви архитектурной единицы, которые они замещают. В результате описанных выше процессов ветвь, в образовании которой принимают участие побеги из спящих почек, постепенно укорачивается с дистального конца, но при этом нарастает в толщину с проксимального. Спящие почки могут просыпаться и в самом основании ветвей архитектурной единицы, отходящих от ствола, давая начало нескольким недолговечным ветвям (рис. 4, г).

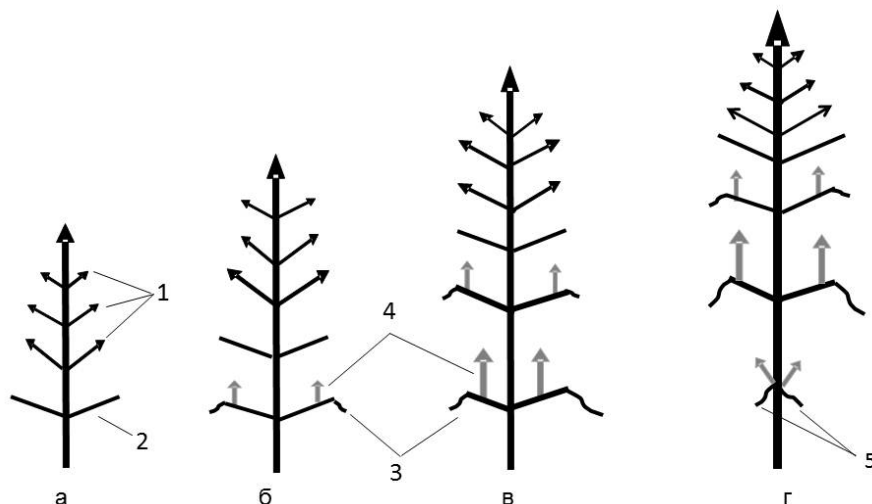


Рис. 4. Формирование побегов и систем побегов из спящих почек при естественном старении и отмирании ветвей архитектурной единицы

Условные обозначения: 1 – растущие ветви архитектурной единицы; 2 – прекратившие нарастание ветви архитектурной единицы; 3 – отмирающая часть ветви архитектурной единицы; 4 – ветви, образующиеся из спящих почек; 5 – полностью засохшие ветви архитектурной единицы.

У сенильных растений естественное старение ствола вызывает образование из спящих почек, расположенных в его основании, многочисленных порослевых побегов [17]. По нашим наблюдениям, эти порослевые побеги не способны дать начало дочерним стволам.

Инициация спящих почек у *A. negundo* во многом определяется условиями произрастания растения. При хорошем освещении дерева спящие почки просыпаются чаще, чем у деревьев, находящихся в тени. В последнем случае спящие почки обычно не пробуждаются, скелетные оси архитектурной единицы, завершив свой цикл развития, отмирают, а ствол быстро оголяется.

Характерные для этой древесной породы изгибы ствола также обычно приводят к инициации спящих почек в месте изгиба и формированию вертикально растущих побегов. Такие побеги могут в дальнейшем дать начало крупной оси, замещающей ствол. Спящие почки просыпаются и при отклонении ствола от вертикального направления роста (рис. 5).

Благодаря спящим почкам, крона *A. negundo* быстро восстанавливается после омолаживающей обрезки, когда дерево спиливают на высоте 5–7 м. Единственными точками роста в этом случае являются спящие почки, расположенные в основании годичных приростов, образующих ствол. Эти почки просыпаются по всей длине ствола. Но наиболее мощные побеги, которые со временем дадут начало нескольким дочерним стволам, образуются из спящих почек, расположенных непосредственно под местом спила [17; 18].

Образующиеся при спиливании или вырубке *A. negundo* под корень мощные порослевые побеги из спящих почек впоследствии сильно затрудняют работу озеленителей по уничтожению этой инвазионной древесной породы, поскольку эти побеги дают начало нескольким стволам [17; 18]. Таким образом, при механическом повреждении ствола у виргинильных, молодых и средневозрастных генеративных растений *A. negundo* архитектурная модель не только полностью восстанавливается, но и воспроизводится в нескольких повторях, что приводит к формированию жизненной формы – многоствольное дерево.

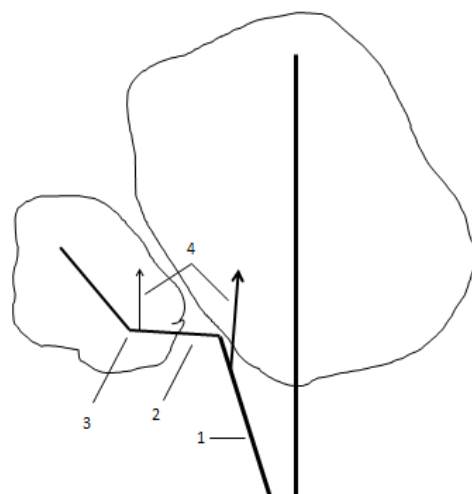


Рис. 5. Формирование побегов из спящих почек при изменении направления роста ствола
Условные обозначения: 1 – наклон ствола; 2 – горизонтальная часть ствола; 3 – изгиб ствола; 4 – побеги из спящих почек.

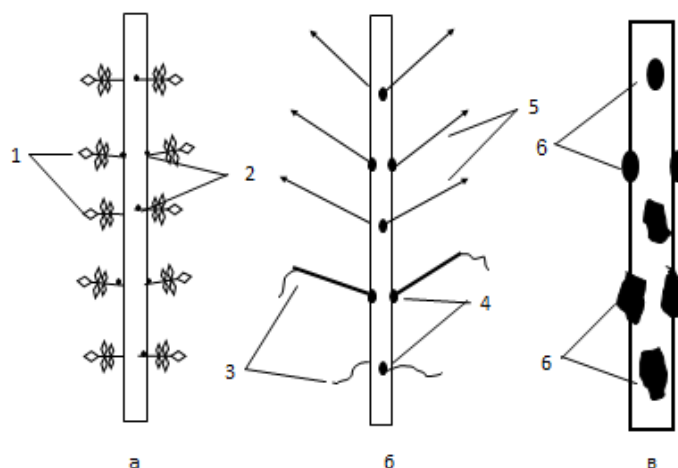


Рис. 6. Формирование капов у *A. negundo*
Условные обозначения: 1 – супротивно расположенные листья; 2 – пазушные почки; 3 – отмирающие ветви; 4 – спящие почки, расположенные в основании ветвей, в зоне почечного кольца; 5 – растущие ветви; 6 – капы

С легкостью инициации спящих почек связана повышенная склонность *A. negundo* к образованию капов. Наши наблюдения показывают, что на начальных этапах формирования капов на стволе хорошо заметно их супротивное расположение, что соответствует супротивному расположению листьев этого вида (рис. 6, а). Образование капов связано с активизацией и ветвлением спящих почек, расположенных в зоне почечного кольца пазушных побегов (рис. 6, б). Эти почки по мере зарастания нижней части засыхающих ветвей, сначала оказываются на его поверхности, а в дальнейшем, благодаря собственному росту, направленному перпендикулярно оси дерева, как бы «сползают» на ствол и приобретают неправильную форму (рис. 6, в) [18].

Раздвоение ствола и формирование мощных ветвей реитератов

Наши данные показывают, что габитус *A. negundo* определяется не только закономерностями формирования архитектурной единицы, но и процессами немедленной реитерации. Так, у этой древесной породы в течение жизни ствол обычно неоднократно раздваивается. При таком варианте развития формируется не система соподчиненных осей (ствол – ветви), как при моноподиальном или

симподиальном нарастании, а две равнозначные оси, которые со временем дают начало двум дочерним стволам.

Иногда первое раздвоение ствола может произойти на высоте 50 см от поверхности почвы, но обычно до 4 м ствол нарастает моноподиально и раздваивается на высоте более 4 м.

Раздвоению ствола (как и при симподиальном нарастании, особенности которого были рассмотрены выше) предшествует засыхание в конце лета верхушки побега текущего года. В случае раздвоения ствола, образующиеся под засохшей верхушкой побега дают начало двум равнозначным осям, которые в течение всего дальнейшего существования дерева не различаются по темпам развития (рис. 7 а). Угол отхождения подверхушечных побегов составляет от 30 до 20 градусов. Если одна из подверхушечных осей со временем начнет расти интенсивнее другой, то она примет направление роста материнского ствола, другая же отклонится в сторону и даст начало отходящей от ствола ветви (рис. 7 б). Чем позже произойдет дифференциация подверхушечных осей по направлению роста, тем крупнее будет ветвь-реитерат. Хотя ветви-реитераты различаются по своим размерам и продолжительности жизни, они обычно превосходят самые мощные ветви архитектурной единицы на этом уровне кроны. Их можно идентифицировать и по более острому, по сравнению с ветвями архитектурной единицы, углу отхождения от ствола.

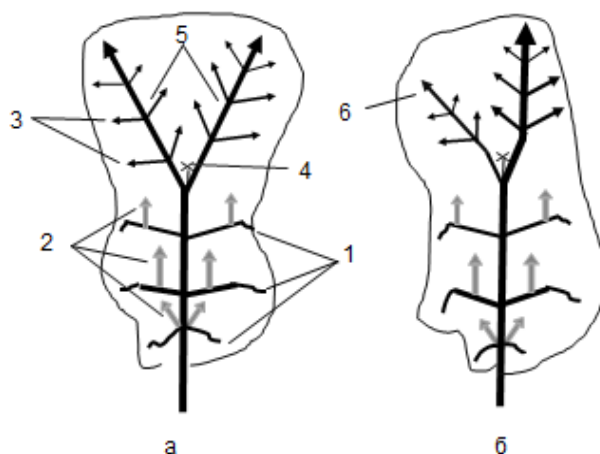


Рис. 7. Немедленная реитерация у *A. negundo*, приводящая к раздвоению ствола (а), к формированию ветви-реитерата (б)

Условные обозначения: 1 – засыхающие ветви архитектурной единицы; 2 – реитерационные комплексы, образовавшиеся из спящих почек; 3 – растущие ветви; 4 – засохшая верхушка; 5 – раздвоение ствола; 6 – ветвь-реитерат

Механическое повреждение верхушки у побега текущего года также может привести к раздвоению ствола. Ослабление лидирующей роли апикальной меристемы, завершающей собой ствол, приводит к тем же результатам. Внешне это проявляется в формировании из терминальной почки побега, отстающего в своем развитии от боковых (рис. 3 б, в).

Наблюдения показывают, что засыхание верхушки побега, приводящее к раздвоению ствола и, как следствие этого процесса, появление в кроне мощных ветвей происходит у деревьев, произрастающих как на свету, так и в тени, как в экологически благоприятных, так и неблагоприятных условиях произрастания.

По нашим данным, в процессе онтогенеза *A. negundo* раздвоение ствола и формирование мощных ветвей-реитератов может происходить многократно. В кроне средне и старых генеративных растений можно насчитать от 2 до 5–6 хорошо заметных раздвоений ствола и несколько мощных ветвей-реитератов. Следует отметить, что число разветвлений и крупных ветвей коррелирует с высотой дерева и шириной кроны: чем их меньше, тем, как правило, деревья выше.

Следует отметить, что появление в кроне двух иногда трех стволов может происходить и другим способом. При механическом повреждении ствола, когда обламывается 2–5-летний участок, одна или нескольких многолетних ветвей, расположенных под местом облома или спила, изгибаются и принимают вертикальное положение, а остальные ветви сохраняют прежнее направление роста. Со временем эти ветви могут дать начало двум, реже трем стволам. Поскольку ветви у основания успели

одревеснеть, то они отходят от ствола не V-, а U-образно (рис. 8 а, б). На поднятие многолетних ветвей у ели обыкновенной и других древесных пород указывал И.Г. Серебряков [4].

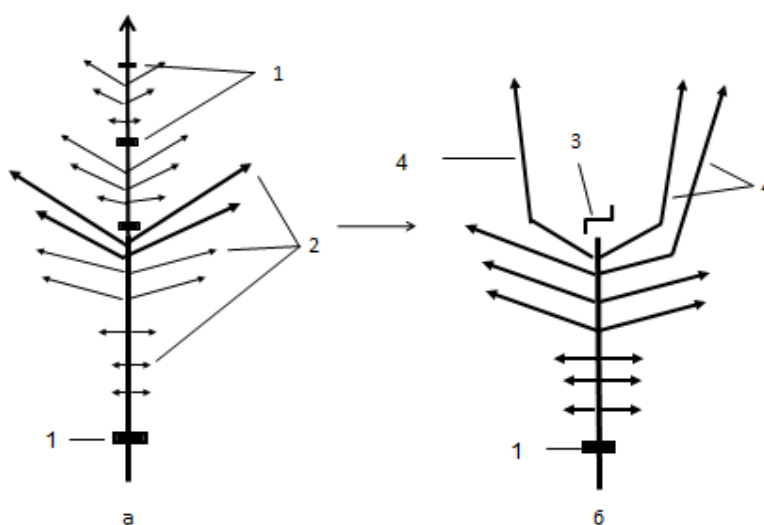


Рис. 8. Формирование дочерних стволов путем поднятия ветвей в результате механического повреждения 2–5-летней верхушки ствола

Условные обозначения: 1 – почечное кольцо; 2 – ветви, отходящие от ствола; 3 – механическое повреждение 2–5-летней верхушки ствола; 4 – поднявшиеся ветви.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что у *A. negundo* архитектурная единица формируется в результате смешанного нарастания. Ось в течение нескольких лет может нарастать моноподиально. Из-за гибели верхушечной меристемы, обусловленной в основном эндогенными, реже механическими причинами, моноподиальное нарастание может сменяться на симподиальное. Однако это событие практически не отражается на процессе дальнейшего развития архитектурной единицы, так как ствол сохраняет свое лидирующее, а боковые оси подчиненное положение в системе.

Однако гибель верхушечной меристемы может привести также к раздвоению ствола или к появлению ветви-реитерата. Механизм формирования этих качественно иных, по сравнению с ветвями архитектурной единицы, структур заключается в том, что под погибшей верхушкой материнской оси боковые оси в течение более или менее продолжительного времени развиваются по программе ствола, то есть самой мощной оси. Такой характер развития и обуславливает большую толщину и длину ветвей-реитератов по сравнению с ветвями архитектурной единицы. Появление в кроне ветвей-реитератов способствует увеличению продолжительности существования дерева, делает его крону более раскидистой. Так, крона старых генеративных растений *A. negundo* в основном представлена ветвями-реитератами и формирующимися на их основе системами побегов.

Выбор направления, в котором будет протекать развитие подверхушечных побегов под засохшей верхушкой материнского побега, по всей видимости, определяется на уровне всего растения в целом.

Результаты нашего исследования показали, что у древесной породы *Betula pendula* Roth., для которой характерно очередное листорасположение и смешанный тип нарастания осей, в процессе раздвоения ствола участвуют силлептические побеги, совершенно несвойственные *A. negundo*. В механизме немедленной реитерации у *A. negundo* задействованы почки возобновления.

Запрограммированное отмирание верхушки побегов, принимающих участие в формировании ствола, происходит и у других древесных пород, которым свойственно преимущественно моноподиальное нарастание, например, для *Fraxinus excelsior* L. [21]. D. Barthélémy, Y. Caraglio [2] отмечали, что у *Fraxinus pennsylvanica* по достижению определенного этапа онтогенеза, немедленная реитерация происходит регулярно и включается в генетическую программу развития кроны. Такой вариант развития реитератов получил название автоматической реитерации («automatic» «sequential reiteration»). По всей видимости, автоматическая реитерация характерна и для *A. negundo*.

У виргинильных и генеративных растений *A. negundo* есть два морфофизиологических механизма, позволяющих восстанавливать крону после травматических повреждений. Один из них обусловлен

инициацией спящих почек, другой – изменениями направления роста многолетних ветвей. Повреждение ствола на уровне земли приводит не только к полной реитерации архитектурной модели, но и к ее умножению. Это проявляется в формировании жизненной формы – многоствольное дерево.

Естественное старение осей архитектурной единицы *A. negundo* вызывает образование из спящих почек реитерационных комплексов, замещающих отмирающие оси архитектурной единицы. Однако естественное старение и отмирание ствола (оси I порядка), хотя и способствует появлению многочисленной поросли в его основании, не приводит к естественной смене материнского ствола дочерними и формированию жизненной формы многоствольного дерева, так как поросль недолговечна.

Заключение

Мощные ветви-реитераты, образующиеся в результате раздвоения ствола, наряду с реитерационными комплексами, развивающимися из спящих почек, являются неотъемлемыми элементами кроны *Acer negundo*. Если на первых этапах формирования кроны ее строение и внешний облик определяется в основном особенностями строения архитектурной единицы, то на более поздних этапах – спецификой организации реитерационных комплексов. Реитерационные комплексы у *A. negundo* могут появляться из почек, имеющих разный период покоя – почек возобновления, спящих почек. Изменяющие направление роста многолетние ветви также можно рассматривать как реитерационные комплексы. Появление реитерационных комплексов может быть обусловлено разными причинами – естественным старением осей архитектурной единицы, травматическими повреждениями, необходимостью укрепления скелетной основы растения. Но все эти комплексы способствуют повышению устойчивости, пластичности и продлению жизни дерева.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical Trees and Forests. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441 p.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot., 2007. Vol. 99. P. 375-407.
- Barthélémy D., Edelin C., Hallé F. Architectural concepts for tropical trees // Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity / Holm-Nielsen LB, Balslev H (eds.). London: Academic Press, 1989. P. 89-100.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Шитт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 447 с.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 151 с.
- Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 2. С. 85-98.
- Kostina M.V., Varabanshikova 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, № 5. P. 584-597.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Виноградова Ю.К. и др. «Black»-лист инвазивных растений России // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: материалы IV Междунар. конф. Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2015. С. 68-73.
- Тихонов В.И. Ритм внутрипочечного развития вегетативных и генеративных побегов на примере клена ясенелистного // Лесоведение. 1977. № 3. С.21-27.
- Михалевская О.Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (Aceraceae) // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 10. С. 42-52.
- Путиванова Л.Г. Некоторые аспекты репродуктивной биологии трех видов *Acer* L.: половая дифференциация, структура соцветий и ритмы цветения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 21с.
- Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 1 С. 53-68.
- Белостоков Г.П. Строение генеративных побегов клена ясенелистного // Бот. журн. 1961. Т.46, № 6. С.863-869.
- Костина М.В. Проявление полового диморфизма в строении кроны и генеративных побегов *Acer negundo* (Aceraceae) и *Fraxinus pennsylvanica* (Oleaceae) // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2009. Вып. 11. С. 108-116.
- Казанский В.Д. Спящие почки и их роль в порослевом возобновлении клена ясенелистного // Лесоведение. 1973. № 1. С. 71-77.
- Костина М.В., Минькова Н.О., Ясинская О.И. О биологии клёна ясенелистного в зелёных насаждениях Москвы // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 32-43.

19. Костина М.В. Морфологическое разнообразие годичных побегов у некоторых представителей рода *Prunus* s.l. // Бюл. Гл. бот. сада. 1997. Вып. 174. С. 94-104.
20. Костина М.В. Строение и положение первых филломов на главной и боковых осях у представителей семейства Betulaceae и Salicaceae // Бюл. Гл. бот. сада, 2003. Вып. 185. С. 78-84.
21. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2013. Вып. 32. № 31. С. 7-24.

Поступила в редакцию 09.11.16

M.V. Kostina, N.S. Barabanshchikova, O.I. Yasinskaya

THE CROWN STRUCTURE OF ACER NEGUNDO L. AS VIEWED FROM THE STANDPOINT OF THE CONCEPT OF ARCHITECTURAL MODELS AND REITERATION

The aim of the study is to thoroughly consider the crown structure of *Acer negundo* L. from the standpoint of the concept of architectural models and reiterated branch formation. We have studied the comparative morphology of shoots and shoot systems within crowns of plants at different growth stages. The light-directed bending of trunks, acrotonic branching, mixed growth, lateral position of annual generative shoots, which are not incorporated into the perennial shoot system of the plant, and near lack of sylleptic shoots were considered as principal characteristics of an architectural unit. Easiness of initiation of resting buds at the annual growth base, capability to full substitution for axes of all orders, except for those connected directly to the trunk and the trunk itself, were considered as principal characteristics of reiterated complexes, appearing in a response to natural ageing of an architectural unit axes. We have revealed that partial and full traumatic reiterations are caused by resting buds, including those at the trunk base. Traumatic reiteration may be also caused by lateral branches ascending more or less vertically above the damaged trunk tip aged 2-5 years. Immediate reiteration leads to a trunk bifurcation. Emergence of branches exceeding the architectural unit branches in vigor and longevity is one of the consequences of such an event. The mechanism of this process lies in the formation of two equivalent axes under the dead trunk tip, which are first developing under the trunk program. Then, however, one of them takes a vertical growth direction, while the other starts growing sideward. At the initial stages of crown formation, its structure and appearance are more dependent on the architectural unit structure, while at the later stages they are more dependent on the specificity of reiterated complexes.

Keywords: *Acer negundo* L., growth, branching pattern, bud, annual shoot, axis, architectural unit, reiterated complex, trunk bifurcation.

REFERENCE

1. Hallé F., Oldeman R.A.A. and Tomlinson P.B. Tropical Trees and Forests, Berlin: Springer-Verlag, 1978, 441 p.
2. Barthélémy D. and Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny / *Annals of botany*, 2007, vol. 99, iss. 3, pp. 375-407.
3. Barthélémy D., Edelin C. and Hallé F. Architectural concepts for tropical trees, in *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*, Holm-Nielsen L.B. and Balslev H. (eds.), London: Academic Press, 1989, pp. 89-100.
4. Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii* [Ecological morphology of plants], M.: Vysshaya shkola, 1962, 378 p. (in Russ.).
5. Shitt P.G. Uchenie o roste i razvitiy plodovykh i yagodnykh rastenii [The doctrine of the growth and development of fruit and berry plants], M.: Sel'khozgiz, 1958, 447 p. (in Russ.).
6. Mazurenko M.T. and Khokhryakov A.P. *Struktura i morfogenez kustarnikov* [Structure and morphogenesis of shrubs], M.: Nauka, 1977, 151 p. (in Russ.).
7. Chistyakova A.A. [Large lifecycle *Tilia cordata* Mill.], in *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1979, vol. 84, iss. 2, pp. 85-98 (in Russ.).
8. Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Bitugova G.V., Yasinskaya O.I., and Dubach A.M. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) Crown in Relation to Environmental Conditions, in *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, vol. 8, no. 5, pp. 584-597 (in Russ.).
9. Vinogradova Yu.K., Maiorov S.R. and Khorun L.V. *Chernaya kniga flory Srednei Rossii: chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii* [The Black Book of flora of Central Russia: alien species of plants in central Russia ecosystems], M.: GEOS, 2010, 512 p. (in Russ.).
10. Vinogradova Yu.K. [«Black»-list of invasive plants in Russia] / Vinogradova Yu.K. i dr., in *Materialy IV Mezhdun. konferentsii «Problemy promyshlennoi botaniki industrial'no razvitykh regionov»*, Kemerovo: KREOO «Irbis», 2015, pp. 68-73 (in Russ.).
11. Tihonov V.I. [Rhythm intrarenal development of vegetative and generative shoots the example of ash-leaved maple], in *Lesovedenie*, 1977, no. 3, pp.21-27 (in Russ.).
12. Mikhalevskaya O.B. [The structure and regulation of the development of systems and elementary sprout shoots in some species of *Acer* (Aseraseae)], in *Botan. zhurn.*, 2001, vol. 86, no.10, pp. 42-52 (in Russ.).

13. Putivanova L.G. [Some aspects of the reproductive biology of three species *Acer* L.: Sexual differentiation, inflorescence structure and rhythms of flowering], Abstract of diss. Cand. Biol. sci., Moskva, 2008, 21 p. (in Russ.).
14. Antonova I.S. and Gnilovskaya A.A. [Sprout *Acer negundo* L. system (Aceraceae) in different age conditions], in *Bot. zhurn.*, 2013, vol. 98, no. 1, pp. 53-68 (in Russ.).
15. Belostokov G.P. [The structure of box elder maple generative shoots], in *Bot. zhurn.*, 1961, vol.46, no. 6, pp. 863-869 (in Russ.).
16. Kostina M.V. [The manifestation of sexual dimorphism in the structure of the crown and generative shoots *Acer negundo* (Aceraceae) and *Fraxinus pennsylvanica* (Oleaceae)], in *Vestn. TvGU. Ser. "Biologija i ekologija"*, 2009, iss. 11, pp.108-116 (in Russ.).
17. Kazanskii V.D. *Spyashchie pochki i ikh rol' v poroslevom vozobnovlenii klena yasenelistnogo* [Dormant buds and their role in the resumption of coppice ash-leaved maple], *Lesovedenie*, 1973, №1. S.71-77 (in Russ.).
18. Kostina M.V., Min'kova N.O. and Yasinskaya O.I. [On the biology of ash-leaved maple in the greenery of Moscow], in *Rossiiskii Zhurnal Biologicheskikh Invazii*, 2013, no. 4, pp. 32-43 (in Russ.).
19. Kostina M.V. [Morphological diversity of annual shoots of some species of the genus *Prunus* s.l.], in *Byul. Gl. botan. sada*, 1997, iss. 174, pp. 94-104 (in Russ.).
20. Kostina M.V. [The structure and position of the first fillomov on the main and lateral axes of the representatives of the family Betulaceae and Salicaceae], in *Bjul. Gl. bot. sada*, 2003, iss. 185, pp.78-84 (in Russ.).
21. Antonova I.S. and Fat'yanova E.V. [On the structure of the branches of the trees of the temperate zone in the context of developmental states], in *Vestnik TvGU. Seriya "Biologiya i ekologiya"*, 2013, iss. 32, no. 31, pp. 7-24 (in Russ.).

Костина Марина Викторовна,
доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники
E-mail: mkostina@list.ru

Барабанщикова Наталия Сергеевна,
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники
E-mail: baraba@list.ru

Ясинская Оксана Игоревна, аспирант кафедры ботаники
E-mail: yasinka@land.ru

Московский педагогический государственный университет
Институт биологии и химии
129164, Россия, г. Москва, ул. Кибальчича, 6 (корп. 5)

Kostina M.V.,
Doctor of Biology, Professor of Department of Botany
E-mail: mkostina@list.ru

Barabanshchikova N.S.,
Candidate of Biology, Associate Professor
E-mail: baraba@list.ru

Yasinskaya O.I., postgraduate student
E-mail: yasinka@land.ru

Moscow State Pedagogical University
Institute of Biology and Chemistry
Kibalchicha st., 6/5, Moscow, Russia, 129164