

УДК 581.44:635.054

ИЕРАРХИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ КОНСТРУКТИВНЫХ ЕДИНИЦ (МОДУЛЕЙ) ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

М.В. Костина

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

В кроне большинства древесных растений умеренной зоны хорошо вычлняются: 1- структуры, формирующиеся за один цикл роста, и 2) оси видимых порядков ветвления. Эти особенности строения древесных растений определяют выбор конструктивных единиц. Выделение уровней и подуровней диктуется ритмологическим аспектом формирования побеговых систем, четко различающихся по строению и выполняемым функциям. Использование понятия «генеративный побег» позволяет учитывать специфику систем, образующихся после вступления растений в генеративный период и во многом определяющих конструктивные особенности кроны и ее внешний облик.

Изучение древесных растений умеренной зоны с позиций модульной концепции через серию закономерно повторяющихся конструктивных единиц (модулей), формирующихся в результате более или менее сложных квантов роста [16; 17; 19], позволяет во многом понять специфику как их сезонного развития, так и особенности их структурной организации и внешнего облика.

В отличие от всех разработанных ранее иерархических классификаций модулей древесных растений [1; 2; 3; 9; 13; 14; 20] мы подходим к выделению уровней разной степени сложности прежде всего с учетом ритмологического аспекта формирования побегов [21] и побеговых систем. Каждый из выделенных нами иерархических уровней представлен несколькими разнокачественными модулями. Разделяя точку зрения Т.В. Кузнецовой [8], мы считаем, что модули должны хорошо вычлняться в побеговой системе растения. Согласно М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякову [9; 10], мы вводим функциональную характеристику в описание модулей.

Принадлежность конкретных объектов к той или иной жизненной форме и климатические условия, в которых эти объекты произрастают, вносят свои коррективы в выделение конструктивных единиц. Специфика древесных растений умеренной зоны по сравнению с травянистыми проявляется в следующих особенностях их структурно-ритмологической организации:

1. Для древесных растений силлептическое ветвление в вегетативной сфере не характерно, хотя изредка его можно наблюдать у многих видов [22;4;11]. Силлепис регулярно встречается у следующих групп растений: а) быстрорастущих пород (эксплерентов), например видов родов *Salix*, *Betula* [5]; б) видов, образующих колючки (виды родов *Crataegus*, *Chaenomeles*, *Prinsepia*, *Eleagnus* и др.); в) видов с эрикоидными (*Calluna vulgaris*) и чешуевидными листьями (виды рода *Tamarix*); г) видов, побеги которых дифференцированы на фотосинтезирующие брахибласты и несущие их ауксибласты, не принимающие участия в фотосинтезе [7], как у видов рода *Berberis*. У древесных растений силлептическое ветвление широко распространено в генеративной сфере, поскольку соцветие, входящее в состав генеративных побегов, развивается именно в результате такого варианта ветвления

[12;7].

У большинства травянистых растений вся надземная часть побегового тела, расположенная выше уровня снежного покрова, формируется в основном в результате именно силлептического ветвления.

2. У древесных растений, в отличие от травянистых, образование побегов второй волны роста из верхушечных и пазушных почек (пролептическое ветвление) происходит, за редким исключением, нерегулярно и обычно обусловлено повреждением растений или резким изменением условий внешней среды.

3. У древесных растений образование побеговых систем из спящих почек имеет гораздо большее значение, чем у травянистых [14].

4. У древесных растений боковые побеги, формирующиеся в результате разных ритмологических вариантов развития по отношению к главному побегу, четко различаются по степени выраженности почечного кольца в их основании, которое у силлептических побегов часто вообще не образуется [11].

5. У древесных растений, обычно имеющих закрытые почки, побеги, формирующиеся за один цикл видимого роста из почек возобновления, хорошо различимы в побеговом теле растения благодаря наличию почечного кольца. Следует отметить, что у многих травянистых растений с открытыми почками ритмичность ростовых процессов не отражается в структуре побегов, что сильно затрудняет выделение элементарных побегов.

6. Многолетние побеговые системы древесных растений, в отличие от травянистых, состоят из большего числа модулей, различающихся как по строению, так и по выполняемым функциям.

Предлагаемая нами классификация конструктивных единиц включает три уровня сложности.

В качестве модулей низшего иерархического уровня мы рассматриваем хорошо вычлняющиеся в побеговой системе растения вегетативные и генеративные побеги, формирующиеся из почек возобновления за один цикл роста. Модули данного уровня выполняют функции ассимиляции и репродукции. Следует подчеркнуть, что только изучение модулей низшего уровня позволяет учитывать особенности встраивания соцветий в вегетативную сферу побега, специфику силлептических побегов и силлептического ветвления.

Ко второму уровню мы относим модули, формирующиеся за один вегетативный период. Модули данного уровня отражают особенности пролептического ветвления и образования элементарных побегов из верхушечных почек после непродолжительного периода покоя. Эти модули вследствие нерегулярности их формирования не принимают существенного участия в построении побегового тела древесных растений.

К модулям третьего уровня мы относим многолетние системы побегов. В соответствии с ритмологическим аспектом формирования побеговых систем и выполняемыми ими функциями этот уровень подразделяется нами на два подуровня.

К модулям первого подуровня относятся многолетние системы побегов, формирующиеся из почек регулярного возобновления (каталепсис). Основной функцией модулей этого подуровня является построение архитектурной модели, свойственной тому или иному виду. Эти модули различаются по положению в кроне древесного растения, выполняемым функциям, составу входящих в них вегетативных и генеративных побегов, характеру их сочленения, длительности существования и т. д. Выделение и систематизацию модулей первого подуровня мы связываем с осями видимых порядков ветвления, которые хорошо вычлняются в побеговом теле древесных растений. Каждое возрастное состояние древесного растения характеризуется определенным числом таких порядков. Оси этих порядков хорошо

прослеживаются в кроне растения и могут послужить теми точками отсчета, которые позволят упорядочить и систематизировать описание осевых систем древесных растений и указать местоположение этих систем в кроне [6]. Так, например, в качестве модуля можно рассматривать систему побегов, на основе которой формируется ствол (ось I видимого порядка ветвления). Системы, на основе которых формируются ветви, отходящие от ствола (оси II видимого порядка ветвления), будут обладать другими характеристиками и т. д.

К модулям второго подуровня мы относим многолетние побеговые системы, формирующиеся из спящих почек. Основная функция модулей данного подуровня заключается в восстановлении той или иной части архитектурной модели (или модели в целом), отмирающей в результате естественного старения или повреждений различного рода. Выделение модулей этого подуровня мы предлагаем также связать с теми осями видимых порядков ветвления, на которых они возникают. Для обозначения специфики развития побегов из спящих почек мы вводим понятие «гипнолепис».

Специфика систем, развивающихся из спящих почек, состоит не только в последовательном пробуждении спящих почек от дистального конца материнской оси к ее базальному концу и в ортотропном направлении роста побегов [18;9], но и в конкуренции между побегами, развивающимися из спящих почек в области одного почечного кольца.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 3. С. 10 – 32.
2. Гатиук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 18 – 19.
3. Голубев В.Н. Морфогенетический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм деревьев к травам // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биологии. 1973. Т. LXXVIII (5). С. 90 – 106.
4. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968 – 978.
5. Костина М.В. Морфологическое разнообразие годичных побегов у некоторых представителей рода *Prunus s.l.* // Бюл. Гл. ботан. сада. 1997. Вып. 174. С. 93 – 104.
6. Костина М.В. Роль генеративных побегов в построении кроны у представителей рода *Acer L.* // Бюл. Гл. ботан. сада. 2008. Вып. 193. С. 87 – 106.
7. Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Ботаника. 1991. Т. 12. С. 51 – 174.
8. Кузнецова Т.В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 7. С. 1 – 11.
9. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977.
10. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Модульная организация дерева // Материалы X Школы по теоретической морфологии растений «Конструктивные единицы в морфологии растений» (Киров, 2–8 мая, 2004 г). Киров, 2004. С. 62 – 72.
11. Михалевская О.Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге // Актуальные вопросы

экологической морфологии растений. М, 1995. С. 70 – 76.

12. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф. М.; 1997. Т. 1.

13. Савиных Н.П. Модели побегообразования и архитектурные модели с позиций модульной организации // Материалы X Школы по теоретической морфологии растений «Конструктивные единицы в морфологии растений,» Киров, 2 – 8 мая 2004 г. Киров, 2004в. С. 89 – 96.

14. Савиных Н.П. О модульной организации и исходной жизненной форме цветковых растений // Материалы конф. по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М., 2007. С. 209 – 211.

15. Тимонин А.К. Ботаника: В 4 т.: Т. 3. Высшие растения: Учебник для высш. учеб. Заведений. М., 2007.

16. Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (К вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биологии 1990. Т. 51, № 1. С. 72 – 89.

17. Шафранова Л. М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М.; 1994. С. 7.

18. Шумт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.; 1958.

19. Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической эволюции растений. М., 1976. С. 9 – 44.

20. Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin; Heidelberg; New York; Springer Verla;. 1978.

21. Müller-Doblies D., Weberling F. Über Prolepsis und verwandte Begriffe // Beitr. Biol. Pfl. 1984. Bd. 59, № 1. S. 121 – 144.

22. Späth H. L. Der Johannistrieb. Berlin, 1912.

HIERARCHIC CLASSIFICATION OF STRUCTURAL UNITS (MODULES) OF TEMPERATE TREES

M.V. Kostina

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow

Two structural patterns are well discerned in crowns of most temperate trees: 1 – structures formed during one growth cycle, and 2 – axes of visible branching orders. These traits of the trees determine the choice of structural units. Growth rhythms of structurally and functionally different shoot systems enable to delimit levels and sublevels. Using the term "generative shoot" we take into account specific traits of the shoot systems formed during the reproductive stage, which largely determine structure and habit of the plant's crown.