

сах *Alchemilla pentaphyllea* L. вместо 1-2 верхних паракладиев регулярно образуются почки возобновления. После цветения и полегания цветоносов из этих почек развиваются скелетные розеточные побеги (Нотов, 1993).

При формировании генеративных побегов возможно нарушение гормональных градиентов, которое обуславливает развитие на цветоносах различных структур с признаками вегетативных побегов и их элементов. У *Geum rivale* широко пролиферирующие цветки (Нотов, Андреева, 2011). Реже встречаются такие тераты у других видов рода *Geum*. Некоторые пролиферации сопряжены с формированием цветоносов промежуточного строения.

При систематизации вариантов аномальных побегов предложен подход, базирующийся на представлениях о гомеозисе (Sattler, 1988), гомеозисных структурах и уровне измененных структур и элементов (Нотов, Андреева, 2011). Преобразования могут затрагивать разные элементы системы побегов (вегетативные и генеративные побеги, цветки, отдельные части цветков). Кроме случаев полного гомеозиса (цветонос на цветоложе цветка, плодолистики, лепестки, тычинки на пролиферирующей оси цветка, плодолистики в области венчика) обнаружены различные варианты неполного гомеозиса (структуры в разной степени сочетающие признаки листьев срединной формации, листочков подчашия, чашелистиков, лепестков и чашелистиков, тычинок, лепестков). На боковых побегах разного уровня комбинируются признаки элементов цветоноса и скелетной оси.

В некоторых случаях возможно изменение ритма развития пазушных цветоносов. Типичные для модели моноциклические цветоносы могут развиваться по озимому моноциклическому типу. При этом преобразуется их структура. Увеличивается число узлов до терминального цветка, число паракладиев, число узлов в пределах паракладиев. Возможно развертывание почек в зоне торможения. Появление озимых моноциклических генеративных побегов отмечено у розоцветных с многоцветковыми фрондулезными тирсами (Нотов, Андреева, 2011). Озимые моноциклические генеративные побеги *Alchemilla alpina* в отличие от типичных моноциклических цветоносов имеют 12-15 узлов до терминального цветка (при норме 5-6). Отмечено несколько генеративных побегов, у которых на оси 1 порядка цветки и верхние паракладии не заложились и главная ось соцветия осталась открытой. Пролонгация развертывания цветоносов распространена у некоторых представителей рода *Lachemilla* (Нотов, 1993).

Таким образом, образование многих аномальных вариантов генеративных структур моноподиально-розеточных розоцветных может быть обусловлено «наложением» алгоритмов морфогенеза двух основных типов побегов, характерных для этой архитектурной модели. При этом увеличивается частота встречаемости гомеозисных структур. В результате структурно-ритмологических преобразований возможно формирование озимых моноциклических цветоносов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е.А., Нотов А.А. О подходе к классификации аномалий генеративной сферы моноподиально-розеточных розоцветных // Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. и экол. 2011. Вып. 24, № 32. С. 93-104.

Нотов А.А. Структура системы побегов в связи с систематикой подтрибы *Alchemillinae* Rothm.

(*Rosaceae-Rosoideae*): Дис. ... канд. бiol. наук. М. 1993. 234 с.

Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М. 1987. С. 3-19.

Sattler R. Homeosis in plants // Am. J. Bot. 1988. Vol. 75. P. 1606-1617.

ФОРМА КРОНЫ ДЕРЕВА И МУЛЬТИМАШТАБНОСТЬ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ

И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

В безлистном состоянии корона дерева остается узнаваемой благодаря комплексу признаков вида, среди которых – характерный узор, создаваемый расположением побегов («ткань короны»). В генеративном периоде онтогенеза эта особенность древесных растений сохраняется даже в условиях неблагоприятных воздействий среды.

Разнообразные побеги заполняют пространство кроны, из года в год создавая фотосинтетическую поверхность, которая должна быть эффективна в течение всей жизни особи. При любом направлении роста побега и любом типе расположения листьев на нем побег как пространственный объект является трехмерным. Ближайшие по положению, а также последовательно развивающиеся на них побеги не должны препятствовать друг другу в выполнении функции ассимиляции. На этом основании можно заключить, что в годичном побеге заложена информация о дальнейшем развитии комплекса побегов в ряду лет. При этом побеги с одинаковым количеством метамеров часто несут разную информацию о будущем развитии системы. Пересчет количества метамеров на побеге или их размеры не позволяют его предсказать.

На второй год жизни из почек материнского побега развиваются новые побеги, которые могут иметь различное строение и характеристики ростовых процессов, разные функции и продолжительность жизни (вегетативные или генеративные, долго живущие или эфемерные, элементарные или силлептически разветвленные, различные функционально). В ряде случаев все или отдельные почки остаются спящими, а некоторые отмирают.

Итак, побег обладает важнейшими качествами, обнаруживающимися не ранее, чем на второй год развития в контексте взаимного размещения ближайших побегов. Эти качества проявляются в расположении тела побега в пространстве и измерении времени жизни особи согласно генетической программе вида.

Реализация потенциала развития побега (формирование двулетней побеговой системы и далее многолетнего побегового комплекса) определяется историей развития вида, рядом топологических параметров, возрастом и воздействием окружающей среды. Топологические характеристики включают в себя местоположение почки, из которой возник побег; положение побега в системе других побегов; положение побега в оси ветви; положение ветви в кроне. Не менее важным показателем является возраст конкретной ветви и возраст растения. Общий комплекс условий, в котором развивалось дерево, и конкретные условия в год разворачивания побега определяют влияние среды на реализацию информации, заложенной в побеге.

В результате годичный побег должно рассматривать как целостную минимальную универсальную единицу строения кроны дерева, некоторые важные свойства которой проявляются только на второй год жизни в ходе образования двулетней побеговой системы – ДПС (Антонова и др., 2012).

Ранее была разработана система конструктивных единиц кроны, в которой важную роль играют ДПС (Антонова, Азова, 1999; Антонова, Гниловская, 2013). ДПС обладает характерным геометрическим контуром, который определяется специфическим соотношением размеров боковых побегов относительно осевого и углами их отхождения от материнского побега. Рассмотрено морфофункциональное разнообразие ДПС у более чем десяти видов деревьев умеренной зоны (Антонова и др., 2012).

Следующий уровень строения кроны – эпсипон – динамическая структурная единица, результат развития боковых побегов ДПС, управляемого ее материнским побегом (Антонова и др., 2012). В течение ряда лет на осах 2-4 порядка происходит последовательное заполнение пространства побегами, развивающимися на боковых побегах каждой ДПС. Этот процесс продолжается, пока выполнение фотосинтетической функции не угнетается самозатенением. Не все существующие почки раскрываются, таким образом, изреживание «ткани кроны» предвосхищает наложение листьев. Кроме того, внутренняя часть побегов эпсиона постепенно отмирает снизу вверх, что приводит к оголению осей и переносу фотосинтетической поверхности в периферическую часть ветви.

Ветвь от ствола является следующим иерархическим уровнем строения кроны. Совокупность ветвей от ствола непосредственно определяет абрис дерева. Разнообразие ветвей от ствола определяется набором ДПС, который различен в разных онтогенетических состояниях особей вида. Форма кроны – функция возраста, как это справедливо отмечали многие исследователи (Серебряков, 1962; Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Smirnova et al., 1999). Возрастные стадии диагностируются по определенному набору ветвей.

В разных экологических условиях меняются типы ДПС и их количественное соотношение в ветви. Изменение сроков прохождения онтогенетических состояний – это поливариантность онтогенеза, имеющая приспособительный характер (Жукова, Комаров, 1990; Smirnova et al., 1999). Поливариантность проявляется в том числе в изменении набора ДПС в кроне. В неблагоприятных условиях крупные (доминирующие) ветви дерева развиваются по пути более слабых, что приводит к формированию меньшей по объему, более чахлой кроны. При этом характерная «ткань кроны» сохраняется, эпизоны «разрыхляются», поскольку количество спящих почек в них увеличивается, а процессы отмирания ускоряются.

Каждый из выделенных уровней строения кроны возникает на основе предыдущих с приобретением новых свойств. Знание организации предыдущего уровня побеговых комплексов позволяет объяснить устройство последующего и его возможные модификации. Применимость ДПС к описанию строения и изменения веточек, ветвей и целых крон является проявлением их мульти масштабности.

У эволюционно более древних видов, формировавшихся в теплых и влажных условиях, разнообразие ДПС мало, а устроены они просто. Виды субтропического происхождения имеют большое разнообразие типов ДПС, которые легко отличаются друг от друга. Древесные растения, распространенные до северной границы леса, обладают большей изменчивостью ДПС на основе изменения размеров и функций их побегов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова И.С., Фатянова Е.В., Зайцева Ю.В., Гниловская А.А. Мульти масштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров. 2012. С. 390-403.

Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, № 4. С. 450-461.

Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясения обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 81-102.

Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 85-97.

Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. Ontogeny of tree // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 8-19.

ЭПИДЕРМА ЛИСТЬЕВ КРАШЕНИННИКОВИИ ЛЕНСКОЙ (*KRASCHENINNIKOVIA LENENSIS*) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Н.И. Борисова

Якутск, Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова

В настоящей работе дается сравнительная характеристика количественных показателей эпидермы листьев крашенинниковии ленской (*Krascheninnikovia lenensis* (Kumin.) Tzvel.) из семейства маревых (*Chenopodiaceae*). Растения данного вида произрастают в опустыненных степях, встречающихся фрагментами на южном склоне левого коренного берега средней Лены. Появление среди якутской тайги лесостепных участков объясняется, главным образом, особенностями летних условий климата: высокой температурой и малым количеством осадков (Гаврилова, 1973). Опустыненные степи приурочены к местообитаниям, наиболее прогреваемым в летнее время и почти лишенным снежного покрова зимой (Иванова, 1975).

Листья крашенинниковии ленской были собраны в июле в шести степных растительных сообществах недалеко от с. Булгуняхтах и с. Октемцы Хангаласского улуса. Населенные пункты удалены друг от друга на расстояние около 80 км. Растительные сообщества расположены на склонах разной крутизны и несколько отличаются по флористическому составу. Исследования листьев были проведены на живых и фиксированных объектах. Крашенинниковия ленская является эндемиком и реликтовым видом средней Лены. Для нее характерны узколанцетные листья с завернутыми вовнутрь краями. Листья очень обильно опущены звездчатыми волосками. Листья эквифациальные. Нижняя эпидерма