

- Михалевская О. Б., Костина В. Б. Структура, развитие и силлептическое ветвление *Betula pendula* // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1997. Т. 101. Вып. 5. С. 73–79.
- Попов В. К. Березовые леса Центральной лесостепи России. Воронеж, 2003. 424 с.
- Савиных Н. П. Поливариантность развития растений как следствие модульной организации // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. С. 43–51.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Скворцов А. К. Новая система рода *Betula* L. – береза // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2002. Т. 107. Вып. 5. С. 73–75.
- Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров, 2008. 355 с.
- Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.
- Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Бластоид – элементарный блок побеговых растений // Жизненные формы: онтогенез и структура. М.: Прометей, 1993. С. 117–121.
- Шиманюк А. П. Дендрология. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 264 с.
- 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.
- Maillette L. Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula cordifolia* near tree line // Ecology. 1987. Vol. 68. № 5. P. 1251–1261.
- Maillette L. Structural dynamics of silver birch. I. The fate of buds. II. A model of the bud population // J. Appl. Ecol. 1982. Vol. 19. № 2. P. 203–218, 219–238.
- Raunkiaer C. The life form of plant geography. Oxford: Clarendon, 1934. 632 p.

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ВЕТВЕЙ *DIOSPYROS LOTUS* L. (EBENACEAE) НА СРЕДНЕЙ И ПОЗДНЕЙ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТАДИЯХ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

И. С. Антонова, Е. В. Фатьянова  
 alopecurus@mail.ru

При формировании кроны древесного растения умеренного климата подавляющее большинство побегов проходят почечную стадию развития. Кронообразующую роль у молодых растений обычно играют почки, раскрывающиеся на следующий вегетационный сезон после их образования. В некоторых случаях эта роль свойственна побегам, у которых заложение новых органов не отделено временной паузой от их разворачивания (Михалевская, Костина, 1997; Жмылев и др., 2005). У старовозрастных растений с распадающейся на отдельности вторичной кроной развитие обеспечивается к тому же пробуждением спящих почек (Серебряков, 1962).

У хурмы кавказской уже на завершающих этапах ранней генеративной стадии<sup>26</sup> спящие почки начинают играть существенную роль в формировании кроны (Антонова, Фатьянова, 2009).

<sup>26</sup> Здесь и далее, используя слово «стадия», авторы, по-видимому, имеют в виду термин «онтогенетическое состояние». – Прим. ред.

Цель данной работы – описать особенности формирования ветвей и изменение формы кроны *Diospyros lotus* на средней ( $g_2$ ) и поздней ( $g_3$ ) генеративных стадиях (рис. 1), опираясь на характеристики основных типов побеговых систем.

Исследовано по 8 экземпляров хурмы кавказской стадий  $g_2$  и  $g_3$  в районе Большого Сочи (более влажные и прохладные условия обитания) и по 7 экземпляров каждой стадии в окрестностях Старой Гагры (более сухие и теплые условия).

Особенности почек *D. lotus*, их емкость и сформированность в разных положениях на побеге стали предметом работы, приведенной в этом сборнике. Ранее нами было показано, что для хурмы кавказской возможно описание кроновой структуры взрослого дерева (стадии  $g_2$  и  $g_3$ ) посредством небольшого количества типов побеговых систем (Антонова, Фатьянова, 2009) – ростовых, «структурных», «заполняющих» кроновое пространство, в том числе эфемерных (см. рис. 2).

На осевом материнском побеге ростовой системы возникает несколько типов побеговых систем, различающихся строением, длительностью жизни и активностью плодоношения. Располагающиеся внизу материнского побега системы побегов живут меньше и отмирают быстрее, чем формирующиеся в верхней его части. Ось ветви составляют материнские оси ростовых систем (см. рис. 3).

Ростовые побеговые системы, входящие в состав ветви, подвержены процессу старения. Крупные побеги в составе вновь образующихся ростовых систем появляются все реже, остальные формируют короткоживущие структуры, опадающие после созревания плодов. Ветвь в целом стареет, сбрасываются крупные ее фрагменты. Омоложение ветви происходит за счет образования нового крупного ростового побега из спящей почки. Цикл начинается сначала (см. рис. 3).

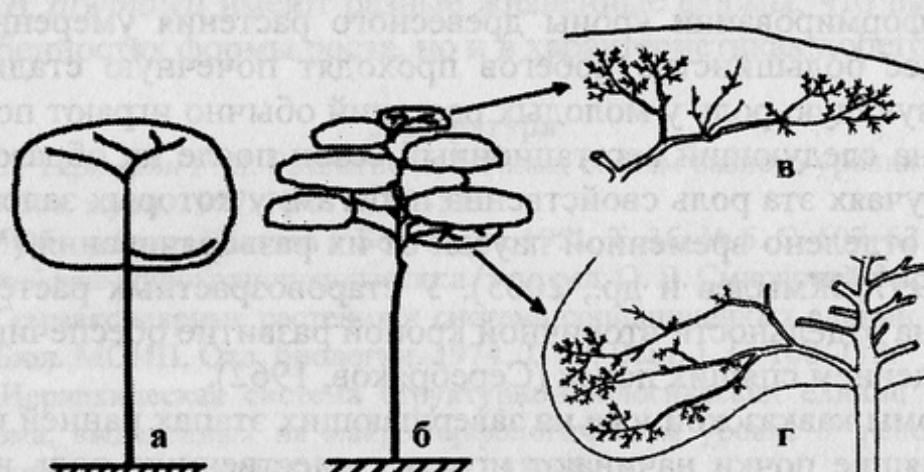


Рис. 1. Схематическое изображение кроны взрослого дерева хурмы кавказской:  
а – средняя генеративная стадия; б – поздняя генеративная стадия; в – строение ветви  
из верхней части кроны на поздней генеративной стадии; г – строение ветви  
из нижней части кроны на поздней генеративной стадии

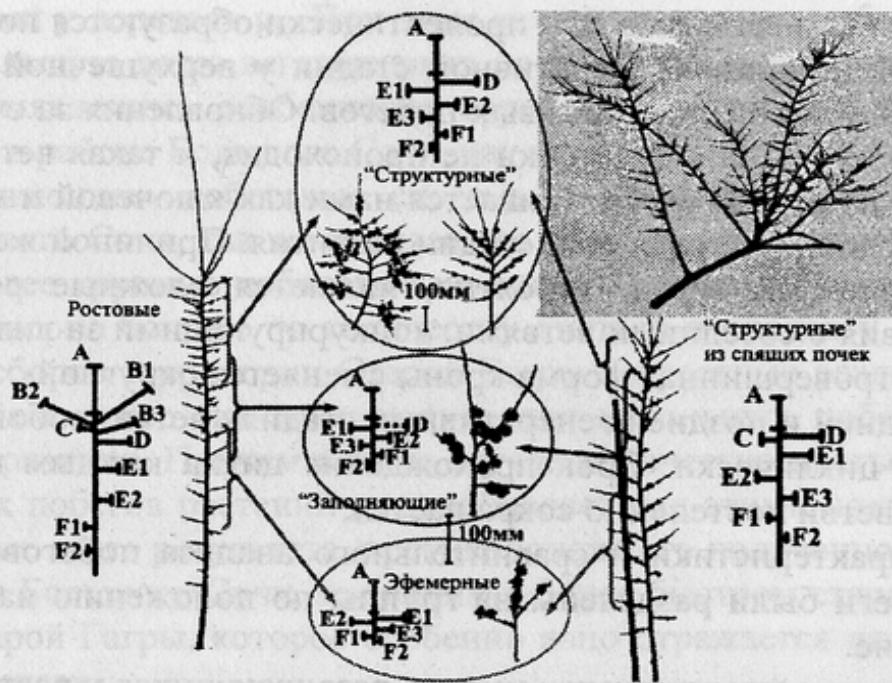


Рис. 2. Строение и развитие основных типов побеговых систем хурмы кавказской на стадиях  $g_2$  и  $g_3$ . Побеговые системы представлены на фотографиях и схемах с выделенными по положению на материнском побеге и длине группами боковых побегов

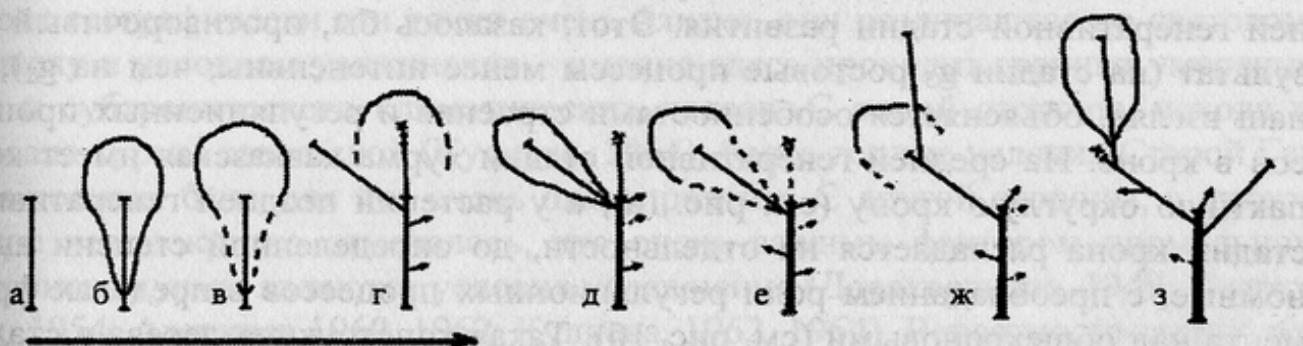


Рис. 3. Схема развития крупной ветви хурмы кавказской (стадии  $g_2$  и  $g_3$ ): а–з – последовательные этапы развития. Крупные «скелетные» оси показаны отрезками сплошной прямой; мелкими стрелками – структурные побеги низшего ранга (продолжительность жизни не более 5–6 лет). Сплошной линией обведены границы ветви, пунктиром – отмирающие фрагменты. Стрелка в нижней части рисунка показывает изменения по оси времени

Так, за счет различия функций, размеров, пространственного строения и разного срока жизни перечисленных основных типов побеговых систем происходит циклическое развитие ветвей в кроне взрослого дерева хурмы кавказской. При этом формируются характерные ветви с искривленной осью и скачкообразными перепадами диаметров и возраста побегов, составляющих эту ось (см. рис. 1в, г).

Скорость старения ветви и время прохождения циклов развития зависит от положения ветви в кроне. Уже на завершающих этапах ранней генеративной стадии ветви в нижней части кроны стареют достаточно быстро (на прохождение цикла может потребоваться всего пять лет) и омолаживаются за счет пробуждения спящих почек. При этом у лидирующих ветвей в верх-

ней части кроны довольно долго пролептически образуются новые ростовые побеги. В конце ранней генеративной стадии у верхушечной ветви дерева прекращается образование ростовых побегов. Обновления за счет появления ростового побега из спящей почки не происходит, и такая ветвь полностью отмирает. Этот момент рассматривается нами как ключевой и маркирующий переход к средней генеративной стадии развития. Причиной же такого отмирания верхушечной ветви, вероятно, являются сложные регуляционные взаимодействия с соседними ветвями, конкурирующими за лидерство. Более или менее островершинная форма кроны сменяется округлой.

На средней и поздней генеративных стадиях ветви любой части кроны развиваются циклически. Срок прохождения цикла каждым последующим фрагментом ветви постепенно сокращается.

Для характеристики и сравнительного анализа побеговых систем их боковые побеги были разделены на группы по положению на материнском побеге и длине.

Сравнение «структурных» систем, развивающихся у растений в стадии  $g_2$ , с такими же, образующимися у  $g_3$ , показало, что в целом вегетативная сфера лучше развита у этих комплексов на стадии  $g_3$ . То есть аналогичные побеги в составе систем одного типа крупнее у деревьев, находящихся на поздней генеративной стадии развития. Этот, казалось бы, противоречивый результат (на стадии  $g_3$  ростовые процессы менее интенсивны, чем на  $g_2$ ), на наш взгляд, объясняется особенностями строения и регуляционных процессов в кроне. На средней генеративной стадии хурма кавказская имеет компактную округлую крону (см. рис. 1а), а у растений поздней генеративной стадии крона распадается на отдельности, до определенной степени автономные, с преобладанием роли регуляционных процессов в пределах фрагмента над общекроновыми (см. рис. 1б). Такая конструкция дерева в стадии  $g_3$  создает предпосылки для всплесков ростовой активности, асинхронно возникающих в разных участках кроны, то есть процессов омоложения, поддерживающих жизнеспособность дерева. Подобные ростовые «рывки» в первую очередь должны сказываться на ростовых и «структурных» побеговых системах как образованиях, создающих оси ветвей разных размеров и сроков жизни в кроне.

Побеги в составе «структурных» систем, развивающихся из почек, заложенных в прошлом году, характеризуются большим количеством плодов у растений стадии  $g_2$ .

В случае «структурных» систем, развивающихся из спящих почек (см. рис. 2), на материнском побеге формируется больше листьев и вегетативных почек у растений на стадии  $g_3$ , чем на  $g_2$ . Количество плодов также больше у растений поздней генеративной стадии. Любопытно, что для наиболее крупных боковых побегов (в верхней части материнского побега) статистически достоверная разница в морфологических параметрах не выявлена. Некрупные боковые побеги реагируют на ростовые «рывки» в кроне деревьев стадии  $g_3$  увеличением количества листьев и плодов по сравнению с аналогич-

ными побегами у деревьев  $g_2$ . При этом самые маленькие побеги систем все же имеют большую долю вегетативных почек у деревьев в стадии  $g_2$ , чем в стадии  $g_3$ . Выявленные особенности справедливы для растений, произрастающих как в районе Большого Сочи, так и в окрестностях Старой Гагры.

«Заполняющие» побеговые системы у деревьев, произрастающих в районе Большого Сочи, так же отзываются на повышения ростовой активности, как и более крупные побеговые комплексы: побеги в их составе оказываются достоверно больше по количеству листьев и плодов у растений стадии  $g_3$ . Для сборов территории Старой Гагры возрастные различия этих побеговых систем менее значимы: только для небольших побегов выявлена достоверная разница. Причем в этом случае количество листьев и плодов у одноименных побегов растений  $g_2$  преобладает над этими показателями для  $g_3$ . Объяснение этого результата, противоположного полученному для территории района Большого Сочи, мы видим в более быстром старении деревьев в районе Старой Гагры, которое особенно явно отражается на мелких побеговых комплексах.

Причины выраженной физиологической старости деревьев из окрестностей Старой Гагры по сравнению с произрастающими в районе Большого Сочи, вероятно, следует искать в климатической разнице этих территорий. Хотя географически эти точки очень близки, они различаются по световому потоку и условиям увлажнения – именно здесь проходит граница умеренного и субтропического климатических поясов. С одной стороны, исходя из ареала хурмы кавказской (Кулиева, 1964), более теплые условия Старой Гагры должны быть для нее очень благоприятны. С другой стороны, в литературе неоднократно отмечалось, что очень важным фактором нормального развития хурмы являются условия увлажнения (Дарахвелидзе, 1949; Славкина, 1954; Аверкиев 1960, 1962; Кулиева, 1962, 1964). Вероятно, именно относительно большая сухость района Старой Гагры обуславливает быстрое старение фрагментов кроны и дерева в целом.

Таблица 1

**Сравнение морфологических характеристик аналогичных групп побегов у эфемерных побеговых систем, собранных с деревьев на стадиях  $g_2$  (50 систем) и  $g_3$  (75 систем) в районе Большого Сочи**

Признак	Группа побегов				
	M	A	E2	E3	F1
1	2	3	4	5	6
<i>Количество побегов</i>	50/75	50/75	25/28	67/60	19/96
<i>Длина побега, мм</i>	$g_2$ больше $g_3$ $107 > 92$ $P=0,002$	=	=	$65 = 63$ $P=0,119$	$g_2$ больше $g_3$ $41 > 35$ $P=0,001$

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6
<i>Количество листьев</i>	$g_2$ меньше $g_3$ $10 < 12$ $P=0,000$	$g_2$ меньше $g_3$ $9 < 11$ $P=0,000$	$g_2$ меньше $g_3$ $10 < 12$ $P=0,000$	$g_2$ меньше $g_3$ $8 < 11$ $P=0,000$	$g_2$ меньше $g_3$ $7 < 9$ $P=0,000$
<i>Количество вегетативных почек</i>	= $P=0,409$	= $P=0,544$	= $P=0,228$	$g_2$ больше $g_3$ $2,3 > 2,0$ $P=0,029$	$g_2$ больше $g_3$ $2 > 1$ $P=0,000$
<i>Количество плодов</i>	$g_2$ меньше $g_3$ $5,7 < 6,4$ $P=0,020$	$g_2$ меньше $g_3$ $4 < 7$ $P=0,000$	$g_2$ меньше $g_3$ $5 < 8$ $P=0,000$	$g_2$ меньше $g_3$ $4 < 7$ $P=0,000$	$g_2$ меньше $g_3$ $3 < 6$ $P=0,000$
<i>Доля вегетативных почек</i>	= $P=0,664$	$g_2$ больше $g_3$ $0,33 > 0,26$ $P=0,001$	$g_2$ больше $g_3$ $0,28 > 0,24$ $P=0,026$	$g_2$ больше $g_3$ $0,28 > 0,18$ $P=0,000$	$g_2$ больше $g_3$ $0,31 > 0,13$ $P=0,000$

Примечание. Группы побегов: М – материнский побег системы, А – продолжающий направление роста ее оси (развивается из верхней пазушной почки), Е2, Е3, F1 – группы боковых побегов, расположенные сверху вниз на оси системы (рис. 2). Использован непараметрический критерий Краскала – Уоллиса. В таблице приведена вероятность ошибки при отвержении нулевой гипотезы (об отсутствии достоверных различий). Ячейки таблицы, для которых уровень значимости менее 0,05, выделены цветом. Отсутствие достоверных различий показано знаком =. В случае достоверности различий или уровня значимости в диапазоне от 0,05 до 0,15–0,17 приводятся средние арифметические значения сравниваемого признака.

Для эфемерных побеговых систем быстрое старение в условиях Старой Гагры особенно заметно. Особи, произрастающие в районе Большого Сочи, характеризуются меньшим количеством листьев и плодов у однотипных побегов на стадии  $g_2$ , нежели  $g_3$  (табл. 1). Однако при этом доля вегетативных почек на побегах выше у растений стадии  $g_2$ .

Экземпляры, рассмотренные для окрестностей Старой Гагры, демонстрируют меньшее количество листьев на осевых побегах эфемерных систем у растений в стадии  $g_2$ , а для боковых побегов соотношение обратное (табл. 2).

По количеству плодов на побегах эфемерных комплексов растения стадии  $g_2$  превосходят растения стадии  $g_3$ . Вероятно, это следует связывать с более быстрым старением ветвей хурмы кавказской в условиях Старой Гагры.

То есть у деревьев, произрастающих в более сухом климате окрестностей Старой Гагры, на поздней генеративной стадии всплески ростовой активности меньше отражаются на строении эфемерных побеговых систем, а старение происходит быстрее, что проявляется в ухудшении плодоношения.

Таблица 2

**Сравнение морфологических характеристик аналогичных групп побегов у эфемерных побеговых систем, собранных с деревьев на стадиях  $g_2$  (31 система) и  $g_3$  (35 систем) в районе Старой Гагры**

<b>Признак</b>	<b>Группа побегов</b>			
	<b>M</b>	<b>A</b>	<b>E3</b>	<b>F1</b>
<b>Количество побегов</b>	31/35	31/35	38/34	47/8
<b>Длина побега, мм</b>	= P=0,520	$g_2$ меньше $g_3$ $56 < 117$ P=0,000	$g_2$ меньше $g_3$ $57 < 64$ P=0,000	$42 = 37$ P=0,125
<b>Количество листьев</b>	$g_2$ меньше $g_3$ $13 < 10$ P=0,000	$g_2$ меньше $g_3$ $10 < 11$ P=0,001	$g_2$ больше $g_3$ $11 > 9$ P=0,000	$g_2$ больше $g_3$ $10 > 7$ P=0,000
<b>Количество вегетативных почек</b>	= P=0,307	$g_2$ меньше $g_3$ $2 < 4$ P=0,000	= P=0,332	= P=0,833
<b>Количество плодов</b>	$g_2$ больше $g_3$ $9 > 5$ P=0,000	$g_2$ больше $g_3$ $7 > 6$ P=0,000	$g_2$ больше $g_3$ $8 > 5$ P=0,000	$g_2$ больше $g_3$ $8 > 4$ P=0,000
<b>Доля вегетативных почек</b>	$g_2$ больше $g_3$ $0,47 > 0,40$ P=0,029	$g_2$ меньше $g_3$ $0,18 < 0,35$ P=0,000	$g_2$ меньше $g_3$ $0,14 < 0,21$ P=0,016	= P=0,733

Примечание. Группы побегов: М – материнский побег системы, А – продолжающий направление роста ее оси (развивается из верхней пазушной почки), Е3, F1 – группы боковых побегов, расположенные сверху вниз на оси системы (рис. 2). Использован непараметрический критерий Краскала – Уоллиса. В таблице приведена вероятность ошибки при отвержении нулевой гипотезы (об отсутствии достоверных различий). Ячейки таблицы, для которых уровень значимости менее 0,05, выделены цветом. Отсутствие достоверных различий показано знаком =. В случае достоверности различий или уровня значимости в диапазоне от 0,05 до 0,15–0,17 приводятся средние арифметические значения сравниваемого признака.

Таким образом, можно говорить о двух особенностях возрастных характеристик побеговых систем взрослого дерева хурмы кавказской на стадиях  $g_2$  и  $g_3$ . Во-первых, на поздней генеративной стадии в связи с относительной обособленностью фрагментов кроны (рис. 1) и процессов омоложения в них наблюдаются всплески ростовой активности, отражающиеся в первую очередь на морфологических характеристиках крупных побегов в составе различных систем. Во-вторых, возрастные различия побеговых комплексов по-разному проявляются у деревьев в различных экологических условиях. Более теплые и сухие условия окрестностей Старой Гагры приводят к тому, что растения в стадии  $g_3$  плодоносят хуже, чем в стадии  $g_2$  за счет образования меньшего количества плодов у основной массы побеговых систем кроны – «заполняющих» и эфемерных, а также меньшего количества листьев у боковых побегов эфемерных систем.

#### Литература

Аверкиев С. К. Сохранить ценные хурмовые леса Талыша // Лесное хозяйство. 1960. № 6. С. 17–18.

- Аверкиев С. К. Некоторые данные из биологии и экологии хурмы // Сборник работ по лесному хозяйству. Всесоюзный НИИ лесоводства и механизации лесн. хоз-ва. Вып. 42. 1962. С. 180–192.
- Антонова И. С., Фатъянова Е. В. Изменение кроны *Diospyros lotus* L. на основе развития в онтогенезе некоторых типов побеговых систем // Вестник ТвГУ. 2009. Серия: Биология и экология. № 12. С. 65–76.
- Дарахвелидзе В. Ф. Некоторые лесоводственные свойства кавказской хурмы // Тр. Грузинского ордена Трудового Красного Знамени Сельскохозяйственного ин-та. Т. 3. 1949. С. 174–176.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М.: Изд-во МГУ, 2005. 256 с.
- Кулиева Х. Г. Морфологические особенности кавказской хурмы // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 10. С. 1446–1454.
- Кулиева Х. Г. Материалы к изучению кавказской хурмы // Тр. Ин-та ботаники АН Азерб. ССР. Т. 24. 1964. С. 47–56.
- Михалевская О. Б., Костина В. Б. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. // Бюл. ГБС. 1997. Вып. 174. С. 73–79.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Славкина Т. И. Материалы к биологии хурмы (*Diospyros lotus* L., *D. virginiana* L., *D. kaki* L.). Ташкент: Изд-во Академии наук УзССР, 1954. 104 с.

## ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ALLIUM SCHOENOPRASUM* L. В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

O. E. Валуйских  
*valuyskikh@ib.komisc.ru*

Род *Allium* L. – один из таксонов сосудистых растений, характеризующихся богатым набором витаминов, аминокислот, микро- и макроэлементов, стероидных гликозидов, полисахаридов, эфирных масел и других биологически активных веществ (Казакова, Мишик, 1974; Черемушкина и др., 1992; Ширшова и др., 2008; Селютина, 2007; Golubev et al., 2002 и др.). Многие виды этого рода используются в пищевой, фармацевтической промышленности, ветеринарии и сельском хозяйстве, являясь ценными ресурсными растениями. Основой рационального хозяйственного использования и сохранения ресурсных видов в природе должны быть данные об их биоморфологии, сезонном развитии, структуре ценопопуляций, способах самоподдержания, устойчивости к воздействию антропогенных факторов и другие аспекты популяционно-онтогенетического направлений исследований. Особенности распространения, эколого-фитоценотической приуроченности, морфологии, сезонного развития, онтоморфогенеза и структуры популяций и способах размножения многих дикорастущих корневищных луков достаточно подробно изучены (Трулевич, 1958; Толмачев, 1963; Иванова, 1977; Черемушкина и др., 1992; Черемушкина, 2001, 2002, 2004; Ильина, 2007; Duchoslav et al., 2007; и др.). При этом обсуждение закономерностей изменения морфологии