

## БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 58.02:581.14

# РИТМИЧНОСТЬ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ АПИКАЛЬНОГО РОСТА СТВОЛА И БОКОВЫХ ВЕТВЕЙ *ABIES SIBIRICA* (PINACEAE) В ЕКАТЕРИНБУРГЕ

© 2024 г. С. А. Шавнин<sup>1, \*</sup>, Д. Ю. Голиков<sup>1</sup>,  
А. А. Монтиле<sup>1, \*\*</sup>, А. И. Монтиле<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

\*e-mail: sash@botgard.uran.ru

\*\*e-mail: org17@mail.ru

Поступила в редакцию 13.02.2024 г.

После доработки 18.03.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

У деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), произрастающих в Екатеринбурге, изучали сезонные изменения количественных характеристик апикального роста ствола и боковых ветвей разных ярусов кроны, включая их анализ, направленный на выявление признаков ритмичности роста, а также определение степени влияния температуры воздуха и осадков на динамику ростовых процессов. В динамике роста существуют четыре этапа продолжительностью 2–3 недели каждый. Установлено, что изменение скорости роста на интенсивном и дополнительном этапах происходит квазиритмично. Среднее количество наблюдаемых колебаний составляет 4 — у ствола и 4–5 — у ветвей и не зависит от изменений погодных условий. Период колебаний составляет 8–9 суток, что соответствует инфрадианным ритмам. Рост ствола начинается на одну неделю позже, чем боковых ветвей, и на этапе интенсивного роста обгоняет их по скорости. Побег ветвей одного яруса кроны разделяются на две группы, отличающиеся по степени совпадения фаз колебаний у ветвей и ствола. Температура в большей, а количество осадков — в меньшей степени влияют на начало и продолжительность этапов роста и не влияют на количество колебаний. Ритмы роста ствола и ветвей имеют значительное сходство и связаны с эндогенной (генетической и гормональной) системой регуляции развития апикальной меристемы. Их существование объясняется наличием в тканях апикальной меристемы значительных по количеству клеток групп, у которых циклы «деление — растяжение» синхронны.

**Ключевые слова:** *Abies sibirica*, морфогенез, апикальный рост ствола и ветвей, сезонная динамика, инфрадианные ритмы, скорость роста, влияние температуры и осадков

DOI: 10.31857/S0033994624040038, EDN: PRINH7

Исследование ритмов роста является одним из перспективных подходов к изучению механизмов и закономерностей морфогенеза и развития растений. Наличие ритмов в процессе морфогенеза древесных растений было установлено преимущественно с помощью традиционных анатомо-морфологических методов [1, 2]. Выделяют следующие основные группы ритмических процессов: циркадные — суточные колебания скоростей фотосинтеза и дыхания; сезонно-годовые — изменения физиолого-морфологических и физиологических характеристик растений, вызванные последовательной сменой погодных-климатических условий в течение года в условиях умеренного кли-

мата [3–7]. К числу последних относятся широко применяемые в дендрохронологических исследованиях изменения характеристик радиального роста ствола [8–11].

Помимо перечисленных, у древесных растений в вегетационный период наблюдаются также инфрадианные ритмы. На их существование указывает периодичность в заложении листовых примордиев у нескольких видов дуба и формирование в течение одного вегетационного периода нескольких элементарных побегов у ряда древесных растений [12, 13]. Так, у сеянцев *Quercus robur* L. их наблюдалось три. S. Hermann с соавторами [14]

наблюдали у дуба эпизодический рост на разных фенофазах через каждые 28–38 дней и изучили его молекулярно-генетические механизмы. При этом, основываясь на результатах морфологических исследований, большинство авторов указывает на преимущественно эндогенную природу ритмичности роста побегов. Следует отметить, что ряд исследователей считает, что существует согласованность роста отдельных побегов и ветвей кроны, а также древесного растения в целом (включая корневую систему), механизмы которой до настоящего времени слабо изучены [13].

Известно также, что колебания скорости роста и развития апикальной меристемы существуют у побегов хвойных видов растений. Они наблюдались при изучении динамики апикального роста у *Pinus resinosa* Aiton [15], *Picea meyeri* Rehder [16] и *Picea abies* (L.) H. Karst. [17, 18]. В числе факторов, влияющих на скорость и динамику ростовых процессов, рассматриваются сезонность развития [19, 20], биоритмы [21], отношения между верхушечным и радиальным ростом [21–23], температура текущего и предыдущего сезонов [24], влияние фитогормонов [25–28]; температура, влага и фотопериод [29–31]. В результате цитолого-гистологических исследований зарегистрировано наличие циклов удвоения числа клеток в паренхиме апекса побегов боковых ветвей у *Picea abies* (5–6 циклов в течение сезона роста) [32]. При этом установлено, что скорость прохождения циклов изменяется и в начальный период роста зависит от температуры среды (увеличивается при повышении температуры).

Существование инфрадианных ритмов в виде колебаний скорости роста древесных растений было выявлено с помощью гармонического анализа при исследовании динамики апикального роста побегов трех видов ив, у которых периоды колебаний составляют несколько недель и могут отличаться в разные годы [33–36]. Непосредственно инфрадианные ритмы апикального роста побегов формирования и ветвления наблюдали у *Forsythia ovata* Nakai [37] и *Salix bullata* Späth [38] в виде затухающих по амплитуде и изменяющихся по продолжительности (около семи дней у *Forsythia ovata* и до 14 дней у *Salix bullata*) фаз колебаний скоростей (ускорений). Сезонная динамика роста у растений этих видов также различна по продолжительности (*Forsythia ovata* завершила апикальный рост в июле, а *Salix bullata* — в сентябре). Кроме того, рост побегов формирования у *Forsythia ovata* начинался

на три недели, а у *Salix bullata* — на одну неделю позже, чем побегов ветвления. Следует отметить, что форма кривых сезонной динамики роста у этих видов растений различались, однако у разных типов побегов одного вида была аналогична, из чего был сделан вывод о сходстве начинающихся в разное время процессов их образования. При этом у растений обоих видов было установлено наличие слабой связи колебаний скорости апикального роста с погодными условиями среды.

Несмотря на накопленные сведения о природе и молекулярно-генетических механизмах регуляции процесса развития апикальной меристемы побегов растений [39–41], динамика этих процессов во времени изучена недостаточно. В строении апикальной меристемы выделяют центральную, периферическую и подстилающую (rib) зоны [42–45]. Центральная зона включает медленно делящиеся плюрипотентные стволовые клетки. Клетки центральной зоны в процессе роста формируют периферическую зону, в которой клетки делятся быстрее [46–48] и в дальнейшем участвуют в образовании боковых органов, включая листовые примордии. У растений *Arabidopsis thaliana* в центральной зоне апикальной меристемы находятся медленно делящиеся инициали и их дочерние клетки, которые могут перемещаться в периферическую зону, где они дифференцируются, образуя зачаток органа примерно каждые 24 часа [49]. Проведенный в этой работе анализ распределения частот выявил широкий диапазон продолжительностей клеточного цикла (от 12–18 до 90–96 часов). Однако у большинства клеток время между делениями составляет 12–36 часов. Продолжительность клеточного цикла была короче в клетках, расположенных в периферической зоне, по сравнению с центральной зоной. Продолжительность цикла в центральной зоне составляла не менее 36–72 часов. В другой работе [50] максимальное увеличение числа и размеров клеток в апикальных меристемах арабидопсиса наблюдалось между 5-м и 7-м днем. Известно также, что относительная скорость растяжения клеток в корнях травянистых растений в 5–7 раз больше скорости их образования [2].

Анализ приведенных выше сведений указывает на принципиальное сходство основных механизмов развития апикальной меристемы у растений разных видов и позволяет предположить существование в апикальной меристеме групп клеток с согласованными клеточными циклами.

При этом факты одновременности начала и окончания роста побегов у растения, а также наличия чередований периодов увеличения и уменьшения скорости апикального роста побега указывают на высокую вероятность ритмичности прохождения этого этапа морфогенеза. На основании данных предположений при планировании нашего исследования были выдвинуты три рабочие гипотезы: 1) в сезонной динамике апикального роста ствола (АРст) и боковых ветвей (АРбв) деревьев пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. существуют колебания, соответствующие инфрадианным ритмам роста; 2) сезонная динамика АРст и АРбв дерева аналогична по ритмам роста, но имеет отличия, связанные с анатомическими особенностями и разными функциями этих частей дерева в процессах роста и морфогенеза; 3) квазиритмичность сезонной динамики АРст и АРбв древесных растений обусловлена преимущественно эндогенными факторами и слабо зависит от изменений температуры воздуха и количества осадков.

В связи с проверкой этих гипотез целью настоящей работы являлось исследование сезонных изменений количественных характеристик АРст и АРбв деревьев пихты сибирской. Задачи исследований включали: 1) на основании результатов измерений характеристик АРст и АРбв разных ярусов кроны деревьев пихты сибирской (I–II классов возраста) определить сезонную динамику скорости и ускорения роста в 2022 и 2023 гг.; 2) провести сравнительный анализ сходства сезонных динамик АРст и АРбв и установить наличие или отсутствие в них ритмических процессов, конкретизируя их особенности; 3) оценить связь сезонных динамик АРст и АРбв деревьев пихты сибирской с влиянием эндогенных и экзогенных (погодно-климатических) факторов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований были деревья пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. семенного происхождения, произрастающие в условиях умеренного затенения под пологом материнского насаждения на границе участка с коллекционными посадками растений рода *Abies* (дендрарий Ботанического сада УрО РАН). Изученные особи находятся в имматурном (полувзрослом) онтогенетическом состоянии (im<sub>2</sub>) [51]. Их возраст на начало вегетационного периода 2022 г. составлял 14–24 года (средний — 16 лет). Диаметр деревьев у шейки

корня — 17–43 мм, высота — 80–203 см, а максимальный возраст хвои — 10–12 лет. В течение периода измерений побеги прошли четыре фенофазы: Пб1 — набухание вегетативных почек; Пб2 — распускание почек; Пб3 — начало роста побегов; Пб4 — окончание роста побегов [52, 53]. Начинали измерения в период завершения фенофазы Пб1, при этом фенофаза Пб2 протекает в среднем в течение 1–2 дней, после чего наступает Пб3.

В 2022 г. у 20 деревьев измеряли линейный рост главного осевого побега (ствола) текущего вегетационного периода. Завершение почечного роста и начало видимого роста побегов определяли визуально на основании морфологических признаков и регистрировали фотографированием. У восьми деревьев из этой выборки измеряли длину осевых побегов четырех боковых ветвей (терминальных побегов второго порядка), находящихся с разных сторон ствола в средней (центральной) части кроны. В 2023 г. у этих экземпляров дополнительно проводили измерения осевых побегов боковых ветвей, расположенных в верхней и нижней частях кроны, а также боковых побегов почечной коронки (ярус 0). В начале вегетационного сезона 2023 г. средний возраст измеряемых боковых ветвей составлял: верхний ярус (ярус 1) — 2 года, средний (ярус 2) — 7 лет, нижний (ярус 3) — 11 лет. Почечная коронка первой терминальной мутовки главного побега формируется в течение предыдущего вегетационного сезона и состоит из 2–3 боковых и одной центральной почек. Все измерения начинали в период, соответствующий фенофазе начала почечного роста в текущем году, по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова [54] с точностью  $\pm 1$  мм.

В 2022 г. измерения проводили с 12 мая по 27 июля с периодичностью один раз в неделю. Дополнительное измерение было проведено 16 августа. Всего было измерено 20 главных осевых побегов (стволов) и 32 осевых побега боковых ветвей (ярус 2). В 2023 г. Измерения проводились с 26 апреля по 15 июля (80 дней). В результате предварительного анализа данных 2022 г. было установлено наличие перегибов кривых скорости АРбв, которое указывает на возможность существования колебаний скорости с периодом, не совпадающим с продолжительностью интервалов между измерениями. С целью проверки данного предположения программа проведения измерений в 2023 г. была изменена, а также дополнительно проведены измерения ростовых характеристик у ветвей разных

частей кроны. Период наблюдений делился на три части: два периода роста, характеризующиеся относительно небольшими приростами (26.04–16.05 и 16.06–15.07 соответственно), в течение которых измерения проводили один раз в неделю, и период быстрого роста (16.05–16.06), когда приросты измеряли один раз в 3–4 дня. Всего в 2023 г. были измерены приросты у 19 осевых побегов ствола, а также у 17, 19, 28 и 23 осевых побегов боковых ветвей (ярусы 0–3 соответственно).

При анализе данных использовали сведения о температуре воздуха и количестве осадков в периоды наблюдений (табл. 1).

Данные обрабатывали статистическими методами в пакетах Microsoft Excel и Statsoft Statistica 8.0. На графиках приведена динамика средних величин прироста (скорости) и ускорения апикального роста со стандартными ошибками, соответствующи-

щие кривые — стандартные сглаживающие кривые пакета Excel. Величину скорости и ускорения определяли независимо для каждого измерения, после чего проводили стандартную процедуру статистической обработки данных. По оси абсцисс на графиках обозначены номера дней с начала года. Влияние погодных условий на АРст и АРбв оценивали с помощью корреляционного и дисперсионного (ANOVA) анализов по среднему значению величины температуры и количества осадков за период времени между наблюдениями.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 2022 г. начало почечного роста ветвей (фенофаза Пб2) зарегистрировано в период 131–138 дней года. Видимый рост побегов (фенофаза Пб3) начался на 138–145 день года, после завершения фазы почечного роста (рис. 1). Увеличение ско-

**Таблица 1.** Температура воздуха (средняя за неделю) и суммарное количество осадков (за неделю) в 2022 и 2023 гг. (Данные Метеостанции Екатеринбурга, <https://rp5.ru/Погода> в Екатеринбурге [55])

**Table 1.** Air temperature (weekly average) and total precipitation (weekly average) in 2022 and 2023. (Yekaterinburg Meteorological Station data, website <https://rp5.ru> [55])

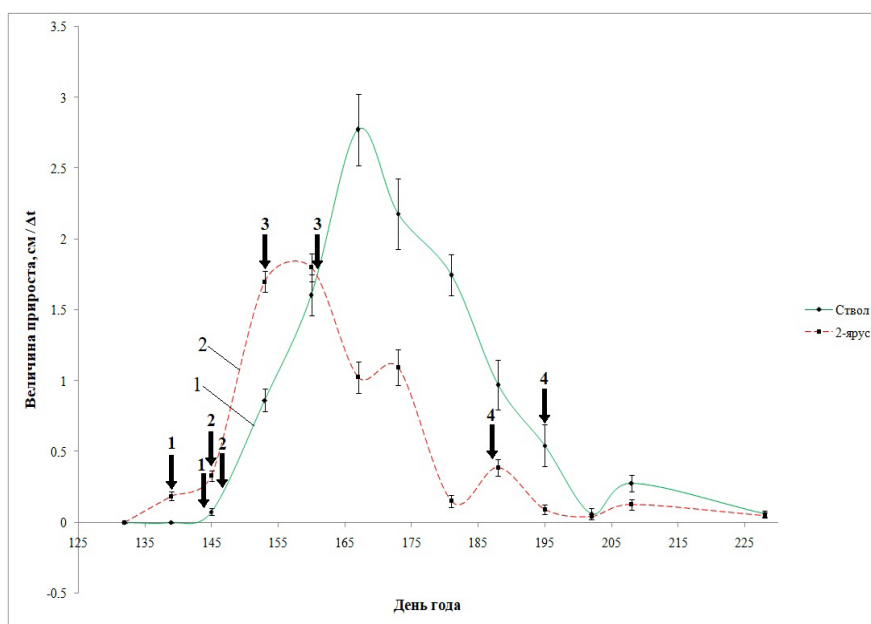
2022 г.				2023 г.			
День года Day of the year	Дата Date	Средняя температура, °C Average t, °C	Сумма осад., мм Total precipitation, mm	День года Day of the year	Дата Date	Средняя температура, °C Average t, °C	Сумма осад., мм Total precipitation, mm
123	03.05.22	9.3	1.8	123	03.05.23	12.5	1.0
128	08.05.22	9.6	17.4	130	10.05.23	12.9	0.0
132	12.05.22	11	21.9	136	16.05.23	12.0	0.0
139	19.05.22	11.9	11	139	19.05.23	14.4	0.0
145	25.05.22	8.9	31.5	143	23.05.23	18.7	0.0
153	02.06.22	14.9	8.3	146	26.05.23	22.9	0.0
160	09.06.22	14.4	16.9	150	30.05.23	24.2	0.0
167	16.06.22	16.1	23	153	02.06.23	24.6	0.0
173	22.06.22	18.2	37.6	157	06.06.23	22.2	10.5
181	30.06.22	13.6	8.4	160	09.06.23	13.0	20
188	07.07.22	15.3	5.1	164	13.06.23	13.4	3.3
195	14.07.22	24.8	2.2	167	16.06.23	19.3	0.0
202	21.07.22	22.2	2	174	23.06.23	11.2	17.6
208	27.07.22	21.5	2.4	181	30.06.23	16.8	9.3
228	16.08.22	19.5	0	188	07.07.23	24	5.0
				196	15.07.23	23.6	17.3
				203	22.07.23	17.6	45.8
				210	29.07.23	21.2	0.0
				217	05.08.23	22.1	23.1
				224	12.08.23	19.4	10.8
				228	16.08.23	21.6	0.0



рости АРбв наблюдалось в период 145–153 день, при этом скорость роста быстро возросла и достигла максимальной величины в сезоне. В период 153–160 дней эти значения скорости сохраняются. На пятой неделе измерений (160–167 день) наблюдались достоверное снижение скорости роста и последующая ее стабилизация на шестой неделе (167–173 день). В течение седьмой недели измерений (июнь, 173–181 день) произошло снижение величин приростов, за которым последовало временное (181–188 день) их увеличение. Окончательное прекращение АРбв наблюдалось в период (188–195 день). Таким образом, общая продолжительность АРбв составила семь недель.

Анализ сезонной динамики ускорений АРбв (рис. 2) показал, что на этапе 1 их величины в сравнении с почечным ростом не изменялись, а в период 145 – 153 дней возросли и достигли максимальных для сезона величин. На протяжении следующих 14 дней ускорение последовательно уменьшается и становится отрицательным в период 160 – 167 дней. Начиная с шестой недели наблюдений (167–173 день) ускорение совершает ряд колебаний (наблюдается 2 максимума). Их окончание происходит на 202 день.

Величина ускорения АРст начинает увеличиваться на 145–153 день (рис. 2). В течение недели (153–160 день) она сохраняется на до-



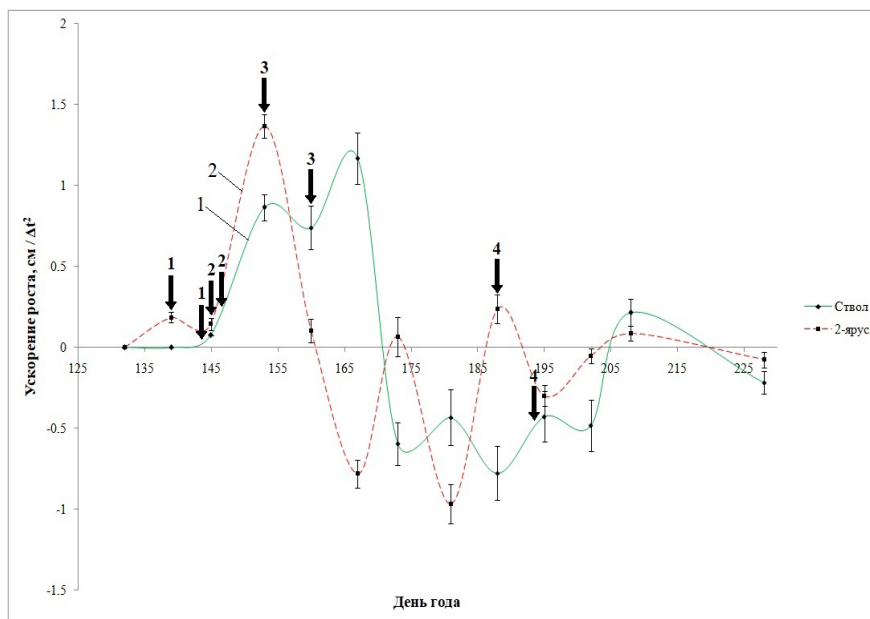
**Рис. 1.** Сезонная динамика еженедельных приростов (скорости роста) ствола (1) и боковых ветвей (2) *Abies sibirica* в 2022 г. По горизонтали – день года; по вертикали – величина прироста, см/Δt. Стрелками указаны точки начала 1–4 этапов роста, описанных в тексте.

**Fig. 1.** Seasonal dynamics of weekly measured apical growth rates of stem (1) and lateral branches (2) in 2022.

X-axis – day of year; y-axis – growth rate, cm/Δt. Arrows indicate the starting points of growth stages 1–4, described in the text.

АРст начался на одну неделю позже, чем АРбв (145–153 день). На протяжении трех недель скорость АРст увеличивалась (рис. 1). На 167 день был достигнут абсолютный максимум значений в сезоне. После этого значения скорости роста снижались вплоть до его полного прекращения на 208 день. На графике сезонной динамики скорости АРст наблюдаются два перегиба (замедления роста), первый – на второй неделе, а второй – на пятой. Общая продолжительность АРст составила 8 недель.

стигнутым уровне. С 160 по 167 день наблюдалось дополнительное увеличение, в результате которого максимум значений ускорения АРст пришелся на пятую неделю (160–167 день). В течение шестой недели (167–173 день) произошло резкое снижение величины ускорения до отрицательных значений и в течение последующего времени наблюдений она остается в отрицательной области вплоть до прекращения АРст (208 день).



**Рис. 2.** Сезонная динамика ускорения апикального роста ствола (1) и боковых ветвей (2) *Abies sibirica* в 2022 г. По горизонтали — день года; по вертикали — ускорение роста,  $\text{см}/\Delta t^2$ . Стрелками указаны точки начала 1–4 этапов роста, описанных в тексте.

**Fig. 2.** Seasonal dynamics of apical growth accelerations of stem (1) and lateral branches (2) in 2022. X-axis — day of year; y-axis — growth acceleration,  $\text{cm}/\Delta t^2$ . Arrows indicate the starting points of growth stages 1–4, described in the text.

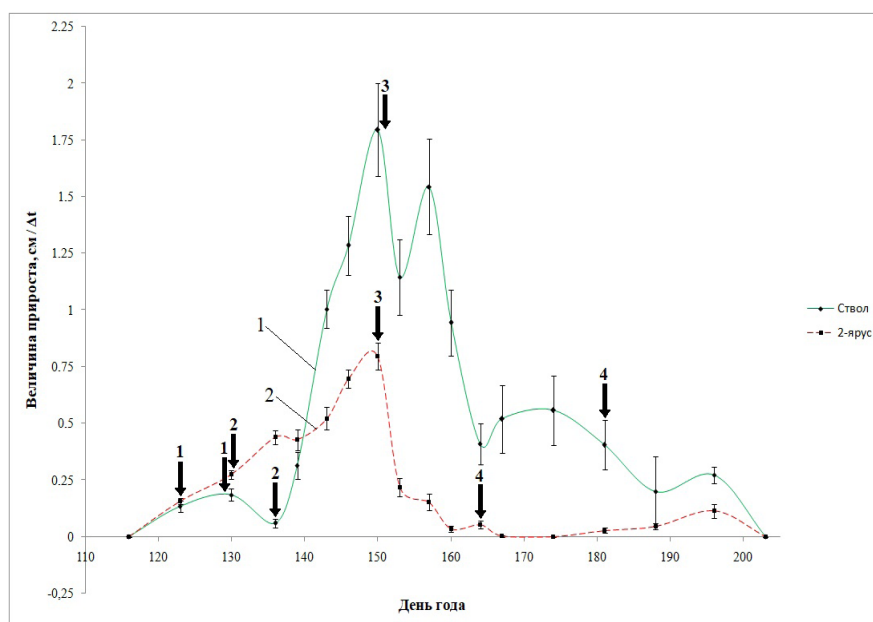
При визуальном наблюдении за состоянием почек в 2022 г. стадия набухания почек ствола не наблюдалась. По-видимому, набухание произошло в течение нескольких дней первой недели начала видимого роста. При этом АРбв начался на одну неделю раньше АРст, что указывает на более поздний выход из покоя терминальной почки ствола. АРбв начинается раньше АРст и достигает максимума в период замедления АРст на третьей неделе. В дальнейшем АРст достигает максимума в период снижения АРбв. Таким образом, в описанный период и далее изменения скорости АРст и АРбв имеют вид колебаний, совершаемых в противофазе. В 2022 г. АРст начался на 149 день, а закончился — на 198 день. АРбв начался и закончился на одну неделю раньше, чем АРст, при этом их продолжительность была одинаковой и составляла 49 дней.

В 2023 г. АРст начался на 133 день года (рис. 3). Его скорость возрастала в течение 14 дней (первый максимум на кривой сезонной динамики), после чего в течение трех дней снизилась и вновь возросла через 4 дня до величины, близкой к максимальной. В дальнейшем она уменьшилась на протяжении недели и сохраняла относительно небольшие значения в течение трех недель, а через две недели (на 195 день) АРст прекратился. Таким образом, кривая сезонной динамики скорости

АРст содержит экстремумы и перегибы, и имеет вид колебаний с продолжительностью отдельных фаз от трех дней до двух недель.

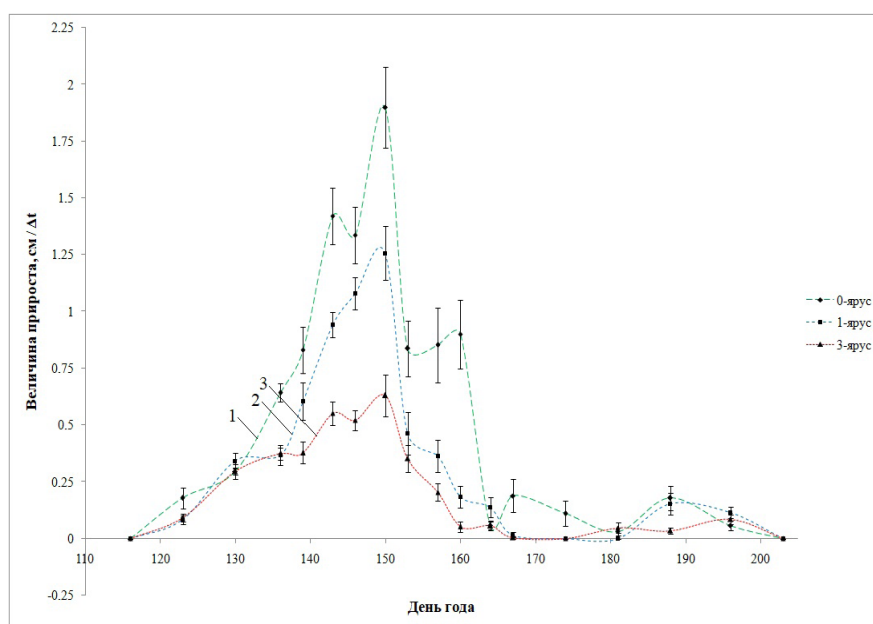
На кривой сезонной динамики ускорения АРст (рис. 5) наблюдается четыре достоверных максимума. В начальный период роста (первые два максимума на этапе 2) и в последующий, когда наблюдался третий максимум (этап 3), продолжительность фаз колебаний составляла три — семь дней. В дальнейшем она увеличилась.

В 2023 г. АРбв на всех ярусах кроны начался после завершения почечного роста на 127 день года (рис. 3, 4). Увеличение скорости АРбв началось на одну неделю раньше и происходило дольше, чем АРст. Максимумы скорости АРбв наблюдались одновременно с первым максимумом АРст на 150 день. При этом динамика скорости АРбв отдельных ярусов кроны отличалась уже в начальный период. Наибольшая скорость, превышающая или равная скорости АРст, наблюдалась на ярусе 0. В ярусах 1–3 зарегистрировано последовательное уменьшение скорости роста боковых ветвей на протяжении всего периода роста. АРбв на ярусах 1–3 прекратился на 167 день, а на ярусе 0 — позднее (одновременно с АРст). После достижения максимальных значений скорости АРбв в течение одной недели (152–160 день) снижались.



**Рис. 3.** Сезонная динамика еженедельных приростов (скорости роста) ствола (1) и боковых ветвей 2-го яруса кроны (2) *Abies sibirica* в 2023 г. По горизонтали — день года; по вертикали — величина прироста, см/Δt. Стрелками указаны точки начала 1–4 этапов роста, описанных в тексте.

**Fig.3.** Seasonal dynamics of apical growth rates of stem (1) and lateral branches (2) at the crown level 2 in 2023. X-axis — day of year; y-axis — growth rate, cm/Δt. Arrows indicate the starting points of growth stages 1–4, described in the text.



**Рис. 4.** Сезонная динамика еженедельных приростов (скорости роста) боковых ветвей 0-го (обозначено 1), 1-го (2) и 3-го (3) ярусов кроны *Abies sibirica* в 2023 г. По горизонтали — день года; по вертикали — величина прироста, см/Δt.

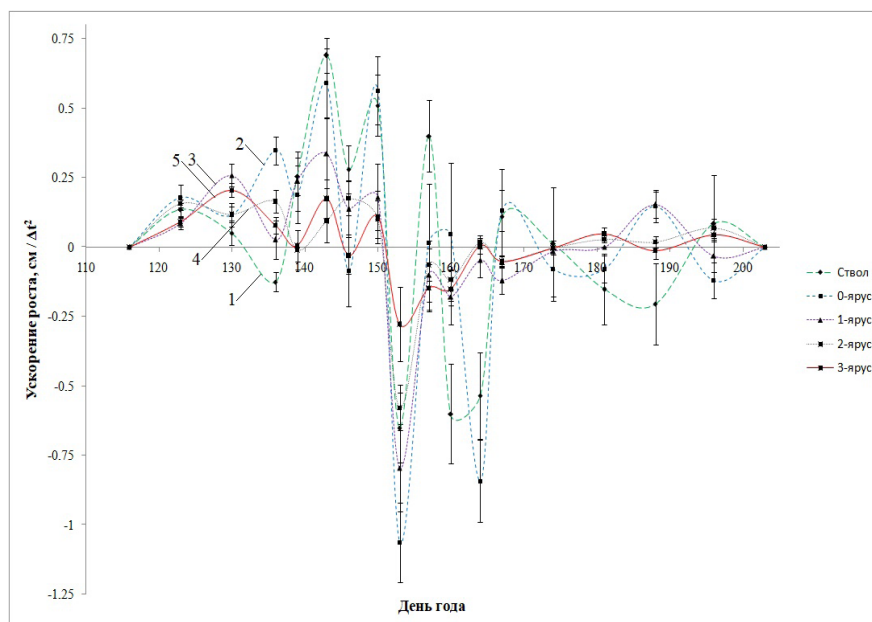
**Fig. 4.** Seasonal dynamics of apical growth rates of lateral branches at crown levels 0 (marked as 1), 1 (2) and 3 (3) in 2023. X-axis — day of year; y-axis — growth rate, cm/Δt.

На всех графиках сезонной динамики ускорения АРбв разных ярусов кроны наблюдаются колебания (рис. 5). На ярусе 0 положения четырех основных максимумов АРбв совпадают по срокам наблюдений с максимумами АРст, но в начале роста существует дополнительный максимум (на 136 день года). Экстремумы кривых ускорений в начальный период АРбв (два последовательных максимума и три минимума) на остальных ярусах кроны синхронны экстремумам ускорения АРст вплоть до 153 дня, после чего достоверных колебаний не наблюдалось до завершения роста. Таким образом, в 2023 г. АРст начался, по сравнению с 2022 г., примерно на две недели раньше (на 133 день года) и закончился на 192 день. АРбв, как и в 2022 г., начался на неделю раньше АРст (на 127 день) и закончился на 167 день. Продолжительность АРст в 2023 г. составила около 65 дней, а АРбв — 40 дней.

Сравнение результатов изучения сезонной динамики скорости и ускорения АРст и АРбв в 2022 г. и 2023 г. (АРбв только побегов яруса 2) позволяет выделить в период прохождения этих фаз четыре этапа (рис. 1, 3): 1 — предварительный рост (скорость низкая, близкая к скорости завершения почечного роста); 2 — интенсивный рост (скорость быстро увеличивается, в динамике ускорений

АРст и АРбв наблюдаются синфазные колебания); 3 — дополнительный рост (средняя скорость снижается, в динамике ускорений АРст и АРбв наблюдаются происходящие в противофазе колебания); 4 — окончание роста (скорость продолжает уменьшаться до нуля, колебания не достоверны). Описанная последовательность событий отражает основные закономерности сезонных изменений ростовой активности апикальной меристемы, совпадающие у ствола и боковых ветвей.

Между динамикой скорости роста в 2022 г. и 2023 г. существуют признаки сходства и различия. Признаки сходства: 1) в динамиках выделяются 4 этапа роста; 2) АРст начинается на одну неделю позже, чем АРбв; 3) скорость АРст на этапе 2 превышает скорость АРбв, и это соотношение сохраняется на этапе 3; 4) на этапе 2 наблюдается перегиб кривой АРст; 5) на этапе 3 наблюдаются слабо выраженные перегибы кривой АРбв. Признаки отличия динамик: 1) в 2023 г. начало и окончание роста ствола и ветвей происходят раньше, чем в 2022 г.; 2) в 2023 г. уменьшение приростов и прекращение роста боковых ветвей наступает раньше и происходит быстрее, чем соответствующие изменения роста ствола; 3) в 2023 г. на этапе 3 на кривых скорости АРбв не наблюдается перегиба, указывающего на временную стабилизацию.



**Рис. 5.** Сезонная динамика ускорения апикального роста ствола (1) и боковых ветвей 0-го (2), 1-го (3), 2-го (4) и 3-го (5) ярусов кроны *Abies sibirica* в 2023 г. По горизонтали — день года; по вертикали — ускорение роста, см/Δt².

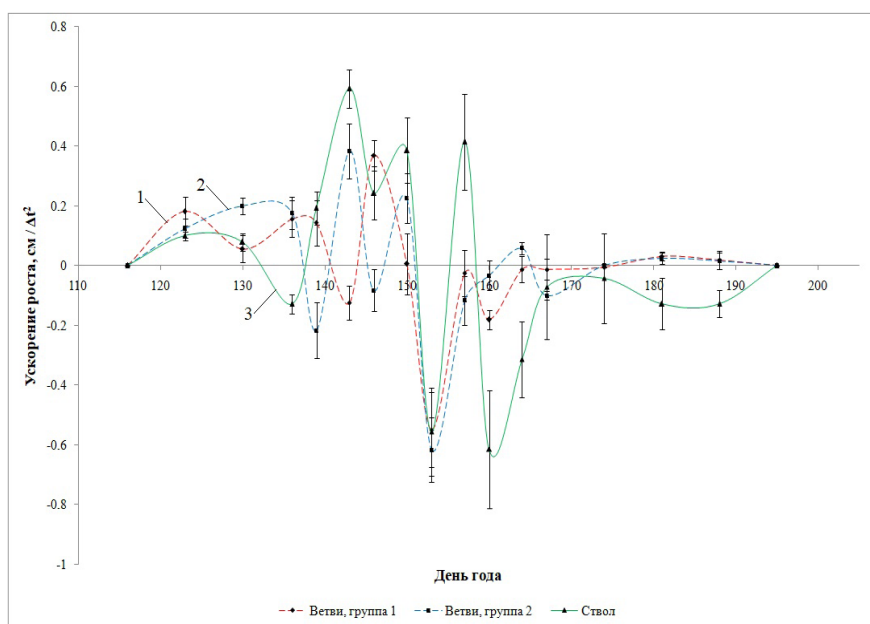
**Fig. 5.** Seasonal dynamics of stem (1) and lateral branches apical growth acceleration at different crown levels (crown levels 0–3 are marked as 2–5, respectively) in 2023. X-axis — day of year; y-axis — growth acceleration, cm/Δt².



В ходе изучения отличий сезонной динамики скорости и ускорения АРБв разных ярусов кроны был проведен кластерный анализ по методу Уорда. С его помощью было установлено, что на ярусе 2 по характеру сезонной динамики боковые ветви можно разделить на две группы. Наиболее явные отличия между группами наблюдаются в сезонной динамике ускорения роста. Из числа изученных объектов в группу 1 попали побеги с 12 ветвей, а в группу 2 — с 16. Колебания ускорения АРБв группы 2 происходили синфазно с колебаниями ускорения АРст, а у группы 1 — в противофазе (рис. 6). Так, на 2-м этапе роста наблюдается два максимума кривой АРст, между которыми в группе 1 боковых ветвей существует один максимум апикального роста, а в группе 2 наблюдаются два максимума, которые совпадают по срокам наблюдения с максимумами АРст.

данных следует, что на всех ярусах ниже яруса 0 ветви с динамикой АРБв, синфазной АРст более многочисленны, чем с противофазной. При этом более существенные отличия наблюдаются в форме кривых, описывающих сезонную динамику АРст и АРБв, по сравнению с кривыми АРБв разных ярусов кроны.

Изучение влияния погодных факторов на рост апикальной меристемы выявил следующее. Корреляционный анализ данных показал, что в 2022 г. коэффициенты корреляции скорости АРст и АРБв с температурой воздуха ниже либо недостоверны, а с суммой осадков — выше, чем в 2023 г. (табл. 2). Динамика средних за неделю значений температуры и количества осадков в 2022 г. и 2023 г. (табл. 1) в период с апреля до середины июня значительно различались. В 2022 г. рост ствола и ветвей происходил на фоне более низких, по сравнению с 2023 г., температур. Дальнейшее их повышение



**Рис. 6.** Сезонная динамика ускорения апикального роста двух групп боковых ветвей 2-го яруса кроны (1, 2) и ствола (3) *Abies sibirica* в 2023 г. По горизонтали — день года; по вертикали — ускорение роста, см/Δt².

**Fig. 6.** Seasonal dynamics of apical growth acceleration of stem (3) and two groups of lateral branches (1, 2) at the crown level 2 in 2023. X-axis — day of year; y-axis — growth acceleration, cm/Δt².

Изучение характеристик АРБв у двух групп побегов ярусов 1 и 3 дало аналогичные результаты. При этом на ярусе 0 соответствующие группы не выделяются. На ярусе 1 количество ветвей в первой группе составило 9, во второй — 11. На ярусе 2 количество ветвей в соответствующих группах было 12 и 16, а на ярусе 3—11 и 16. Из сопоставления этих

совпало по времени с периодом торможения ростовых процессов (этапы 3 и 4), а осадки при этом стабильно выпадали до середины июля. В 2023 г. повышение температур произошло раньше, чем в 2022 г., и по времени совпало с периодом интенсивного роста (этап 2), однако в этот период (май 2023 г.) осадки практически отсутствовали.

**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции между величинами скорости АРст и АРбв деревьев пихты сибирской и погодными факторами в 2022 и 2023 гг.**Table 2.** Correlation coefficients between the growth rate values of the stem and lateral branches of Siberian fir and weather factors in 2022 and 2023

Год Year	Показатель Indicator	Температура Temperature	Сумма осадков Total precipitation
2022	Приросты ствола Stem growth	-0.050	0.382**
	Приросты ветвей Lateral branches growth	-0.158*	0.314**
2023	Приросты ствола Stem growth	0.572**	0.132*
	Приросты ветвей Lateral branches growth	0.414**	-0.260**

Примечание. Уровень значимости: \* —  $p < 0.05$ , \*\* —  $p < 0.01$ .  
 Note. \* — significance level  $p < 0.05$ , \*\* — significance level  $p < 0.01$ .

Анализ влияния погодных факторов на скорость АРст и АРбв яруса 2 кроны деревьев пихты сибирской с помощью ANOVA (табл. 3) показал, что влияние фактора температуры на АРст статистически значимо как в 2022 г. ( $F = 39.4$ ;  $p < 0.01$ ), так и в 2023 г. ( $F = 35.04$ ;  $p < 0.01$ ). Влияние фактора осадков значимо в 2022 г. ( $F = 14.0$ ;  $p < 0.00001$ ) и в 2023 г. ( $F = 6.47$ ;  $p = 0.0018$ ). Величины критерия различаются по годам почти в 2 раза. При этом влияние температуры в 2022 и 2023 гг. на АРбв также значимо ( $F = 40.61$ ;  $p < 0.01$  и  $F = 14.32$ ;  $p < 0.00001$  соответственно), но величины критерия различаются по годам почти в 3 раза. Влияние осадков на АРбв в 2022 г. и 2023 г. значимо ( $F = 13.06$ ;  $p < 0.00001$  и ( $F = 8.05$ ;  $p < 0.0004$  соответственно) и величины критерия  $F$  различаются по годам почти в 2 раза. Таким образом, влияние фактора осадков выражено в целом слабее, чем фактора температуры.

Сопоставление степени влияния факторов температуры воздуха и количества осадков на скорость АРст и АРбв (табл. 4) показало, что в 2022 г. оно было больше, чем в 2023 г. При этом влияние температуры на АРст и АРбв в несколько раз больше, чем осадков.

Следует отметить, что сопоставление экстремумов и перегибов на графиках сезонной динамики скорости и ускорения АРст и АРбв на этапах 2 и 3 с изменениями средних за соответствующий период величин температуры воздуха и количества осадков в 2022 и 2023 гг. не выявило наличия прямой связи между ними.

Важным различием сезонной динамики роста ствола и ветвей является более раннее (на одну неделю) начало АРбв по сравнению с АРст. В начале видимого роста (этап 1) скорости АРбв минимальны. В 2022 г. в динамике АРст фаза почечного роста не наблюдалась, а на этапе 1 скорость АРст была незначительной. В 2023 г. почечный рост в динамике АРст зафиксирован, а на этапе 1 скорость АРст была низкой. Эти факты позволяют предположить, что этап 1 АРст и АРбв соответствует первой стадии видимого роста, характеризующейся интенсивными клеточными делениями в центральной паренхиме и относительно небольшим удлинением побега, как это было выявлено у *Picea abies* и *Pseudotsuga menziesii* [32, 56]. В этих работах указывается также на прямую связь скорости роста побега и деления клеток паренхимы, а также на зависимость этих процессов на начальных этапах роста побега от температуры среды. В 2023 г. в начале этапа 2 АРбв обгоняет по скорости АРст, а в конце этапа 2 — отстает от него. На дальнейших этапах роста АРст обгоняет АРбв, по-видимому, за счет усиления притока ресурсов в терминальный побег ствола. Кроме того, более раннее начало роста ветвей позволяет задержать начало известного явления апикального доминирования в стволе, связанного с появлением градиентов ауксинов в тканях и органах растений после активации роста [57]. Этот процесс объясняет также уменьшение скорости АРбв в кроне, наблюдаемое при удалении от вершины (рис. 3, 4)

**Таблица 3.** Результаты оценки влияния погодных факторов на скорость роста ствола и ветвей деревьев пихты сибирской в 2022 и 2023 гг.

**Table 3.** Assessment of the weather factors influence on the growth rate of stem and lateral branches of Siberian fir in 2022 and 2023

Год Year	Погодный фактор Weather factor	Эффект Effect	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
2022	Ствол/Stem				
	Температура Temperature	Влияние фактора Effect of the factor	26.7	39.40	< 0.01
		Случайная ошибка Random error	0.68		
	Осадки Precipitation	Влияние фактора Effect of the factor	13.8	14.00	< 0.00001
		Случайная ошибка Random error	0.98		
	Ветви/ Lateral branches				
	Температура Temperature	Влияние фактора Effect of the factor	14.2	40.61	< 0.01
		Случайная ошибка Random error	0.35		
	Осадки Precipitation	Влияние фактора Effect of the factor	6.23	13.06	< 0.00001
		Случайная ошибка Random error	0.48		
2023	Ствол/Stem				
	Температура Temperature	Влияние фактора Effect of the factor	14.14	35.04	< 0.01
		Случайная ошибка Random error	0.40		
	Осадки Precipitation	Влияние фактора Effect of the factor	3.82	6.47	0.0018
		Случайная ошибка Random error	0.59		
	Ветви/ Lateral branches				
	Температура Temperature	Влияние фактора Effect of the factor	1.66	14.32	< 0.00001
		Случайная ошибка Random error	0.116		
	Осадки Precipitation	Влияние фактора Effect of the factor	1.048	8.050	0.0004
		Случайная ошибка Random error	0.13		

Примечание. *MS* – средняя дисперсия межгрупповая и внутригрупповая; *F* – критерий Фишера; *p* – уровень значимости  
Note. *MS* – average intergroup and intragroup variance; *F* – Fisher criterion; *p* – significance level

Дальнейший анализ полученных результатов предполагает попытку объяснения биологических механизмов, обуславливающих обнаруженные закономерности. С точки зрения авторов пред-

ставляет интерес установление взаимосвязи процессов, определяемых морфометрическими показателями (измерения на уровне органов), с процессами на клеточном и тканевом уровне,

**Таблица 4.** Результаты оценки степени влияния факторов температуры воздуха и количества осадков на скорость апикального роста ствола и ветвей деревьев пихты сибирской в 2022 и 2023 гг.**Table 4.** Estimation of the share of air temperature and precipitation factors impact on the rate of apical growth of stem and lateral branches of Siberian fir trees in 2022 and 2023

Год Year	Доля влияния фактора, % Effect of the factor, %	
2022	Ствол/Stem	
	Температура Temperature	42.8
	Осадки Precipitation	16.5
	Ветви/ Lateral branches	
2023	Температура Temperature	35.4
	Осадки Precipitation	11.6
	Ствол/Stem	
	Температура Temperature	35.4
2023	Осадки Precipitation	4.8
	Ветви/ Lateral branches	
	Температура Temperature	16.4
	Осадки Precipitation	5.2

что позволит объяснить наблюдаемую динамику роста. Связующим звеном может служить совпадение темпоральных характеристик процессов, наблюдаемых на различных уровнях изучаемой биологической системы (клетка; ткань; орган). При анализе сезонной динамики АРст и АРбв использовали следующее предположение. В клеточном цикле участвующих в росте побега стволовых клеток паренхимы апикальной меристемы выделяются два основных процесса — деление и последующее их растяжение. Увеличение размеров побега является результатом растяжения клеток [58]. Следующее деление участвующих в росте побега клеток происходит после завершения необходимого этапа подготовки. Клеточные циклы у отдельных групп клеток не синхронны. В зависимости от положения в периферической зоне апикальной меристемы побега часть клеток после деления начинает дифференцироваться, а другая проходит фазу деления. Рост побега начинается после поступления соответствующего сигнала в организационный центр апикальной меристемы [39,59], после чего в него включаются группы клеток периферической зоны, имеющие меньшие продолжительности клеточных циклов, чем у клеток организационного центра [40, 41, 60]. Увеличение скорости наблюдаемого роста побега связано с доминированием процессов растяжения клеток апикальной меристемы, а ее замедление — с фазой деления. Повторения циклов «деление—растяжение» приводят к чередованию

этапов ускорения и замедления скорости роста, проявляющемуся в виде экстремумов или перегибов на кривой скорости апикального роста. Дифференциация отдельных групп клеток и гистогенез в апикальной меристеме являются дополнительными (модифицирующими) факторами, влияющими на ростовые характеристики. Последовательность прохождения отдельных этапов роста и количество этих фаз, по-видимому, находятся под контролем генома. При этом между скоростями роста побега и деления клеток паренхимы существует прямая связь [32, 56].

Инфраниантные колебания скоростей (квазиритмичность ускорений) определяются изменениями количества групп клеток, в которых доминируют процессы деления, относительно количества групп клеток с доминирующими процессами растяжения. Соответствующие количества групп и их вклад в интегральный рост побега зависят от длительности фазы деления клеток и скорости растяжения. Процессы деления, растяжения и дифференциации клеток регулируются локальной концентрацией фитогормонов (цитокинин, ауксин), ассимилятов, воды и других веществ, соотношения которых определяют как количество делящихся клеток, так и скорость растяжения/дифференциации. Специфические характеристики группы клеток (с точки зрения ее «вклада» в интегральный рост) — это количество делящихся в определенный интервал времени клеток и длительность фазы деления клетки. Между



ними существует взаимосвязь: длительность фазы деления — количество клеток, делящихся в фиксированный интервал времени.

Приведенное выше предположение позволяет рассматривать нелинейные участки сезонной динамики скорости апикального роста (колебания и перегибы на кривых) в качестве информации о доминирующих в отдельные периоды роста процессах. При рассмотрении сезонной динамики скорости апикального роста побега необходимо учитывать, что на интегральную динамику роста накладываются различия клеточных циклов разных групп клеток. Этап 2 видимого роста побега (интенсивный рост) связан с растяжением совокупности разделившихся ранее в ходе завершения почечного роста и этапа 1 (предварительный рост) клеток апикальной меристемы. Он наступает после достижения определенной длины светового дня и необходимых температурных условий среды. Наличие максимумов и перегибов на кривых сезонной динамики АРст и АРбв и отсутствие полных остановок роста связано с тем, что согласованное чередование фаз делений и растяжений происходит у значительной по количеству группы клеток апикальной меристемы. При этом клеточные циклы остальных клеток менее согласованы с ростом данной группы в связи с процессами дифференциации. Еще одним фактором, влияющим на форму кривых сезонной динамики АРст и АРбв, является индивидуальная изменчивость объектов. Так, у отдельных деревьев и ветвей максимумы и минимумы наблюдаются в более явной форме, чем после усреднения в ходе статистической обработки данных по выборке объектов в целом.

В соответствии с ранее высказанным предположением, количество максимумов на кривой ускорений АРст и АРбв характеризует количество определяющих рост побега в целом циклов «деление—растяжение» клеток, и их продолжительность может быть определена. В течение обеспечивающих за сезон вегетации основных приросты этапов 2 и 3 у АРст наблюдалось четыре цикла, а у АРбв — пять. С учетом длительности этих этапов средний период одного цикла составляет около 8 суток у АРст и 9 суток — у АРбв. Близость полученных оценок позволяет предположить, что в течение периода роста количество клеточных циклов стволовых клеток в апикальной меристеме ствола и боковых ветвей примерно одинаково и регулируется аналогичными эндогенными программами роста. Следует отметить, что установленные количества

циклов «деление—растяжение» и величины их продолжительности соответствуют характеристикам циклов удвоения числа клеток средней части паренхимы в процессе развития апикальной меристемы побегов *Picea abies* [32]. Как следует из приведенных в таблице 1 этой работы данных, за период 17.04—16.06 (61 день) общее число циклов удвоения клеток составило 5.637, а средняя продолжительность одного цикла — 10.82 дня.

Количество колебаний скорости АРст на этапе 2 меньше, чем скорости АРбв, что объясняется, по-видимому, запрограммированным более ранним началом АРбв. В дальнейшем отставание АРст по срокам начала от АРбв компенсируется увеличением его скорости на этапах 2 и 3. На существование механизма регуляции прохождения отдельных этапов АРст и АРбв указывает также факт наличия на этапе 2 роста происходящих в противофазе колебаний скорости роста ствола и ветвей группы 1 (рис. 6). При этом у наибольшей по численности группы 2 ветвей на всех ярусах колебания ускорений апикального роста синхронны ускорениям АРст. Установленный эффект двух групп ветвей с разной сезонной динамикой апикального роста может быть объяснен перераспределением потоков веществ между разными ветвями одного яруса кроны (а также между ветвями и стволом), которое с необходимостью возникает в условиях дефицита ростовых ресурсов, вызванного низкой освещенностью под пологом.

Основная динамическая составляющая программы развития апикальной меристемы включает: рост побега на этапе 1, на котором образуются клетки, дополнительные к уже сформированным в фазе почечного роста, а также последующий быстрый рост (этапы 2 и 3), имеющий колебательный характер. При этом колебания возникают за счет синхронности циклов "деление—растяжения" значительных по количеству групп стволовых клеток. После этого наступает прекращение роста (этап 4), на котором скорость роста (увеличения объема) функционально и морфологически разных групп клеток апикальной меристемы последовательно уменьшается до полной остановки пролиферации. Наиболее явно выраженные колебания (ритмичность) АРст и АРбв наблюдаются на этапах 2 и 3. При этом АРст имеет, по-видимому, преимущества в обеспечении ресурсами перед АРбв. На существование эндогенной (генетической и гормональной) регуляции ритмичности развития

апикальной меристемы указывают следующие факты: продолжительность этапов 2 и 3 АРст и АРбв одинакова; этап 2 динамики АРст начинается, а этап 3 заканчивается на одну неделю позже, чем соответствующие этапы АРбв; завершение роста происходит в середине лета до наступления неблагоприятных для роста условий среды; количество колебаний скорости роста АРст и АРбв на этапах 2 и 3 и их продолжительность одинаковы в разные годы. Таким образом, приведенные выше результаты анализа данных подтверждают выдвинутые рабочие гипотезы: 1 — наличие колебаний в сезонной динамике АРст и АРбв деревьев пихты сибирской, соответствующих инфрадианным ритмам роста и 2 — сезонная динамика АРст и АРбв дерева аналогична по ритмам роста, но имеет различия, связанные с анатомическими особенностями и разными функциями этих частей дерева в процессах роста и морфогенеза.

Анализ влияния метеоусловий на характеристики АРст и АРбв в течение двух лет показал следующее:

1. Погодные условия вегетационных периодов сравниваемых двух лет существенно различались. Весна и начало лета 2023 г. были более жаркими и сухими, что привело к более раннему началу вегетации и окончанию АРбв, а поздние осадки продлили продолжительность АРст. В 2022 г. сухая и жаркая погода наступила во второй половине лета и продолжалась позднее. Более высокая (в сравнении с 2023 г.) скорость АРбв в 2022 г. на этапе 3 объясняется, по-видимому, достаточным количеством влаги. В 2023 г. осадки выпали позднее, чем в 2022 г., в результате чего АРбв прекратился раньше АРст, имеющего приоритеты в обеспечении водой и другими ростовыми ресурсами.

2. Особенности погоды обусловили существенное различие результатов анализа связи погодных условий с характеристиками апикального роста в разные годы исследований. Величины коэффициентов корреляции варьируют в широком диапазоне и в отдельных случаях изменяют знак.

3. Более существенное, по сравнению с 2023 г., влияние факторов погоды в 2022 г. (табл. 4) объясняется низкими температурами и обильными осадками в период активного роста побегов в этом году.

4. Преобладание доли влияния фактора температуры на апикальный рост в течение двух лет, а также различия сроков начала и окончания АРст и АРбв

в 2022 г. и 2023 г. указывают на более значимое, по сравнению с осадками, влияние температуры среды.

Приведенные результаты анализа позволяют заключить, что рабочая гипотеза 3 — ритмичность сезонной динамики АРст и АРбв древесных растений обусловлена преимущественно эндогенными факторами и слабо зависит от изменений температуры воздуха и количества осадков, подтверждена частично. При этом температура оказывает значительное влияние на сроки начала и завершения роста и частичное — на скорость АРст и АРбв.

Установленные особенности сезонной динамики АРст и АРбв деревьев пихты сибирской, по-видимому, сформировались в процессе естественного отбора. Они возникли в результате прохождения молодыми деревьями ранних стадий роста и развития в условиях низкой освещенности под пологом леса. При этом относительно замедленный рост ствола (задержка начала АРст) и формирование развитой кроны за счет регуляции распределения ростовых ресурсов у молодых деревьев обеспечивает им конкурентные преимущества по сравнению с ускоренным вертикальным ростом других видов хвойных (например, сосны обыкновенной), обеспечивает их выживание и в конечном итоге дает возможность образовывать разновозрастной древостой.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В сезонной динамике апикального роста терминальных побегов ствола и боковых ветвей молодых (1 и 2 класса возраста) деревьев пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb., произрастающих под пологом древостоя, существуют четыре этапа роста: предварительный, интенсивный, дополнительный и завершающий. Продолжительность каждого этапа составляет 2–3 недели.

2. Изменение скорости АРст и АРбв на этапах интенсивного и дополнительного роста происходит квазиритмично. Среднее количество наблюдаемых за период вегетации колебаний на этапах интенсивного и дополнительного роста составляет 4 — у ствола и 4–5 — у ветвей. Средний период колебаний составляет 8–9 суток, что соответствует инфрадианным ритмам. Амплитуды отдельных колебаний на протяжении вегетационного периода уменьшаются.

3. Сезонная динамика АРст и АРбв разных ярусов кроны имеют, наряду с общими закономерностями, ряд отличий. Видимый рост ствола начина-

ется на одну неделю позже, чем боковых ветвей, и на этапе интенсивного роста обгоняет его по скорости. На этапах дополнительного и завершающего роста скорость АРст выше, чем АРбв, при этом АРбв прекращается раньше при неблагоприятных погодных условиях. Различия форм кривых сезонной динамики АРст и АРбв увеличиваются с возрастом ветвей (при удалении от верхнего яруса кроны) за счет уменьшения скорости АРбв.

4. Побег боковых ветвей одного яруса кроны пихты сибирской можно разделить на две группы, отличающиеся по степени совпадения фаз колебаний скорости в сезонной динамике АРбв и АРст. Колебания скорости АРбв у доминирующей по количеству группы побегов каждого яруса на этапах интенсивного и дополнительного роста синхронны с колебаниями АРст. У другой группы побегов колебания скорости АРбв происходят в противофазе с колебаниями скорости АРст. Разделение боковых ветвей на два типа по характеру динамики апикального роста происходит на второй год их формирования.

5. Количество колебаний скорости АРст и АРбв на этапах интенсивного и дополнительного роста не зависит от изменений погодных условий в течение периода роста. Температура в большей, а количество осадков — в меньшей степени влияют на начало и продолжительность этапов роста.

6. Инфраниантные ритмы АРст и АРбв имеют близкую природу, но имеют отличия, указывающие на связь процессов, обеспечивающих колебания скорости развития апикальной меристемы этих частей дерева, с их разными функциями в процессах роста и морфогенеза. Возникновение колебаний скорости АРст и АРбв объясняется, по-видимому, существованием в тканях апикальной меристемы значительных групп клеток, у которых повторяющиеся циклы «деление — растяжение» синхронны.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук на объектах Уникальной научной установки № USU\_673947 «Коллекции растений открытого и закрытого грунта Ботанического сада УрО РАН».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Luttge U., Hertel B. 2009. Diurnal and annual rhythms in trees. — *Trees*. 23(4): 683–700. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0324-1>
2. Жуковская Н. В., Быстрова Е. И., Лунькова Н. Ф., Иванов В. Б. 2020. Сравнительный анализ роста корней разных видов растений на клеточном уровне. — *Физиология растений*. 67(4): 369–377. <https://doi.org/10.31857/S0015330320040211>
3. Ваганов Е. А., Шиятов С. Г. 2005. Дендроклиматические и дендрозоологические исследования в Северной Евразии. — *Лесоведение*. 4: 18–27. EDN: HSWNEP
4. Rossi S., Rathgeber C. B. K., Deslauriers A. 2009 Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy. — *Ann. For. Sci.* 66(2): 206. <https://doi.org/10.1051/forest/2008088>
5. Moser L., Fonti P., Büntgen U., Esper J., Luterbacher J., Franzen J., Frank D. 2010. Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. — *Tree Physiol.* 30(2): 225–233. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp108>
6. Cuny H. E., Rathgeber C. B., Lebourgeois F., Fortin M., Fournier M. 2012. Life strategies in intra-annual dynamics of wood formation: example of three conifer species in a temperate forest in north-east France. — *Tree Physiol.* 32(5): 612–625. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps039>
7. Zhang Y., Jiang Y., Wen Y., Ding X., Wang B., Xu J. 2019. Comparing primary and secondary growth of co-occurring deciduous and evergreen conifers in an Alpine habitat. — *Forests*. 10(7): 574. <https://doi.org/10.3390/f10070574>
8. Cook E. R., Kairiukstis L. A. 1990. *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. Dordrecht. 394 p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0>
9. Schweingruber F. H., Aellen-Rumo K., Weber U., Wehrli U. 1990. Rhythmic growth fluctuations in forest trees of Central Europe and the Front Range in Colorado. — *Trees*. 4(2): 99–106. <https://doi.org/10.1007/BF00226072>
10. Ваганов Е. А., Смирнов В. В., Терсков И. А. 1975. О возможности определения скорости сезонного роста ствола в толщину и изменений в водном режиме дерева по фотометрической кривой. — *Экология*. 2: 45–53. EDN: NDIQYD



11. Ваганов Е. А., Шашкин А. В. 2000. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука. 232 с.
12. Михалевская О. Б. 1987. Ритмичность процессов роста и морфогенеза побегов в роде *Quercus* L. — В кн.: Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: Изд-во МГПИ. С. 33–38.
13. Михалевская О. Б. 2008. Ритмы роста на разных этапах морфогенеза побега у древесных растений. — Онтогенез. 39(2): 85–93. [http://ontogenez.org/archive/2008/2/Mihalevskaya\\_2008\\_2.pdf](http://ontogenez.org/archive/2008/2/Mihalevskaya_2008_2.pdf)
14. Herrmann S., Recht S., Boenn M., Feldhahn L., Angay O., Fleischmann F., Tarkka M. T., Grams T. E. E., Buscot F. 2015. Endogenous rhythmic growth in oak trees is regulated by internal clocks rather than resource availability. — J. Exp. Bot. 66(22): 7113–7127.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/erv408>
15. Hilton R. J., Khatamian H. 1973. Diurnal variation in elongation rates of roots of woody plants. — Can. J. Pl. Sci. 53(3): 699–700.  
<https://doi.org/10.4141/cjps73-138>
16. Ding X., Jiang Y., Xue F., Zhang Y., Wang M., Kang M., Xu H. 2021. Intra-annual growth dynamics of *Picea meyeri* needles, shoots, and stems on Luya Mountain, North-central China. — Trees. 35(2): 637–648.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-020-02065-9>
17. Vince-Prue D., Clapham D., Ekberg I., Norell L. 2001. Circadian timekeeping for the photoperiodic control of budset in *Picea abies* (Norway spruce) seedlings. — Biol. Rhythm Res. 32(4): 479–487.  
<https://doi.org/10.1076/brhm.32.4.479.1336>
18. Gyllenstrand N., Karlgren A., Clapham D., Holm K., Hall A., Gould P., Källman Th., Lagercrantz U. 2014. No time for spruce: rapid dampening of circadian rhythms in *Picea abies* (L. Karst). — Pl. Cell Physiol. 55(3): 535–550.  
<https://doi.org/10.1093/pcp/pct199>
19. Lanner R. M. 2017. Primordium initiation drives tree growth. — Ann. For. Sci. 74: 11.  
<https://doi.org/10.1007/s13595-016-0612-z>
20. Schiestl-Aalto P., Nikinmaa E., Mäkelä A. 2013. Duration of shoot elongation in Scots pine varies within the crown and between years. — Ann. Bot. 112(6): 1181–1191.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mct180>
21. Huang J. G., Deslauriers A., Rossi S. 2014. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity. — New Phytol. 203(3): 831–841.  
<https://doi.org/10.1111/nph.12859>
22. Antonucci S., Rossi S., Deslauriers A., Lombardi F., Marchetti M., Tognetti R. 2015. Synchronisms and correlations of spring phenology between apical and lateral meristems in two boreal conifers. — Tree Physiol. 35(10): 1086–1094.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpv077>
23. Begum S., Nakaba S., Yamagishi Y., Oribe Y., Funada R. 2013. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. — Physiol. Plant. 147(1): 46–54.  
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x>
24. Salminen H., Jalkanen R. 2007. Intra-annual height increment of *Pinus sylvestris* at high latitudes in Finland. — Tree Physiol. 27(9): 1347–1353.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/27.9.1347>
25. Aloni R. 2013. The role of hormones in controlling vascular differentiation. — In: Cellular aspects of wood formation. Plant Cell Monographs, 20. P. 99–139.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4_4)
26. Sundberg B., Uggla C. 1998. Origin and dynamics of indoleacetic acid under polar transport in *Pinus sylvestris*. — Physiol. Plant. 104(1): 22–29.  
<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1040104.x>
27. Little C. H. A., MacDonald J. E. 2003. Effects of exogenous gibberellin and auxin on shoot elongation and vegetative bud development in seedlings of *Pinus sylvestris* and *Picea glauca*. — Tree Physiol. 23(2): 73–83.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/23.2.73>
28. MacDonald J. E., Little C. H. 2006. Foliar application of GA3 during terminal long-shoot bud development stimulates shoot apical meristem activity in *Pinus sylvestris* seedlings. — Tree Physiol. 26(10): 1271–1276.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/26.10.1271>
29. Jackson S. D. 2009. Plant responses to photoperiod. — New Phytol. 181(3): 517–531.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x>



30. Ren P., Rossi S., Gricar J., Liang E., Cufar K. 2015. Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *Juniperus przewalskii* on the north-eastern Tibetan Plateau? — Ann. Bot. 115(4): 629–639.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu259>
31. Zhang J., Gou X., Pederson N., Zhang F., Niu H., Zhao S., Wang F. 2018. Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region. — Tree Physiol. 38(6): 840–852.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx160>
32. Скупченко В. Б. 2019. Клеточный рост основной паренхимы стебля в морфогенезе побега *Picea abies* (Pinaceae). — Раст. рес. 55(2): 195–212.  
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020092>
33. Афонин А. А., Зайцев С. А. 2016. Цикличность среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Брянского лесного массива. — Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 3: 66–76.  
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.3.66>
34. Афонин А. А. 2019а. Сезонная динамика нарастания побегов ивы корзиночной (*Salix viminalis*). — Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 4(28): 26–34.  
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-4-3>
35. Афонин А. А. 2019б. Ритмичность линейного прироста однолетних побегов ивы трехтычинковой. — Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: Естественные и технические науки. 1: 10–16. EDN: ZABIYX [http://www.nauteh-journal.ru/index.php/3/2019/№1/80bc8b4e-f1ee-4e42-93a0-20d461002813?lang=ru\\_RU](http://www.nauteh-journal.ru/index.php/3/2019/№1/80bc8b4e-f1ee-4e42-93a0-20d461002813?lang=ru_RU)
36. Афонин А. А. 2021. Эпигенетическая изменчивость структуры сезонной динамики развития побегов ивы трехтычинковой (*Salix triandra*, Salicaceae). — Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2(38): 1–14.  
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2021.38.1>
37. Шавнин С. А., Монтиле А. А., Семкина Л. А., Монтиле А. И. 2023. Сезонная динамика роста побегов у растений *Forsythia ovata* Nakai: ритмичность апикального и радиального роста. — Журнал общей биологии. 84(3): 229–240. <https://doi.org/10.31857/S0044459623020057>
38. Шавнин С. А., Монтиле А. А., Тишкина Е. А., Епанчинцева О. В. 2023. Сезонная динамика и ритмичность роста побегов растений *Salix 'Bullata'*. — Аграрный вестник Урала. 23(12): 94–110. <https://elibrary.ru/item.asp?id=56661423>
39. Shi B., Vernoux T. 2022. Hormonal control of cell identity and growth in the shoot apical meristem. — Cur. Op. Plant Biol. 65: 102111.  
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102111>
40. Torres-Martínez H. H., Hernández-Herrera P., Corkidi G., Dubrovsky J. G. 2020. From one cell to many: Morphogenetic field of lateral root founder cells in *Arabidopsis thaliana* is built by gradual recruitment. — PNAS. 117: 20943–20949.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.2006387117>
41. Torres-Martínez H. H., Napsucialy-Mendivil S., Dubrovsky J. G. 2022. Cellular and molecular bases of lateral root initiation and morphogenesis. — Cur. Op. Plant Biol. 65: 102115.  
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102115>
42. Srivastava L. M. 2002. Plant growth and development. Hormones and the environment. Oxford. 772 p.
43. Xue Z., Liu L., Zhang C. 2020. Regulation of shoot apical meristem and axillary meristem development in plants. — Int. J. Mol. Sci. 21(8): 2917.  
<https://doi.org/10.3390/ijms21082917>
44. Лутова Л. А., Ежова Т. А., Додуева И. Е., Осипова М. А. 2010. Генетика развития растений: для биологических специальностей университетов. 2-е изд. перераб. и доп. СПб.: Изд-во Н-Л. 432 с.
45. Творогова В. Е., Осипова М. А., Додуева И. Е., Лутова Л. А. 2012. Взаимодействие транскрипционных факторов и фитогормонов в регуляции активности меристем у растений. — Экологическая генетика. 10(3): 28–40.  
<https://elibrary.ru/item.asp?id=18844581>
46. Kuehny J. S., Miller W. B., Decoteau D. R. 1997. Changes in carbohydrate and nitrogen relationships during episodic growth of *Ligustrum japonicum* Thunb. — J. Am. Soc. Hort. Sci. 122(5): 634–641.  
<https://doi.org/10.21273/jashs.122.5.634>
47. McCown B. H. 2000. Special symposium: *In vitro* plant recalcitrance. Recalcitrance of woody and herbaceous perennial plants: Dealing with genetic predeterminism. — In Vitro Cell. Den. Biol. Plant. 36(3): 149–154.  
<https://doi.org/10.1007/s11627-000-0030-6>

48. Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Ann. Bot.* 99(3): 375–407.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
49. Smyth D. R., Bowman J. L., Meyerowitz E. M. 1990. Early flower development in *Arabidopsis*. — *Plant Cell*. 2(8): 755–67. PMID: 2152125; PMCID: PMC159928;  
<https://doi.org/10.1105/tpc.2.8.755>
50. Kinoshita A., Vayssières A., Richter R., Sang Q., Roggen A., van Driel A. D., Smith R. S., Coupland G. 2020. Regulation of shoot meristem shape by photoperiodic signaling and phytohormones during floral induction of *Arabidopsis*. — *eLife*. 9: e60661.  
<https://doi.org/10.7554/eLife.60661>
51. Уранов А. А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — *Биологические науки*. 2: 7–34.
52. Юркевич И. Д., Голод Д. С., Ярошевич Э. П. 1980. Фенологические исследования древесных и травянистых растений (методическое пособие). Мн.: Наука и техника. 88 с.
53. Desprez-Loustau M., Dupuis F. 1994. Variation in the phenology of shoot elongation between geographic provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) — implications for the synchrony with the phenology of the twisting rust fungus, *Melampsora pinitorqua*. — *Ann. For. Sci.* 51(6): 553–568.  
<https://doi.org/10.1051/forest:19940602>
54. Молчанов А. А., Смирнов В. В. 1967. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука. 95 с.
55. Архив погоды в Екатеринбурге. [https://rp5.ru/Погода\\_в\\_Екатеринбурге](https://rp5.ru/Погода_в_Екатеринбурге)
56. Скупченко В. Б. 2022. Морфогенез и рост вегетативного побега *Pseudotsugamenziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге. — *Раст. рес.* 58(1): 43–57. <https://elibrary.ru/item.asp?id=48050563>
57. Медведев С. С., Шарова Е. И. 2014. Биология развития растений. Том 2. Рост и морфогенез. Учебник. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. Гос. ун-та. 235 с.
58. Vernoux T., Besnard F., Godin C. 2021. What shoots can teach about theories of plant form. — *Nat. Plants*. 7(6): 716–724.  
<https://doi.org/10.1038/s41477-021-00930-0>
59. Yang W., Cortijo S., Korsbo N., Roszak P., Schiessl K., Gurzadyan A., Wightman R., Jönsson H., Meyerowitz E. 2021. Molecular mechanism of cytokinin-activated cell division in *Arabidopsis*. — *Science*. 371(6536): 1350–1355.  
<https://doi.org/10.1126/science.abe2305>
60. Ivanov V., Dubrovsky J. 1997. Estimation of the cell-cycle duration in the root apical meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth. — *Int. J. Plant Sci.* 158(6): 757–763.  
<https://doi.org/10.1086/297487>

## The Rhythmicity of Seasonal Dynamics in *Abies Sibirica* (Pinaceae) Stem and Lateral Branches Apical Growth in Yekaterinburg

© 2024. S. A. Shavnin<sup>1</sup> \*, D. Yu. Golikov<sup>1</sup>, A. A. Montile<sup>1</sup> \*\*, A. I. Montile<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the  
Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

\*e-mail: sash@botgard.uran.ru

\*\*e-mail: org17@mail.ru

**Abstract** — Seasonal changes in the quantitative characteristics of the apical growth of the stem and lateral branches of different levels of the crown were studied in young Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) trees growing under the forest canopy in Yekaterinburg (Middle Urals, Russia). The analysis of the obtained data included the describing of seasonal growth dynamics, identifying the rhythm signs and determining the degree of air temperature and precipitation influence on the rate of growth processes. In the growth dynamics there were found four stages lasting 2–3 weeks each. There also has been established, that the change in growth rates at the intensive and additional stages occurs quasi-rhythmically. The average numbers of observed oscillations is 4 — at the stem and 4–5 — at the branches and is not dependent on the changes in weather conditions. The oscillation's period is 8–9 days. It allows refer them to infradian rhythms. The growth of the stem begins one week later than the lateral branches. At the stage of intensive growth stems growth rate overtakes branches. Shoots of branches at one level of the crown are divided into two groups, differing in the degree of oscillation phase coincidence. In these groups fluctuations in growth rates occur in opposite phases. In a quantitatively larger group of branches the apical growth rhythms are synchronous with the rhythms of tree stems. The temperature influence on the

onset and the duration of growth stages is stronger than of the precipitation amount. The growth rhythms of the stem and branches have significant similarities. Their nature is associated with the work of endogenous (genetic and hormonal) system of the apical meristem development regulation. The dynamic component of seasonal growth rate changes includes the stage of preliminary shoot growth, on which cells are formed in addition to those already formed during the bud growth phase. Further stages of intensive and additional growth begin. They have an oscillatory character. Apical growth rate oscillations arise due to the synchronicity of the “division-extension” cycles of large groups of cells in the meristem parenchyma. At the stage of shoot growth cessation the number of capable to division cells decreases until proliferation completely stops.

**Keywords:** *Abies sibirica*, morphogenesis, apical growth of stem and branches, seasonal dynamics, infradian rhythms, growth rates, the influence of temperature and precipitation

#### ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the objects of the Unique scientific installation No. USU\_673947 “Collections of open and protected ground plants of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.”

#### REFERENCES

1. Luttge U., Hertel B. 2009. Diurnal and annual rhythms in trees. — *Trees*. 23(4): 683–700.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-009-0324-1>
2. Zhukovskaya N. V., Bystrova E. I., Lunkova N. F., Ivanov V. B. 2020. Root growth at the cellular level in plants of different species: comparative analysis. — *Rus. J. Plant Phys.* 67(4): 618–625.  
<https://doi.org/10.1134/S1021443720040214>
3. Vaganov E. A., Shiyatov S. G. 2005. Dendroclimatic and dendroecological studies in Northern Eurasia. — *Rus. J. Forest Sci.* (Lesovedenie). 4: 18–27. (In Russian)
4. Rossi S., Rathgeber C. B. K., Deslauriers A. 2009 Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy. — *Ann. For. Sci.* 66(2): 206.  
<https://doi.org/10.1051/forest/2008088>
5. Moser L., Fonti P., Büntgen U., Esper J., Luterbacher J., Franzen J., Frank D. 2010. Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. — *Tree Physiol.* 30(2): 225–233.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpp108>
6. Cuny H. E., Rathgeber C. B., Lebourgeois F., Fortin M., Fournier M. 2012. Life strategies in intra-annual dynamics of wood formation: example of three conifer species in a temperate forest in north-east France. — *Tree Physiol.* 32(5): 612–625.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tps039>
7. Zhang Y., Jiang Y., Wen Y., Ding X., Wang B., Xu J. 2019. Comparing primary and secondary growth of co-occurring deciduous and evergreen conifers in an Alpine habitat. — *Forests*. 10(7): 574.  
<https://doi.org/10.3390/f10070574>
8. Cook E. R., Kairiukstis L. A. 1990. *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. Dordrecht. 394 p.  
<http://dx.doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0>
9. Schweingruber F. H., Aellen-Rumo K., Weber U., Wehrli U. 1990. Rhythmic growth fluctuations in forest trees of Central Europe and the Front Range in Colorado. — *Trees*. 4(2): 99–106.  
<https://doi.org/10.1007/BF00226072>
10. Vaganov E. A., Smirnov V. V., Terskov I. A. 1975. [On the possibility of determining the rate of seasonal increment in trunk thickness and variations in water regime of trees from photometric curves]. — *Ekologiya*. 2: 45–53. (In Russian)
11. Vaganov E. A., Shashkin A. V. 2000. [Growth and structure of the conifers' tree rings]. Novosibirsk. 232 p. (In Russian)
12. Mikhalevskaya O. B. 1987. [Rhythmicity of growth processes and morphogenesis of shoots in the genus *Quercus* L.]. — In: [Morphogenesis and rhythm of development of higher plants]. Moscow. P. 33–38.
13. Mikhalevskaya O. B. 2008. Growth rhythms at different stages of shoot morphogenesis in woody plants. — *Rus. J. Dev. Biol.* 39(2): 65–72.  
<https://doi.org/10.1134/S106236040802001X>

14. Herrmann S., Recht S., Boenn M., Feldhahn L., Angay O., Fleischmann F., Tarkka M. T., Grams T. E. E., Buscot F. 2015. Endogenous rhythmic growth in oak trees is regulated by internal clocks rather than resource availability. — J. Exp. Bot. 66(22): 7113–7127.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/erv408>
15. Hilton R. J., Khatamian H. 1973. Diurnal variation in elongation rates of roots of woody plants. — Can. J. Pl. Sci. 53(3): 699–700.  
<https://doi.org/10.4141/cjps73-138>
16. Ding X., Jiang Y., Xue F., Zhang Y., Wang M., Kang M., Xu H. 2021. Intra-annual growth dynamics of *Picea meyeri* needles, shoots, and stems on Luya Mountain, North-central China. — Trees. 35(2): 637–648.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-020-02065-9>
17. Vince-Prue D., Clapham D., Ekberg I., Norell L. 2001. Circadian timekeeping for the photoperiodic control of budset in *Picea abies* (Norway spruce) seedlings. — Biol. Rhythm Res. 32(4): 479–487.  
<https://doi.org/10.1076/brhm.32.4.479.1336>
18. Gyllenstrand N., Karlgren A., Clapham D., Holm K., Hall A., Gould P., Källman Th., Lagercrantz U. 2014. No time for spruce: rapid dampening of circadian rhythms in *Picea abies* (L. Karst.). — Pl. Cell Physiol. 55(3): 535–550.  
<https://doi.org/10.1093/pcp/pct199>
19. Lanner R. M. 2017. Primordium initiation drives tree growth. — Ann. For. Sci. 74: 11.  
<https://doi.org/10.1007/s13595-016-0612-z>
20. Schiestl-Aalto P., Nikinmaa E., Mäkelä A. 2013. Duration of shoot elongation in Scots pine varies within the crown and between years. — Ann. Bot. 112(6): 1181–1191.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mct180>
21. Huang J. G., Deslauriers A., Rossi S. 2014. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity. — New Phytol. 203(3): 831–841.  
<https://doi.org/10.1111/nph.12859>
22. Antonucci S., Rossi S., Deslauriers A., Lombardi F., Marchetti M., Tognetti R. 2015. Synchronisms and correlations of spring phenology between apical and lateral meristems in two boreal conifers. — Tree Physiol. 35(10): 1086–1094.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpv077>
23. Begum S., Nakaba S., Yamagishi Y., Oribe Y., Funada R. 2013. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. — Physiol. Plant. 147(1): 46–54.  
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x>
24. Salminen H., Jalkanen R. 2007. Intra-annual height increment of *Pinus sylvestris* at high latitudes in Finland. — Tree Physiol. 27(9): 1347–1353.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/27.9.1347>
25. Aloni R. 2013. The role of hormones in controlling vascular differentiation. — In: Cellular aspects of wood formation. Plant Cell Monographs, 20. P. 99–139.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4_4)
26. Sundberg B., Uggla C. 1998. Origin and dynamics of indoleacetic acid under polar transport in *Pinus sylvestris*. — Physiol. Plant. 104(1): 22–29.  
<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1040104.x>
27. Little C. H. A., MacDonald J. E. 2003. Effects of exogenous gibberellin and auxin on shoot elongation and vegetative bud development in seedlings of *Pinus sylvestris* and *Picea glauca*. — Tree Physiol. 23(2): 73–83.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/23.2.73>
28. MacDonald J. E., Little C. H. 2006. Foliar application of GA3 during terminal long-shoot bud development stimulates shoot apical meristem activity in *Pinus sylvestris* seedlings. — Tree Physiol. 26(10): 1271–1276.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/26.10.1271>
29. Jackson S. D. 2009. Plant responses to photoperiod. — New Phytol. 181(3): 517–531.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x>
30. Ren P., Rossi S., Gricar J., Liang E., Cufar K. 2015. Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *Juniperus przewalskii* on the north-eastern Tibetan Plateau? — Ann. Bot. 115(4): 629–639.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu259>
31. Zhang J., Gou X., Pederson N., Zhang F., Niu H., Zhao S., Wang F. 2018. Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region. — Tree Physiol. 38(6): 840–852.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx160>



32. Skupchenko V. B. 2019. Cell growth and proliferation in ground tissue of developing terminal shoot in *Picea abies* (Pinaceae). — Rastitelnye Resursy. 55(2): 195–212.  
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020092>. (In Russian)
33. Afonin A. A., Zaytsev S. A. 2016. Cyclicity of the average daily radial growth of bearing shoots of European willow (*Salix alba* L.) in the Bryansk forestland. — Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 3: 66–76.  
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.3.66> (In Russian)
34. Afonin A. A. 2019a. Seasonal dynamics of basket willow shoots growth (*Salix viminalis*). — University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences. 4(28): 26–34.  
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-4-3> (In Russian)
35. Afonin A. A. 2019b. Rhythm of linear growth of annual shoots of almond willow. — Modern Science: actual problems of theory and practice. Natural and Technical Sciences. 1: 10–16. [http://www.nauteh-journal.ru/index.php/3/2019/№1/80bc8b4e-f1ee-4e42-93a0-20d461002813?lang=en\\_EN](http://www.nauteh-journal.ru/index.php/3/2019/№1/80bc8b4e-f1ee-4e42-93a0-20d461002813?lang=en_EN) (In Russian)
36. Afonin A. A. 2021. [Epigenetic variability in the structure of seasonal dynamics of shoot development of almond willow (*Salix triandra*, Salicaceae)]. — Vestnik of Orenburg State University. 2(38): 1–14.  
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2021.38.1> (In Russian)
37. Shavnin S. A., Montile A. A., Semkina L. A., Montile A. I. 2024. Seasonal dynamics of shoot growth in *Forsythia ovata* Nakai plants: rhythmicity of apical and radial growth. — Biology Bulletin Reviews. 14(1): 85–95.  
<https://doi.org/10.1134/S2079086424010092>
38. Shavnin S. A., Montile A. A., Tishkina E. A., Epanchinceva O. V. 2023. Seasonal dynamics and growth rhythm of shoots of *Salix 'Bullata'* plants. — Agrarian Bulletin of the Urals. 23(12): 94–110. <https://elibrary.ru/item.asp?id=56661423> (In Russian)
39. Shi B., Vernoux T. 2022. Hormonal control of cell identity and growth in the shoot apical meristem. — Cur. Op. Plant Biol. 65: 102111.  
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102111>
40. Torres-Martínez H. H., Hernández-Herrera P., Corkidi G., Dubrovsky J. G. 2020. From one cell to many: Morphogenetic field of lateral root founder cells in *Arabidopsis thaliana* is built by gradual recruitment. — PNAS. 117: 20943–20949.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.2006387117>
41. Torres-Martínez H. H., Napsucialy-Mendivil S., Dubrovsky J. G. 2022. Cellular and molecular bases of lateral root initiation and morphogenesis. — Cur. Op. Plant Biol. 65: 102115.  
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102115>
42. Srivastava L. M. 2002. Plant growth and development. Hormones and the environment. Oxford. 772 p.
43. Xue Z., Liu L., Zhang C. 2020. Regulation of shoot apical meristem and axillary meristem development in plants. — Int. J. Mol. Sci. 21(8): 2917.  
<https://doi.org/10.3390/ijms21082917>
44. Lutova L. A., Ezhova T. A., Dodueva I. E., Osipova M. A. 2010. [Genetics of plant development: for biological specialities]. St. Petersburg. 432 p. (In Russian)
45. Tvorogova V. E., Osipova M. A., Dodueva I. E., Lutova L. A. 2013. Interaction between transcription factors and phytohormones in the regulation of plant meristem activity. — Rus. J. Genet. Appl. Res. 3(5): 325–337.  
<https://doi.org/10.1134/S2079059713050110>
46. Kuehny J. S., Miller W. B., Decoteau D. R. 1997. Changes in carbohydrate and nitrogen relationships during episodic growth of *Ligustrum japonicum* Thunb. — J. Am. Soc. Hort. Sci. 122(5): 634–641.  
<https://doi.org/10.21273/jashs.122.5.634>
47. McCown B. H. 2000. Special symposium: *In vitro* plant recalcitrance. Recalcitrance of woody and herbaceous perennial plants: Dealing with genetic predeterminism. — *In Vitro Cell. Den. Biol. Plant.* 36(3): 149–154.  
<https://doi.org/10.1007/s11627-000-0030-6>
48. Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — Ann. Bot. 99(3): 375–407.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
49. Smyth D. R., Bowman J. L., Meyerowitz E. M. 1990. Early flower development in *Arabidopsis*. — Plant Cell. 2(8): 755–67. PMID: 2152125; PMCID: PMC159928;  
<https://doi.org/10.1105/tpc.2.8.755>

50. Kinoshita A., Vayssières A., Richter R., Sang Q., Roggen A., van Driel A. D., Smith R. S., Coupland G. 2020. Regulation of shoot meristem shape by photoperiodic signaling and phytohormones during floral induction of *Arabidopsis*. — eLife. 9: e60661. <https://doi.org/10.7554/eLife.60661>
51. Uranov A. A. 1975. Age spectrum of cenopopulations as a function of time and energy wave processes. — Nauchnye Doklady Vysshey Shkoly. Biologicheskie Nauki. 2: 7–34. (In Russian)
52. Yurkevich I. D., Golod D. S., Yaroshevich E. P. 1980. [Phenological studies of woody and herbaceous plants (methodological manual)]. Minsk. 88 p. (In Russian)
53. Desprez-Loustau M., Dupuis F. 1994. Variation in the phenology of shoot elongation between geographic provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) — implications for the synchrony with the phenology of the twisting rust fungus, *Melampsora pinitorqua*. — Ann. For. Sci. 51(6): 553–568. <https://doi.org/10.1051/forest:19940602>
54. Molchanov A. A., Smirnov V. V. 1967. [Methodology for studying of the woody plants growth]. Moscow. 95 p. (In Russian)
55. Weather archive in Yekaterinburg. [https://rp5.ru/Погода\\_в\\_Екатеринбурге](https://rp5.ru/Погода_в_Екатеринбурге)
56. Skupchenko V. B. 2022. Morphogenesis and growth of vegetative shoots of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), introduced to St. Petersburg. — Rastitelnye Resursy. 58(1): 43–57. <https://elibrary.ru/item.asp?id=48050563> (In Russian)
57. Medvedev S. S., Sharova E. I. 2014. [Biology of plant development. Volume 2. Growth and morphogenesis. Textbook]. Nizhnevartovsk. 235 p. (In Russian)
58. Vernoux T., Besnard F., Godin C. 2021. What shoots can teach about theories of plant form. — Nat. Plants. 7(6): 716–724. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00930-0>
59. Yang W., Cortijo S., Korsbo N., Roszak P., Schiessl K., Gurzadyan A., Wightman R., Jönsson H., Meyerowitz E. 2021. Molecular mechanism of cytokinin-activated cell division in *Arabidopsis*. — Science. 371(6536): 1350–1355. <https://doi.org/10.1126/science.abe2305>
60. Ivanov V., Dubrovsky J. 1997. Estimation of the cell-cycle duration in the root apical meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth. — Int. J. Plant Sci. 158(6): 757–763. <https://doi.org/10.1086/297487>