

БОТАНИКА

УДК 581.441: 581.444

К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ ВЕТВЕЙ ДЕРЕВЬЕВ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ В КОНТЕКСТЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ

И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова

Санкт-Петербургский государственный университет

Расплывчатость определений «дерево», «крона» и «ветвь» обуславливает потребность в продолжении исследований в этом направлении. В статье рассматривается «ветвь от ствола» как важная единица строения кроны дерева. Ветвь от ствола – структура, естественным образом ограниченная в кроне дерева. Она развивается на основе системы корреляций, реализующих программу онтогенетического развития особи, что определяет разнообразие ветвей в кроне и присутствие у дерева в каждом возрастном состоянии разных типов ветвей. Происходящее в онтогенезе изменение формы кроны вызвано изменением набора типов ветвей, ее образующих. У большинства видов деревьев умеренной зоны максимальное разнообразие в строении ветвей от ствола наблюдается в виргинильном и раннем генеративном возрастном состоянии. В позднем генеративном состоянии разнообразие ветвей резко снижается. Таксоны различаются между собой по строению и разнообразию ветвей от ствола. Древесные породы, сходные по отношению к экологическому фактору света, проявляют общность способов возрастного преобразования кроны. Исследование сходств и различий в разнообразии ветвей от ствола у деревьев с разными экологическими предпочтениями представляет интерес для дальнейшего развития знаний о жизненных формах.

Ключевые слова: *деревья умеренной зоны, крона, ветвь, ветвь от ствола, побег, побеговая система, форма кроны, онтогенез дерева, возрастное состояние дерева, конструкционные единицы кроны.*

Введение. Понятие «дерево» широко используется как в разнообразных направлениях научной мысли (от биологии до математики и даже гуманитарных дисциплин), так и в повседневной жизни. Смысл, вкладываемый в это понятие, может отражать: 1. форму объекта — древовидную (как у нейрона, так и у математического построения); 2. материал (во всех возможных смыслах); 3. зрительный образ (например, используемый для характеристики ландшафта); 4. религиозный символ; 5. поэтический образ и т.д.

Такое многозначие понятия, несомненно, связано с долгой историей знакомства человечества с этим образом и его естественностью, не требующей дальнейших объяснений. Понятие дерева становится известно человеку в раннем возрасте и существует на

интуитивном уровне всю жизнь. Возможно, этим объясняется то обстоятельство, что даже в морфологии и анатомии растений по стволу и древесине имеется огромная литература, по побегу и листу — еще большая, тогда как строение кроны в наименьшей степени занимает исследователей.

В XX в. в русской литературе внимание к этой проблематике было привлечено работами И.Г. Серебрякова [24; 25], а позднее - его последователями и учениками — Л.Е. Гатцук [11–13], М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова [19; 20], Л.М. Шафрановой [28–30]. В аспект изменения строения кроны под действием условий среды много ценнейшей информации привнесли работы геоботаников, в первую очередь, О.В. Смирновой, А.А. Чистяковой, Л.Б. Заугольной [10; 17; 27; 46]. Следует подчеркнуть большой вклад, внесенный этими учеными в понимание онтогенетической изменчивости строения древесных растений.

В зарубежной литературе представления об архитектуре строения кроны стали бурно развиваться после выхода в свет работ F. Halle и R.A. Oldeman [40; 41]. Выделенные этими авторами критерии позволили выявить сходство строения крон, и механизмы, его вызывающие, у растений весьма разного систематического положения. В развитие этих идей были проведены многочисленные классификационные работы по большому количеству семейств [34; 38; 39; 42].

В дальнейшем за рубежом сформировалось несколько направлений, ставящих задачу математически описать строение кроны [32; 33; 35–37; 39; 43–45; 47]. Успешность этих попыток позволила бы выйти на прямое практическое использование знаний о строении кроны в хозяйственной деятельности человека (например, в плодоводстве). Достижения в этой области, созданные объединенным трудом морфологов, физиологов и математиков, значительны. Однако пока еще очевидно, что именно недостаточность знаний в области морфологии кроны и ее изменений под действием различных естественных причин не позволяет решить эту проблему.

В современном биоморфологическом словаре П.Ю. Жмылев и его коллеги [14] описывают дерево как «растение многолетнее с отчетливо выраженной главной осью скелетной — стволом, сохраняющимся до конца жизни, и кроной, образованной боковыми ветвями и побегами... Деревья различаются по форме и размеру ствола..., кроны и корней...» (стр. 40). Ветвь характеризуется как «широко используемое понятие для обозначения различных побегов ветвления (например, ветви соцветия); в специальном значении ветвями называют одревесневшие, многолетние стебли кроны древесных...» растений (стр. 22).

Неоднозначность понятий «дерево», «крона» и «ветвь» -

исторически сложившееся обстоятельство. Их неопределенность в ботаническом смысле при интуитивной понятности обусловлена недостаточной изученностью, а поэтому данная ботаническая проблема остается актуальной.

Ветвь от ствола как единица структуры кроны и онтогенетические изменения формы кроны дерева в онтогенезе

Обычно у дерева визуально легко выделяются ствол и крона, состоящая из ветвей. *Ветвь от ствола* — очень важная и естественная единица организации кроны (рис. 1, [5]). Она представляет собой естественным образом отграниченную группировку побеговых систем (что и определяет простоту визуального вычленения этой структурной единицы). Все побеговые системы такой совокупности скоррелированы в своем развитии и получают все жизненно необходимые вещества (минеральные и биологически активные, воду) через единую проводящую систему в основании ветви. Все побеги, составляющие этот сложный побеговый комплекс, являются по отношению друг к другу ближайшими родственниками (по сравнению с побегами другой ветви). При этом даже близкое расположение друг к другу (например, при ложномутовчатом размещении) не делает ветви одинаковыми. На структуру и функции в кроне *ветви от ствола* влияет не только высота развития на стволе (рис. 1: 5, г), но также расположение по сторонам света, взаимоотношения с другими ветвями того же дерева, соседних деревьев, крупными объектами неживой природы (скалами и т.д.).

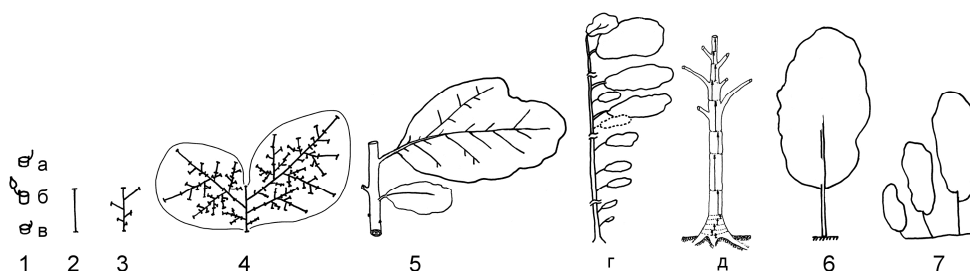


Рис. 1. Система единиц строения тела дерева:

1 — метамеры как элементы строения годичного побега (а — с листовым органом нижней формации, б — средней, в — верхней). 2 — годичный побег — минимальная элементарная единица строения кроны дерева. 3 — двулетняя побеговая система (ДПС), побег, продолжающий развитие оси, не показан. 4 — эпсион (динамическая единица строения кроны, представляющая собой развитие боковых побегов ДПС, управляемое ее материнским побегом). 5 — две ветви от ствола; г — разнообразие ветвей от ствола, формировавшихся в разные периоды жизни дерева; д — ствол как последовательность осевых побегов, развивающаяся с самых ранних этапов существования организма, на которых образуются различные по строению ветви от ствола. 6 — крона. 7 — система крон многоствольного дерева

Еще П.Г. Шитт [31] обратил внимание на то, что боковые ветви на стволе расположены ярусами. Высота ствола и скорость его роста,

меняющиеся в течение онтогенеза, – запрограммированные параметры, корректируемые условиями среды [25].

Ствол представляет собою последовательность побегов (рис.1: д). При любом типе развития (акротония, базитония или мезотония) каждый элемент этой последовательности имеет разные по положению боковые почки. Побеги и ветви, из них развивающиеся, имеют разные размеры и длительность жизни. В случае акротонии побеги второго порядка ветвления из нижней части материнского (стволового побега) образуют ветви, существующие 1-3 года. Другие, формирующиеся выше, создают ветви, живущие 5-6 или 7-8 лет. Еще выше могут присутствовать ветви, составляющие каркас кроны в течение 20 и более лет. У базитонных видов эта картина принципиально не меняется: отличие заключается лишь в расположении крупных ветвей в нижней части материнского побега (участка ствола). Таким образом, длительность жизни ветвей и их размерные характеристики — не просто констатируемые при осмотре параметры, но фундаментальные свойства, связанные с программой развития дерева, реализуемой на основе типа продольной симметрии его побега (акротонии, мезотонии, базитонии) (рис.1: 5, г, д). Это обстоятельство также свидетельствует в пользу значения ветви от ствола как конструкционной единицы.

Понятие об архитектурных моделях крон растений, сформулированное в работах Ф. Алле и Р. Ольдемана [40; 41], дало научному миру представление об ограниченном количестве форм и механизмов их образования. Для огромного морфологического разнообразия деревьев тропических лесов выявлено всего 24 архитектурные модели. Ограниченность механизмов формирования крон древесных растений работает на парадигму канализированного эволюционного процесса.

Условия произрастания обуславливают запуск определенной программы развития в пределах нормы реакции вида, согласно представлениям о поливариантности онтогенеза (рис. 2) [10; 15; 26].

Ветвь от ствола как объект изучения представляет научный интерес с точки зрения изменений, происходящих в кроне дерева при переходе от вегетативного к генеративному периоду онтогенеза.

Эти процессы прослежены нами у некоторых представителей умеренной зоны: *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop., *Acer platanoides* L., *A. negundo* L., *Ulmus laevis* Pall., *U.scabra* Mill., *U. carpinifolia* (Pall.) C. Koch, *Betula pendula* Roth, *B. litwinowii* Doluch., *Aesculus hippocastanum* L., *Diospyros lotus* L., *Melia azedarach* L., а также *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Abies nordmanniana* (Steven) Spach. Возрастные преобразования кроны этих растений описаны для нормально развивающихся особей, без повреждений и угнетения условиями среды, при полном освещении и в условиях

разных сообществ в различных географических зонах (рис. 2). Важнейшим вопросом этих исследований был анализ строения и функций *ветвей от ствола* у деревьев в онтогенезе. Например, изменение структуры *ветвей от ствола* в последовательном ряду возрастных состояний.

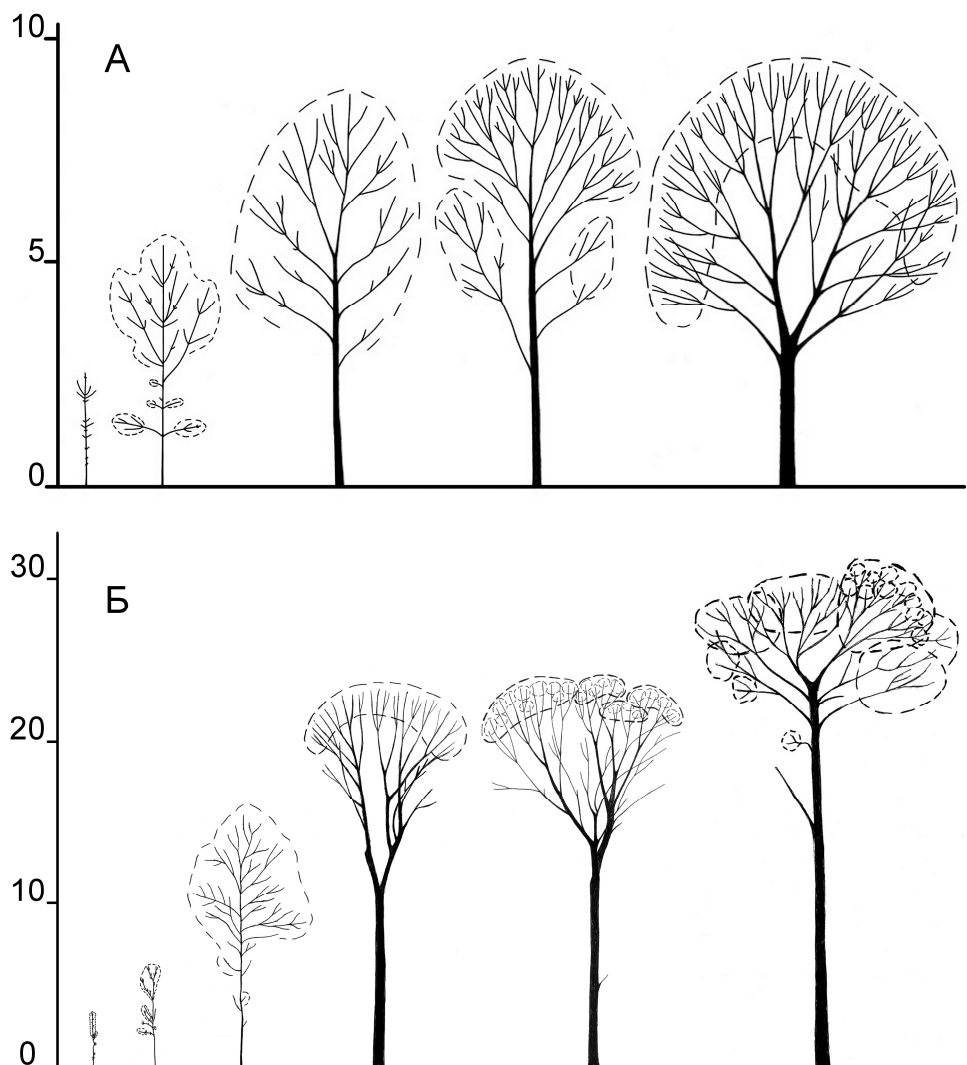


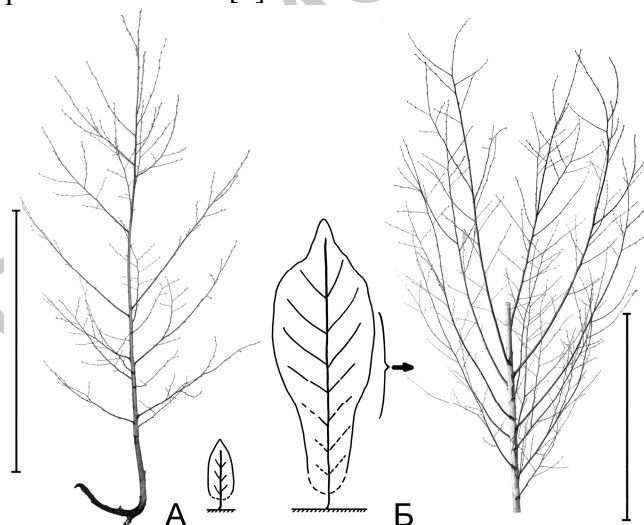
Рис. 2. Развитие кроны ясеня обыкновенного в условиях полного освещения (А) и в лесном сообществе (Б) от имматурного до позднего генеративного возрастного состояния: слева на оси — высота, м

Так, у имматурных растений боковые ветви слабые и короткоживущие, они лишь обеспечивают рост ствола на данном этапе (рис. 3А).

Как показали работы О.В. Смирновой, А.А. Чистяковой, Л.Б. Заугольной [10; 46], именно имматурное (реже виргинильное) возрастное состояние является значимым при «выборе» пути, по

которому пойдет онтогенез в ряду последовательных возрастных состояний. Эти этапы оказываются существенными для последующего развития, скорости роста, дееспособности организма и впоследствии — места в сообществе, на которое будет претендовать данная особь. После прохождения такого момента в онтогенезе становится визуально понятным характер развития растения, в частности, на какое положение в сообществе претендует данная особь.

Ветви виргинильных растений более длительно существуют в кроне дерева. От ветвей иматурных особей их отличает дифференцированность согласно программе развития организма (рис. 3Б). Она проявляется в разном сроке жизни этих ветвей друг относительно друга, разном строении в зависимости от положения на стволовом материнском побеге. Побеговые системы, образующиеся в это время у дерева на наиболее крупных ветвях, не просто обеспечивают быстрый рост ствола, но и позволяют растению стать конкурентоспособным членом сообщества. Побеговые системы у виргинильных растений очень разнообразны, большинство их представляют собой новообразования в онтогенезе особи. Для многих видов деревьев умеренной зоны именно в виргинильном возрастном состоянии наблюдается максимальное разнообразие двулетних побеговых систем (ДПС). При этом наиболее легко визуально выделяются разные их типы [5].



Р и с . 3 . Ветви от ствола у молодого дерева березы повислой:
А — однообразные ветви у иматурной особи, Б — появление более мощных и дифференцированных ветвей у виргинильного растения. Масштабная линейка рядом с фотографиями имеет длину 1 м

Первые генеративные органы появляются у растения, когда оно конструктивно не отличается от виргинильного. В начале раннего генеративного состояния скелетные части кроны, развившиеся во время

виргинильного возрастного состояния согласно всем его особенностям, несут отдельные генеративные побеги, а иногда специфические мелкие побеговые системы, основная функция которых - образование генеративных органов.

Раннее генеративное возрастное состояние – период жизни, во время которого происходит трансформация кроновой системы с изменением строения тела и образованием побеговых комплексов, базовых для размещения генеративных побегов и их систем. Как и в виргинильном состоянии, дерево продолжает энергично расти вверх. Тем не менее, скорость роста ствола, за счет которого крона выносится вверх, постепенно снижается. Одновременно повышается активность роста боковых ветвей, особенно в верхней части кроны, что приводит к ее расширению, изменению формы на более округлую. На боковых ветвях появляются новые, не встречавшиеся ранее морфо-функциональные типы побеговых систем. Такие трансформации претерпевает структура кроны самых разных древесных растений (рис. 4).

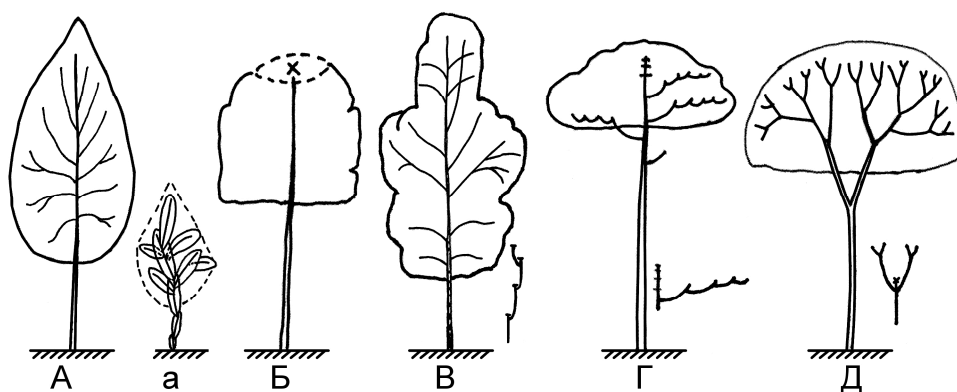


Рис. 4. Форма кроны некоторых деревьев умеренного пояса в генеративном периоде:

А – липа сердцелистная в раннем генеративном возрастном состоянии (а — показано сложение ветвями контура кроны имматурного растения), Б – хурма кавказская (g2), В – береза повислая (g1), Г – сосна обыкновенная (g3), Д – ясень обыкновенный (g3).

Для В, Г, Д приведены схемы побегов в верхней части ствола (время прекращения его роста вверх)

В норме на протяжении раннего генеративного состояния дерево формирует значительную массу ветвей. Осевые их части организованы крупными побегами, превосходящими по своим размерам побеги аналогичного положения в ветвях растений более старшего возраста [5].

Продолжительность раннего генеративного состояния относительно общей длительности жизни дерева невелика. Известно, что имматурное и виргинильное состояния могут растягиваться во времени в случае сложных для особи экологических условий [21; 2; 10]. По нашим наблюдениям, раннее генеративное состояние незначительно

меняет свою продолжительность под прессом среды. В благоприятных условиях растение переходит к следующему этапу морфогенеза с нормально развитой кроной и процессом плодоношения, иначе формируется угнетенный экземпляр с характеристиками вегетативных органов, присущими среднему генеративному возрастному состоянию. Угнетенное дерево отличается однообразием побеговых систем по сравнению с нормально развитыми особями. Зрительно оно воспринимается как более старовозрастное.

Сопоставим механизмы трансформации кроны у разных древесных растений умеренной зоны.

Освещенность – один из важнейших регуляторов формирования кроны. Светолюбивые растения обычно в существенной степени трансформируют крону в онтогенезе. На ранних этапах жизни основная задача такого растения – быстрее «вырваться» в верхний ярус сообщества. В этой связи для них невозможно в раннем возрасте строить крону, сходную с кроной зрелой особи.

Деревья теневыносливых видов способны с ранних лет постепенно создавать крону по образу взрослого растения. Впоследствии они не нуждаются в существенной трансформации кроны (рис. 4А).

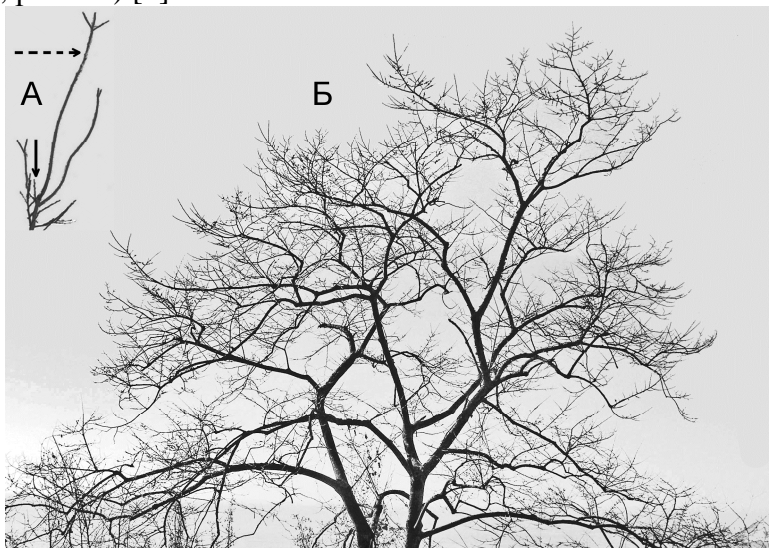
В качестве примера дерева без заметных изменений в конструкции тела при переходе в генеративный период онтогенеза можно привести ель обыкновенную или пихту кавказскую. Характерный для них способ размещения стробилов не приводит к изменению структурной организации кроны в целом. Отметим, что слишком сильное затенение непременно приводит к формированию кроны ели или пихты другого облика (торчка), что уже нельзя отнести к успешному развитию в ряду возрастных состояний. К растениям без выраженной трансформации кроны можно отнести многие виды родов *Picea* и *Abies*.

У *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Ulmus laevis*, *U. scabra* все побеги, кроме первичного, нарастают симподиально. Эти виды характеризуются относительной теневыносливостью даже в молодом возрасте. Их крона не претерпевает столь сильных изменений в раннем генеративном состоянии (рис. 4А) [1; 2; 6; 7].

Для многих видов деревьев с моноподиальным нарастанием побегов ствола в молодом возрасте смена типа нарастания этих побегов на симподиальный является важным этапом формирования кроны. У разных древесных пород это происходит в разном возрасте, на разной высоте ствола и разными способами.

Так, у некоторых видов умеренной зоны прекращение деятельности верхушечной меристемы побегов ствола не вызывает остановку его роста. Верхушечная почка стволового побега хурмы кавказской отмирает после формирования в течение нескольких лет все

более коротких годовичных приростов (рис. 5А). Происходит его перевершинивание одним из верхних боковых побегов. Верхушечная ветвь нарастает симподиально, крупными побегами, что обеспечивает интенсивный рост ствола вверх. Со временем ее годовичные приросты становятся все короче по сравнению с предыдущими. Генеративная функция начинает преобладать над ростовой. Через несколько лет стареющая верхушечная ветвь отмирает (рис. 4Б). Оставшиеся крупные ветви формируют широкую округлую крону с периферическим расположением листовой массы, состоящую из системы «зонтиков» (рис. 4Б, рис. 5Б) [4].



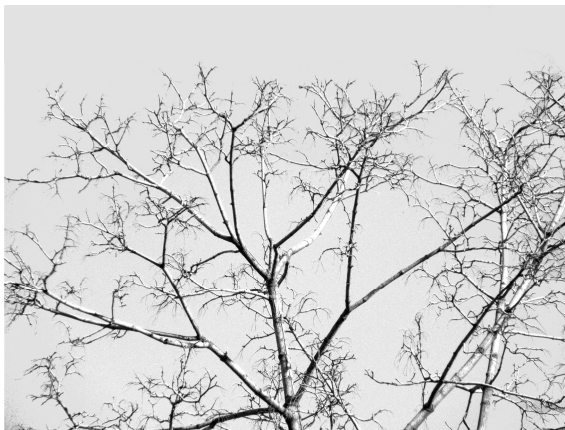
Р и с . 5 . Фрагменты кроны хурмы кавказской:

- А — верхушка раннего генеративного дерева в момент перехода к симподиальному нарастанию ствола (черной стрелкой показан короткий побег 1 порядка, пунктирной — замещающий его в развитии оси верхний боковой побег).
- Б — верхняя часть кроны растения в среднем генеративном возрастном состоянии (возрастное преобразование завершено)

Сходным механизмом прекращения роста ствола обладает *Acer platanoides*. Но супротивное листорасположение определяет развитие иных по своей геометрии побеговых систем. Крона взрослых кленов округлая. При этом у старовозрастных растений *Acer platanoides* отмечается характерная особенность. В результате последовательного неравномерного образования все меньших годовичных приростов на разных направлениях роста старых ветвей формируется ровный плоский край отдельных фрагментов кроны (верхушки будто «срезаны по линейке», рис. 6).

У *A. negundo*, который характеризуется сильно вытянутой кроной в молодом возрасте, основой трансформации кроны является появление нового типа двулетних побеговых систем в оси первого порядка (рис. 7). Трехмерный побеговый комплекс, в котором боковые побеги

сконцентрированы в верхней части материнского (образуются из сближенных почек), по длине сходны с материнским и равномерно расположены по всем сторонам света, не встречается в онтогенезе этого вида до начала преобразования кроны. Позднее такая структура может возникнуть в кроне еще один или два раза. Но она не будет обладать столь же крупными побегами, как в первом случае [3].



Р и с . 6 . Верхняя часть кроны клена остролистного в позднем генеративном возрастном состоянии

Для березы повислой и березы Литвинова характерна ранняя потеря верхушечной почки побегов ствола [25; 16]. Ось ветви, формирующей ствол, после этого развивается, сочетая в своем составе побеги с симподиальным и моноподиальным нарастанием. Расширение кроны начинается задолго до прекращения роста ствола дерева вверх, что реализуется за счет увеличения длины и массы побегов на боковых ветвях, располагающихся значительно ниже верхушки (рис. 3Б, 4В).

У многих видов деревьев отмирание верхушечной почки ствола приводит к прекращению его роста в высоту. У сосны обыкновенной это событие предваряется постепенным снижением интенсивности роста ствола (на протяжении многих лет каждый следующий годовой прирост оказывается меньше предыдущих, вплоть до побега, длина которого составляет считанные сантиметры, рис. 4Г). После завершения этого процесса рост дерева вверх практически не происходит. Расширение кроны за счет развития симподиально нарастающих боковых ветвей начинается задолго до отмирания верхушечной почки ствола.

Для ясеня обыкновенного отмечено естественное, вероятно, запрограммированное отмирание верхушечной почки у крупного побега ствола (прирост более 1 м, иногда даже более 2 м, рис. 8).



Р и с . 7 . Клен ясенелистный в среднем генеративном возрастном состоянии. Стрелка указывает на материнский побег системы, с появления которой начинается возрастное преобразование кроны из узкой в округлую



Р и с . 8 . Отмирание верхушечной почки (с верхней частью побега) оси первого порядка ясеня обыкновенного. Два примера

После этого рост дерева вверх и расширение кроны происходит за счет развития боковых ветвей из пазух верхней пары листьев (рис. 4Д). Эти ветви имеют крупные годовые приросты, осевые побеги несколько лет нарастают моноподиально, затем их верхушечная почка отмирает, что приводит к развитию боковых ветвей следующего порядка ветвления (механизм повторяется). Впоследствии на ветвях наблюдаются все более короткие годовые приросты, в составе осей присутствуют моноподиально и симподиально нарастающие побеги. В результате крона существенно расширяется, приобретая округлую «зонтиковидную» форму (рис. 2, 4Д) [17]. Схожим образом устроена крона растений *Melia azedarach* на генеративном этапе онтогенеза, но у

этого вида верхушечная почка каждого побега формирует соцветия, после чего за дальнейший рост отвечают один-два боковых побега.

Дерево, в отличие от других биоморф, хранит в своем теле историю становления организма, его детских и юношеских периодов в виде систем побегов, складывающих ствол и основания крупных ветвей. Чем ниже по стволу расположена ветвь в раннем (и отчасти среднем) генеративном возрастном состоянии, тем отчетливее выявляются в ее строении особенности предшествующих возрастным состояниям. У разных видов деревьев такие ветви образуются из почек пролептически, реже силлептически, нередко в составе их осей обнаруживаются специфические крупные побеги. Характер развития отличает их от ветвей омоложения (продукта развития спящих почек), введенных в понятийный аппарат ботаники А.П. Хохряковым и М.Т. Мазуренко [18].

Трансформация кроны – это совокупность процессов, заслуживающих последовательного описания, т.к. происходит в кроне однократно. Онтогенез каждого вида индивидуален. Ствол выносит крону дерева на достаточно большую высоту, что отличает жизненную форму дерева от других. Значение трансформации кроны в жизни дерева недооценено, т.к. подробно рассматривая «скелетные» оси и их формирование, мы чаще обращаемся к кроне взрослого дерева, когда у него уже есть все структурные элементы, характерные для зрелой особи вида. Между тем побеговые комплексы, которые формируют ствол, по времени образования и особенностям строения относятся к вегетативному периоду онтогенеза, а также раннему генеративному возрастному состоянию – до трансформации кроны, связанной с переходом к плодоношению.

Раннее генеративное возрастное состояние – коротко и своеобразно, именно на этом этапе онтогенеза происходят события, определяющие форму кроны взрослого растения. Эти события не случайны и различны у разных видов, однако во всех случаях именно анализ *ветвей от ствола* позволяет раскрыть ход возрастного преобразования кроны.

Ветвь от ствола как единица структуры кроны дерева имеет некоторые особенности, которые определяют ее биологическую суть. *Ветвь от ствола* — это «маленькое дерево», резко отличающееся от целого организма положением в пространстве и направлением роста главной оси. Ее ось можно ассоциировать со стволом целого дерева. Транспорт любых веществ и химические взаимодействия ветви со всем остальным телом растения канализирован, поскольку проходит через ее основание. Подобное восприятие данной структурной единицы подкрепляется опытом наблюдений за деревьями тропического леса, где на одном растении разные ветви могут одновременно находиться в различных фазах фенологического состояния [23]. Заметим, кстати, что именно *ветвь от ствола*, а не любая ветвь неопределенного возраста и

порядка ветвления, выступает здесь в качестве целостного образования, демонстрирующего согласованное развитие.

Крона дерева состоит из ветвей разных типов, формирование которых привязано к определенным возрастным состояниям (рис.1: 5г, д). Они состоят из разных побегов, по-разному расположенных в пространстве и взаимодействующих между собой. Например, у конского каштана в пределах генеративного этапа онтогенеза можно выделить четыре типа *ветвей от ствола*: основные, ветви уплотнения, букетные и верхушечные ветви зрелых растений.

Представление о геометрии *ветвей от ствола* разных типов позволяет легко установить возрастное состояние растения, а также намечает возможности для более дифференцированной характеристики особей, находящихся в пределах одного возрастного состояния.

Другой пример индикации перехода растения из одного возрастного состояния в другое можно привести для березы повислой. У имматурных особей все ветви однообразны, и переход в виргинильное состояние хорошо заметен благодаря появлению резко отличных по плану строения *ветвей от ствола* (рис.3). Появление ветви нового типа четко указывает на момент перехода из одного возрастного состояния в другое.

Еще один аспект, который характеризует *ветвь от ствола* как биологически обоснованную единицу строения кроны дерева, - регуляторный. Все физиологические взаимоотношения элементов (побегов и побеговых систем) в пределах ветви — наиболее тесные (по отношению к дереву в целом как следующему уровню интеграции тела растения). Они придают ветви определенную структуру.

Уместно вспомнить некоторые факты эволюции понятия «структура». Бертран Рассел рассуждал о том, что «анализ структуры... скажет вам... каковы части объекта и как они относятся друг к другу», а также утверждал, что «структура всегда предполагает отношения» (опубликовано на английском в 1948г., цит. по переизданию [22]). В.Н. Беклемишев [8; 9] считал, что удобнее рассматривать пространственную структуру объектов и их функциональную структуру. Первая подразумевает строение: из чего состоят объекты и как соотносятся их части (например, по положению в пространстве). Функциональная структура представляет собой взаимодействие элементов. Оно приводит к реализации определенной формы. А, кроме того, означает совокупность связей (взаимодействий) между элементами. К такому объекту, как ветвь от ствола, понятие «структура» можно применять во всех приведенных смыслах. При этом стоит иметь в виду, что уровень обсуждения этой биологической сущности будет разным.

Заключение. Итак, у различных видов деревьев умеренного пояса можно выделить ветви разных типов, которые приурочены к

определенным онтогенетическим состояниям. Они имеют характерное морфологическое строение и структуру связей элементов (побегов и побеговых систем), определенные функции побеговых комплексов и запрограммированное (не случайное) время жизни.

Ввиду выше сказанного, *ветвь от ствола* следует воспринимать как структуру,

1. естественным образом ограниченную в кроне;
2. состоящую из элементов в виде побегов и побеговых систем, определенным образом расположенных в пространстве и взаимодействующих между собой;
3. развивающуюся на основе системы корреляций, реализующих программу онтогенетического развития особи, что определяет онтогенетическое разнообразие ветвей в кроне и присутствие у дерева в каждом возрастном состоянии разных типов ветвей;
4. единую в функциональном смысле и обладающую высоко согласованной системой регуляции.

У каждого вида (в некоторых случаях рода) есть определенные типы *ветвей от ствола*. Набор этих типов различается у представителей разных систематических групп.

Каждое онтогенетическое состояние конкретного вида характеризуется определенным набором типов *ветвей от ствола*, что связано с систематическим положением и экологическими предпочтениями вида. Это означает, что у каждого дерева в кроне присутствуют разные типы ветвей, и их набор — не случаен.

Разнообразие *ветвей от ствола* в кроне максимально у деревьев на протяжении раннего генеративного возрастного состояния. У старовозрастного растения (по мере протекания позднего генеративного состояния) разнообразие ветвей заметно уменьшается — они становятся более единообразны по плану строения.

У видов деревьев, сильно различающихся экологически (например, светолюбивые и тенелюбивые) наборы типов *ветвей от ствола* совсем не сходны. Этот вопрос представляет интерес с точки зрения дальнейшего развития представлений о жизненных формах.

Список литературы

1. Антонова И.С., Белова О.А. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 10-16.
2. Антонова И.С., Белова О.А. Об особенностях пространственно-временного строения побеговых систем некоторых древесных растений // Тр. 8 междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М: МПГУ, 2009. С. 31-35.

3. Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (*Aceraceae*) в разных возрастных состояниях // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 1. С. 53-68.
4. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Изменение кроны *Diospyros lotus* L. на основе развития в онтогенезе некоторых типов побеговых систем // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12, № 6. С.65-76.
5. 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 / ред. Н.П. Савиных. Киров: Радуга-ПРЕСС, 2012. С.390-402.
6. Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник СПбГУ, Сер. 3: Биология. 2011. Вып. 4. С. 52-62.
7. Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (*Tiliaceae*) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 9. С. 56-68.
8. Беклемишев В.Н. О классификации биологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56 (5). С.3-30.
9. Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. 250 с.
10. Восточно-европейские широколиственные леса / ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 1994. 364 с.
11. Гатицук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100-113.
12. Гатицук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенная на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 18-20.
13. Гатицук Л.Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008. С. 27-47.
14. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений (иллюстрированный словарь). М.: Изд-во МГУ, 2005. 25 бс.
15. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика

- ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, № 4. С. 450-461.
16. Зайко Л.Н., Антонова И.С., Орлова О.О., Руднева М.В. Строение побеговых комплексов верхушки дерева *Betula litwinowii* Doluch и *Betula pendula* Roth. на виргинильной стадии развития // Аграрная Россия. 2009. № 4. С. 23-26.
 17. Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 81-102.
 18. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 158 с.
 19. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52, № 3. С. 409-421.
 20. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Модульная организация дерева // Конструкционные единицы в морфологии растений. Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2-8 мая 2004. С. 62-72.
 21. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.-Л., 1930. 440 с.
 22. Рассел Б. Словарь разума, материи и морали. Киев: Port-Royal, 1996. 365 с.
 23. Ричардс П. Тропический дождевой лес. М.: Издательство иностранной литературы, 1961. 448 с.
 24. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
 25. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
 26. Современные подходы к описанию структуры растений / ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Бобров. Киров, 2008. 355 с.
 27. Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 85-97.
 28. Шафранова Л.М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т.41, №3. С.437-447.
 29. Шафранова Л.М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 179-213.
 30. Шафранова Л.М. Растение как пространственно-временная и метамерная система // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 6-8.
 31. Шитт П.Г., Метлицкий З.А. Плодоводство. М., 1940. 659 с.
 32. Allen M.T., Prusinkiewicz P., DeJong T.M. Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model // New Phytologist. 2005. Vol. 166, № 3. P. 869-880.
 33. Balandier P., Lacoïnte A., Le Roux X., Sinoquet H., Cruiziat P., Le Dizes S. SIMWAL: A structural-functional model simulating single walnut tree

- growth in response to climate and pruning // *Ann.For.Sci.* 2000. Vol. 57. P. 571-585.
34. *Barthelemy D., Caraglio Y.* Plant Architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Annals of Botany.* 2007. Vol. 99. P. 375-407.
35. *Costes E., Guedon Y.* Modelling branching patterns on 1-year-old trunks of six apple cultivars // *Annals of Botany.* 2002. Vol. 89. P. 513-524.
36. *Costes E., Sinoquet H., Kelner J.J., Godin C.* Exploring within-tree architectural development of two apple cultivars over six years // *Annals of Botany.* 2003. Vol. 91. P. 91-104.
37. *Durand J.-B., Guedon Y., Caraglio Y., Costes E.* Analysis of the plant architecture via tree-structured statistical models: the hidden Markov tree models // *New Phytologist.* 2005. Vol. 166, № 3. P. 813-825.
38. *Edelin C.* Nouvelles donnees sur l'arkitekture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // *L'arbre biologie et developpement. Actes du 2 Colloque international sur l'arbre, Montpellier 1-15 Septembre 1990.* Montpellier, 1991. P. 154-168.
39. *Godin C.* Representing and encoding plant architecture: a review // *Ann. For. Sci.* 2000. Vol. 57. P. 413-438.
40. *Halle F., Oldeman R.A.* Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance de arbre tropicaux. Paris, 1970. 210 p.
41. *Halle F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B.* Tropical trees and forests: An architectural analysis. Berlin, 1978. 441p.
42. *Honda H., Fisher JB.* Tree branch angle: maximizing effective leaf area // *Science.* 1978. Vol. 199. P. 888-889.
43. *Pearcy R.W., Muraoka H., Valladares F.* Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model // *New Phytologist.* 2005. Vol. 166, № 3. P. 791-800.
44. *Prusinkiewicz PW, Remphrey WR, Davidson CG, Hammel MS.* Modeling the architecture of expanding *Fraxinus pennsylvanica* shoots using 1-systems // *Canadian Journal of Botany.* 1994. Vol.72. P. 701-714.
45. *Puntieri J.G., Barthelemy D., Martinez F., Raffaele E., Brion C.* Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (*Fagaceae*) // *Canadian Journal of Botany.* 1998. Vol. 76. P. 673-685.
46. *Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B.* Ontogeny of a tree // *Botan. J.* 1999. Vol. 84, № 12. P. 8-19.
47. *Sterck F.J., Schieving F., Lemmens A., Pons T.L.* Performance of trees in forest canopies: explorations with a bottom-up functional-structural plant growth model // *New Phytologist.* 2005. Vol. 166, № 3. P. 827-843.

ON THE ISSUE OF BRANCH STRUCTURE OF TEMPERATE ZONE TREES WITHIN THE CONTEXT OF ONTOGENY

I.S. Antonova, E.V. Fatyanova

Saint-Petersburg State University

In certain definition of «tree», «crown» and «branch» terms causes further investigations necessity. This article deals with «branch on the trunk» as important unit of tree crown structure, which is a naturally detached item in tree crown. It is formed on the base of morphogenetic correlations system as a result of the species ontogenetic development program. Thus branch diversity in crown is determined. A tree has different types of branches on the trunk in any ontogenetic stage. Tree crown form transformation during ontogeny is induced by alteration in the set of branch types. The most of temperate trees species have branch types maximum variety while virginal and young reproductive ontogenetic stages are lasting. Branch diversity decreases abruptly in old reproductive stage. The taxa differ in branch on the trunk structure and variety. The tree species, which are similar in light condition requirements also quite resemble in ways of the tree crown transformation. Similarities and differences of branch on the trunk diversity is a promising issue for life form investigations.

Keywords: *temperate zone trees, crown, branch, branch on the trunk, shoot, shoot system, crown form, ontogeny of a tree, ontogenetic stages, structural units of the crown.*

Об авторах:

АНТОНОВА Ирина Сергеевна—кандидат биологических наук, доцент кафедры геоботаники и экологии растений, ФГБОУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9, e-mail: ulmaceae@mail.ru

ФАТЪЯНОВА Елена Витальевна—младший научный сотрудник кафедры геоботаники и экологии растений, ФГБОУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9, e-mail: alopecurus@mail.ru