

# ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ПРИ РАЗВИТИИ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ.

И.С. Антонова, В.А. Барт

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия,  
[ulmaceae@mail.ru](mailto:ulmaceae@mail.ru)

## SPATIAL-TEMPORAL RELATIONSHIP IN DEVELOPMENT OF THE SHOOTS SYSTEMS OF TREES OF TEMPERATE ZONE.

I.S. Antonova, V.A. Bart

Предлагаемая нами ранее система иерархического строения кроны древесного растения (Антонова, Азова, 1999; Антонова и др., 2012) включает в себя систему крон многоствольного дерева, крону, ветвь от ствола, эпсион, двулетнюю побеговую систему (ДПС), побег и метамер. При переходе от одного уровня иерархии к другому существенную роль играет принцип отражений (Барт, 2003). Многозначная система прообразов при отражении позволяет параметрически описать множественность всевозможных вариантов единиц кроны разных уровней. При реконструкции архитектуры кроны важным атрибутом отражений становится согласованность пространственных и временных характеристик (диапазонов) таких единиц. Часто избыток пространства прообраза реализуется как избыток времени образа, и наоборот.

Получены новые данные о количестве листовых зачатков в почках родов *Ulmus L.*, *Fraxinus L.*, *Quercus L.*, *Acer L.*, *Tilia L.* Как правило, подсчет листовых органов ведется только по зеленым листьям – листьям срединной формации. Сопоставление заложения и развития пазушных почек показало, что количество листовых органов на побегах этих деревьев значительно больше, чем принято считать. Это имеет большое значение для понимания временной структуры ДПС.

Пространственно-временной аспект развития побега дерева и травянистого растения серьезно отличаются друг от друга. В первом случае реализация плана такого развития во времени занимает несколько лет, осваивая определенное пространство на основе эффекта одревеснения. Это делает форму как ДПС, так и всего дерева более структурированной. Количественные и качественные свойства почки дерева являются очень важным элементом всего процесса (Barthelemy, Caraglio, 2007).

Исследование строения ДПС древесных растений умеренной зоны показало, что развитие каждой ДПС состоит из четырех основных этапов.

1) Формирование материнского побега, который может продолжаться с июля по май или с августа по июль, в зависимости от того, когда и как долго формируется почка, и как быстро происходит разворачивание побега весной; если у побега продолжается формирование листовых органов летом или начинается формирование второго периода роста, то время его

формирования может продолжаться до начала августа. 2) Заложение почек и подготовка боковых побегов на материнском, которые связаны с типом ДПС. 3) Реализация определенного типа ДПС завершаются на второй год жизни побега. 4) Основной период времени, за который ДПС выполняет свои функции. Этот период заканчивается частичным или полным отмиранием. Полным отмиранием закачивается жизнь мелких побеговых систем (ДПС «заполнения», часть «основных» ДПС). У «ростовых» и «сверхростовых» систем осевые побеги и наиболее крупные побеги существуют столько же, сколько живет ветвь, основой которой они являются (Антонова, Барт, 2016б; рис. 1).

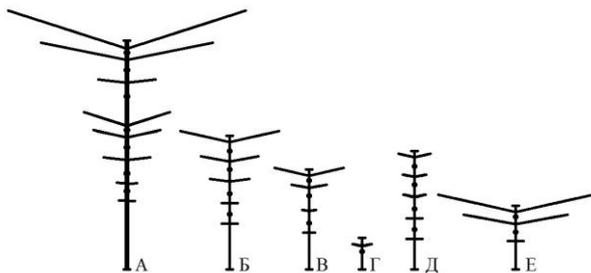


Рис. 1. Схемы геометрических контуров ДПС рода *Acer L.*: «сверхростовая» (А), «ростовая» (Б), «основная» (В), «заполняющая» (Г), «узкоконтурная» (Д), «вертолет» (Е).

Как показывают многолетние исследования у *A. negundo* побег (средней длины) с данным количеством листьев и общей длиной может превратиться в три варианта ДПС: он может стать слабой «ростовой», хорошо развитой «основной» системой и «вертолетом» (Антонова, Барт, 2016б). Появление «вертолетов» явление редкое, происходящее на мощном направлении роста, нередко в составе оси после одной или двух мощных «ростовых» или «сверхростовой» ДПС. «Вертолетом» мы называем ДПС, у которого боковые побеги в количестве 4-6 равны или превышают длиной материнский. Биологический смысл появления такой побеговой системы – мощный и одномоментный (за один вегетационный сезон) захват бокового пространства вокруг материнского побега. Именно такие побеговые системы возникают на верхушке дерева *A. negundo*, когда от монодоминантного роста оси дерева вверх растение переходит к формированию округлой кроны. При этом осевое направление роста затухает и продолжается короткими слабоветвящимися побеговыми системами. В случае появления «вертолетов» на боковых осях их мощность значительно меньше, а затухание выражено не так явно.

С точки зрения длительности жизни дерева в его кроне можно противопоставить две разные и наиболее устойчивые во времени части: скелет кроны и кружево кроны, ранее называемая ткань кроны (Антонова и др., 2012). Скелетом мы называем малочисленную группу ДПС ствола и длительно живущих частей боковых осей низких порядков ветвления. Кружево кроны состоит из большого количества мелких ДПС высоких

порядков и заполняет устойчивую во времени ограниченную область пространства – периферию кроны.

Обе части дерева формируются в виргинильной стадии и стадии G1 и начинают разрушаться в синильной стадии.

При этом скелет кроны устойчив как во времени, так и в пространстве. Кружево кроны устойчиво во времени, но (локально) постоянно меняется в пространстве. Кружево кроны у каждого вида дерева обладает устойчивым аутентичным рисунком (Антонова и др., 2012). Его создают «заполняющие» и «основные» ДПС.

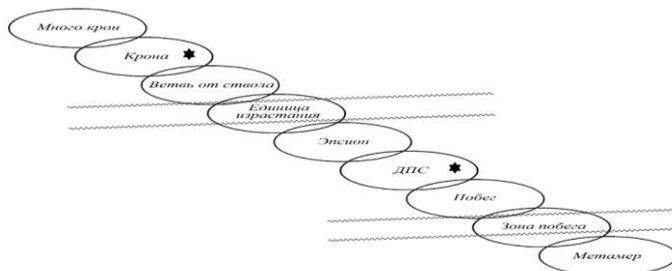


Рис. 2. Иерархия единиц строения кроны. Звездочки соответствуют пространственным (основным) единицам, волнистые линии – временным.

Как правило, «вертолеты» надолго остаются в скелете кроны. В иерархической схеме на рисунке 2 при появлении «вертолета» в кроне дерева управление происходит на уровне ветви от ствола, то есть на более высоком, чем, например, при формировании следующих друг за другом цепи побегов в осях высоких порядков. Этим она существенно отличается от ДПС других типов.

«Сверхростовые» ДПС появляются не на всяком дереве *A. negundo* и в небольшом количестве. По возрастному состоянию их появление связано с Virg возрастным состоянием или с состоянием G1, а также как результат раневого роста при повреждении кроны. Главной особенностью «сверхростовых» ДПС является наличие двух или нескольких периодов роста материнского побега, что приводит к его большой длине. Крупные боковые побеги располагаются только в конце последнего периода роста. Такие ДПС всегда образуют основу скелета дерева, и в схеме рисунка 2 их формированием управляет уровень всей кроны.

В управлении формированием побеговых систем одного уровня другим уровнем даже через ступень иерархии, особенно четко проявляется мультимасштабность побеговых систем (Антонова и др., 2012).

На рисунке 3 представлены пять зон сформированной ростовой ДПС. 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.

В зоне III, самой большой по протяженности, развиваются короткие боковые побеги. В зоне IV развивается одна или две пары средних боковых побегов, а в зоне V – максимально длинные. Нисходящая часть кривой несет основную часть боковых побегов.

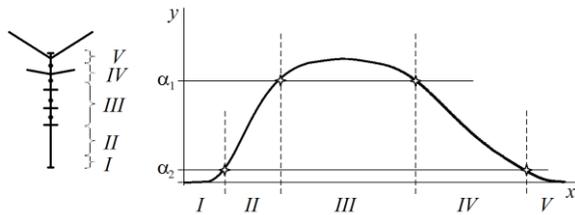


Рис. 3 Схема зон ростовой ДПС и диаграмма длин междоузлий ее материнского побега; ось  $x$  соответствует номеру узла на нем, а ось  $y$  – длине междоузлия.

На рисунке 3 шкала  $y$  длин междоузлий 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 схематично изображены нижние границы первых латентных интервалов «основной» ( $\alpha_1$ ) и «заполняющей» ( $\alpha_2$ ) ДПС. В первом случае зона II сразу переходит в IV, а во втором – зона I сразу переходит в V. При этом выявляется огромное разнообразие форм «заполняющих» ДПС, которое нивелируется их малыми размерами. Таким образом, различные типы ДПС оказываются недоразвившимися ДПС «ростового» типа.

Формирование «узкоконтурных» ДПС и «вертолетов» также связано с элиминацией определенных зон материнского побега на первом этапе развития ДПС. Также превращение части листовых зачатков в чешуеобразные органы у широколиственных пород деревьев позволило им продвинуться с коротким вегетационным сезоном.

Развитие побеговых комплексов представляет собой пространственно-временное явление. Сокращение или полное удаление («обрезка») отрезков времени приводит к выигрышу пространства и наоборот. Кроме примера трансформации ДПС, приведенного выше, можно наблюдать похожие эффекты, связанные с израстанием ветви от ствола и формирования кроны в целом.

Существенным является вопрос о сходстве типов ДПС, развивающихся в кроне. Иначе говоря, какие качества ДПС являются менее изменчивыми. У отдельно стоящего дерева легче выделить ДПС определенного типа, такие ДПС более полночленны и полноценны. У дерева в лесном сообществе этап реализации ДПС на второй год часто имеет подавление развития боковых побегов, что затрудняет выявление ее геометрического контура. Например, соседство с боковыми ветвями собственного или соседнего дерева может привести к полноценному развитию боковых побегов только с одной стороны или частичному их недоразвитию. Таким оказывается большинство ДПС на лесном дереве. Однако принадлежность к одному типу ДПС не теряется.

Это явление подобно образованию кристаллов в природе. Кристаллические структуры бериллов встречаются значительно чаще изумрудов ювелирного качества.

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

## Список литературы

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.

Антонова И.С., Барт В.А. К вопросу морфологии крон некоторых деревьев умеренной зоны и их математического описания // Сб. мат. юбил. международн. науч. конф. «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа». Сухум, 2016а.С. 42-45.

Антонова И.С., Барт В.А. Анализ метрических характеристик двулетних побеговых систем *Acer negundo* L. в молодом генеративном состоянии // Вестник ТвГУ. сер. «Биология и экология», 2016б. №4. С.151-159.

Антонова И.С., Фатьянова Е. В., Зайцева Ю.В., Гниловская А.А. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) // Актуальные проблемы современной биоморфологии, Киров, 2012. С. 390-402.

Антонова И.С., Фатьянова Е.В. О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Бот. журн. 2016. Т.101, №.6. С.628-649.

Барт А.Г. Анализ медико-биологических систем. Метод частично обратных функций. СПб.: СПбГУ, 2003. 280 с.

Гацук Л.Е.. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров. 2008. С. 27-47

Гацук Л.Е. Унитарные и модулярные живые существа: к истории развития концепции // Вестник ТвГУ. сер. «Биология и экология», 2008. № 9. С. 29-41.

Гетманец И.А. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала) // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров. 2008. С.106-115.

Паутов А.А. строение сформированных удлинённых и укороченных годовичных побегов у древесных растений // Бот. журн., 1987, т. 72, №12, С.1631-1636.

Савиных Н.П. Развитие научных направлений И.Г. Серебрякова в настоящее время // Труды 9-й Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. т1. под ред. В.П. Викторова. 2014. М.: МПГУ. С.17-25

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391с.

Barthelemy D, Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann Bot. 2007. № 99. P. 375–407.