

УДК 581:41:58.03

ИЗМЕНЕНИЯ АРХИТЕКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВЬЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ ПРИ НАРУШЕНИИ ГОМЕОСТАЗА

© 2020 г. Е.В. Бажина

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН», 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: genetics@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 27.11.2019 г.

После доработки 08.04.2020 г.

Принята к публикации 17.04.2020 г.

Крона пихты сибирской (*Abies sibirica*) характеризуется специфической организацией: узкопирамидальная форма, апикальная доминантность, ярусность по типам сексуализации, мутовчатое ветвление. На всех уровнях организации кроны: в архитектуре (диагеотропизм ветвей), морфоструктуре (дорзовентральность тканей и органов побегов, локализация репродуктивных органов в кроне дерева и на побеге), физиологических процессах, четко проявляется гравитационный вектор. Показано, что в гравиперцепции определяющим является внутреннее состояние организма. При ослаблении деревьев утрачивается диагеотропизм ветвей, что может служить универсальным биомаркером нарушения гомеостаза пихты сибирской.

Ключевые слова: пихта сибирская, архитектура кроны, гравитационный вектор, усыхание, диагеотропизм ветвей, корреляции морфологических признаков.

DOI: 10.31857/S0006302920040171

Габитус растения формируется в результате реализации его морфогенетической программы в конкретных условиях среды [1]. В силу прикрепленного образа жизни, растения оказываются крайне чувствительны к действию гравитации, как наиболее поляризованному фактору, определяющему физиологию и развитие [2, 3]. Приспособления к гравитационному вектору у них происходили в направлении развития укрепления опорной конструкции для лучшего сопротивления и наиболее выгодного положения [4]. У лесных древесных видов выработались компенсаторные поддерживающие структуры, обеспечивающие вертикальное направление главной оси (отрицательный геотропизм) и полярность признаков – асимметричность роста тканей древесины веток и листового аппарата [5, 6]. Опыты с геоиндукцией, в том числе и у представителей сем. *Pinaceae* показали различия интенсивности реакции не только у разных видов, но и у особей одного вида что позволило предположить, определяющую роль внутреннего состояния организма в реакции на геотропическое раздражение [7, 8].

Пихта сибирская характеризуется специфической организацией кроны – узкопирамидальной формой, мутовчатым ветвлением, ярусностью по типам сексуализации, выраженной апикальной

доминантностью (преимущественное развитие верхушечного побега) [9, 10]. Полярные морфологические признаки, характеризующие чувствительность данного вида к гравитации – дорзовентральная асимметрия тканей и хвои, проявляющаяся в различиях морфологических и анатомических признаков на верхней (вентральной) и нижней (дорзальной, обращенной к земле) сторонах побегов, диагеотропизм ветвей (угол отхождения от оси ствола составляет 90°), сохраняются на протяжении всей жизни дерева [7, 9].

В последние десятилетия в горных экосистемах Южной Сибири (Хамар-Дабан, Кузнецкий Алатау, Западный Саян) наблюдается нарушение гомеостаза и усыхание деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), не связанное с процессами их естественного старения [10–14]. В различных условиях произрастания в насаждениях может усыхать от 10 до 90% деревьев, причины данного феномена в настоящее время не установлены. Усыхание деревьев пихты сибирской проходит по специфическому, характерному для данного вида «подверхушечному» типу: усыхают хвоя и ветви под вершиной дерева, где локализуется мужской генеративный ярус, вершина (женский генеративный ярус), как и нижняя часть кроны (вегетативный ярус) функционируют в течение десятков лет после начала усыхания [10]. У усыхающих де-

Таблица 1. Характеристика исследованных древостоев пихты сибирской

Место произрастания	Высота над уровнем моря, м	Группы типов леса	Категория жизненного состояния (индекс)
низкогорные	450–520	разнотравные	здоровые (90.5–95.3)
среднегорные	640–830	разно- и крупнотравные	усыхающие (36.4–85.3)
высокогорные	1000–2000	крупнотравные и зеленомошные	здоровые и усыхающие (64.1–98.2)

ревьев наблюдаются нарушения процессов развития и снижение продуктивности побегов в усохшей части кроны и ниже по стволу, изменение габитуса – форма кроны из узкопирамидальной, характерной для данного вида, становится плакучей. Аналогичные реакции наблюдались в условиях стресса и у других видов хвойных [7].

Цель настоящих исследований – анализ архитектуры кроны пихты сибирской и характера изменений диагеотропизма побегов при нарушении гомеостаза деревьев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в течение ряда лет (1991–2018 гг.) в лесных биоценозах гор Южной Сибири (хр. Хамар-Дабан, Западный и Восточный Саян, Кузнецкий Алатау, северо-восточный Алтай) различного жизненного состояния [10, 12–15]. Район исследований расположен на стыке геоструктур и тектонических элементов Алтае-Саянской орогенетической зоны и Сибирской платформы, рельеф в основном горный, с абсолютными высотами от 200 до 2000 м над уровнем моря [16]. Климат меняется с запада на восток от континентального до резко континентального, максимум осадков (до 2000 мм) выпадает на наветренных склонах, в подветренных частях гор и котловинах – лишь около 200 мм. Почвенный покров территории исследований достаточно мозаичен вследствие разного возраста и состава подстилающих геологических пород, а также неоднородности характера рельефа. В горно-таежной высотной зоне западных областей Южной Сибири формируются главным образом горно-подзолистые и дерново-подзолистые почвы; на востоке, где широко распространена вечная мерзлота, преобладают различные варианты кислых мерзлотно-таежных и длительно сезонно-мерзлотных горно-таежных слабоподзоленных почв, а в высокогорном поясе – перегнойно-подзолистые почвы. Пробные площади были заложены на склонах различных экспозиций в низкогорных (долины рек и ручьев, 270–480 м над уровнем моря), среднегорных (550–830 м над уровнем моря) и высокогорных (1100–2000 м над уровнем моря) частях горных хребтов (табл. 1).

Исследования проводились на разновозрастных (60–280 лет) модельных деревьях различных категорий состояния [17]. У деревьев измеряли следующие морфологические признаки: высоту, возраст, диаметр на высоте груди, проекцию кроны, протяженность кроны, угол отхождения от ствола скелетных ветвей, расстояние между мутовками, число и длину веток в мутовке, число и длину межмутовочных ветвей, локализацию и протяженность генеративных ярусов и усохшей части по оси ствола. Статистическую обработку материала проводили в программах Statistica 10 и Excel 2013, оценку полученных моделей проводили по ошибкам показателей, графикам остатков и коэффициентам детерминации и аппроксимации.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования показали, что во всех горных системах, независимо от высоты произрастания, у деревьев четко проявляются такие специфические видовые признаки, как узкопирамидальная форма кроны, апикальная доминантность и ярусность кроны по типам сексуализации. Женские генеративные органы расположены на верхней стороне побегов верхней части кроны и занимают от 0.4 до 2.3 м (у единичных деревьев, с учетом следов от шишек – до 6.2 м), что составляет не более 6.9–17.9% от общей протяженности кроны. Ниже по стволу расположен мужской генеративный ярус (микростробилы локализуются на нижней стороне побегов), протяженность которого может составлять значительную часть, от 0.2 до 11.0 м (23.6–48.5%) от общей протяженности кроны. Переходный ярус, где на верхней стороне побега развиваются женские, а на нижней – мужские генеративные органы, у деревьев пихты, как правило, отсутствует или ничтожно мал – не более одной-двух мутовок (0.2–0.5 м). Вегетативный ярус занимает нижнюю часть кроны (4.3–22.8 м) и составляет у разных деревьев 44.5–80.8% ее общей протяженности. Полярность в расположении репродуктивных органов в кроне (продольный градиент) и на побеге свидетельствует о резком градиенте фитогормонов в пределах кроны дерева. Протяженность мужского ге-

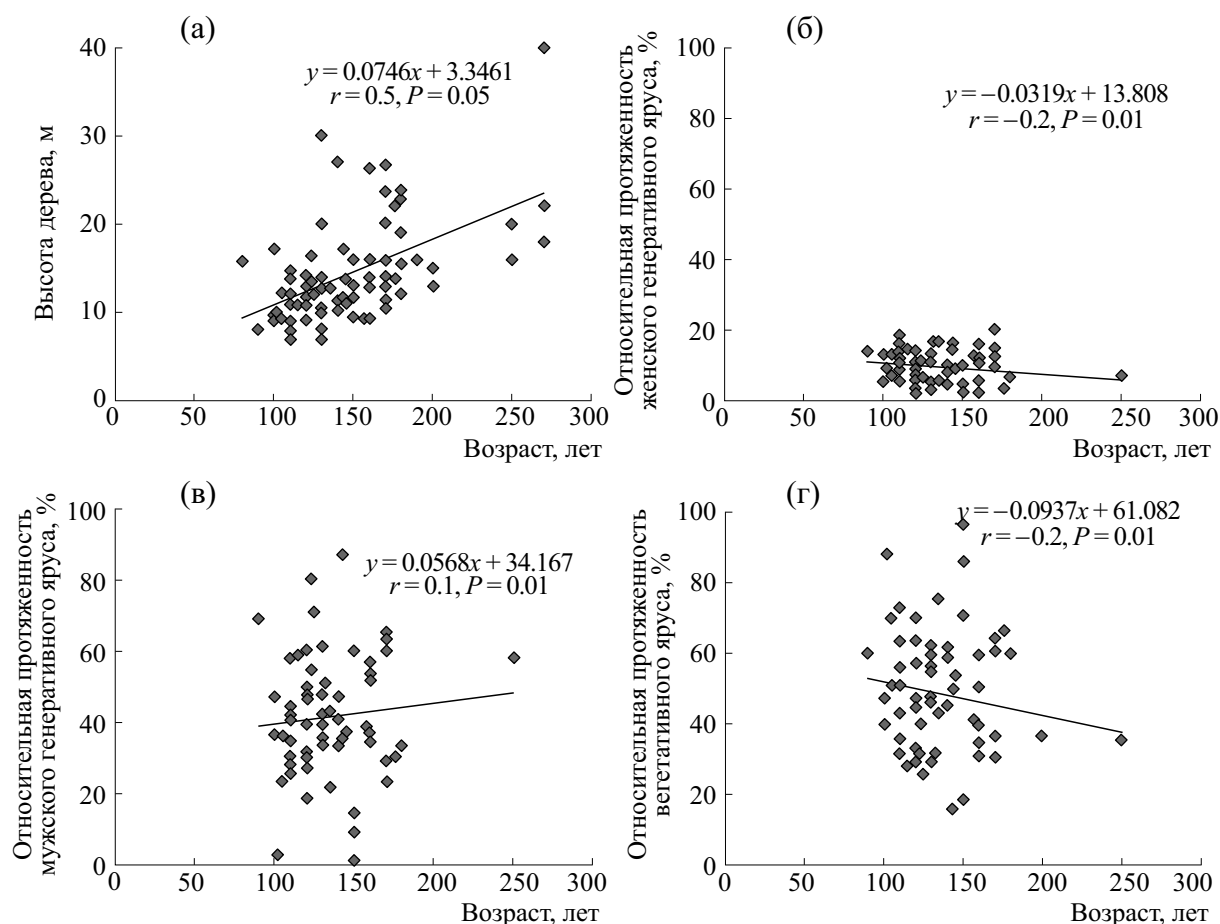


Рис. 1. Регрессия морфологических показателей крон деревьев пихты сибирской в зависимости от возраста деревьев: (а) – высота дерева, м; (б) – относительная протяженность женского генеративного яруса, %; (в) – относительная протяженность мужского генеративного яруса, %; (г) – относительная протяженность вегетативного яруса, %. *P* – уровень значимости, *r* – коэффициент корреляции.

неративного яруса по оси ствола увеличивается с возрастом деревьев, женского генеративного и вегетативного ярусов, напротив, уменьшается (рис. 1б–г). Однако зависимости относительной протяженности ярусов от возраста деревьев слабые (коэффициент корреляции $r = 0.1–0.2$). Оценка качества моделей показала, что они практически идеально описывают ряды данных (коэффициент достоверности аппроксимации $R^2 = 1$). Очевидно, низкие значения коэффициента корреляции обусловлены значительным размахом варьирования морфологических признаков вследствие генетических особенностей отдельных деревьев, вариациями локальных лесорастительных условий и широкой нормой реакции на изменение действующих факторов (амплитуды температуры, количество осадков, мозаичность почвенных условий и пр.).

Морфологические показатели крон модельных деревьев (возраст, высота, диаметр, общая протяженность кроны и отдельных половых яру-

сов) имеют разнонаправленные и, как правило, слабые корреляции, что свидетельствует о значительном влиянии на них случайных факторов (табл. 2). Очевидно, этот факт, как и варьирование протяженности генеративных ярусов у разных деревьев, объясняется их генотипическими и физиологическими различиями. Заметные функциональные положительные связи выявлены только для возраста и высоты деревьев (рис. 1а), а также высоты, диаметра и протяженности кроны. Отрицательные корреляции между возрастом и относительной протяженностью вегетативного и женского генеративного ярусов вполне закономерны, так как по мере старения у деревьев наблюдается сдвиг сексуализации (увеличивается протяженность мужского генеративного яруса) [10]. С увеличением возраста дерева снижается также ежегодный линейный прирост и число междоузлов ветвей ($r = -(0.1–0.4)$, $P = 0.05$).

Угол отхождения ветвей от ствола в верхней части кроны, как правило, острый (варьирует от 43 до 90° у разных деревьев), в средней и нижней

Таблица 2. Корреляции морфологических показателей кроны деревьев пихты сибирской

Показатель	Высота, м	Диаметр на 1.3 м, см	Протяженность кроны, м	Относительная протяженность ярусов, %			
				женского	мужского	обоеполого	вегетативного
Возраст, лет	0.4	0.2	0.4	-0.2	0.1	0.2	-0.2
Высота, м	1	0.6	0.9	-0.04	0.2	0.3	0.04
Диаметр, см		1	0.5	0.1	0.1	0.2	-0.01
Протяженность кроны, м			1	0.1	0.1	0.3	0.1
Относительная протяженность ярусов, %	женского			1	0.1	0.4	-0.3
	мужского				1	0.2	-0.9
	обоеполого яруса					1	0.03

Примечание. Жирным шрифтом выделены коэффициенты, достоверные при $p < 0.05$.

частях крон — не превышает 90° , и лишь у отдельных ветвей нижних мутовок увеличивается до 95° , диагеотропизм у здоровых деревьев пихты сохраняется на протяжении всей жизни во всех условиях произрастания. Такое постоянство признака свидетельствует о его крайней стабильности и независимости от внешних условий. Очевидно, диагеотропизм ветвей является у пихты сибирской жестко генетически закрепленным признаком.

В горных экосистемах Сибири наблюдается усыхание деревьев пихты сибирской по характерному для данного вида «подверхушечному» типу — зона с сухими и усыхающими ветвями, либо вообще без них локализуется под вершиной дерева (табл. 3). Все категории деревьев (от здоровых до сильно усыхающих) встречаются в пределах одного насаждения. Усыханию подвержены деревья старше 90 лет (возраст начала мужской сексуализации). Исключение составили деревья, растущие в

горных экосистемах северо-восточного Алтая, зона подверхушечного усыхания здесь четко выделяется только у отдельных деревьев старше 115 лет, тогда как у большей части наблюдается усыхание отдельных ветвей по всей кроне [11]. В низкогорных экосистемах преобладают, как правило, здоровые деревья, в средне- и высокогорных экосистемах (680–1450 м над уровнем моря) — средней и сильной категорий усыхания [12, 13, 17, 19]. Регрессионный анализ показал, что степень усыхания дерева слабо положительно коррелирует с возрастом (рис. 2а).

Характерными морфологическими признаками нарушения гомеостаза деревьев пихты сибирской являются появление усохшей зоны под вершиной дерева (мужской генеративный ярус) и утрата диагеотропизма ветвей. У усыхающих деревьев в верхней части крон углы отхождения ветвей от оси ствола остаются острыми ($43\text{--}90^\circ$), в

Таблица 3. Характеристика модельных деревьев пихты сибирской

Место произрастания	Расстояние от вершины до усохшей части, м	Протяженность усохшей части, м	Угол отхождения ветвей, $^\circ$	
			до усохшей части	после усохшей части
Хр. Западный Саян	$\frac{0.5 - 1.2}{0.6 \pm 0.19}$	$\frac{1.2 - 7.4}{3.4 \pm 0.76}$	$\frac{53 - 67}{62 \pm 1.7}$	$\frac{91 - 122}{108 \pm 4.7}$
Хр. Восточный Саян	$\frac{0.5 - 2.5}{1.1 \pm 0.9}$	$\frac{0.7 - 3.0}{1.7 \pm 0.33}$	$\frac{67 - 86}{77 \pm 3.0}$	$\frac{107 - 116}{112 \pm 9.4}$
Хр. Хамар-Дабан	$\frac{0.3 - 2.0}{1.0 \pm 0.07}$	$\frac{0.3 - 7.3}{1.7 \pm 0.17}$	$\frac{43 - 90}{70 \pm 1.4}$	$\frac{84 - 144}{108 \pm 1.2}$
Хр. Кузнецкий Алатау	$\frac{0.6 - 1.5}{1.0 \pm 0.48}$	$\frac{3.5 - 12.4}{2.4 \pm 0.52}$	$\frac{56 - 65}{63 \pm 3.8}$	$\frac{113 - 128}{114 \pm 6.4}$
Северо-восточный Алтай	$\frac{0.6 - 1.6}{1.1 \pm 0.51}$	$\frac{2.29 - 4.25}{3.3 \pm 0.98}$	$\frac{51 - 53}{52 \pm 5.01}$	$\frac{108 - 116}{113 \pm 2.7}$

Примечание. В числителе — крайние значения признаков, в знаменателе — средние значения.

усохшей части и ниже по стволу варьируют у разных деревьев от 84 до 144°, независимо от степени усыхания (табл. 3). В средней части кроны (мужской генеративный ярус) показатель увеличивается до 100–112°, в нижней (вегетативный ярус) — до 110–160°, при этом он крайне слабо зависит ($r^2 = -0.01-0.09$) от возраста дерева и протяженности усохшей части (рис. 2б,в).

Необходимо отметить, что утрата геотропической реакции ветвей в нижней половине кроны отмечена не только у усыхающих деревьев в нарушенных горных, но также и в неподверженных усыханию равнинных и низкогорных экосистемах, у деревьев, в значительной степени пораженных ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii* Wint.), а также деревьев старше 260–280 лет [18, 19]. Известно, что предельный возраст пихты составляет около 300 лет, однако в условиях влажного климата гор Южной Сибири она редко доживает до 220–260 лет [20]. Очевидно, при старении и ослаблении болезнями дерева утрачивают способность к сопротивлению гравитации.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Процессы роста и дифференцировки растений определяются их физиологией, состоянием, питательным статусом и в значительной степени регулируются фитогормонами, перемещение которых в растении характеризуется четко выраженной полярностью, определяемой такими факторами, как освещение и гравитация [1]. Гравитация как постоянный и наиболее выраженный поляризованный фактор определяет физиологические процессы роста и развития растений, что показано в экспериментах на орбитальных станциях [6, 21]. Пихта сибирская оказалась крайне чувствительной к ее действию, гравитационный вектор проявляется на всех уровнях организации дерева: в архитектуре кроны (диагеотропизм скелетных ветвей), морфоструктуре (дорзо-вентральность тканей и органов побегов, распределении в них фитогормонов, локализация репродуктивных органов в кроне дерева и на побеге), потоках веществ [7, 19]. Очевидно, такое строение кроны пихты обеспечивает максимальное использование фотосинтезирующей поверхности хвои и оптимальные условия для реализации репродуктивного потенциала. Так, например, локализация шишек в верхней части кроны и на верхней стороне ветвей повышает вероятность перекрестного опыления (пыльца, поднятая ветром, под действием силы тяжести падает сверху на поверхность семенных чешуй шишек) и, следовательно, успешного оплодотворения семян. При этом морфологические признаки кроны значительно варьируют у разных деревьев и довольно слабо скоррелированы между собой, что может быть обусловлено их высокой индиви-

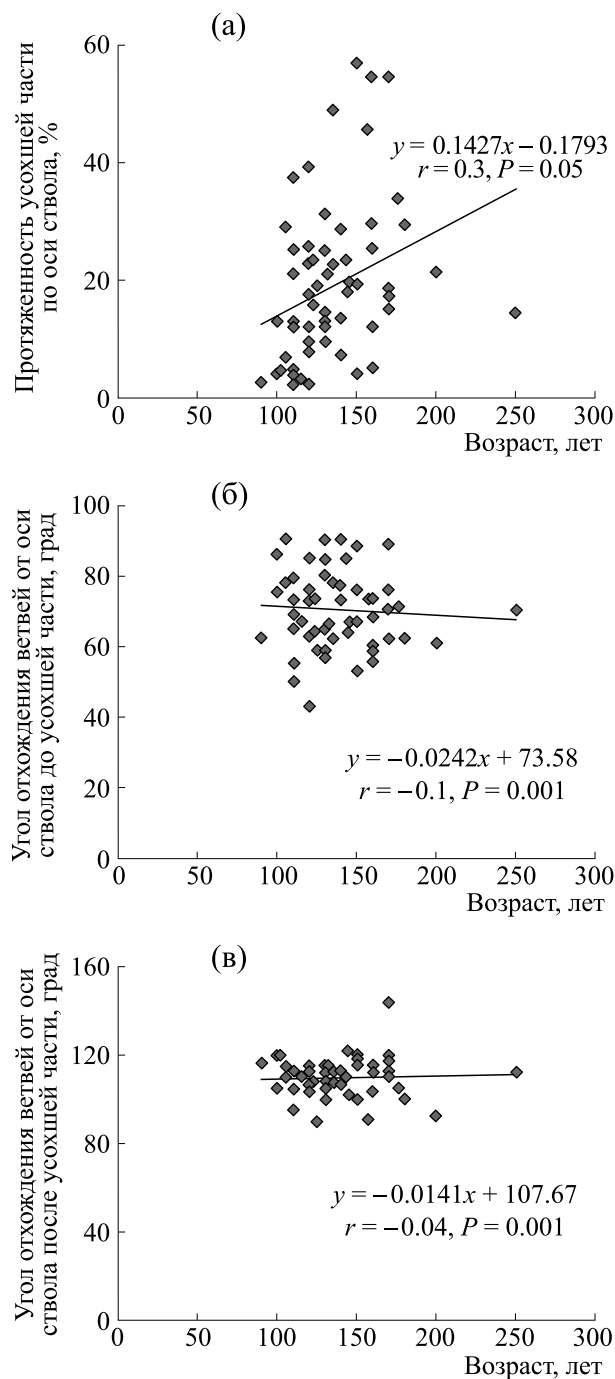


Рис. 2. Регрессия в зависимости от возраста усыхающих деревьев протяженности усохшей части по оси ствола в % (а) и угла отхождения ветвей от оси ствола в градусах до (б) и после (в) усохшей части. Обозначения, как на рис. 1.

дуальной изменчивостью и широкой нормой реакции, обусловленными конкретным генотипом дерева [1, 2, 7].

Величина силы тяжести может изменяться в зависимости от географической широты и высоты (относительно уровня моря), рельефа окружа-

ющей местности, характера плотностных неоднородностей в верхних слоях Земли под точкой наблюдения и др. [22]. Гравитационное поле, создаваемое силой притяжения массы Земли и центробежной силой, возникающей вследствие вращения Земли вокруг своей оси, определяет нормальное изменение поля силы тяжести по широте, при этом даже в пределах расчлененного горного рельефа оно может быть достаточно гладкое. Согласно гравитационной карте [23] описываемая территория достаточно однородна. Очевидно, изменения геотропической реакции скелетных ветвей деревьев определяются индивидуальными различиями деревьев в гравичувствительности.

Растения сформировали тонкие механизмы, контроля и коррекции положения тела относительно вектора силы тяжести, при этом ответные реакции на раздражение на клеточном уровне крайне чувствительны [3, 6, 24]. Выказано мнение, что избирательное движение молекул вдоль гравитационного поля обуславливает объединение их в чувствительные к гравитации комплексы [25]. Некоторые физические характеристики клеточных компонентов (вязкость, плотность, размеры), а также транспортные процессы (диффузия и конвекция) определяются действием гравитации [26]. В частности, показано, что механизмы гравиперцепции у растений определяются физическими процессами — электрокинетическими явлениями в клетке, переносом ионов кальция и протонов, а также седиментацией амилопластов в чувствительных клетках (статоцистах) [27, 28]. Как центр, чувствительный к гравитации, может функционировать и эндоплазматический ретикулум [6]. Благодаря этим механизмам гравитация влияет на кинетику ферментов, мембранный потенциал клеток, а также на потоки фитогормонов и экспрессию генов. Роль гравитации в экспрессии генов, вовлеченных в производство и реконструкцию клеточных стенок, показана в последние годы на примере выращиваемых в космосе растений [29].

Морфогенетические процессы растений определяются генотипом во взаимодействии с условиями развития и физиологическим состоянием в онтогенезе [1, 30]. Особенности развития дерева отражаются в геометрической и топологической организации отдельных его компонентов — архитектуре кроны, локализации и потоках веществ, в том числе и гормонов, регулирующих гравиморфизм побегов [31–33]. Показано, что в условиях стресса у растений происходят изменения содержания и нарушения градиентов кальция, играющего важную роль в гравиперцепции [6, 19, 27]. Нарушения физиологических и морфогенетических процессов приводят к отказу системы надежности организмов, что наблюдается и у деревьев пихты сибирской при усыхании [10–13, 34].

Утрата диагеотропизма скелетных ветвей отмечена не только в нарушенных лесных экосистемах, но и у больных и старовозрастных деревьев. Можно предположить, что нарушение гомеостаза, независимо от триггерных факторов, изменяет физиологические процессы и физические свойства тканей и клеток, что ослабляет способность деревьев сопротивляться действию силы тяжести и приводит к изменению ориентации скелетных ветвей. Однако для определения механизмов, ответственных за гравииориентацию побегов у пихты сибирской, необходимы дальнейшие исследования.

ВЫВОДЫ

1. Влияние гравитации проявляется на всех уровнях организации архитектуры крон деревьев пихты сибирской: диагеотропизм ветвей, полярность расположения репродуктивных органов, ассиметричность роста хвои и ветвей.

2. При нарушении гомеостаза, независимо от триггерных факторов (старение, усыхание, биотические), у деревьев пихты сибирской, прежде всего, теряется способность к сопротивлению гравитации, что проявляется в нарушениях гравииориентации скелетных ветвей и приводит к изменениям архитектуры крон. Утрата геотропической реакции является универсальным биомаркером нарушения гомеостаза деревьев пихты сибирской.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ф. Уоринг, И. Филлипс, *Рост и дифференцировка растений* (Мир, М., 1984).
2. Э. Синнот, *Морфогенез растений* (Наука, М., 1963).
3. А. И. Меркис, *Сила тяжести в процессах роста растений. Серия «Проблемы космической биологии»* (Наука, М., 1990), т. 68.
4. В. Ф. Раздорский, *Анатомия растений* (М., 1949).
5. P. Larsen, in *Physiology of movements. HandBuch der Pflanzenphysiologie*, ed. by L. Aletsee et al. (Springer, Berlin, 1962), vol. 17 (2), pp. 34–73.
6. *Plant gravitational and Space research*, Ed. by Th. W. Halsted and T. K. Scott (Waverly Press, Baltimore, Maryland, 1984).

7. Е. Г. Минина и И. Н. Третьякова, *Геотропизм и полухвойных*. (Наука, Новосибирск, 1983).
8. H. R. Vode, *Planta* **54**, 15 (1959).
9. О. Г. Каппер, *Хвойные породы* (Лесн. промышленность, М.-Л., 1954).
10. И. Н. Третьякова и Е. В. Бажина, *Известия РАН. Сер. биол.* **121** (6), 685 (1995).
11. Е. В. Бажина, В. П. Сторожев и И. Н. Третьякова, *Лесоведение* **2**, 15 (2013).
12. Ф. Н. Кудашова, в кн. *Классификация и динамика лесов Дальнего Востока*. (Владивосток, 2001), сс. 157–158.
13. Е. В. Бажина, *Региональная экология* **2** (48), 18 (2017).
14. Е. В. Бажина, *Региональная экология* **2** (52), 7 (2018).
15. В. А. Алексеев, *Лесоведение* **4**, 51 (1989).
16. Н. П. Поликарпов, Н. М. Чебакова и Д. И. Назимова, *Климат и горные леса Южной Сибири* (Наука, Новосибирск, 1986).
17. I. N. Tretyakova and E. V. Bazhina, *Ecology (Bratislava)* **19** (3), 280 (2000).
18. Е. В. Бажина, *Ботан. журн.* **90** (5), 696 (2005).
19. Е. В. Бажина, *Nature Conservation Research. Заповедная наука* **3** (2), 40 (2018).
20. Э. Н. Фалалеев, *Пихта* (Лесн. промышленность, М, 1982).
21. М. Г. Таирбеков, *Гравитационная биология клетки (теория и эксперимент)* (М., 1997).
22. D. Adam, *Nature* **416** (6876), 10 (2002).
23. B. G. Levi, *Physycs Today* **56** (2), 1 (2003).
24. A. Bérut, H. Chauvet, V. Legué, et al., in *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **115** (20), 5123 (2018).
25. H. Mel, *Chem. Engeen. Sos.* **19**, 847 (1954).
26. J. Kessler and M. Bier, *Progr. Astronaut. Aeronaut.* **52** (1), 125 (1977).
27. D. Slocum and S. J. Roux, *Planta* **157** (6), 481 (1983).
28. A. Sievers and W. Hensel, *Gravireception in plants* (Pitman, London, 1985).
29. A. Krishnamurthy, R. J. Ferl, and A.-L. Paul, *Appl. Plant Sci.* **6** (11), 1197 (2018).
30. E. Gottardini, F. Cristofolini, A. Cristofori, et al., *Ecol. Indicator* **60**, 1041 (2016).
31. D. W. Gilmore and R. S. Seymour, *Tree Physiol.* **17**, 71 (1997).
32. C. Y. A. Little and M. B. Lavigne, *Tree Physiol.* **22**, 311 (2002).
33. F. Buissart, Y. Caraglio, Ph. Borianne, et al., *Trees* **29**, 1827 (2015).
34. Д. М. Гродзинский *Надежность растительных систем* (Киев, Наук. думка, 1983).

Changes in *Abies sibirica* Crown Architecture when Homeostatic Balance is Disrupted

E.V. Bazhina

*Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Akademgorodok 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

The crown of *Abies sibirica* has some distinctive features: tight pyramidal, apical dominance, branch position by male and female investment, whorl branching. The development of the tree crown has distinct dependency on gravity through all stages of the growth cycle: the architectural unit stage (branches are diageotropic), morphological structure (dorsoventrality of shoot tissues and organs, localization of reproductive organs in the tree crown and on the shoot); physiological processes. It is shown that the inner condition for a tree has a central role during growth oriented against gravity. When trees are in poor condition, they exhibit no diageotropism that could be considered to be a bioindicator of the effect of a disruption of homeostasis.

Keywords: *Abies sibirica*, architecture of crown, gravitropism, drying, diageotropism of branch setting, correlations between morphological traits