

УДК 581.41: 581.44: 581.446: 581.52

ТРАНСФОРМАЦИЯ МОДУЛЕЙ РАЗНЫХ УРОВНЕЙ КРОНЫ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ ПОЗИЦИЕЙ

И.С. Антонова, О.А. Белова

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

Обсуждаются способы изменения некоторых структурных единиц кроны древесных растений умеренной зоны в связи с условиями среды. Показано применение предложенной ранее системы единиц разных уровней в экологических исследованиях, дающее возможность получать сопоставимый материал. Выявлены некоторые устойчивые и изменчивые характеристики в многоуровневой системе кроны.

С тех пор как Halle и Oldeman в работах 1970 – 1978 гг. выдвинули идею архитектурного анализа, в морфологии растений укрепилось понимание важности изучения динамики развития особей, начинающегося с распознавания и выделения основных единиц структуры растительного организма [4; 6; 7]. С каждым годом не только расширяется спектр видов растений, для которых осуществляется архитектурный анализ, но и совершенствуется набор исследовательских методов и подходов к анализу крон древесных растений, в том числе к выделению базовых единиц системы.

Выделение системы сопряженных друг с другом единиц позволяет создать классификацию, которая является методом познания биологического материала. Классификация как метод исследования должна иметь относительно небольшое количество ступеней и ясный принцип их выделения. Например, несомненное удобство системы жизненных форм Раункиера позволяет пользоваться ею в решении многих вопросов биогеографии, ботанической географии, ландшафтоведения, геоботаники, несмотря на то, что в настоящее время существуют более подробные и совершенные классификации.

Иерархическая концепция позволяет рассматривать крону как систему модулей (в смысле [11]) разных порядков. Ранее нами были выделены пять уровней организации кроны [1]: 1 – побег, 2 – элементарная побеговая система (ЭПС), 3 – ветвь, отходящая от ствола, 4 – крона (совокупность всех ветвей на одном стволе и сам ствол), 5 – система крон многоствольного дерева.

Изучая в течение 30 лет кроновые системы широколиственных древесных растений умеренной зоны в естественных местообитаниях Европейской и Дальневосточной частей России, мы поставили перед собой цель описать особенности характерных элементарных побеговых систем, образующих ветви и крону.

Материалом для исследования послужили особи *Magnolia kobus* DC., *Liriodendron tulipiferum* L., *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Deutzia glabrata* Kom., *Quercus ilex* L., *Phellodendron amurense* Rupr., *Frangula alnus* Mill., *Diospyros lotus* L., *Pyracantha angustifolia* (Franch.) C. K. Schneid., *Ligustrum vulgare* L., виды родов *Tilia*, *Ulmus*, *Celtis*, *Zelkova*, *Fraxinus*, *Viburnum*, *Acer*, *Pyrus*, *Aesculus*, *Castanea*, *Fagus*, *Platanus* и некоторых других. Ветви данных видов были собраны в июле-августе и феврале-марте 1979 – 2008 гг. на юге Дальнего Востока, на Черноморском побережье Кавказа, в средней России и на Северо-Западе России. Каждая ветвь выбранных модельных деревьев описана по количеству годичных приростов, для каждого прироста устанавливались количество листьев, общая длина и длины междоузлий, порядок ветвления, количество распустившихся и нераспустившихся почек, угол отхождения приростов от материнской оси, присутствие и расположение

генеративных органов. Учитывались изгибы осей разных порядков. Для каждой ветви составлена подробная масштабная схема, сфотографированы и зарисованы детали строения и взаиморасположение побегов. Всего рассмотрено более 12 000 ветвей.

Изучению наименьшей структурной единицы кроны – побегу – посвящено большое число работ [7; 3; 2; 5]. Типологизация единиц структуры кроны, и в частности побегов, на необходимость которой указывал еще И.Г. Серебряков [7], является важным этапом анализа архитектуры древесного растения, поскольку она позволяет проводить повторные выборки аналогичных по типу структурных элементов. Однако характеристики побегов в пределах кроны обладают сильным варьированием, что существенно затрудняет выделение типов побегов и анализ кроновой системы. При поиске изменяющихся в зависимости от условий окружающей среды признаков побегов на одном и том же материале оказалось возможным показать как то, что в данных условия среды являются благоприятными для дерева, так и обратное. Причем результаты статистически достоверны, объем выборки достигает тысячи побегов.

Варьирование побегов в кроне может быть значительно снижено, если принять во внимание модуль второго порядка в предложенной нами системе – элементарную побеговую систему (ЭПС), которая представляет собой малолетнюю разветвленную систему побегов. ЭПС, так же как и побег, выявляется у всех рассмотренных видов древесных растений умеренной зоны и на этом основании может быть названа универсальным модулем.

Побеги, занимающие сходное положение в ЭПС, характеризуются одинаковой функцией, выполняемой ими в системе, например функцией роста и захвата пространства или функцией образования ассимиляционной поверхности. Сходство функций определяет и сходство строения и развития побегов (количество листьев, длину междоузлий и побега в целом, количество распускающихся вегетативных почек и др.). Таким образом, сходное положение в системе определяет большее сходство побегов, чем типологизация побегов по отдельным признакам, таким, как длина или количество листьев. Положение в системе – новое важное свойство побега, которое влияет на его строение, но выявить его можно, только рассматривая побег как элемент системы побегов.

В результате наших исследований было показано, что условия среды по-разному влияют на характеристики побегов, выполняющих разную функцию в элементарной побеговой системе. Так, например, у *Ulmus campestris* L. в неблагоприятных условиях признаки осевых побегов являются более устойчивыми, чем у побегов других типов, поскольку осевые побеги определяют структуру ЭПС в целом. Боковые побеги ЭПС первыми реагируют на изменение условий местообитания, однако эти изменения не линейны и зависят от типа бокового побега. Количество листьев у побегов всех типов *U. campestris* оказалось устойчивой характеристикой, в различных экологических условиях меняется длина побега и количество просыпающихся вегетативных почек.

Таким образом, ЭПС представляет собой морфофизиологическое единство группы побегов, наиболее тесно связанных между собой гормональными и трофическими связями. В течение нескольких (4 – 6) лет эта группа побегов ведет себя как целостная единица, не нарушая геометрических и других морфофизиологических соотношений до отмирания большинства побегов (рис. 1). ЭПС – особый уровень организации кроны, на котором происходит интеграция отдельных черт строения индивидуальных побегов, и их пространственно-временного взаимодействия, приводящего к образованию систем более высоких уровней организации, таких, как ветвь от ствола и крона в целом.

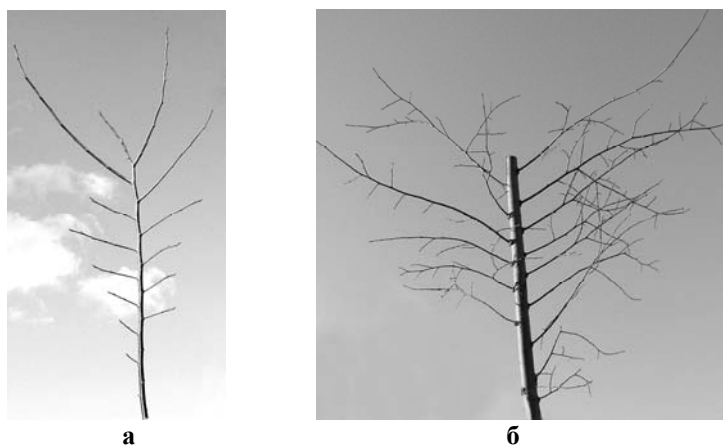


Рис. 1. Морфофизиологическое единство побегов и неизменность геометрической формы побеговых систем *Ulmus laevis*: а – двулетняя система; б – пятилетняя система

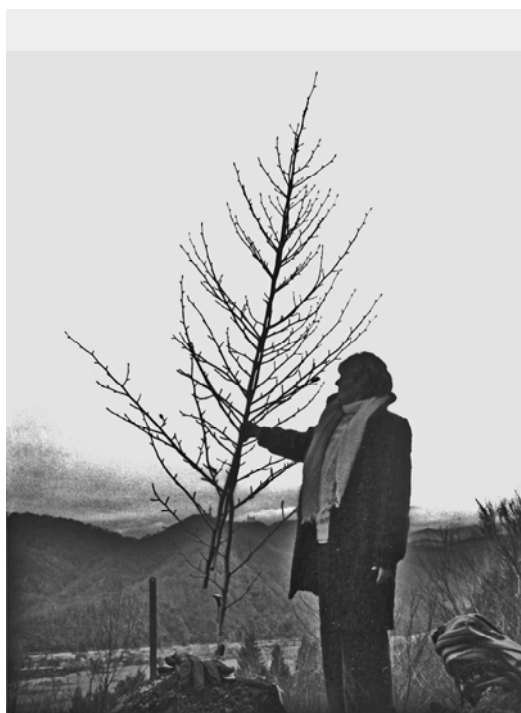


Рис. 2. Наложение в пространстве трех 6-летних ветвей верхней части кроны деревьев *Fagus orientalis* (G1)

Побеговые системы разных типов формируются в оси в определенной последовательности. Об этом свидетельствует возможность прямого наложения друг на друга многолетних плагиотропно растущих ветвей, взятых из определенной части кроны деревьев одной возрастной стадии (рис. 2). Именно форма ЭПС в силу

наследственной закреплённости характерна для вида, делает ветвь узнаваемой и позволяет устанавливать принадлежность дерева к определенному виду в безлистном состоянии.

Совокупность ЭПС разных типов образует структуру следующего порядка – ветвь от ствола. Эта структура обладает свойством эмерджентности. В качестве проявления данного свойства можно привести, например, расположение генеративных органов по периферии кроны. Ветвь от ствола – естественное единство побеговых систем. В ходе онтогенеза образуется несколько модификаций ветвей, которые одновременно присутствуют в кроне взрослого дерева (рис. 2). Они отличаются функцией, выполняемой ими в кроне и соответственно строением. Например, на стадии G2 у *Aesculus hippocastanum* можно выделить 4 типа ветвей: нижние букетные, основные, уплотняющие в средней части кроны и верхушечные (рис. 3а – 3г).

Выделение и количественное описание наименьшей единицы ветви (модуля) должно наиболее адекватно отражать особенности структурно-функционального развития всего организма. Другими словами, это способ описания структуры древесного растения, на котором одновременно проявляются внутренний план развития организма и различные отклонения от него, вызванные действием внешних и внутренних причин. Таким образом, ЭПС является уровнем строения кроны, на котором происходит приспособление к среде посредством изменения коррелированного развития побегов разных типов, входящих в состав системы. Для анализа влияния экологических условий на уровне ЭПС (как системы) необходимо сначала изучить ее строение у исследуемых видов деревьев, произрастающих в наиболее благоприятных естественных местообитаниях, исходя из предположения, что здесь, где рост деревьев особенно успешен, пространственно-временная структура побеговых систем должна проявляться как наиболее полночленная форма организма. Последующее исследование строения ЭПС в разных условиях среды по сравнению с благоприятными позволяет выявить консервативные и изменчивые признаки, причем последние при таком подходе можно рассматривать как показатели состояния дерева.

В кроне определенной возрастной стадии дерева ЭПС модифицируется в несколько закреплённых типов, каждый из которых выполняет определенную функцию. Например, для *Ulmus laevis* побеговые системы разделяются на 4 группы, выполняющие в кроне разные функциональные задачи (рис. 3): ростовые (активный рост и захват пространства), структурные (формирующие конструкционную основу кроны), переходные (позволяющие осуществлять переход к выполнению другой функции) и заполняющие (создание плотной фотосинтезирующей поверхности и образование генеративных органов). Все 4 типа систем представляют собой модификацию одного типа ЭПС. Из 4 типов побеговых систем образуются ветви, и, что важно, у реальных растений не наблюдается побегов или групп побегов, не входящих в представленные типы побеговых систем.

Выделенные типы ЭПС в разной степени реагируют на неблагоприятные условия среды. С помощью методов дискриминантного и многомерного дисперсионного анализов нами было осуществлено сравнение вершин деревьев *U. laevis*, находящихся в разных условиях городского загрязнения. Показано, что изменчивость структуры ростовых ЭПС, вызванная влиянием различных условий, в более чем 17 раз превосходит изменчивость ЭПС структурного типа, которые, в свою очередь, оказываются почти не подверженными влиянию окружающей среды. Изменчивость переходных и заполняющих ЭПС в 2,7 – 3,1 раза превосходит изменчивость структурных ЭПС и в 5,6 и 6,4 раза меньше изменчивости ростовых ЭПС соответственно. Практически важными выводами из данной работы могут служить следующие утверждения. Во-первых, поскольку наибольшей и ярко выраженной изменчивостью обладают ростовые ЭПС, то именно их следует использовать в качестве наиболее чувствительных индикаторов воздействия внешних

условий на развитие кроны деревьев *U. laevis*. Во-вторых, степень устойчивости отдельных деревьев к воздействию неблагоприятных условий наилучшим образом отражают структурные ЭПС оси первого порядка. Высокая степень устойчивости структуры ЭПС данного типа может служить основанием для дальнейших сравнительных анализов на межвидовом уровне, особенно если для структурных ЭПС других видов также будет установлена высокая степень устойчивости их структуры. В-третьих, промежуточная, невысокая, но достаточно выраженная степень варьирования структуры переходных, а главное, заполняющих ЭПС указывает на слабость выбора данных типов ЭПС для построения экспериментов по изучению особенностей как изменчивости, так и устойчивости морфологических показателей структурной организации кроны деревьев *U. laevis* в городских условиях. Следует отметить, что именно тип заполняющих ЭПС является самым «обильным» и наиболее вероятно «попадающимся под руку» исследователю.

Использование метода позволяет получить достоверные результаты о состоянии насаждений на улицах города и прогнозировать состояние растений в будущем. Появляется возможность оценивать скорость старения под действием внешней среды, а значит, своевременно подготавливать к замене выпадающие растения в зеленых насаждениях и тем самым улучшать общую экологическую обстановку в конкретном районе и в целом в городе.

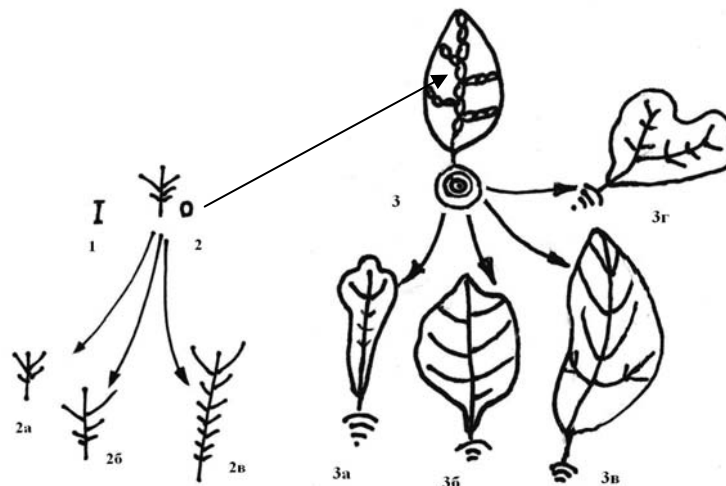


Рис. 3. Единовременно существующие в кроне модификации некоторых модулей кроновой системы древесного растения:

1 – побег; 2 – элементарная побеговая система (ЭПС), 2а, 2б, 2в – некоторые модификации ЭПС на примере *Ulmus laevis* (заполняющая, структурная, ростовая соответственно); 3 - ветвь от ствола, 3а, 3б, 3в, 3г – типы ветвей от ствола на примере G2 *Aesculus hippocastanum* (уплотняющая, основная, букетная и верхушечная соответственно)

Побеговая система трансформируется разными способами у растений, располагающихся на разных уровнях эволюционного развития и имеющих разное происхождение и разную глубину проникновения в более холодные климатические зоны. Чем жестче закреплены характеристики системы побегов, тем менее успешно будет приспосабливаться организм к неблагоприятному климату. У растения с жестко закрепленной структурой в таких условиях недоразвивается фотосинтезирующий

аппарат и нарушается соответствие между дыхательной и фотосинтетической поверхностями. Выживание растения в неблагоприятных условиях, таким образом, будет в первую очередь зависеть от возможности развития структуры, которая определяется длиной вегетационного сезона и величиной температурного порога распускания почек.

У наиболее древних и теплолюбивых видов растений, обладающих непластичными крупными побеговыми системами, трансформации ЭПС в разных условиях среды не выражены. Эти виды могут выживать только в условиях влажного климата. Так, побеговая система *Magnolia kobus* жестко закреплена. В ходе онтогенеза в пределах ветви характеристики ЭПС изменяются в направлении от ствола к периферии кроны, однако характерное для вида взаиморасположение побегов внутри побеговой системы остается постоянным: следующие друг за другом ЭПС на одной ветви *M. kobus* идентичны. Холодный и короткий вегетационный сезон вызовет гибель в связи с невозможностью приспособления побеговой системы. Константность структуры связана с низкой организацией рода *Magnolia*.

Субтропическим специализированным к определенным условиям среды растениям (*Zelkova*, *Celtis*, *Diospyros*) свойственно большое разнообразие сильно дифференцированных побегов и многолетнее развитие ЭПС, приводящее к образованию специализированных и сложносоставных побеговых систем, которые не способствуют расселению в иные климатические условия.

У более совершенных родов, проникающих в холодные зоны (например, рода *Tilia*, *Ulmus*, *Aesculus*, *Fraxinus*, *Frangula*), трансформация побеговых систем происходит двумя способами. Первый способ заключается в уменьшении количества членов ЭПС. Вторым способом является изменение временных характеристик: путем растягивания на несколько вегетационных сезонов периода образования элементарной побеговой системы. Подобный механизм описан для тундровых растений, у которых при сокращении вегетационного сезона увеличивается до нескольких лет длительность формирования почек [8].

В результате исследований было показано, что ЭПС качественно одинакова у вида в пределах рассматриваемых нами точек ареала и в разных сообществах. В случае видов с широким ареалом, способных проникать в холодные регионы, способы трансформации ЭПС, вызванные неблагоприятными условиями внешней среды, немногочисленны, изменения касаются в основном количественных характеристик, коренных изменений в структуре ЭПС не происходит. Это делает крону каждого вида узнаваемой.

Предложенная классификация единиц структуры кроны древесных растений удобна тем, что помогает решать проблемы получения сравнимого материала в различных экологических исследованиях. Полученный инструмент дает возможность сравнивать на разных уровнях строения кроны древесных растений умеренной зоны, находящихся на разных ступенях эволюции растительного мира, в разных условиях среды, и в дальнейшем выйти на уровень использования системы признаков строения вегетативного тела древесных растений в систематике и филогенетических построениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 3. С. 10 – 28.
2. Гатцук Л.Е. Комплексные модели побега и их синтез // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 6. С. 1 – 4.

3. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968 – 978.
4. Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии 1999. Т. 60, № 1. С. 6 – 16.
5. Михалевская О.Б. О регуляции ритмичности роста побегов на разных уровнях структурной организации растения // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 2004. С. 170 – 171.
6. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии 1999. Т. 60, №1. С. 60 – 79.
7. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952.
8. Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988.
9. Halle F., Oldeman R.A.A. Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance de arbre tropicaux. Paris, 1970.
10. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomplison P.B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin, 1978.
11. Harper J.L., Bell A.D. The population dynamics of growth form in organism with modular growth // Population dynamics. Oxford, 1979. P. 29 – 52.

DIFFERENT CROWN LEVELS MODULE'S TRANSFORMATION IN SOME TREES IN VIEW OF DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND PHYTOCENOSIS POSITION

I.S. Antonova, O.A. Belova

Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg

Tree crown structural unit's changes in temperate regions in view of conditions are discussed. The application of different level unit's system in ecological studies is shown what allows to get comparable data. Some stable and variable features in multilevel crown system are revealed.