

УДК 581.41: 631.529

СТЕПЕНЬ АВТОНОМНОСТИ МОДУЛЕЙ ДЕРЕВЬЕВ

М.Т. Мазуренко

Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток

Модульная организация растений создает наибольшую независимость побеговых и корневых систем. Естественное отмирание систем побегов носит циклический характер, вызывая ответную реакцию возобновления. От периферии кроны по направлению к стволу идет волна отмирания побегов, побеговых систем, обеспечивая эффективную канализацию воды и пластических веществ. От кроны к стволу убывает автономность модулей. Соответственно увеличивается длительность их циклов.

Целостный растительный организм выполняет сложные функции: транспорта воды, фотосинтеза, транспорта органического вещества и др. В то же время он обладает определенной автономностью отдельных структур. Модульная организация растений создаёт наибольшую независимость побеговых и корневых систем. Естественное отмирание отдельных частей растения не приводит к его гибели.

Естественное отмирание частей растения носит циклический характер и вызывает ответную реакцию возобновления.

У деревьев отмирают как малолетние, так и многолетние части кроны, очищающие от сучьев ствол и ветви. От периферии к стволу и далее вниз, к корневой шейке, происходит убывание более мелких побегов и их систем и усиление более крупных скелетных осей. Этим обеспечивается эффективная канализация воды и пластических веществ. Те же процессы укрупнения, самоочищения от более мелких корней по направлению к корневой шейке – происходят и в корневой системе. У деревьев в кроне этот процесс идет постоянно сверху вниз (косо-вниз) от периферии к стволу. В корневой системе – волна нарастания – отмирания движется в противоположном направлении – снизу вверх (косо-вверх) к корневой шейке, завершаясь на уровне почвы.

Биоморфа дерева нами подразделяется на два главных модуля: 1) модуль ассимиляции и репродукции, 2) модуль канализации пластических веществ и воды.

Модуль ассимиляции и репродукции включает в свою очередь два модуля: фундаментальный и коррективный [2].

Фундаментальный модуль – это простой побег с приростами (одноосный, моноподиальный, монокарпический). Для симподиально нарастающих растений – это система побега ветвления (СПВ): симподиально взаимозамещенных простых побегов (годичных) – и система побега дополнения (СПД). Это элементарная биоморфологическая единица побеговых систем, возникающая регулярно, циклически, повторяющаяся во времени. Соподчиненной единицей фундаментального модуля является простой побег (элементарный). Дробление возможно еще на один соподчиненный уровень, включая более мелкие единицы, такие, как листья, цветки (соцветия) и плоды (соплодия), почки.

Они обладают наибольшей автономностью, отмирая однолетними или малолетними.

Коррективный модуль – разнообразные системы побега ветвления с активным боковым ветвлением. Благодаря отрастанию боковых побегов получается специфичный для определенного вида рисунок расположения простых и малолетних побегов СПВ и СПД. Системы побегов, отражающие тип ветвления определенного вида, могут быть и не малолетними – ветвоидами.

Коррективный модуль – переходный к конструктивному – соответствует понятию модели побегообразования Т.И. Серебряковой [6] и может быть назван также моделью побегорасположения, обеспечивая наиболее гармоничное распределение листьев, цветков и, как следствие, наибольшую ассимиляцию листьев, опыление цветков.

Модуль канализации пластических веществ и воды к (онструктивный модуль), включает ствол, скелетные ветви разной степени сложности. Он обеспечивает наиболее четкий и удобный транспорт пластических веществ, воды, а также прочность конструкции, её устойчивость. Обеспечивает централизацию проводящей системы. Одна из основных функций наравне со скелетной. Включает долговечные цилиндромеры.

Важная составляющая конструктивного модуля – бластоид, связанный с особенностью вторичного утолщения древесных растений. Бластоид [5] – это часть ствола или скелетной ветви (скелетной оси), соответствующая одному годовому приросту и отличающаяся от соседних количеством годовых колец древесины. Вся скелетная система дерева – система бластоидов.

Далеко не все простые (элементарные, монокарпические) побеги становятся бластоидами. Многие из них эфемерные [3] отмирают уже в первый год, вторично не утолщаясь. Другие, наоборот, входят в состав скелетных осей. Мы их квалифицируем как бластоидогены. Бластоидоген – однолетний побеговый прирост, способный в процессе морфогенеза стать многолетней частью растения [4].

Бластоид входит в состав цилиндромера. Цилиндромеры отличаются друг от друга долголетием, отражающимся в нарастающих кольцах древесины. Одновременно, нарастая по периферии цилиндра (ствола, ветви), идет отмирание колец изнутри. Наиболее выражен цилиндромер у ствола деревьев. [4; 1].

Главные процессы конструктивного модуля: самоизреживание, скелетные, транспорт, прирост камбия.

Процессы нарастания побегов, их систем сопровождаются противоположным процессом – естественного отмирания. Уже в конце первого года массово отмирают эфемерные побеги. Коррективный модуль насчитывает множество систем побегов, но уступает фундаментальному. В конструктивном модуле количество скелетных осей последовательно убывает. От ствола отрастают единицы главных ветвей, они наиболее мощные. У дерева ствол – один. За редким исключением у некоторых деревьев – несколько стволов.

В такой же последовательности, сверху вниз, прослеживается убывание автономности модулей и увеличение длительности их циклов.

У фундаментального модуля цикл эфемерных простых побегов длится менее года, так же как и листьев и репродуктивных органов.

У коррективного модуля малый цикл систем побегов ветвления (СПВ) и систем побегов дополнения (СПД) длится несколько лет. Многие из этих систем в результате самоизреживания отмирают полностью.

У конструктивного модуля цикл ветвей, отрастающих от ствола, в начале онтогенеза небольшой, однако он длится не менее 10 лет. В процессе онтогенетического развития он последовательно возрастает. Наиболее долговечен, а главное наименее автономен ствол, цикл которого длится у многих деревьев несколько сотен лет, совпадая с циклом развития системы первичного побега (СПП).

Автономны и системы побега формирования (СПФ), часто возникающие в начале онтогенеза, когда растение, будущее дерево, имеет кустовидную форму роста. Надставки в виде СПФ характеризуются развитием всего в несколько лет, после чего отмирают. Для дальнейшего развития остается всего один ортотропный ствол. СПФ в редких случаях, особенно при повреждениях, возникают и в среднем возрасте. Наиболее выражено их появление на последних этапах онтогенеза. Маленькие

«деревья на дереве» – СПФ отрастают из спящих почек, развиваются несколько лет, продлевая течение онтогенеза, и постепенно, по мере разрушения кроны, приближаются к стволу, а затем к корневой шейке [1].

Автономны и сферобласты – системы скрытых в почках покоящихся побегов, которые последовательно развиваются в бластоиде как отдельные системы побегов. Это основной резерв, который в некоторых случаях реализуется, создавая новую СПФ, а часто и остается невостребованным до конца онтогенеза.

Модули деревьев – наиболее сложные по своей структуре. Жизненные формы (ЖФ) в онтогенезе претерпевают закономерные возрастные изменения. По мере взросления, зрелости, старения процессы нарастания – отмирания находятся в разном соотношении. В начале онтогенеза преобладают новообразования, более слабые системы побегов сменяются более крупными. Идет построение, максимально запрограммированное генотипом ЖФ. По достижении экологического оптимума (второй период онтогенеза) процессы нарастания – отмирания уравниваются. В третьем периоде старение последовательно усиливается, преобладая над новообразованиями, и в конце приводит к полному отмиранию всего организма. [5; 7; 8]. Живые части на всех этапах обладают автономностью, позволяющей обеспечивать ассимилирующие органы водой, создавать биомассу, с определенного возраста обеспечивать репродукцию.

В первом периоде онтогенеза боковые ветви от ствола наиболее автономны (конструктивный модуль). Это связано с быстрым отмиранием и наращиванием ствола (главной колонны, цилиндромера), а также с выходом растения в более высокие воздушные горизонты. Рост усиленный. Плодоношение вначале слабое, с возрастом усиливающееся, но уступающее процессам роста.

Во втором периоде стабилизации скелетные оси перемещаются либо вверх в куполообразную крону, либо вширь, отодвигаясь от ствола, захватывая пространство, перемещая зону ассимиляции (модуль ассимиляции). Скелетные (главные) оси, главные ветви входят в состав скелета дерева и не отмирают.

Волна отмирания – нарастания перемещается к периферии кроны. В этот период продуцируется наибольшая фитомасса. Ствол оголен. Нарастание идет в зоне ассимиляции.

В третьем периоде отмирания происходит как естественное, так и вынужденное отмирание частей растения.

В процессе соматической эволюции от деревьев к травам циклы развития систем побегов сокращаются, уменьшается число составляющих систем побегов, элементов. Усиливается, отмирание коррелирующее с автономностью. В конечном результате приводящее к наиболее простой, малолетней структуре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Мазуренко М.Т.* Эволюционные перестройки онтогенеза растений. // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. СПб., 2001. С. 236 – 243.
2. *Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* Модульная организация дерева // Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С.65 – 73.
3. *Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* Структура и морфогенез кустарников. М., 1977.
4. *Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* Классы метамеров деревьев. Журн. общ. биол. 1999 Т. 5, № 3. С. 409 – 421.
5. *Хохряков А.П., Мазуренко М.Т.* Бластоид – элементарный блок побеговых растений. // Жизненные формы онтогенез и структура. М., 1993. С. 117 – 121.
6. *Серебрякова Т.И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-

ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161 – 179.

7. Шитт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М., 1958.

8. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Зейде Б.Б. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев. М., 2000.

THE LEVEL OF AUTONOMY OF TREE'S MODULES

M.T. Mazurenko

Botanic Garden of Far East Division of Russian Academy of Sciences, Vladivostok

The moduling organization of plants create the biggest independence of stems and rooting systems. The natural dieing of stem's systems has cyclical temper that is order the reply of renewal. The wave of stems's, stem'ing systems dieing comes from top's periphery to trunk that is provide effective sewerage of water and plastic matters. Autonomy of modules decrease from top to trunk; consequently the duration of cycle is increasing.