DOI:
10.30901/2227-8834-2018-2-118-130
УДК 581.4 582.635.1

И. С. Антонова,
А. С. Попова

Санкт-Петербургский государ-
ственный Университет,
199034, Россия, Санкт-Петербург,
Университетская наб., 7/9,
e-mail: ulmaceae@mail.ru

Ключевые слова:

зоны на побеге, прилист-
ники, листовые зачатки, ли-
стья низовой формации, про-
исхождение почечных чешуй,
листовые органы.

Поступление:

29.01.2018

Принято:

21.05.2018

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

**О МОРФОЛОГИИ ПОЧЕЧНЫХ ЧЕШУЙ И КАТАФИЛЛОВ
ULMUS GLABRA HUDS. (ULMACEAE)**

Актуальность. Исследование особенностей развития растений и механизмов, которые обеспечивают эти процессы прямо связаны со строением почек и, соответственно, листовых серий побегов. **Объект и методы.** Материалом исследования послужили побеги второго-пятого порядков ветвления девятнадцати особей генеративного возраста (G1, G2), произраставших в хорошо освещенных местообитаниях парка г. Петрозаводска и парка поселке Комарово (Санкт-Петербург). Исследованы все почки вегетативных и вегетативно-генеративных побегов (более 250 шт.). Под биноклем МБС-9 последовательно разобраны и измерены листовые органы семидесяти девяти сформированных вегетативных почек *Ulmus glabra* Huds. Развитие почечных чешуй при разворачивании почек позволяет увидеть структурные особенности недоступные при статическом изучении почек. **Результаты и выводы.** Выявлено, что развитие листовых органов серии происходит по-разному. Наружные почти полностью опробковевшие чешуи представляют собой сильно разрастающееся основание листа со слабо развитыми прилистниками. Первая – четвертая чешуи совсем не разрастаются при разворачивании почки. Пятая – шестая чешуи имеют слабый вставочный рост при раскрытии почки. Вершины седьмой – десятой чешуи опробковевают слабо и имеют две лопасти, сложенные колпачком, закрывающим верхушку почки. Чешуя, предшествующая появлению зачатка листа с листовой пластинкой, имеет на вершине выраженные лопасти и выемку между ними с округлым дном и волосками по краю. За ней следует зачаток с крупными раздельными прилистниками почти не выраженным основанием листа и дифференцированной листовой пластинкой, то есть наблюдается порог в дифференциации листовых зачатков. В пазухе каждой разрастающейся чешуи закладывается мелкая спящая почка. Таким образом, количество листовых органов на побеге при разворачивании составляет 10–15, а листьев срединной формации не более 3–5, при этом, у подавляющего большинства растений *U. glabra* в генеративном возрастном состоянии имеется только один период роста. На примере *U. glabra* представлена реализация порогового механизма генетической программы развития вегетативного побега.

DOI:
10.30901/2227-8834-2018-2-118-130

ORIGINAL ARTICLE

I. S. Antonova,
A. S. Popova

St. Petersburg State University,
7/9 Universitetskaya Emb., St. Pe-
tersburg, 199034, Russian Federa-
tion, e-mail: ulmaceae@mail.ru

Key words:

*zones on the shoot, stipules,
leaf sprouts, leaves of the lower
formation, origin of bud scales,
leaf organs*

Received:

29.01.2018

Accepted:

21.05.2018

**ABOUT THE MORPHOLOGY OF BUD SCALES AND CATA-
PHYLLS OF *ULMUS GLABRA* HUDS. (ULMACEAE)**

Background. Specific features of plant development and mechanisms ensuring such processes are expressly linked with the structure of buds and hence the leaf series formed on lateral shoots. **Materials and methods.** The material of the study was the shoots of the second to fifth orders of nineteen plant samples in their generative age (G1, G2) grown in the well-lighted habitats in the Park of Petrozavodsk and the Park of Komarovo Town (St. Petersburg). All buds on vegetative and vegetative-generative shoots (more than 250) were investigated. The leaf organs of the formed seventy-nine vegetative buds of *Ulmus glabra* Huds. were consistently disassembled and measured under an MBS-9 binocular. The analysis of the development of bud scales in unfolding buds made it possible to observe structural features unavailable in a static study of buds. **Results and conclusions.** The growth of the leaf organs in a series was found to occur in different ways. Almost completely suberized external scales represented a thickly grown leaf base fused with poorly developed stipules. The scales from the first to the fourth did not grow at all when the bud was unfolding. The fifth and the sixth scales showed weak intercalary growth during the unfolding. The tips of the seventh up to the tenth scales were weakly suberized and had two blades which formed a cap covering the tip of the bud. The scale which preceded the emergence of a leaf sprout with a leaf blade had on its tip pronounced lobes and a depression between them with a rounded bottom and hairs along the edge. It was followed by a sprout with large separated stipules, an almost unpronounced leaf base and a differentiated leaf blade; hence, there is a threshold in the differentiation of leaf sprouts. In the axil of each growing scale, a small dormant bud was set. Thus, the number of leaf organs on a shoot after unfolding was 10–15, while the leaves of the middle formation did not exceed 3–5, and besides only one growth period was observed in a majority of *U. glabra* plants in their generative age state. Using *U. glabra* as an example, the performance of the threshold mechanism within the genetic program of vegetative shoot development was demonstrated.

Введение

Строение побега – основа для понимания функционирования пространственно-временной системы кроны древесного растения. Накопление знаний о разнообразии почек и их развитии имеет значение для оценки свойств видов и их экологических возможностей, в частности, таких как продвижение растений к северу при интродукции. Об этом в 1972 году писала Т. И. Серебрякова (Serebrjakova, 1972) тем не менее, до настоящего времени в сведениях по этой тематике существуют значительные пробелы. Это подтвердилось на совещании по биоморфологии (Biological types, 2010), а также по материалам международной научной конференции (Biodiversity, 2017). Исследования жизненных форм растений в настоящее время направлены на понимание структуры растения, определяемой его взаимодействиями с внешней средой. «Выяснение особенностей и логически возможных путей развития растений и механизмов, обеспечивающих эти процессы в эволюционном развитии габитуса, тесно связаны со строением почек и, соответственно, листовых серий побегов...» (Savinykh, Cheryomushkina, 2017, p. 111).

Строение почки древесного растения представляет интерес с разных позиций. Во-первых, листья низовой формации защищают нежные меристематические зачатки зеленых листьев от высыхания и повреждений ветром и консументами первого порядка, раскрывая адаптивные возможности организма (Troll, 1935, 1954; Tahtadzhjan, 1948; Serebrjakov, 1952, 1962; Shilova, 1963, 1969). Во-вторых, отражают ритмический характер работы конуса нарастания и, соответственно, ритмический процесс развития побега, являясь видимым проявлением этой ритмики (Serebrjakov, 1964; Vitkovskij, 1979; Shilova, 1987; Mihalevskaja, 2002, 2008). В-третьих, создают материальную основу проводящих тканей для развития последующих

листовых зачатков (Borisovskaya, 1966), создают возможность восстановления после пожаров (Burrows, Chisnall, 2006). В-четвертых, листья низовой формации отражают разный гормональный статус побега в разные периоды его жизни и различаются в разных возрастных состояниях организма (Zaugol'nova, 1971, Polevoj, Salamatova, 1991, Knjazeva, 2013).

Вопрос происхождения почечных чешуй у разных видов растений также не является окончательно решенным (Kostina, 2006; Pautov et al., 2012). Известно, что строение листовых органов низовой формации у побегов растений может существенно различаться (Troll, 1935, 1954; Tahtadzhjan, 1948). Это могут быть и полностью трансформированные листовые зачатки, или разросшиеся основания листа, или измененные прилистники или листовые пластинки. Различна выраженность их опробковения и способность к росту растяжением. Рассматривая динамику разворачивания почки можно видеть не только способность к росту листьев низовой формации (чешуевидных), но и то, из какой части листового зачатка произошла рассматриваемая чешуя.

Вяз гладкий – красивое парковое дерево, широко применяемое в озеленении. Вяз имеет множество сортов, отличающихся плакучей, узкоцилиндрической и загущенной кроной. Систематика вязовых разработана И. А. Грудзинской, с появлением молекулярной систематики была уточнена (Grudzinskaya, 1979; Wiedrefe et al., 1994) Для вида во взрослом состоянии характерно строго симподиальное нарастание.

О почечных чешуях видов рода *Ulmus* L. известно, что они образуются на конусах нарастания побегов следующим образом: из одного примордиального бугорка образуется либо одночленный примордий, который потом дает одну кроющую чешую, либо трехчленный примордий, образующий двухчленный примордий чешуи и далее две срединные чешуи или трехчленный

листовой примордий, из которого развивается один лист с двумя прилистниками (Grudzinskaya, 1974).

Цель данного исследования: определить, из какой части листового зачатка произошли листовые органы низовой формации, каковы особенности их роста при разворачивании, а также их количество в сравнении с листьями срединной формации, заложенных в почке.

Материалы и методы

Исследованы две группы растений, произраставшие в Курортном районе городе Санкт-Петербурга поселок Комарово и в городе Петрозаводске. Материал в виде фиксированных в семидесятиградусном спирте побегов нижней части кроны, собран с деревьев молодого генеративного возраста, произраставших в хорошо освещенных опушечных местообитаниях парка г. Петрозаводска и запущенного парка в поселке Комарово. В Петрозаводске исследованы десять особей, в Комарово – девять. Исследованы все почки как вегетативных,

так и вегетативно-генеративных побегов (более 250 шт.). Под биноклем МБС-9 последовательно разобраны и измерены листовые органы семидесяти девяти сформированных вегетативных почек *U. glabra* Huds. Почки фиксированы в феврале – марте до начала разворачивания. Вторая группа почек исследована в момент разворачивания через каждые три дня. Были сделаны поперечные срезы почек. Почечные чешуи просветляли по методу Г. Г. Фурст (Furst, 1979).

Результаты

Снаружи почка *U. glabra* обычно покрыта шестью плотными, темно-коричневыми, иногда слегка рыжеватыми почечными чешуями, черепитчато налегающими друг на друга. Отчетливо заметна двурядность расположения этих почечных чешуй по 3 с каждой стороны. Опробковение седьмой, восьмой и девятой чешуй существенно уменьшается (от седьмой к девятой), иногда до полного исчезновения (рис. 1).

Рис. 1. Внешний вид разворачивающейся вегетативной почки *Ulmus glabra*
Fig. 1. The exterior of an unfolding vegetative bud of *Ulmus glabra*

Первые шесть чешуй имеют лентовидный листовый рубец с параллельными краями и одним рядом проводящих пучков. Листовой рубец охватывает до трех пятых окружности побега. Две первые чешуи имеют наиболее широкое основание (рис. 2). Их ширина превосходит длину чешуи не менее чем

в 1,5 раза. Третья чешуя имеет примерно одинаковую длину и ширину, а начиная с четвертой, длина превосходит ширину. При разворачивании почки первые четыре чешуи не изменяются в размере, отодвигаются растущими внутренними зачатками и опадают.

Пятая и шестая чешуи способны за счет интеркалярного роста их оснований увеличиваться в размерах, при этом отношение опробковевшая/живая части чешуй составляет от 2/5 до 3/5. У седьмой чешуи в конце процесса роста при разворачивании опробковевшая часть составляет меньше половины. У последующих чешуй опробковение захватывает только самый верх.

Выпуклая абаксиальная поверхность первых шести чешуй покрыта редкими рыжеватыми волосками. По наружному

краю чешуи имеют глянцевою неопушенную кайму. Вогнутая адаксиальная поверхность этих чешуй гладкая, глянцевая.

У всех исследуемых нами нижних чешуй на вершине имеется раздвоение (выемка), внешне схожее с трещинкой. Однако последующие исследование показало, что это сравнение не соответствует действительности, так как эти парные крыловидные образования имеют другую природу.

Рис. 2. Полная серия листьев *Ulmus glabra* низовой формации вегетативной почки и первый лист срединной формации (в одном масштабе).

1–10 – органы листовой серии почки

Fig. 2. A complete series of the lower formation leaves of an *Ulmus glabra* vegetative bud and the first leaf of the middle formation (on the same scale).

1–10 – organs of a bud's leaf series

В центральной части чешуи имеется зона, ограниченная с двух сторон крупными проводящими пучками, в верхней части этой зоны полностью отсутствуют проводящие элементы (рис. 3, 4). В нижней иногда присутствует проводящий пучок, идущий от листового следа и быстро теряющийся в тканях. Листовые следы седьмой-девятой чешуи в целом сходны. Различия в морфологии этих чешуй выражаются в степени опробковения и, соответственно, в способности к разрастанию в процессе разворачивания почки. В пазухах каждой разрастающейся почечной чешуи находится маленькая спящая почка.

Наибольший интерес представляет строение именно верхней части этих чешуй. Здесь, как видно на рисунке 3, присутствуют две округлые доли со слегка опробковевшими верхушками. У восьмой чешуи лопасти опробковевшей верхушки могут соприкасаться, или даже налегать друг на друга. Чешуя, таким образом, имеет вытянутую часть с параллельно идущими проводящими пучками, практически без анастомозов, и с иррадирующим их ветвлением только в самой нижней, особенно, краевой, части, и с двумя короткими лопастями наверху. У некоторых почек эти лопасти образуют своеобразный «колпачок», прикрывающий верхушку почки.

Рис. 3. Верхушечные лопасти, налегающие друг на друга, у восьмой почечной чешуи листовой серии вегетативной почки *Ulmus glabra*

Fig. 3. Overlapping upper lobes of the eighth bud scale in an *Ulmus glabra* vegetative bud

Рис. 4. Верхушечные лопасти девятой чешуи листовой серии вегетативной почки *Ulmus glabra*

Fig. 4. Upper lobes of the ninth scale in the leaf series of an *Ulmus glabra* vegetative bud

Следующая, девятая чешуя имеет такое же строение вытянутой части, но пространство между верхушечными лопастями имеет округлую выемку с уплощенным дном, по краю которой присутствуют волоски (рис. 4).

Нередко девятая чешуя совсем не имеет опробковения, а лопасти при разворачивании почки вытягиваются. Отношение базальной части к лопастям может достигать до 7 : 3. Еще раз подчеркнем, что к пространству между лопастями не подходят проводящие пучки. Такое строение чешуи наталкивает на мысль, что здесь имеет место сильно развитое основание листа с параллельно идущими жилками и парой прилистников, образовавшихся на верхушке чешуи. При этом заложение и формирование листовой пластинки между ними полностью отсутствует.

Неопробковевшая чешуя бледно-зеленая, обычно, с асимметрично расположенными антоциановыми пятнами, сформирована только паренхимными клетками (см. рис. 2).

У разных по положению на побеге почек и у разных деревьев, исследованных нами, описанное явление наблюдается с 8 по 11 (12) чешую. Причем, раздвоение верхушки наблюдается у всех чешуй почки, а размер лопастей увеличивается очень постепенно. Чешуи с четким разделением на два крупных прилистника, встречаются примерно у тридцати пяти процентов исследуемых почек. Следующий же (8–12) листовой зачаток резко отличается по своему строению. Он состоит из двух крупных прилистников со слегка неравными основаниями, в которые входит по 6 (3) проводящих пучков, впоследствии неравномерно разветвляющихся. Основание, объединяющее эти два прилистника, едва заметно и ничтожно по протяженности. Между прилистниками развивается или крошечная листовая пластинка с мелким черешком, или достаточно крупная, то есть почти равная

по длине прилистникам. В обоих случаях этот листовой зачаток превращается в первый фотосинтезирующий лист. Размер первого листа на побеге *U. glabra*, как известно, может варьировать от 6–8 мм² до 15 см². Последующие листовые зачатки имеют два прилистника и листовую пластинку, причем размеры прилистников постепенно убывают в ширину быстрее, чем в длину, становясь у пятого и шестого листа почти линейными. Характерная особенность прилистников – асимметрия их развития, один по площади и количеству жилок превышает другой, что связано с листосложением зачатков в почке. (Grudzinskaya, 1974) Наши наблюдения подтверждают мнение И. А. Грудзинской – асимметрия прилистников от первого настоящего листа к последующим постоянно возрастает.

Все пластинки зачатков листьев сложены вдоль и обращены к конусу роста нижней (адаксиальной) стороной полупластинки, при этом по одну сторону конуса роста находятся края листовых пластинок и наружного прилистника, по другую – средние жилки листьев и внутренние прилистники (Grudzinskaya, 1974).

Обычно в крупных верхушечных по положению почках можно наблюдать до восьми в разной степени сформированных зачатков зеленых листьев. Вопрос о емкости почек по составу листьев срединной формации освещен в целом ряде литературных источников (Grudzinskaya, 1962, 1974; Leonova, 1999).

Обсуждение результатов

А. Л. Тахтаджян, ссылаясь на Эйхлера и Бауэра, (Tahtadzhjan, 1948) отмечал, что меристематический зачаток листа первоначально разделяется на две части: базальную – гипоподиум, дающий основание листа и прилистники (из разрастающихся краев), и дистальную – эпиподиум, развивающуюся в листовую пластинку. Черешок листа развивается из средней

части на границе между будущими основанием листа и листовой пластинкой – мезоподиума. На фоне бурного развития гистологических исследований эта точка зрения оказалась забытой.

Если посмотреть на разворачивание программы развития листа во временном аспекте, то тогда ее остановка на ранних стадиях приводит к формированию только основания листа. Если программа развития проходит все стадии, то формируется основание листа, листовая пластинка и черешок. Используем термины «гипоподиум» и «эпиподиум» в этом аспекте.

В рассмотренных нами морфологических рядах серий листовых зачатков *U. glabra* виден плавный переход от наружных почечных чешуй к мягким внутренним, часто называемым катафиллами. (Novikova, 1976; Zhmylev et al., 2005) Это видно по постепенному увеличению участка интеркалярного роста в основании листового зачатка.

Однако при этом четкая граница проходит между образованием из листового примордия катафиллов и началом формирования листьев срединной формации (с двумя прилистниками). Это происходит между 8–12 листовыми зачатками.

Отдельно остановимся на строении верхней части почечных чешуй и катафиллов. Лопасты, растущие по бокам области, развивающейся из гипоподиума – основания катафиллов, можно в полной мере считать прилистниками. Развития мезоподиума и эпиподиума не происходит, о чем можно судить по присутствию между лопастями прилистников выемки, увеличивающейся от зачатка к зачатку (см. рис. 2, 4). В области, предполагающей наличие эпиподидального и мезоподидального роста, отсутствует формирование проводящих элементов и каких-либо других специализированных структур.

Подробное изучение раздвоенной чешуи и катафилла у разных почек показало, что у некоторых менее крупных почек раздвоение может опускаться до

полвины и даже несколько ниже. При этом ход проводящих пучков – параллельный без отклонений по всей длине листового органа – подталкивает к мысли о том, что это сросшиеся прилистники (рис. 5).

Никакого видимого присутствия листовой пластинки и соответствующих проводящих пучков у таких листовых органов не обнаруживалось. Таким образом, вопрос о том, из какой части листового зачатка происходят почечные чешуи, по-видимому, решается так: в период разделения зачатка на гипоподиум и эпиподиум у листовых органов листовой формации происходит торможение развития эпиподиума. Формирующийся зачаток, происходящий из гипоподиума, состоит из основания листа и развивающихся прилистников. При этом прилистники срастаются между собой.

Таким образом, исходя из последовательных серий листовых структур *U. glabra*, можно определить следующий характер развития листовых органов. Почечные чешуи образуются из листовых примордиев путем медленного роста гипоподиума и отсутствию развития эпиподиума. По небольшому трещинкообразному углублению и парным округлым выступающим образованиям можно судить о начальном этапе образования прилистников. Для расположенных выше катафиллов, при разворачивании почки характерен интенсивный интеркалярный рост основания листа, образованного из гипоподиума. На фоне отсутствия роста эпиподиума и мезоподиума становится заметной выемка между расходящимися прилистниками. Далее такая модель роста листового зачатка резко сменяется другой, при которой рост в основании гипоподиума крайне незначителен (менее 0,1 мм), а развитие эпиподиума приводит к формированию листовой пластинки. Прилистники по бокам от листовой пластинки хорошо развиты. Так формируются зеленые листья срединной формации.

Рис. 5. А – основание последнего катафилла листовой серии, Б – вариант первого листа срединной формации, 1 – мелкий лист срединной формации между прилистниками

Fig. 5. А – the base of the last cataphyll in a leaf series; Б – a version of the first middle formation leaf; 1 – small leaf of the middle formation located between stipules

Закключение

Итак, первые семь-девять листьев низовой формации *U. glabra* развиваются из основания листа и имеют на вершине зачатки прилистников, затем происходит резкое, скачкообразное изменение в характере дифференциации листового зачатка и его дальнейшего роста, в результате чего образуются листья срединной формации. Таким образом проявляется пороговый механизм генетической программы развития вегетативного побега.

Интересно, что у видов рода *Tilia* L. (*T. cordata* Mill., *T. platanooides* Scop.) также предлистья в количестве двух-трех штук, закрывающие почку, резко сменяются трехчленными зачатками с хорошо развитой листовой пластинкой. (Antonova, 1987). Резкая смена строения зачатка при переходе от листьев низовой формации к зеленым листьями срединной формации

описана Л. Б. Заугольной на примере ясеня обыкновенного (Zaugol'nova, 1971). Приведенные примеры, являются отражением генетической программы развития вида, в которой зафиксированы пороговые смены одних процессов другими. У одних родов, например, у рода *Tilia*, смена предлистьев листьями происходит в начале листовой серии, это вероятно связано ее тропическим происхождением и довольно высокой организацией. У других, как у вяза, процесс образования чешуевидных защитных органов охватывает большое количество зачатков листовой серии.

Полученные результаты об общем количестве листьев на побеге и обнаруживают у *U. glabra* удивительную особенность: большинство листовых зачатков на побеге нижней части кроны выполняют защитную функцию. Восемь – десять чешуй и только четыре – шесть, редко – восемь, фотосинтезирующих листьев. При

этом у растений в генеративном возрастном состоянии такое строение имеет подавляющее большинство побегов.

Мелколистные виды вязов, обитающие в южных областях Евразии, имеют на побеге множество листьев и широко используются в озеленении (Grudzinskaya, 1979). Крупнолистные *U. glabra* и *U. laevis* Pall. распространены значительно севернее – до шестьдесят второго градуса северной широты. Ростовые процессы у мелколистных вязов начинаются весной и продолжаются в июне-июле, в результате чего развиваются длинные многолистные побеги с несколькими периодами роста и множеством силлептических побегов. Побеги на дере-

вьях крупнолистных вязов растут преимущественно весной, и лишь у немногих побегов рост продолжается летом (Grudzinskaya, 1960, 1979). Значительное количество защитных органов у почек *U. glabra*, а также присутствие на них опробковевших клеточных оболочек с суберином (Salamatova, 1983) отражает лучшую приспособленность к неблагоприятным температурным условиям.

Можно предположение, что в эволюции рода наблюдается тенденция к ограничению длительности ростового процесса, при этом большинство листовых органов на побеге представлены чешуями (катафиллами) и выполняют защитную функцию.

Исследование поддержано грантом РФФИ, проект № 16-04-01617

References/Литература

- Antonova I. S.* Structure of branches and shoots of *Tilia cordata* Mill. on different phases of its development in various environmental conditions (Struktura vetvej i pobegov *Tilia cordata* Mill. na raznyh fazah razvitiya v razlichnyh jekologicheskikh uslovijah) // Abstr. Cand. Diss., 1987, 22 p. [in Russian] (*Антонова И. С.* Структура ветвей и побегов *Tilia cordata* Mill. на разных фазах развития в различных экологических условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 22 с.).
- Biological types* of Christen Raunkier and modern botany (ed. N. P. Savinykh and Yu. A. Bobrova) (Biologicheskie tipy KХristena Raunkiera i sovremennaya botanika (pod red. N. P. Savinykh i YU. A. Bobrova). Kirov, 2010. – 419 P. [in Russian] (Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника (под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва), Киров, 2010. – 419 с.).
- Biodiversity: approaches to the study and conservation: proceedings of an international conference* (ed. A. Notov) (Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: материалы международной научной конференции (ред. А. А. Нотов). Tver, 2017. 438 P. [in Russian] (Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: материалы международной научной конференции (ред. А. А. Нотов). Тверь, 2017. 438 с.).
- Borisovskaja G. M.* Development of conducting bunches in leaves of iliac (*Syringa vulgaris* L.) and horse chestnut (*Aesculus hippocastaneum*) // Vestnik Leningradskogo universiteta – Leningrad University bulletin. 1966, no. 2, pp. 49–60 [in Russian] (*Борисовская Г. М.* Развитие проводящего пучка в листе сирени (*Syringa vulgaris* L.) и конского каштана (*Aesculus hippocastaneum*) // Вестник Ленингр. Ун-та. 1966. № 9 С. 49–60).
- Vitkovskij V. L.* Research of growth dynamics of shoots, development of buds and flowers of fruit plants (Izuchenie dinamiki rosta pobegov, formirovaniya pochek i cvetkov u plodovyh rastenij). Leningrad, 1979, 60 p. [in Russian] (*Витковский В. Л.* Изучение динамики роста побегов, формирования почек и цветков у плодовых растений. Л., 1979. 60 с.).
- Grudzinskaja I. A.* Summer shoot formation at woody plants and its classification (Letnee pobegoobrazovanie u drevesnyh rastenij i ego klassifikacija) // Botanicheskii Zhurnal – Botanical Journal, 1960,

- vol. 45, no. 7, pp. 96–978 [in Russian] (Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978).
- Grudzinskaia I. A. Features of monopodial and sympodial branching in tree species (on the example of oak and elm) (Osobennosti monopodial'nogo i simpodial'nogo vetvleniya u drevesnykh porod (na primere duba i vjaza) // Problemy botaniki – Problems of botany, 1962, vol. 6, pp. 219–231 [in Russian] (Грудзинская И. А. Особенности моноподиального и симподиального ветвления у древесных пород (на примере дуба и вяза) // Пробл. бот. 1962. Т. 6. С. 219–231).
- Grudzinskaia I. A. About heteroblastic development of *U. glabra* (O geteroblastnom razvitii *U. glabra*). *Botanicheskii Zhurnal – Botanical Journal*, 1974, vol. 59, no 8, pp. 1160–1171 [in Russian] (Грудзинская И. А. О гетеробластном развитии *U. glabra* // Ботан. журн. 1974. Т. 59, №8. С. 1160–1171).
- Grudzinskaia I. A. Family Ulmaceae Mirb: Systematics, geography, organogenesis (Semejstvo Ulmaceae Mirb: Sistematika, geografija, vopr. organogeneza) // Abstr. Diss. Grand PhD in Biological sciences, 1979, 39 p. [in Russian] (Грудзинская И. А. Семейство Ульмaceae Mirb: Систематика, география, вopr. органогенеза: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1979. 39 с.).
- Zhmylev P. Ju., Alekseev Ju. A. et al. Biomorfology of plants / Illustrated dictionary, tutorial (Biomorfologija rastenij / illjustrirovannyj slovar', uchebnoe posobie). Moscow, 2005, 256 p. [in Russian] (Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. А. и др., Биоморфология растений / иллюстрированный словарь, учебное пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. М., 2005. 256 с.).
- Zaugol'nova L. B. Anatomical and morphological structure of leaves and buds of different age groups of ash (*Fraxinus excelsior* L.) (Anatomo-morfologicheskoe stroenie list'ev i pochek u raznykh vozrastnyh grupp jasenja obyknovennogo (*Fraxinus excelsior* L.) // Nauchnye doklady vysshej shkoly. Biologicheskie nauki – Scientific reports of the higher school. Biological sciences. 1971, no. 9, pp. 56–64 [in Russian] (Заугольнова Л. Б. Анатомо-морфологическое строение листьев и почек у разных возрастных групп ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1971. № 9. С. 56–64).
- Knjaseva T. V. Plant growth regulators in Krasnodar region (Reguljatory rosta rastenij v Krasnodarskom krae). Krasnodar, 2013, 128 p. [in Russian] (Князева Т. В. Регуляторы роста растений в Краснодарском крае. Краснодар, 2013. 128 с.).
- Kostina A. M. Origin of bud scales in Salicaceae familie (Priroda pochechny cheshuj v semejstve Salicaceae) // *Botanicheskii Zhurnal – Botanical Journal*, 2012, vol. 97, no. 5, pp. 58–594 [in Russian] (Костина А. М. Природа почечных чешуй в семействе Salicaceae // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 5. С. 583–594).
- Leonova N. A. The structure of the coenopopulations of *U. glabra* and *U. laevis* in the plank and floodplain forests of central Russia (Struktura cenopopuljacij *U. glabra* i *U. laevis* v plakornyh i pojmennyh lesah central'noj Rossii). Moscow, 1999, 199 p. [in Russian] (Леонова Н. А. Структура ценопопуляций *U. glabra* и *U. laevis* в плакорных и пойменных лесах центральной России. М., 1999. 199 с.).
- Mihalevskaja O. B. About the phases of development of elementary shoots inside and outside bud at woody plants (O vnutri i vnepochechnoj fazah v razvitii jelementarnykh pobegov drevesnykh rastenij). *Ontogenez – Ontogenesis*, 2002, vol. 33, no. 4, pp. 258–263 [in Russian] (Михалевская О. Б. О внутри и внепочечной фазе в развитии элементарных побегов древесных растений // Отногенез. 2002. Т. 33, № 4. С. 258–263).
- Mihalevskaja O. B. Growth rhythms at different stages of shoot morphogenesis in woody plants (Ritmy rosta na raznykh

- jetapah morfogeneza pobega u drevesnyh rastenij) // Ontogenez – Ontogenesis, 2008, vol. 39, no. 2, pp. 85–93 [in Russian] (Михалевская О. Б. Ритмы роста на разных этапах морфогенеза побега у древесных растений // Онтогенез. 2008. Т. 39, № 2. С. 85–93).
- Novikova A. A. Growth and development of buds in some woody plants (Rost i razvitiye pochetk u nekotoryh drevesnyh rastenij). Minsk, 1976, 119 p. [in Russian] (Новикова А. А. Рост и развитие почек у некоторых древесных растений. Минск, 1976. 119 с.).
- Pautov A. A., Sanach Ju. O., Krylova E. G. Nodal anatomy of the bus integuments in poplars (Nodal'naja anatomija pochechnykh pokrovov u topolej) // Botanicheskii Zhurnal – Botanical Journal, 2012, vol. 97, no. 5, pp. 577–582 [in Russian] (Паутов А. А., Санач Ю. О., Крылова Е. Г. Нодальная анатомия почечных покровов у тополей // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 5. С. 577–582).
- Polevoj V. V., Salamatova T. S. Physiology of plant growth and development (Fiziologiya rosta i razvitiya rastenij). Tutorial. Leningrad, 1991, 240 p. [in Russian] (Полевой В. В., Саламатова Т. С. Физиология роста и развития растений. Уч. пос. Л., 1991. 240 с.).
- Salamatova T. S. Physiology of plant cell (Fiziologiya rastitel'noy kletki) Leningrad, 1983, 231 p. [in Russian] (Саламатова Т. С. Физиология растительной клетки Ленинград, 1983, 231 с.).
- Savinykh N. P., Cheryomushkina A. V. Main directions of the conception of biomorphology in Russia. (Osnovnye napravleniya kontseptsii biomorfologii v Rossii) // In: Biomorphological studies on the contemporary stage: materials of Conf. with international participation "Modern problems of biomorphology" (Vladivostok 3-9 October 2017) ed. by T. A. Bezdeleva. Vladivostok: Mor. State University, pp. 160-163. [in Russian] (Савиных Н. П., Черемушкина В. А. Основные направления концепции биоморфологии в России. // В кн.: Биоморфологические исследования на современном этапе: материалы конф. с международным участием «Современные проблемы биоморфологии» (Владивосток 3-9 октября 2017 г.) отв. ред. Т. А. Безделева. Владивосток: Мор. гос. ун-т. С. 160–163.)
- Serebrjakov I. G. Comparative analysis of some signs of the rhythm of seasonal development of plants in various botanical and geographical zones of the USSR (Sravnitel'nyj analiz nekotoryh priznakov ritma sezonnogo razvitiya rastenij razlichnykh botaniko-geograficheskikh zon SSSR) // Bjuliten' MOIP – Bulletin MOIP, 1964, vol. 69, no. 5, pp. 62–75 [in Russian] (Серебряков И. Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюллетень МОИП. 1964. Т. 69, вып. 5. С. 62–75).
- Serebrjakov I. G. Morphology of vegetative organs of higher plants. (Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenij.) Moscow, 1952, 390 p. [in Russian] (Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 390 с.).
- Serebrjakov I. G. Ecological morphology of plants (Ekologicheskaya morfologiya rastenij). Moscow, 1962, 377 p. [in Russian] (Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – М., 1952. 390 с.).
- Serebrjakova T. I. Doctrine of life forms of plants at the present stage // Results of science and technology (Uchenie o zhiznennykh formakh rastenij na sovremennom etape) / Botany. vol. 1. M.: VINITI, 1972, pp. 84–169 [in Russian] (Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники / Ботаника. т.1. М.: ВИНТИ, 1972. С. 84–169).
- Tahtadzhjan A. L. Morphological evolution of angiosperms (Morfologicheskaja jevoljucija pokrytosemennyh). Moscow, 1948, 301 p. [in Russian] (Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Москва, 1948, 301 с.).

- Джян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.).
- Furst G. G. Methods of anatomo-histochemical study of plant tissues (Metody anatomo-gistohimicheskogo issledovaniya rastitel'nyh tkanej). Moscow, 1979, 155 p. [in Russian] (Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 155 с.).
- Shilova N. V. About structure and periodicity of bud scales and leaves appearance in walnut (*Juglans regia* L.) (O stroenii i periodichnosti pojavleniya cheshuj i list'ev u greckogo oreha (*Juglans regia* L.) // Trudy Botanicheskogo instituta imeni V. L. Komarova AN SSSR – Proceedings of the Botanical Institute of V. L. Komarov USSR Academy of science, 1964, vol. 4, iss. 16, pp. 101–113 [in Russian] (Шилова Н. В. О строении и периодичности появления чешуй и листьев у грецкого ореха (*Juglans regia* L.) // Труды Ботанического ин-та им В. Л. Комарова АН СССР. 1963. Сер. 4. Вып. 16. С. 101–113).
- Shilova N. V. Vegetative buds development of some species of genus *Crataegus* L. (Formirovanie vegetativnyh почек u nekotoryh vidov roda *Crataegus* L.) // Botanicheskii Zhurnal – Botanical Journal, 1969, vol. 54, no. 8, pp. 1169–1185 [in Russian] (Шилова Н. В. Формирование вегетативных почек у некоторых видов рода *Crataegus* L. // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 8. С. 1169–1185).
- Shilova N. V. Types of growth inside the bud and structure of plants mountainous North-East USSR (Tipy vnutripochechnogo rosta i stroenie rastenij gornogo Severno-Vostoka SSSR) // Abstr. Diss. Grand PhD in Biological sciences, 1987, 36 p. [in Russian] (Шилова Н. В. Типы внутрипочечного роста и строение растений горного Северно-Востока СССР: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1987. 36 с.).
- Burrows G. E., Chisnall L. K. Buds buried in bark: the reason why *Quercus suber* (cork oak) is an excellent post-fire epicormic resprouter // Trees. Vol. 30. 2006, p. 241–254.
- Foster A. S. Investigation on the morphology and comparative history of development of foliar organs // American Journal of Botany. 1929, vol. 16, no. 7, pp. 475–501.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen Bd. 1. Berlin, 1935. 955 S.
- Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Ester Teil: Der vegetative Aufbau. Jena, 1954. 258 S.
- Wiegrefe S. J., Sytsma K. J., Guries R. P. Phylogeny of Elms (*Ulmus*, *Ulmaceae*): Molecular Evidence for a Sectional Classification // Systematic Botany. 1994, vol. 19, no. 4, pp. 590–612.