

УДК 581.412

DOI: 10.26456/vtbio376

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КРОНЫ ВИРГИНИЛЬНЫХ ДЕРЕВЬЕВ *ULMUS GLABRA* С ПОЗИЦИИ «СКЕЛЕТА» И «КРУЖЕВА» КРОНЫ

И.С. Антонова, М.С. Телевинова, В.А. Барт

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

На примере модельных деревьев *Ulmus glabra* в виргинильном возрастном состоянии исследована крона и ветви от ствола. Показана связь качества побегов, несущих разное количество листьев и ветвлений, имеющих разную длительность жизни с характеристиками развития ветви и формой кроны в целом. Представлены линейные модели развития ветвей разных частей кроны.

Ключевые слова: *U. glabra*, виргинильное онтогенетическое состояние, структура кроны, ветвь, побег, программа развития, линейная модель.

Введение. Крупные побеговые комплексы в силу свойства эмерджентности обладают оригинальными качествами, не присущими частям, из которых они состоят (Пригожин, 1980). Исследование крупных ветвей требует больших затрат времени и сил, но именно они составляют своеобразие крон взрослых деревьев. Кроны, в свою очередь, важны для хозяйственной деятельности человека и для сохранения и поддержания природных и антропогенных сообществ. Известно, что формирование всякого растения происходит в пространстве и во времени, проходя определенные стадии развития (Работнов, 1950; Жукова, 1986; Barthelemy, Caraglio, 2007). Онтогенетические состояния помогают характеризовать состояния растений в разнообразных условиях и выявлять механизмы формирования грандиозного многообразия пространственных форм деревьев (Чистякова, и др., 1989; Smirnova et al., 2018). Определение онтогенетического возраста очень важно для демографических исследований популяций популяционной биологии (Евстигнеев, Короткова, 2023; Евстигнеев, Короткова, 2024)

Виргинильное онтогенетическое состояние растения имеет принципиальное значение для развития древесной особи, поскольку именно оно дает возможность дереву развиваться по определенной онтогенетической траектории (Чистякова и др., 1989).

Пространственная структура кроны дерева развивается на различных иерархических уровнях организации (Гетманец, 2010;

Антонова, Фатьянова, 2016; Недосеко, 2018). Уровень ветви от ствола позволяет выявить свойства программы развития больших временных отрезков. Геометрическое строение кроны хвойных получило здесь преимущество и привлекает внимание исследователей (Горошкевич, Велисевич, 2000; Галицкий, 2012; Браславская, Ефименко, Алейников, 2021). У лиственных растений, с более сложной структурой и динамической заменой одних побеговых комплексов на другие, пространственное строение кроны исследовано в значительно меньшей степени. В условиях лесостепных местообитаний крупные побеговые структуры *Q. robur* обнаруживают проявления поливариантности онтогенеза посредством комбинации ветвей от ствола различных типов (Стаменов, 2023; Евстигнеев, Короткова, 2024).

Строение кроны предполагает наличие дифференциации побегов в составе побеговых комплексов по времени жизни и пространственному расположению. Часть побегов образует скелетные оси, что приводит к большой продолжительности их жизни. Основная функция таких побегов – построение каркаса кроны для последующего многолетнего эффективного расположения листовой поверхности. Скелетные побеги имеют большие длину и количество листьев, обладают энергичным ростом и ветвлением. Они являются материнскими побегами для ростовых 2ПС (Антонова, Фатьянова, 2016). В противоположность им в кроне присутствует множество мелких побегов, нередко называемых обрастающими, с малой длиной, малым количеством листьев и слабым ветвлением. Функцией таких побегов является расположение листовой поверхности и впоследствии генеративных органов. Эта группа побегов ранее названа побегами «кружева» кроны (Барт, Антонова, 2022). Побеги «скелета» и «кружева» объединяются в кроне в побеговые комплексы разного уровня. Первой ступенью такого объединения является двулетняя побеговая система, обладающая пространственными и временными признаками (Антонова, Фатьянова, 2016; Антонова, Барт, 2019; Antonova et al., 2021).

Цель настоящей работы – охарактеризовать ветви виргинильного дерева *U. glabra* с позиции скелета и кружева. Задачей исследования является анализ ветвей от ствола на основе признаков количества побегов, листьев и разветвлений.

Методика. Материал собран в 2018 году в конце июля на территории заповедника «Белогорье» Белгородской области (участок «Лес на Ворскле»). Исследованные растения находились в окнах трехсотлетней дубравы, первый ярус которой состоял из *Quercus robur* L., второй из *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L. и *U. glabra*. Третий ярус в данных сообществах был выражен нерегулярно, представлен видами рода *Pirus* L., *Malus* L. а также *Acer campestre* L. Травянистый

покров состоял из *Aegopodium podagraria* L. и в гораздо меньшей степени *Carex pilosa* Scop. с пятнами *Viola odorata* L., *V. mirabilis* L., *Galium odoratum* L., *Lamium purpureum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Asarum europeum* L.

Возрастное состояние исследованных особей определено согласно классификации А.А. Чистяковой и соавторов (Чистякова и др., 1989). Проанализировано 83 особи, 5 из которых исследованы в лабораторных условиях: Д1, Д5 наиболее молодые из них деревьев, Д2 – наиболее развитое с наибольшим количеством побегов, Д3, Д4 – угнетенные и более возрастные. Для каждой особи составлены схемы размещения всех побегов дерева, определен возраст, измерены длины побегов, исследованы количество разветвлений и количество листьев на каждом побеге. Возраст деревьев составил до 18 лет, высота от 4,3 м до 5,5 м, диаметр ствола от 25 до 28 мм, количество ветвей от ствола от 30 до 46 штук, высота прикрепления нижней ветви от 0,7 м до 1,6 м. В качестве модельного выбрано шестнадцатилетнее дерево с диаметром ствола 28мм, общее количество побегов которого составило 1661.

Структура кроны рассмотрена на разных иерархических уровнях: побега, двулетней побеговой системы, ветви от ствола и кроны в целом. На уровне двулетней побеговой системы использован признак положения разветвления на материнском побеге, начиная с верхнего. В качестве признаков ветвей от ствола использованы положение ветви на материнском побеге двулетней побеговой системы ствола, а также положение в кроне годичного прироста ствола, на котором расположена ветвь, начиная с нижнего прироста ствола, несущего ветви.

Для визуализации данных использовались диаграммы «ящики с усами», линейные и процентные диаграммы. Для признаков количества листьев на количество ветвлений применялась линейная модель одномерной регрессии, для чего значения признаков логарифмировались. Применен пакет статистических программ STATISTICA 10 (StatSoft, Inc.).

Результаты. Все побеги были разделены на короткие побеги «кружева» и длинные побеги «скелета» по размерным характеристикам – длине побега и количеству листьев на нем. Используя в процессе деления на группы дискретный признак – количество листьев побега, установлено, что между группами скелета и кружева нет пороговых величин, присутствует сплошное плавное увеличение количества листьев. В связи с этим было сопоставлено количество листьев для побегов, имеющих конкретное количество ветвлений в составе ветвей определенной части кроны. Сравнивалось количество побегов определенной олиственности ветвей верхней и

нижней частей кроны. Максимальное количество листьев в составе ветви несут побеги с тремя (1-4) листьями, имеющими малые длины и количество разветвлений (0-1 разветвления без побега, продолжающего ось). Скелетные побеги с 7 и более листьями имеют наибольшую длину и количество разветвлений. Побеги, имеющие 5-6 листьев были выделены в отдельную группу – «полускелетных». Функционально побеги «полускелета» способны к тому, чтобы стать как «скелетом» для будущего побегового комплекса ветви, так и «кружевом», в зависимости от внешних условий, силы развитости ветви, от онтогенетического состояния развития ветви и кроны в целом. Оказалось, что количество побегов «полускелета» у ветвей верхней части кроны меньше и приурочено к первым годам жизни ветви, как многолетнего побегового комплекса. У ветвей нижней части кроны побеги «полускелета» более многочисленны и приурочены к последней трети жизни ветви, когда побеги «скелета» уже не образуются (табл. 1). Побеги «полускелета» с промежуточным количеством листьев и промежуточным количеством ветвлений в верхней и нижней частях кроны образуются в составе ветвей в разное время и могут выполнять различные функции.

Межквартильные интервалы «кружева», «полускелета» и «скелета» не пересекаются (рис. 1а). При увеличении количества листьев на единицу длина побега для этих трех групп в среднем меняется с разной скоростью, о чем говорит наклон линий на рисунке 1б.

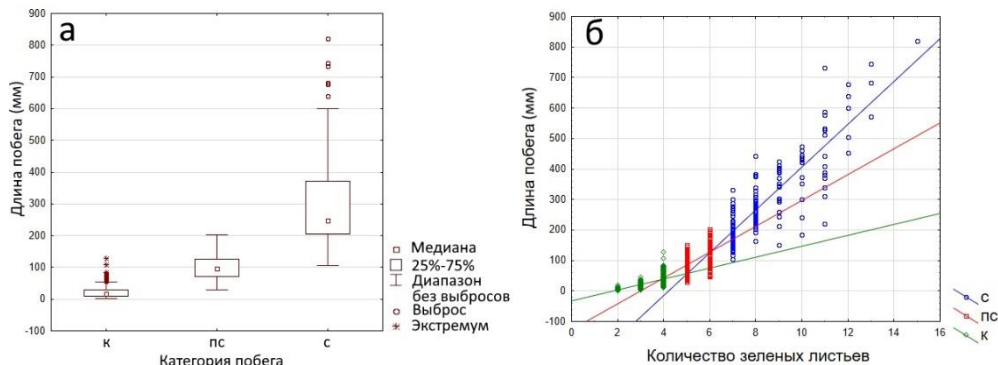


Рис. 1. Длина и количество листьев для трех групп побегов кроны дерева *Ulmus glabra* L.:

- а – диаграмма «ящик с усами» для длин побегов кружева, полускелета и скелета;
- б – диаграмма рассеяния длин побегов с разным количеством зеленых листьев для побегов кружева, полускелета и скелета; к – кружево, пс – полускелет, с – скелет

Исследование количества разветвлений побегов показало, что большее количество побегов кружева нижней части кроны не ветвится вообще, а разветвленные побеги кружева имеют одно ветвление (табл. 1).

Побеги полускелета имеют от одного до трех ветвлений. Побеги скелета имеют от двух до семи ветвлений, при этом побеги с четырьмя и более ветвлениями встречаются чаще. В составе ветви верхней части кроны, которая на три года младше, образовалось в десять раз меньше неветвящихся побегов кружева и в полтора раза больше побегов скелета (см. табл. 1).

Таблица 1
Количество побегов трех типов с разным количеством разветвлений в составе ветвей нижней и верхней части кроны

Ветвь нижней части кроны									
Группа побегов	Количество разветвлений на побеге							Всего	
	0	1	2	3	4	5	6		7
Побеги кружева (2-4 листа) (шт)	98	16	1						115
Побеги полускелета (5-6 листьев) (шт)		6	2	4					12
Побеги скелета (листьев ≥ 7) (шт)			1		3	1		1	6
Ветвь верхней части кроны									
Группа побегов	Количество разветвлений на побеге							Всего	
	0	1	2	3	4	5	6		7
Побеги кружева (2-4 листа) (шт)	11	1							12
Побеги полускелета (5-6 листьев) (шт)	1	2	3						6
Побеги скелета (листьев ≥ 7) (шт)			1	2	3	1	2		9

Длины побегов имеют важное значение при формировании общих размеров ветвей. Категория побегов, имеющих длину до 70 мм, отражает большинство побегов кружева и включает в себя мелкие побеги полускелета, исключая, таким образом, случайные ошибки в определении категорий. Исследование побегов разной длины в составе крон трех модельных деревьев *U. glabra* показало, что подавляющее большинство коротких побегов в кроне не ветвится (рис. 2а). Неветвящиеся побеги среди длинных побегов встречаются в кронах единично, и, по-видимому, представляют собой результат отмирания боковых побегов в основаниях ветвей. Ветвящиеся побеги распределены достаточно равномерно (рис. 2б) и в среднем составляют в этом возрасте *U. glabra* по 25% среди каждой категории длин.

Это является отражением состояния кроны виргинильного дерева в конкретный момент времени, в котором присутствуют одновременно процессы нарастания-ветвления и процессы отмирания-опадения побегов. Разница между деревьями не проявляется (рис. 2),

это значит, что признак у трех независимых геномов отражает свойства структуры кроны данного возрастного состояния.

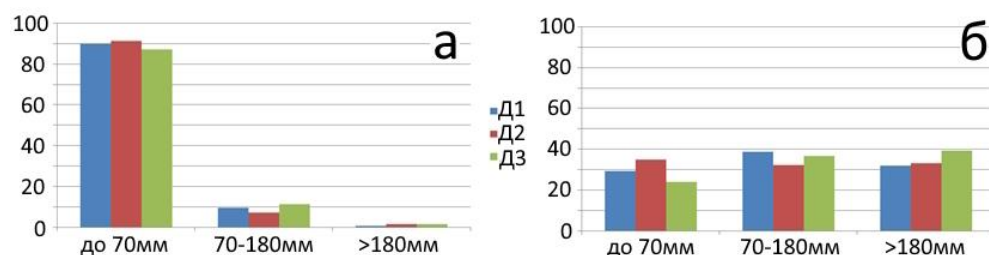


Рис. 2. Процентное соотношение побегов разной длины в составе крон трех виргинильных деревьев (Д1, Д2, Д3) *U. glabra* для неветвящихся и ветвящихся побегов. По оси абсцисс – три категории длин побегов, по оси ординат – вклад в процентах. а – неветвящиеся побеги, б – ветвящиеся побеги

В ходе развития ветвей виргинильного дерева *U. glabra*, с учетом отмирания побегов кружева, происходит последовательная смена формирующихся побегов скелета, полускелета и кружева (табл. 2). При этом важно, что на всех стадиях развития ветви в составе двулетних побеговых систем в количественном отношении преобладают короткие побеги кружева. Длительность жизни побегов кружева в составе крупного побегового комплекса невелика, по этой причине уже на четвертый год жизни ветвь кроны в виргинильном возрастном состоянии в основании имеет только побеги скелета.

Таблица 2

Количество побегов трех типов в составе ветвей нижней и верхней частей кроны дерева, сформировавшихся в определенный год

Группа побегов	Ветвь нижней части кроны							Всего
	Год возникновения							
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Отмершие побеги (шт)		2	6	1	2	2	2	15
Побеги кружева (2-4 листа) (шт)			4	19	40	52	57	172
Побеги полускелета (5-6 листьев) (шт)			1	6	3	2		12
Побеги скелета (листья ≥ 7) (шт)	1	3	4					8
Группа побегов	Ветвь верхней части кроны							Всего
	Год возникновения							
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Отмершие побеги (шт)				2	1		1	4
Побеги кружева (2-4 листа) (шт)				1	7	20	75	103
Побеги полускелета (5-6 листьев) (шт)				1	2	4	11	18
Побеги скелета (листья ≥ 7) (шт)			1	2	5	11		19

На начальных стадиях развития ветви при помощи крупных побегов происходит построение ее скелетной части. Затем в последовательности формирования осевых побегов наблюдается смена скелетных побегов через полускелетные к преобладанию побегов кружева. На завершающих стадиях развития ветви количество побегов кружева теряет вариабильность и стабилизируется, что отражает график соотношения количества побегов нынешнего года к предыдущему (рис. 3). Начинаясь на разной высоте в кроне и имея разную длину первого прироста, ветви развиваются сходным образом в общем количестве формирующихся побегов.

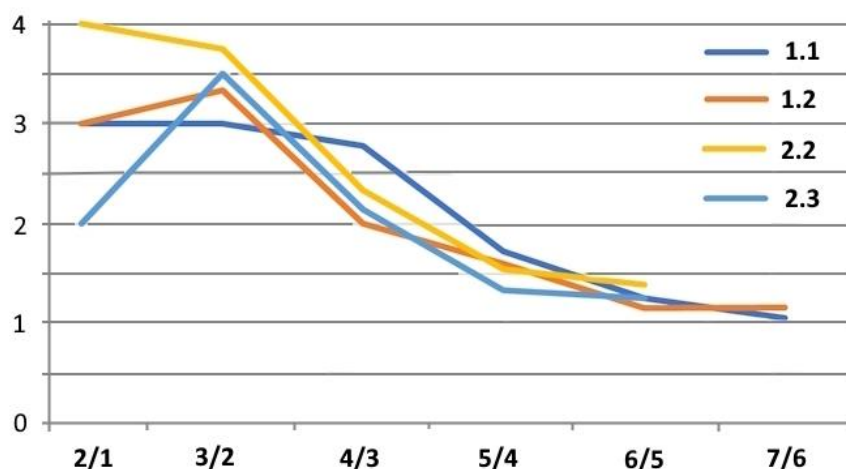


Рис. 3. Отношение количества побегов двух последовательных лет в составе ветвей нижних приростов ствола.

По оси ординат – отношение количества побегов, по оси абсцисс – последовательные пары лет (через дробь) жизни ветви; 1.1, 1.2, 2.1, 2.2 – ветви нижней части кроны в первом и втором верхних положениях на побегах ствола соответственно для двух последовательных приростов ствола

Ветви верхней и нижней части кроны находятся на разных стадиях развития. Скорость развития более молодой и расположенной выше по стволу ветви верхней части кроны больше. Это отражается в большем количестве скелетных побегов в целом, сопровождающемся резким увеличением количества побегов кружева в последние два года по сравнению с ветвями нижней части кроны (см. табл. 2).

Долго живущие ветви образуются из побегов первого и второго положения, считая сверху, на 2ПС ствола. Количество листьев из года в год на ветви возрастает, при этом существенно, что верхние ветви образуют такое же количество листьев, как и нижние, но за меньшее количество лет. Нижние ветви дерева выходят на плато по количеству листьев, отчасти даже сокращая это количество в конце жизни ветви.

Механизм этого явления состоит из двух разных составляющих. Во-первых, после нескольких лет развития ветви, образующиеся ежегодно побеги становятся все более короткими и несут меньшее количество листьев. Это явление затрагивает как периферическую часть ветви, так и ее лидирующие оси. Разница между этими двумя частями ветви выражается в том, что периферическая часть быстрее переходит к образованию коротких побегов, а лидирующая тормозится в росте медленнее. Это естественный процесс развития ветви в любом положении на стволе, это ее израстание и старение, которое, вероятно, заложено в программе существования ветви, которая короче, чем программа существования ствола.

Во-вторых, этот процесс выражается в уменьшении количества прорастающих почек. Это проявляется даже на побегах с одинаковым количеством листьев. Когда оба эти процесса сочетаются (совмещаются) между собой, сначала стабилизируется количество вновь образующихся листьев, затем оно начинает сокращаться, ветка становится непродуктивной для поддержания ее жизни в кроне и вскоре отмирает. Ветви, образовавшиеся в первом и втором положениях на годичном приросте, стволовой двулетней побеговой системы. У ветвей, происходящих из ниже расположенных почек этот процесс протекает быстрее, и они раньше отмирают (рис. 4).

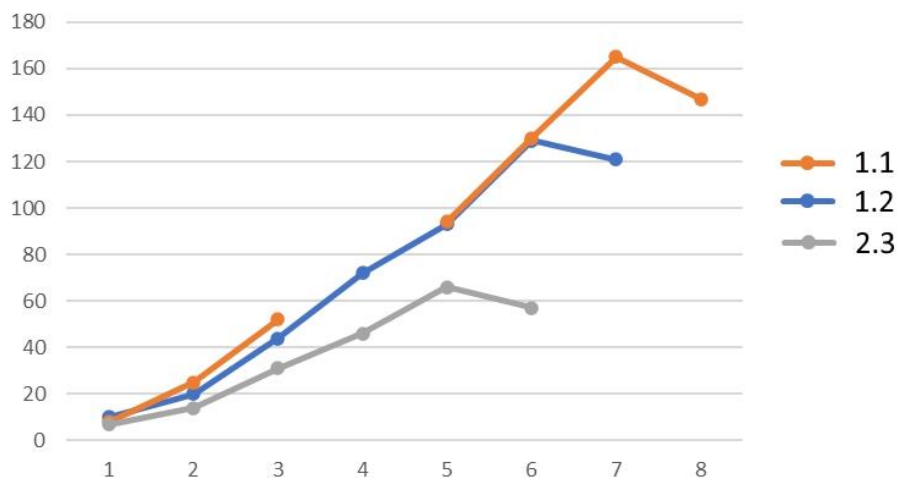


Рис. 4. Динамика общего количества листьев на ветвях разного положения, перешедших к завершающему этапу развития.

По оси ординат – общее количество листьев, по оси абсцисс – год жизни ветви; 1.1, 1.2, 2.3 – ветви нижней части кроны в первом, втором и третьем верхних положениях на побегах ствола соответственно для двух последовательных приростов ствола (снизу)

Сравнение климатических характеристик вегетационных сезонов 2014-2018 лет, а именно среднемесячных температуры и влажности, показало, что температурные условия варьировали в очень узких пределах. Характеристики влажности отличались более существенно. Так, влажность в мае 2016 года была больше на 15%, чем в другие годы. В июле влажность в разные годы варьировала в пределах 30%, наибольшая наблюдалась в 2018 году, наименьшая в 2014. Объяснить выявленные особенности развития ветвей виргинильного дерева влиянием конкретных климатических показателей года затруднительно.

Исчезновение в ходе роста ветви побегов скелета сопровождается увеличением количества более коротких полускелетных побегов. У длительно существующих ветвей нижней части кроны отчетливо видно преобладание побегов кружева (рис. 5а, 5б).

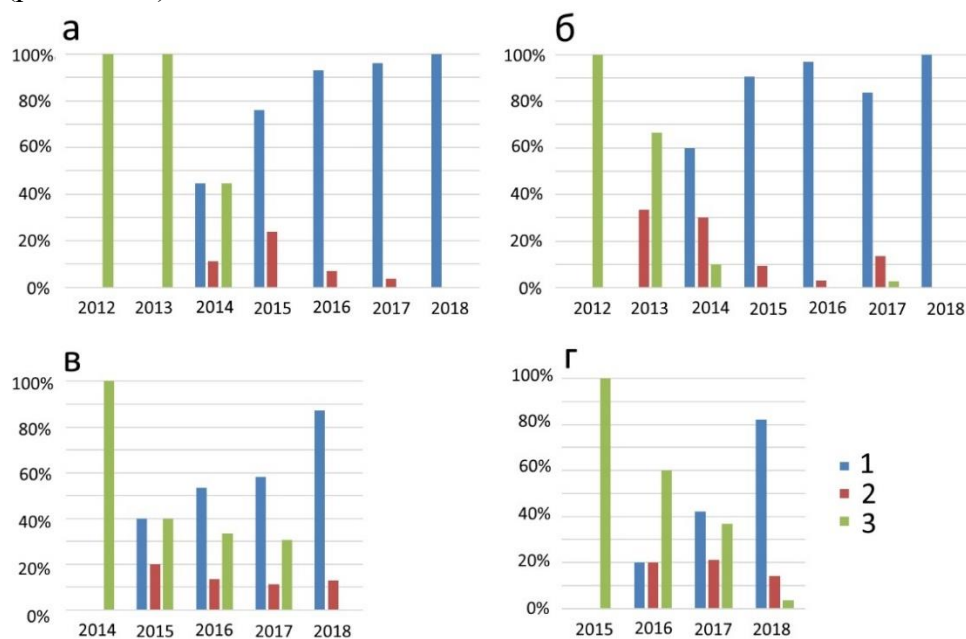


Рис. 5. Процентное соотношение побегов скелета, полускелета и кружева в составе четырех ветвей дерева:

а, б – ветви нижняя часть кроны в первом и втором (сверху) положениях на приросте ствола соответственно; в – ветвь средней части кроны в первом положении; г – ветвь верхняя часть кроны в первом положении; 1, 2, 3 – кружево, полускелет и скелет соответственно

На одном приросте ствола две крупные ветви в положении 1 и 2 (сверху) различаются ранним появлением побегов полускелета у более слабой ветви в положении 2 (рис. 5б) по отношению к ветви в положении 1 (рис. 5а).

Сохранность побегов кружева, формирующегося в первые годы развития, наблюдается только у молодых ветвей кроны (рис. 5в, 5г). У этих ветвей еще продолжается развитие побегов скелета и полускелета.

Исследование количества ветвящихся и неветвящихся побегов в составе скелета, полускелета и кружева позволило выделить группы ветвей с разной интенсивностью ветвления (рис. 6).

Здесь важно отметить, что у вяза, как вида с симподиальным нарастанием, боковыми побегами являются все формирующиеся из почек побеги. Здесь и далее при подсчете ветвлений боковой побег, продолжающий ось, не учитывался.

Из выделенных групп ветвей первая характеризуется коротким периодом образования побегов скелета и небольшим количеством разветвлений. У ветвей этой группы на четвертый-пятый год жизни начинается бурное развитие неветвящихся побегов кружева. Вторая группа ветвей характеризуется интенсивным развитием побегов скелета по отношению к первой группе. Они образуют за тот же период интенсивного развития (от инициации первого побега ветви) в два раза большее количество ветвлений. Ветви второй группы располагаются в кроне выше по стволу. Количество неветвящихся побегов кружева на данном этапе развития у них существенно меньше.

Неветвящиеся побеги в составе полускелета единичны у обеих групп (рис. 6). Ветвящиеся появляются у ветвей первой группы по мере уменьшения количества побегов скелета (рис. 6а). У второй группы ветвей побеги полускелета встречаются единично, что связано, вероятно, с молодостью ветвей (рис. 6б). В составе кружева присутствуют ветвящиеся побеги с одним ветвлением, количество таких побегов редко превышает 10%, побеги с большим количеством ветвлений в составе кружева единичны или отсутствуют (рис. 6в). Ветви верхней и нижней частей кроны группируются отдельно по количеству неветвящихся побегов кружева (рис. 6г).

Исследование характеристик ветвей с учетом их деления на указанные две группы позволило представить развитие формы кроны виргинильного дерева *U. glabra* в виде последовательной смены двух цилиндров (рис. 7), содержащих, соответственно, первой и второй выделенных групп. Нижние ветви развиваются в пространстве, быстрее достигая размерных границ периферии кроны, определяющихся онтогенетическим состоянием (рис. 7(а1)). Это ветви первой группы. Далее процесс развития ортотропной оси дерева приводит к переходу ветвей от ствола на новый качественный уровень. Радиус цилиндра периферии кроны дерева значительно увеличивается, ветви дорастают до больших размеров (рис. 7(а2)). При этом скорость развития нижних ветвей меньше скорости верхних.

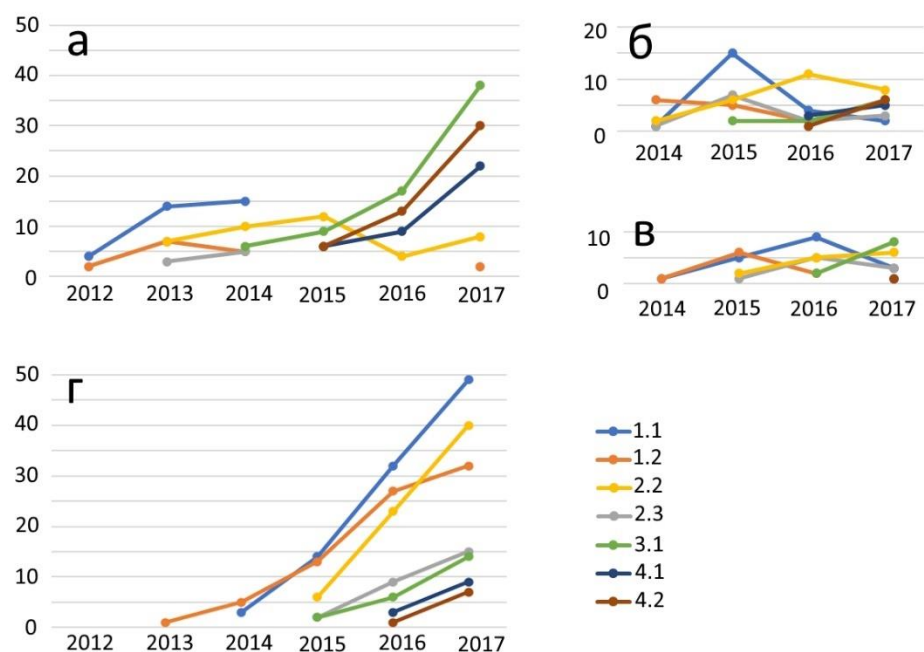


Рис. 6. Особенности ветвления ветвей виргинильной кроны *U. glabra* (Д2):
 а – общее количество ветвлений на побегах скелета по годам, б – количество ветвлений на побегах полускелета по годам, в – количество ветвлений на побегах кружева по годам, г – общее количество неветвящихся побегов в составе ветвей по годам;
 1.1-4.2 – ветви кроны дерева, где первое число обозначает номер прироста по стволу, начиная с самого нижнего, на котором сохранились ветви, второе число – положение ветви на годичном приросте ствола, начиная с верхнего бокового побега.
 1.1., 1.2., 2.2, 2.3 – ветви первой группы (нижняя часть кроны);
 3.1., 4.1., 4.2. – ветви второй группы (верхняя часть кроны)

Верхушечные ветви достигают длины и общего количества листьев за меньшее количество лет по отношению к нижним ветвям, что и определяет образование цилиндра большего радиуса (ветви второй группы).

Для всех ветвей построена линейная регрессия признака $N =$ Количество листьев на побеге на $K =$ Количество ветвлений на побеге в логарифмических масштабах.

$LgN = C_1 + C_2 LgK$, где Lg – это логарифм десятичный, C_1 , C_2 – константы.

Для значений признаков в обычном масштабе это означает зависимость

$$N = C_0 \cdot K^{C_2}, \text{ где } C_0 = 10^{C_1}.$$

Для наиболее развитого дерева Д2 константа C_0 в модели меняется от 3,24 до 3,47 и интерпретируется как усредненное по ветви количество листьев на неветвящемся побеге. Константа C_2 варьирует

от 0,47 до 0,54 и интерпретируется как доля зоны ветвлений на побеге в зоне листьев в логарифмическом масштабе.

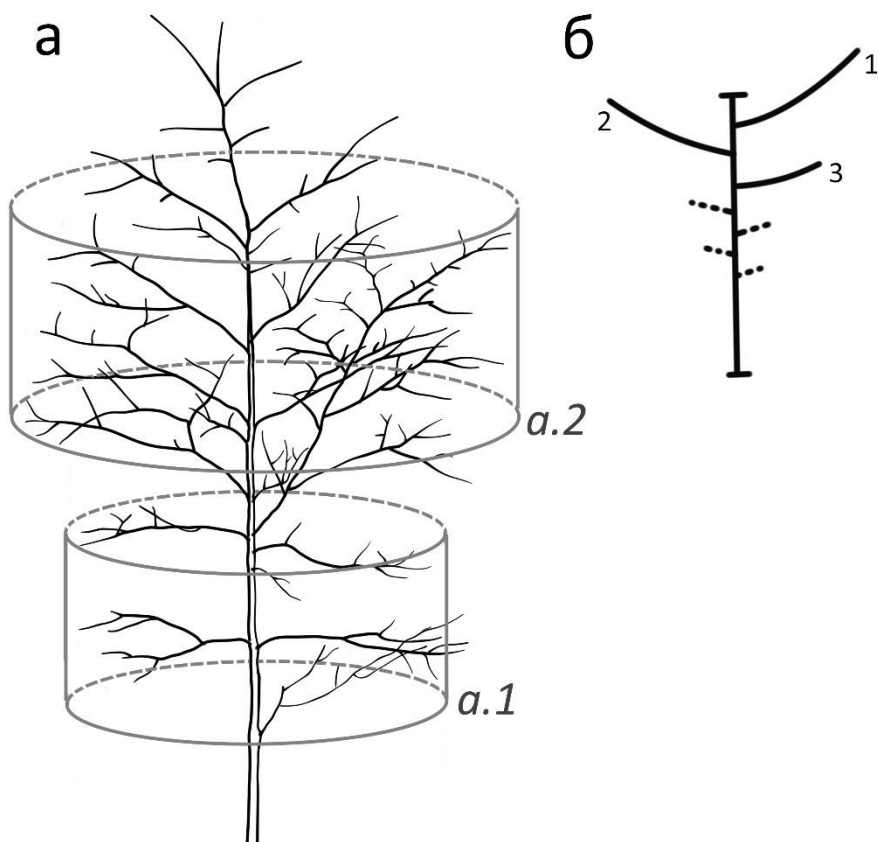


Рис. 7. Структура кроны виргинильного дерева *U. glabra* (Д2):
а – схема кроны виргинильного дерева: а.1 – ветви нижнего «цилиндра» кроны,
а.2 – ветви верхнего «цилиндра» кроны; б – схема учета положения долгоживущих ветвей
на годичном приросте ствола, пунктиром отмечены быстро отмирающие побеги

Сравнение вариативности коэффициентов C_2 в моделях линейной регрессии для двух цилиндров было выполнено с помощью F-критерия Фишера, $p = 0,089$.

На рисунке 8б проявляется значительно более сильная связь между указанными двумя признаками для ветвей верхнего цилиндра, по сравнению с ветвями нижнего. Прежде всего это объясняется большим количеством скелетных (ростовых) 2ПС в составе ветвей верхнего цилиндра, у материнских побегов которых эта связь проявляется сильнее, чем у материнских побегов остальных 2ПС.

Значение константы C_2 формально определяет наклон прямой регрессии к оси абсцисс (рис. 8а, 8в). Интересно, что сохранившаяся в

крене наиболее развитого дерева Д2 ветвь в третьем сверху положении на годовичном приросте ствола (ростовой 2ПС) (рис. 8в), примыкает к кластеру нижнего цилиндра, хотя ветви первого и второго положения того же прироста лежат в верхнем (рис. 8б). Таким образом, положение ветви на приросте стволовой двулетней побеговой системы (рис. 7б) определяет мощность развития ветви кроны и длительность ее жизни. При этом объем кроны меняется в пределах цилиндрической формы, границы которой определяются онтогенетическим состоянием.

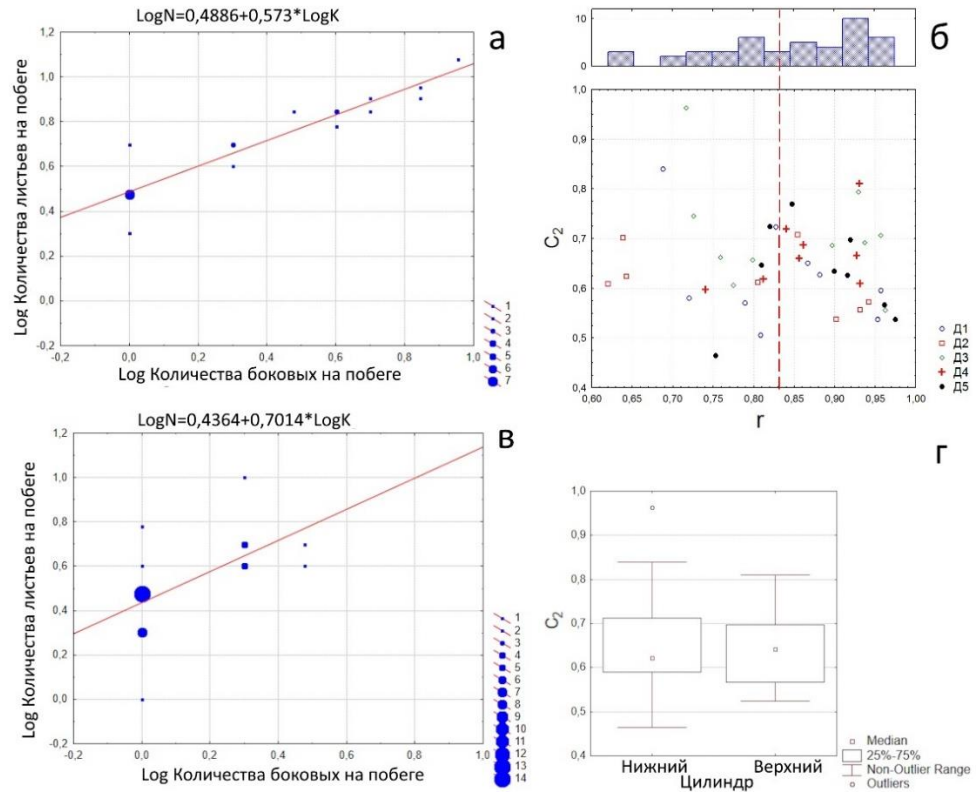


Рис. 8. Свойства ветвей пяти виргинильных деревьев *U. glabra*:
 а – Совместная диаграмма рассеяния с прямой регрессии признака логарифма количества листьев на побеге на логарифм количества ветвлений на побеге виргинильной кроны *U. glabra* для ветви, занимающей первое сверху положение на втором снизу годовичном приросте ствола кроны дерева Д2;
 б – Совместная диаграмма рассеяния коэффициентов корреляции Пирсона r и коэффициентов C_2 в уравнениях линейной регрессии $y = C_1 + C_2 \cdot x$ признака логарифма количества листьев на побеге (y) на логарифм количества ветвлений на побеге (x). Точки соответствуют всем наиболее развитым на приросте ствола ветвям второго порядка для всех пяти исследуемых деревьев. Точки слева от штриховой линии соответствуют ветвям нижнего цилиндра дерева, справа – верхнего;
 в – Ветвь в третьем сверху положении на годовичном приросте ствола ростовой 2ПС дерева Д2 (переходная ветвь дерева Д2); г – Диаграмма «ящички с усами» для сравнения распределений коэффициента C_2 в двух цилиндрах

Трёхлистные побеги кружева не ветвятся. Четырёхлистные побеги кружева в составе ветвей нижнего цилиндра имеют большее количество ветвлений, по сравнению с аналогичными побегами верхнего цилиндра. В верхнем цилиндре процесс ветвления реализуется за счет побегов с большим количеством листьев, так как ветви находятся еще на стадии формирования скелетной части.

Обсуждение. Исследование ветвления на небольших побеговых комплексах и целых кронах рассматривалось целым рядом авторов (Серебряков, 1962; Halle, Oldeman, 1970; Barthelemy, Edelin, Halle, 1991; Barthelemy, Caraglio, 2007). Работа Л.М. Шафрановой (Шафранова, 1981), содержит замечательные идеи, которые вполне согласуются с исследованием крупных ветвей. Так, рассуждая о свойствах метамеров при ветвлении она выделяет две группы признаков: пространственную протяженность и существование во времени. В первую группу входят характеристики продольной симметрии метамеров и полярность, во вторую – возникновение метамера в ходе одного цикла формообразования, существующего по окончании процесса в составе системы побегов в течение длительного промежутка времени (Шафранова, 1981).

Ветвление определяет положение побегов и, соответственно, листьев на много лет вперед, складывая конструкцию дерева. При переходе от побега к двулетней побеговой системе происходит реализация на второй год его пространственно-временных свойств, которые осуществляет именно процесс ветвления. Двулетние побеговые системы образуют характерное ветвление, именно этим они важны в составе кроны. Соотношение размеров бокового побега по отношению к материнскому определяет функциональные типы двулетних побеговых систем (Антонова, Барт, 2019). Количество листьев на побеге, занимающем определенное положение в составе двулетних побеговых системы, из которых состоят ветви, связано с количеством ветвлений и варьирует в узких пределах, свойственных виду. Варьирование соотношения количества листьев и количества ветвлений на побеге связано с онтогенетическим состоянием особи. Именно поэтому три категории побегов, реализующиеся в пространстве и во времени ветвей от ствола – скелет, полускелет и кружево – успешно выявляются по количеству листьев на побеге.

Воздействие внешней среды и генетические особенности каждой особи меняют габитуальные формы кроны, придавая ей уникальность. Естественно, эпигенетический ландшафт формирования кроны создает многообразие онтогенетических решений в пределах общей программы развития габитуса, свойственной виду. Поливариантность онтогенеза многократно показана для травянистых жизненных форм Л.А. Жуковой и ее учениками (Нотов, Жукова, 2019).

Способы реализации программы в соответствии с условиями, приводящие к появлению особой разной жизненности, подробно рассмотрены в работах О.В. Смирновой с соавторами (Smirnova et al., 2018), А.А. Чистяковой с соавторами (1989), О.И. Евстигнеева и Н.В. Коротковой (2024) и других.

В связи с этим важнейшее значение приобретают работы, в которых обсуждаются особенности габитуса нормально развитых и угнетенных древесных растений с учетом их онтогенетического состояния. Это направление, возникшее на основе морфологических и анатомических работ И.Г. Серебрякова (Серебряков, 1962), В.К. Василевской (Василевская, 1950) и многих других, в конце 20 века активно поддерживалось физиологическими исследованиями (Малкина, 1983; Цельникер и др., 1993; Гурцев, Цельникер, 1999).

Данная работа, являясь продолжением исследований в этом направлении, рассматривает механизм реализации разной структуры на уровне побегов и побеговых систем в естественном сообществе.

Древесный организм, в отличие от других жизненных форм, многократно закрепляет пространственную структуру в ходе своего развития, давая возможность размещению фотосинтетической поверхности на определенных пространственных конфигурациях ветвей.

Онтогенетический возраст достаточно хорошо связан с определенной формой кроны. Также онтогенетический возраст маркируется преобладанием в кроне определенных типов двулетних побеговых систем (Антонова, Фатьянова, 2013), отражающих характеристики скелета и кружева конкретной особи в соответствии с ее положением в сообществе.

Исследование онтогенеза некоторых видов древесных растений показало присутствие цилиндрической формы кроны на ранних стадиях онтогенеза (Евстигнеев, Коротков, 2016; Заугольнова, 1968; Чистякова и др., 1989). Исследованный нами *U. glabra* также формирует цилиндрическую форму кроны в виргинильном онтогенетическом состоянии.

Баланс процессов нарастания и отмирания побегов и мелких побеговых комплексов позволяет дереву подстраиваться под определенные условия сообщества и является отражением программы развития.

Признаки Количество листьев на побеге и Количество боковых оказываются линейно связанными в логарифмическом масштабе. То, что логарифмический масштаб является естественным для их значений, есть обычное проявление принципа Вебера-Фехнера (в широком смысле). На сильную линейную связь указывают высокие значения коэффициента корреляции Пирсона, вычисленные отдельно

для каждой ветви.

Кроме того, оказывается, что крону дерева *U. glabra* на виргинильной стадии удастся разбить на две последовательно появляющиеся в ходе роста части так, что во второй из них указанная линейная связь резко усиливается. Это хорошо видно на диаграмме с коэффициентом корреляции (рис.8б) и объясняется в основном тем, что в верхней части кроны находится значительно больше «скелетных» 2ПС, о чем свидетельствуют соответствующие диаграммы рассеяния, например, на рисунке 8а) диаграмма побегов ветви из верхней части кроны, а на рисунке 8в) – из нижней. На хорошо развитом дереве эти части отличаются между собой визуально, именно так и были обнаружены впервые. Верхняя из них явно превосходит нижнюю еще и по ширине, и называются «цилиндрами» за соответствующую форму.

В этой работе особое значение имеет однозначная граница увеличения коэффициента корреляции сразу для всех исследованных деревьев при переходе из одного цилиндра в другой. Это позволяет думать о программном характере появления таких цилиндров, который должен стать важной частью модели программы развития всей кроны дерева на виргинильной стадии онтогенеза.

В связи с преимущественным появлением скелетных 2ПС (ростовых, суперростовых, основных согласно раннее принятой классификации) – «строительных кирпичей» – в ветвях верхнего цилиндра по сравнению с нижним вариативность углового коэффициента регрессии S_2 сократилась. Этого мы вправе ожидать из-за их большей схожести, показанной нами ранее (Антонова, Барт, 2019) и это отчетливо видно на диаграммах б и г рисунка 8.

Выделение категорий побегов и побеговых комплексов «скелета» и «кружева» позволяет полнее характеризовать структуру кроны особи с точки зрения размещения листовой поверхности в пространстве и во времени. На значимость такого подхода указывал еще П.Г. Шитт (Шитт, Метлицкий, 1940).

Заключение. Для растений виргинильного возрастного состояния *U. glabra* выделены три категории побегов – «кружево», «полускелет» и «скелет», отличающиеся характеристиками количества листьев, количества ветвлений. При увеличении количества листьев длины побегов этих категорий меняются по-разному (нелинейно).

Показано, что ветвящиеся побеги среди выделенных категорий распределены одинаково. Длительность жизни побегов кружева у ветвей виргинильного дерева *U. glabra* составляет четыре года. В составе побеговых комплексов двулетних побеговых систем и ветвей на любой стадии развития преобладают побеги кружева. Преобладание побегов кружева, сочетающееся с отсутствием побегов скелета, характеризует финальную часть существования ветви – ее израстание.

Общее количество листьев, расположенных на ветвях разных положений на стволе сходно, однако скорость набора этого количества различается у разных ветвей. Чем выше расположена ветвь по стволу, тем быстрее она набирает конкретное количество листьев, как бы перескакивая несколько лет за один вегетационный сезон. Объяснить выявленные особенности развития ветвей виргинильного дерева влиянием лишь климатических факторов затруднительно.

Исследование количества ветвящихся и неветвящихся побегов в составе скелета, полускелета и кружева позволило выделить две группы ветвей с разной интенсивностью ветвления и общей протяженностью, образующие два цилиндра разного диаметра. Нижний цилиндр кроны определяется характеристиками более ранних стадий виргинильного возрастного состояния и имеет меньшие размеры, чем верхний цилиндр.

Объем кроны виргинильного дерева *U. glabra* меняется в пределах цилиндрической формы, диаметр которой связан с онтогенетическим состоянием. Трёхлистные побеги кружева не ветвятся и представляют собой минимальные наиболее часто встречающиеся побеги. У ветвей, образующих верхний цилиндр, процесс ветвления реализуется за счет побегов с большим количеством листьев – побегов скелета. Ветви нижнего цилиндра, находящиеся на стадии затухания (израстания), проходят стадию ветвления на основе побегов полускелета и кружева, и завершают развитие отсутствием ветвления, то есть стабилизацией количества листьев на ветви, а затем отмиранием.

Список литературы

- Антонова И.С., Барт В.А. 2019. Зависимость строения побегов и побеговых систем от их положения в кроне *Ulmus glabra* (Ulmaceae) // Бот. журнал. Т. 104. Вып. 2. С. 254-268.
- Антонова И.С., Фатьянова Е.В. 2013. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний // Вестник ТвГУ. Серия "Биология и Экология". Вып. 32. № 31. С. 7-24.
- Антонова И.С., Фатьянова Е.В. 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Бот. журнал. Т. 101. Вып. 6. С. 628–649.
- Барт В.А., Антонова И.С. 2022. О структуре «кружева кроны» *Ulmus glabra* Huds // Биоморфология растений: традиции и современность. Киров. С. 102–105.
- Браславская Т.Ю., Ефименко А.С., Алейников А.А. 2021. Поливариантность начальных стадий онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в старовозрастных темнохвойных лесах Северного Предуралья // Биоразнообразие и функционирование лесных экосистем. М.: Изд-во Т-во науч. изд. КМК. С. 55-84.

- Василевская В.К.* 1950. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники. Т. 1. С. 264-281.
- Галицкий В.В.* 2012. Динамика биомассы ветвей высших порядков дерева. модельный анализ // Журнал общей биологии. Т. 73. Вып. 6. С. 442-452.
- Гетманец И.А.* 2010. Ивы Южного Урала: биоморфы, экоморфы, ландшафтные группы // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. Вып. 3. С. 39-45.
- Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н.* 2000. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia. Сибирский ботанический журнал. Т. 2. № 1.
- Гурцев А.И., Цельникер Ю.Л.* 1999. Фрактальная структура ветви дерева // Сибирский экологический журнал. Т. 4. С. 431-441.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н.* 2016. Онтогенетические состояния деревьев: обзор // Russ. J. Ecosyst. Ecol. Т. 1. Вып. 2. С. 1-31.
- Евстигнеев О.И., Короткова Н.В.* 2023. Онтогенез дуба черешчатого на пойменных лугах Брянского полесья // Russ. J. Ecosyst. Ecol. Т. 8. Вып. 2. С. 1-21.
- Евстигнеев О.И., Короткова Н.В.* 2024. Поливариантность онтогенеза дуба черешчатого в сосняках Брянского полесья // Russ. J. Ecosyst. Ecol. Т. 9. Вып. 1. С. 1-31.
- Жукова Л.А.* 1986. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 104-114.
- Заугольнова Л. Б.* 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. С. 81-102.
- Малкина И.С.* 1983. Связь интенсивности фотосинтеза листьев дуба с их структурой и возрастом дерева // Лесоведение. Вып. 4. С. 68-71.
- Недосеко О.И.* 2018. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* Dumort. в онтогенезе.: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева. С. 1-43.
- Нотов А.А., Жукова Л.А.* 2019. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Известия Российской академии наук. Сер. биологическая. № 1. С. 52-61.
- Пригожин И.* 1980. Время, структура и флуктуации // Успехи физических наук. Т. 131. Вып. 6. С. 185-207.
- Работнов Т.А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Т. 3. С. 7-204.
- Серебряков И.Г.* 1962. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа. 358 с.
- Стаменов М.* 2023. Архитектура кроны у виргинильных особей *Quercus robur* L. на юго-восточной границе ареала (на примере Волгоградской области) // Вопросы степеведения. Вып. 4. С. 90-105.
- Цельникер Ю.Л. Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г.* 1993. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Изд-во

- МАИК Наука/Интерпериодика. 256 с.
- Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В. 1989. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей. 102 с.
- Шафранова Л.М. 1981. Ветвление растений: процесс и результат. Жизненные формы структура, спектры, эволюция. М.: Наука. С. 179-213.
- Шумм П.Г., Метлицкий З.А. 1940. Плодоводство. М. Сельхозгиз. 660 с.
- Antonova I.S., Bart V.A., Televinova M.S. 2021. The branching orders of the crown of virginal tree of *Ulmus glabra* Huds // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science.: IOP Publishing, P. 12007.
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. V. 99. № 3. P. 375-407.
- Barthelemy D., Edelin C., Halle F. 1991. Canopy architecture. Chichester John Wiley and Sons. P. 1-20.
- Halle F., Oldeman R. A.A. 1970. Essay on the architecture and dynamics of growth of tropical trees. // Essay Archit. Dyn. growth Trop. trees. V. 6. P. 1-178.
- Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G. 2018. European Russian forests: Their current state and features of their history. Springer. 564 p.

FEATURES OF THE CROWN STRUCTURE OF VIRGINAL TREES *ULMUS GLABRA* FROM THE POSITION OF THE "SKELETON" AND "ARCHITECTURE" OF THE CROWN

I.S. Antonova, M.S. Televinova, V.A. Bart
St. Petersburg State University, St. Petersburg

Using the example of a model tree *Ulmus glabra* in the virginal age state, the crown and branches from the trunk were studied. The relationship between the quality of shoots bearing different numbers of leaves, branches and having different life spans with the characteristics of branch development and the shape of the crown as a whole is shown. Linear models of the development of branches of different parts of the crown are presented.

Keywords: *U. glabra, virginal ontogenetic state, crown structure, branch, shoot, development program, linear model.*

Об авторах:

АНТОНОВА Ирина Сергеевна – кандидат биологических наук, доцент, старший преподаватель кафедры геоботаники и экологии растений, биологический факультет, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7/9, e-mail: ulmaceae@mail.ru.

ТЕЛЕВИНОВА Мария Сергеевна – аспирант 3 курса, кафедра геоботаники и экологии растений, биологический факультет, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7/9, e-mail: m_s_t@list.ru.

БАРТ Виктор Александрович – кандидат физико-математических наук, доцент, доцент кафедры общей математики и информатики, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7/9, e-mail: vbartvit@mail.ru.

Антонова И.С. Особенности строения кроны виргинильных деревьев *Ulmus glabra* с позиции «скелета» и «кружева» кроны / И.С. Антонова, М.С. Телевинова, В.А. Барт // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 3(75). С. 160-179.

Дата поступления рукописи в редакцию: 17.04.24

Дата подписания рукописи в печать: 01.09.24