

УДК 581.441: 581.444: 58.002

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ СТРОЕНИЯ КРОН ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

И.С. Антонова, В.А. Барт

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, ulmaseae@mail.ru
Исследование поддержано грантом РФФИ проект №16-04-01617

Реферат. Для разных видов древесных растений умеренной зоны, исследованных в нескольких стадиях онтогенеза и в различных точках ареала, с использованием методов многомерного статистического анализа выявлены наиболее типичные двулетние побеговые системы (ДПС) для разных видов деревьев. На основе принципа отражения построена модель развития материнского побега основных типов ДПС как торможение (недоразвитие) зон ДПС наиболее развитого типа.

Ключевые слова: крона, побеговые системы, пространственно-временные единицы строения кроны, зональность побега, принцип отражений.

Введение. Биоморфология древесных растений тесно связана с многочисленными проблемами практики и в связи с этим бурно развивается в настоящее время. Строение кроны дерева неизбежно связано с пространственно-временными отношениями побегов и побеговых систем в ней. Выявление масштабов пространственно-временных отношений внутри короны единиц ее строения остается актуальной задачей. Строение побеговых систем разного уровня оказываются связаны с зональностью побега (Антонова, Барт, 2015).

Материалы и методы. На территории европейской части России и ближнего зарубежья более 30 лет изучалось строение кроны древесных растений умеренной зоны в естественных насаждениях и интродукции (Антонова, Фатьянова, 2016). Исследованы растения более, чем 35 родов различных семейств. Для большого количества видов изучение проходило в разных возрастных состояниях и в различных точках естественного и культурного ареала (База данных ANTREES, свидетельство о государственной регистрации баз данных №2016621088 от 9 августа 2016 года). При разделении ДПС применялись дисперсионный, дискриминантный, корреляционный и факторный анализы.

Результаты и обсуждение. Количество листьев на побеге принято считать по листьям средней формации. Начальная часть побега обычно уходит от внимания исследователя, так как междуузлия почечных чешуй трудно измерить. Измерения обычно начинают с первого зеленого листа. Это не совсем справедливо, так как побег начинается с большего или меньшего количества почечных чешуй или предлистьев, которые являются его листовыми органами. Присутствие мелких междуузлий чешуй или почечного кольца – важная особенность растений умеренной зоны. У дуба, например, общее количество чешуй может достигать 30, а у вяза – 7-9. Иначе говоря, общее количество листовых органов на элементарном побеге, по И.А. Грудзинской, существенно больше, чем учитывается обычно.

Важность вовлечения в исследование мелких междуузлий в начале побега мы попытаемся показать на построенной модели развития побега.

Если представить целое дерево вариационными рядами его побегов по длине и количеству листьев, то мы увидим, что после быстрого убывания в самом начале обе полученные кривые сразу же переходят в «длинный хвост» почти не меняющихся значений. При этом форма кривых мало зависит от условий произрастания дерева.

Большое количество сходных по размеру мелких побегов на дереве часто побуждало исследователей выбирать только их в качестве материала для работы (например, оценка

влияния загрязнений, других внешних воздействий). Крупные же побеги, которых намного меньше, либо составляют скелет дерева, либо растут на его вершине. Их труднодоступность нередко становится причиной их невключения в исследование.

Между тем, приспособление дерева к ухудшению внешних условий идет по двум направлениям. Первое – это сокращение количества мелких побегов при незначительном уменьшении их размеров. Второе, что проявляется намного ярче, существенное сокращение как количества, так и размеров средних и длинных побегов.

Как было показан Maillette (1982) и Wilson (1980) исследование одних лишь почек и побегов дерева не позволяет восстановить его структуру. Необходимо учитывать свойства более крупных комплексов побегов. Это направление стало особенно бурно развиваться после выхода в свет книги Halle и Oldemann (1970) об архитектуре строения растений.

В России это направление получило развитие в работах Л.Е. Гацук (2008), М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова (1991), И.А. Гетманец (2008), Н.П. Савиных (2012) и др.

Многолетние исследования побеговых комплексов деревьев умеренной зоны позволило нам построить шестиуровневую систему соподчиненных единиц кроны дерева.

Архитектура дерева подразумевает выделение пространственно-временных единиц в структуре кроны. Они образуют четкую иерархию, каждый уровень которой существует в своем пространственном и временном масштабе. Взаимодействие всех уровней побеговых систем определяет развитие дерева. Основной пространственно-временной единицей является двулетняя побеговая система (ДПС). На рисунке 1 показаны наиболее часто встречающиеся типы ДПС в кронах деревьев умеренной зоны на примере *Acer negundo* L.

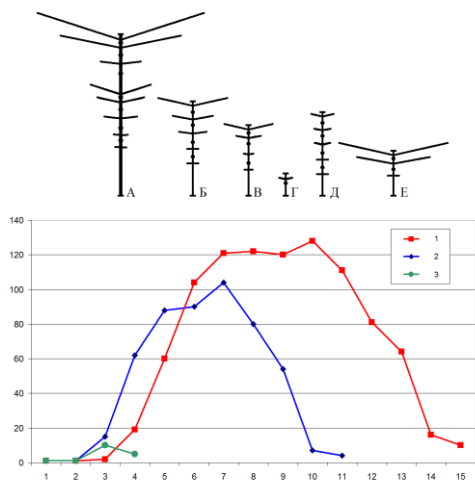


Рис.1. Типы ДПС *A. negundo* и диаграммы длин междоузлий типов Б (1), В (2) и Г (3).

Для сравнения ДПС «ростового» (Б), «основного» (В) и «заполняющего» типов на рисунке 1 приведены их графики междоузлий.

График длин междоузлий материнского побега ДПС на рисунке 2 дополнен изображением боковых побегов, развивающихся на материнском побеге в его верхних концевых междоузлиях. Пунктир соответствует границам зон (от I до V), а вертикальные линии – длинам боковых побегов в соответствующих узлах материнского побега на второй год развития; x – ось номеров междоузлий, y – ось длин междоузлий материнского побега.

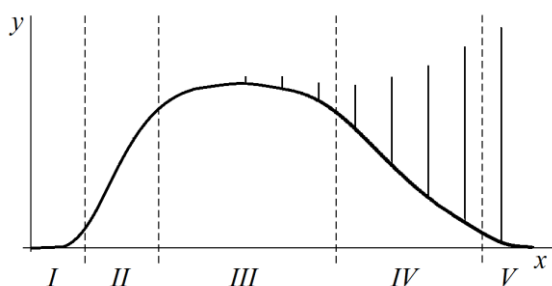


Рис.2. Схема расположения зон материнского побега «ростовой» ДПС *A. negundo*.

В нижней части побега (зона I) вместо почек присутствуют только мелкие бугорки, затем в зоне быстрого увеличения длин междоузлий (II) закладываются только крайне мелкие (в последствии – спящие) почки. На плато кривой (III) развиваются мелкие почки, частично вырастающие в короткие боковые побеги. Нисходящая часть кривой (IV) несет основную часть боковых побегов.

В полной мере представленной зональностью обладают только материнские побеги самых развитых типов ДПС (А, Б на рис. 1). В графиках междоузлий материнских побегов более мелких типов ДПС сокращены или полностью отсутствуют зоны II, III, IV.

Рисунок 3 схематически иллюстрирует предлагаемую нами параметрическую модель различных видов ДПС *A. negundo* в двух простых случаях.

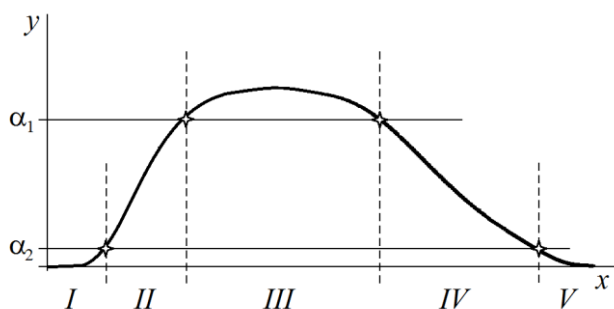


Рис.3. Схема моделирования побегов как недоразвитого материнского побега «ростовой ДПС»; α_1 и α_2 суть нижние границы первых латентных интервалов материнских побегов «основной» и «заполняющей» ДПС.

Диаграмма длин междоузлий отражает только результат (траекторию в фазовом пространстве) процесса развития побега. По Н.П. Кренке его развитие происходит в двух разных шкалах времени. Математическое описание сходных процессов на основе принципа отражений (фидуциальный подход Фишера в статистике, двойственность в теории линейных неравенств) на примерах из биологии и медицины дано в книге А.Г. Барта (2003).

Шкала длин междоузлий убывающей геометрической прогрессией разбивается на отрезки реальной и латентной стадий роста побега, следующие друг за другом. Для материнских побегов, наиболее развитых ДПС нижняя граница первого латентного интервала достаточно высока. На рисунке 3 схематично изображены нижние границы первых латентных интервалов материнских побегов менее развитых типов ДПС: α_1 – «основной» и α_2 – «заполняющей». Так, в первом случае зона II сразу переходит в IV, а во втором – зона I сразу переходит в V. Таким образом, различные типы ДПС оказываются недоразвившимися ДПС «ростового» типа. Модель выявляет огромное разнообразие форм «заполняющих» ДПС, которое нивелируется их малыми размерами.

Материнские побеги «сверхростовых» ДПС (тип А) и имеют несколько периодов роста. Наиболее крупные боковые побеги развиваются на лишь последнем периоде роста, в

то время как на первых периодах – только мелкие (рис. 4). При этом соответствующие зоны ответвления разделены интервалом, лишенным боковых побегов.

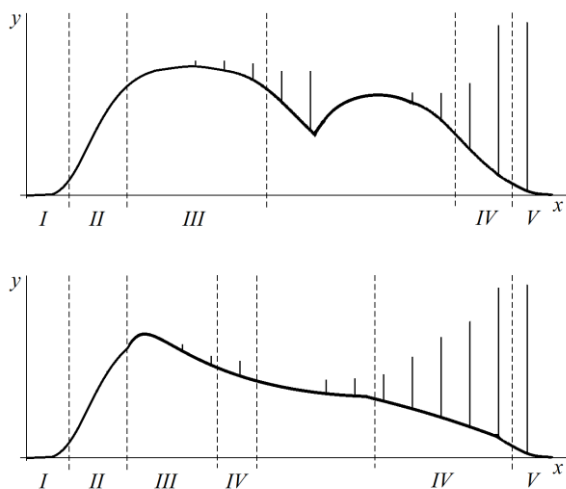


Рис.4. Схема двух вариантов «сверхростовых» (тип А) ДПС *A. negundo* с двойным периодом роста.

Нередко график имеет «впадину», за которой следует увеличение длин междоузлий. При этом боковые побеги располагаются только в дистальной части материнского. Впадине в этом случае соответствует окончание зоны листовых органов, заключенных в почке. За ней расположены только листья, образовавшиеся только в процессе открытого роста.

Выводы. Построена математическая модель описывающая связь ДПС с зональностью материнского побега. Показан роль концевых междоузлий начала и конца побега для его строения. Выявлены наиболее типичные ДПС для разных видов деревьев умеренной зоны.

Исследование поддержано грантом РФФИ проект №16-04-01617

Литература.

1. Maillette L. Structural dynamics at silver birch: I: The fates of buds // J. of appl. ecol. 1982. Vol.19, N1. P.203-218.
2. Hallé, F., Oldemann, R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson. 1970.
3. Антонова И.С., Барт В.А. К вопросу о зональности побега на примере побегов *Acer negundo* L. // Вестник ТвГУ. сер. «Биология и экология». 2015. №4. С.143-159.
4. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Бот. журн. №.6. 2016. С.628-649
5. Барт А.Г. Анализ медико-биологических систем. Метод частично обратных функций. СПб.: СПбГУ, 2003г. - 280 с
6. Гацук Л.Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // В сб. «Современные подходы к описанию структуры растения.» Киров. 2008. С.27-47.
7. Гетманец И.А. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала) // В сб. «Современные подходы к описанию структуры растения». Киров. 2008. С.106-115.

8. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журн. Общ. Биол. 1991. т. 52. №3. С. 409-421.

9. Савиных Н.П. Архитектура трав // В сб. «Актуальные проблемы современной биоморфологии.», Киров, 2012, с. 342-354.

SOME RESULTS OF STUDYING STRUCTURE OF THE CROWNS OF WOODY PLANTS OF THE TEMPERATE ZONE

I.S. Antonova, V.A. Bart

St. Petersburg State University, St. Petersburg

Summary. For different types of woody plants of temperate zone, were investigated at several stages of ontogenesis and in different points of the areal. Using the methods of multivariate statistical analysis revealed the most typical biennial shoots system (BSS) for different tree species of the temperate zone. Based on principle of reflections we present a model of development of maternal shoot of different types of BSS as braking (delay) of zones in BSS of the most advanced type.

Keywords: *shoot, crown, shoots system, spatial-temporal units, spatial-temporal units of crown structure, zoning of shoot, the principle of reflections.*