

СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВЫХ КОМПЛЕКСОВ ВЕРХУШКИ ДЕРЕВА *BETULA LITWINOWII DOLUCH* И *BETULA PENDULA ROTH* НА ВИРГИНИЛЬНОЙ СТАДИИ РАЗВИТИЯ

И. С. Антонова, М. В. Руднева
rudneva_mariya@inbox.ru

Исследование жизненной формы постоянно опиралось на сведения о характеристиках конусов нарастания, почек и побегов, их биологических особенностях и взаимодействиях со средой на разных стадиях онтогенеза. (Raunkiaer, 1934; Серебряков, 1962). Работами, в основном, зарубежных авторов (Maillette, 1982, 1987; Barthelemy, Caraglio, 2007) было показано, что воссоздать по знаниям о почках и побегах корону древесного растения невозможно. Поэтому научная мысль разных школ исследователей растений обратилась к необходимости исследования побеговых комплексов, чтобы иметь возможность охарактеризовать древесный организм в целом. Начало таких исследований в России было положено работами И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1962). Его ученики и последователи продолжили эти исследования. Л. Е. Гатцук создала многоступенчатую систему соподчиненных единиц строения тела гемаксилярного растения (Гатцук Л.Е., 1974, 1994, 2008). В работах А. П. Хохрякова и М. Т. Мазуренко были выделены три типа модулей, составляющих тело дерева, – фундаментальный, конструктивный и корректический, из которых первые два впоследствии были объединены в модуль ассимиляции и репродукции, а последний – в модуль канализации пластических веществ и воды (Хохряков, 1981; Хохряков, Мазуренко, 1993). Для травянистых растений система взаимодействий побегов, образующих «корону» или комплекс надземных побегов, подробно исследована Н. П. Савиных (2006, 2008). Ею показано существование взаимообусловленных комплексов единиц – модулей разного уровня.

Названные авторы и их последователи показали необходимость использования в работах о габитусе растений не только уровня почек и побегов, но и уровня побеговых комплексов. Исследуя более 25 лет древесные растения умеренной зоны, мы выделили несколько уровней организации растения: побег, двулетняя побеговая система, элементарная побеговая система, ветвь от ствола, корона, система корон. Выделение двулетней побеговой системы как минимального уровня формирования побеговой структуры опирается на особенности развития почек осевого побега, лежащего в основе структуры, их качество и количество, которое, в свою очередь, зависит от положения побега в системе, взаимодействий между ними и в меньшей степени зависит от экологических условий.

Развитие элементарной побеговой системы (ЭПС) происходит на основе осевой двулетней побеговой системы и предполагает образование побегов следующих порядков, формирующих короновую единицу с особенностями,

свойственными виду, таким образом, чтобы все возникающие на нем побеги получали достаточный световой поток. ЭПС образует характерный рисунок ветвей, присущий виду. Количественное соотношение побегов высших порядков, составляющих ЭПС, может меняться в разных экологических условиях у одного вида. Однако характеристики побегов первого и второго порядков остаются устойчивыми. Скорость развития ЭПС может различаться в разных условиях. Весь рисунок системы определяется генетической программой вида, а размер зависит от её реализации в конкретных условиях. Модификации ЭПС, взаимодействуя между собой, образуют побеговые комплексы – ветви от ствола. Ветвь от ствола – реально существующая в природе отдельность. Она характеризуется определенной продолжительностью жизни от момента возникновения до отмирания и различается в разных частях кроны комплексами ЭПС, её составляющими. Появление определенного типа ветви определяется её положением на стволе и взаимодействием с соседними ветвями, что было описано нами (Антонова, Тертерян, 1997).

Особенно ясно смену типов ветвей и формирование побеговых систем можно проследить на стадиях онтогенеза от имматурной через виргинильную до раннегенеративного возраста. По нашему мнению, в имматурном возрасте ЭПС, свойственная виду, еще не сформировалась. В виргинильном состоянии дерево накапливает биомассу и формирует характерную ЭПС. Именно в виргинильный период у растения образуется структура ветвей взрослого организма. Как показали популяционно-ценотические исследования О. В. Смирновой с сотрудниками (1994, 1999), виргинильная фаза является ключевой в развитии растения, оно либо продолжает развитие кроны и переходит в генеративную стадию, либо переходит к субсенильному развитию и отмирает.

Хорошо развитая ЭПС обеспечивает устойчивый переход к генеративному развитию. В молодом возрасте дерево, находящееся в благополучных ценотических условиях и в условиях хорошей освещенности, обладает наиболее легко выделяемыми характеристиками побеговых структур, свойственных виду.

Исследованы два вида, относящихся к одному подроду белых берес – *Betula litwinowii* и *B. pendula*. Несмотря на генетическую близость (Васильев, 1951; Скворцов, 2002), они существенно отличаются между собой по жизненной форме. *B. pendula* – широко распространенное прямостоячее дерево с пионерной стратегией развития, а *B. litwinowii* – эндем гор Кавказа, многоствольное дерево с искривленным стволом. Целью работы явились описание *B. pendula* и *B. litwinowii* на виргинильной стадии развития и попытка понять, в чем состоят особенности побеговых систем, приводящих к формированию различных жизненных форм.

Материал по *B. pendula* был собран в Ленинградской, Белгородской и Тверской области в 7 разных местообитаниях. *B. litwinowii* изучалась в пределах Кавказского заповедника (плато Лагонаки на высоте 1800 м над уровнем моря и плато Абаго на высоте 1200 м над уровнем моря) в четырех местообитаниях.

Рассмотрим строение и развитие побегового комплекса *B. pendula*, образующегося на осевом побеге (рис. 1). В нижней части побега 1–3 слаборазвитые почки остаются спящими. Выше формируются 3–6 нормально развитых почек с 2–3 хорошо сформированными зачатками листьев и несколькими слабодифференцированными зачатками. Из них на следующий год развиваются укороченные побеги – брахибласты. Над зоной брахибластов располагаются пазушные почки, которые трогаются в рост параллельно с разворачиванием осевого побега. Наши данные подтверждают наблюдения О. Б. Михайловой и В. Б. Костиной (1997) о том, что на интенсивно растущих удлинивших побегах молодых деревьев зачатки почек в пазухах самых верхних еще развертывающихся листьев начинают сразу прорастать, не проходя стадии внутрипочечного развития. Из них развиваются боковые силлептические побеги, растущие одновременно с главным побегом. Наши исследования показали, что на виргинильной стадии развития на осевом верхушечном побеге *B. pendula* формируется 5–13 силлептических побегов, имеющих длину от 79 до 585 мм (в среднем, 336 мм), несущих от 2 до 15 (в среднем 9) листьев. На 2-й год развития осевого побега из почек, расположенных выше зоны силлептических ауксибластов, развивается от 8 до 15 пролептических побегов, имеющих длину от 56 до 865 мм (в среднем 434 мм), несущих от 5 до 24 листьев (в среднем 15,6).

Таким образом, у березы бородавчатой полное развитие побегового комплекса осевого побега происходит за 2 года. В первый год образуется комплекс силлептических побегов, во второй год – комплекс пролептических. Скелетной частью ЭПС *B. pendula* является мощный комплекс, образованный силлептическими и пролептическими побегами.

До выделения в самостоятельный вид (Долуханов, 1939) *B. litwinowii* длительное время считалась промежуточной формой между *B. pendula* и *B. pubescens* (Гейдеман, 1940; Шиманюк, 1974). Она встречается в очень жестких условиях среды на границе лесной зоны в горах. В связи с экстремальными условиями произрастания *B. litwinowii* представляет собой низкое, относительно медленно растущее деревце с широкой неправильной кроной и большей частью сильно искривленным стволом (Долуханов, 1939). По мнению В. И. Ермакова (1986), способность растений березы формировать извилистые оси – признак адаптивный. Дерево, способное приобретать указанную форму ствола, обладает возможностью ограничивать в большей или меньшей мере развитие кроны в высоту и тем самым располагать жизненно важные органы – почки возобновления – ближе к поверхности почвы, где экологические факторы менее суровы, чем на большей высоте от неё.

По нашим наблюдениям, начало искривления стволов наблюдается уже на виргинильной стадии развития, иногда даже на имматурной стадии в виде асимметричного роста основания ствола в комлевой части дерева. В это же время просыпаются многочисленные спящие почки, расположенные на комле, создавая многоствольность особи. Спящие почки состоят из большо-

го количества почечных чешуй и живут до 30 лет. Искривление ствола проявляется на всех этапах развития березы Литвинова. Так, мы наблюдали березы на стадии g_3 , имеющие 9–12 стволов.

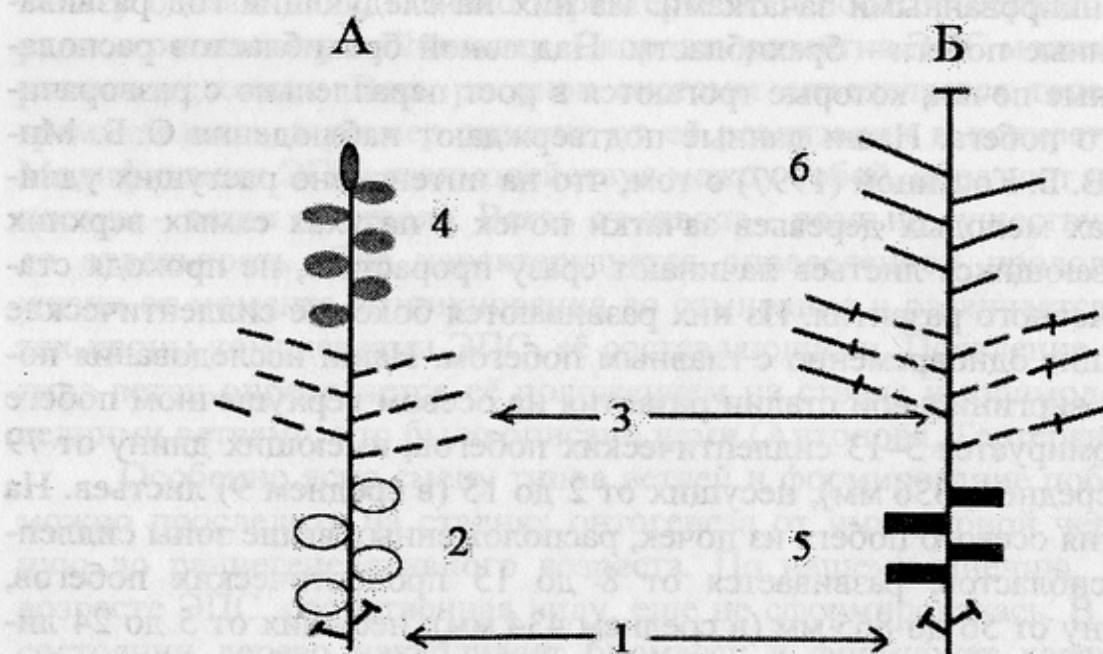


Рис. 1. Последовательное развитие 2-летнего побегового комплекса осевого побега *Betula pendula*: А – побеговый комплекс на первый год развития; Б – побеговый комплекс на второй год развития; 1 – спящие почки; 2 – почки, расположенные ниже зоны силлептических ауксиблластов; 3 – зона силлептических ауксиблластов; 4 – зона почек, расположенных выше ауксиблластов; 5 – брахибласти, образующиеся из почек, расположенных ниже силлептических ауксиблластов; 6 – пролептические ауксиблести, образующиеся из почек, расположенных выше зоны силлептических ауксиблластов

Осевой верхушечный побег *B. litwinowii* имеет длину от 81 до 395 мм (в среднем $204 \pm 15,7$ мм, коэф. вариации – 40,7%), несет от 6 до 13 листьев (в среднем $8,8 \pm 0,41$, коэф. вариации – 24,5%). В нижней части побега располагаются 1–4 спящие почки, выше – 1–4 брахибласта, в верхней части побега – 3–8 ауксибластов. Брахибласты и ауксиблости образуются на осевом побеге на 2-й год развития (см. рис. 2).

Побеговые системы березы Литвинова и березы бородавчатой имеют сходство в общем каркасе строения, который определяется расположением крупных ауксибластов. Два изученных вида берез имеют близкие углы отхождения ауксибластов второго порядка ($\sim 45^\circ$, коэф. вариации 15%). *B. litwinowii*, в отличие от *B. pendula*, характеризуется побеговыми комплексами, состоящими из побегов меньшей длины (уменьшение длины в 4 раза), меньшего количества листьев (в 2,5 раза), меньшего количества ауксибластов (в 2,5 раза).

Важным признаком *B. litwinowii*, отличающим её от *B. pendula*, является отсутствие силлептических побегов. Именно присутствие силлептических побегов позволяет *B. pendula* увеличивать свою листовую поверхность. Бе-

реза Литвинова обитает в слишком жестких условиях, при этом теряет способность к образованию силлептических побегов. Таким образом, наличие силлептических побегов – характеристика растений из более благоприятных условий.

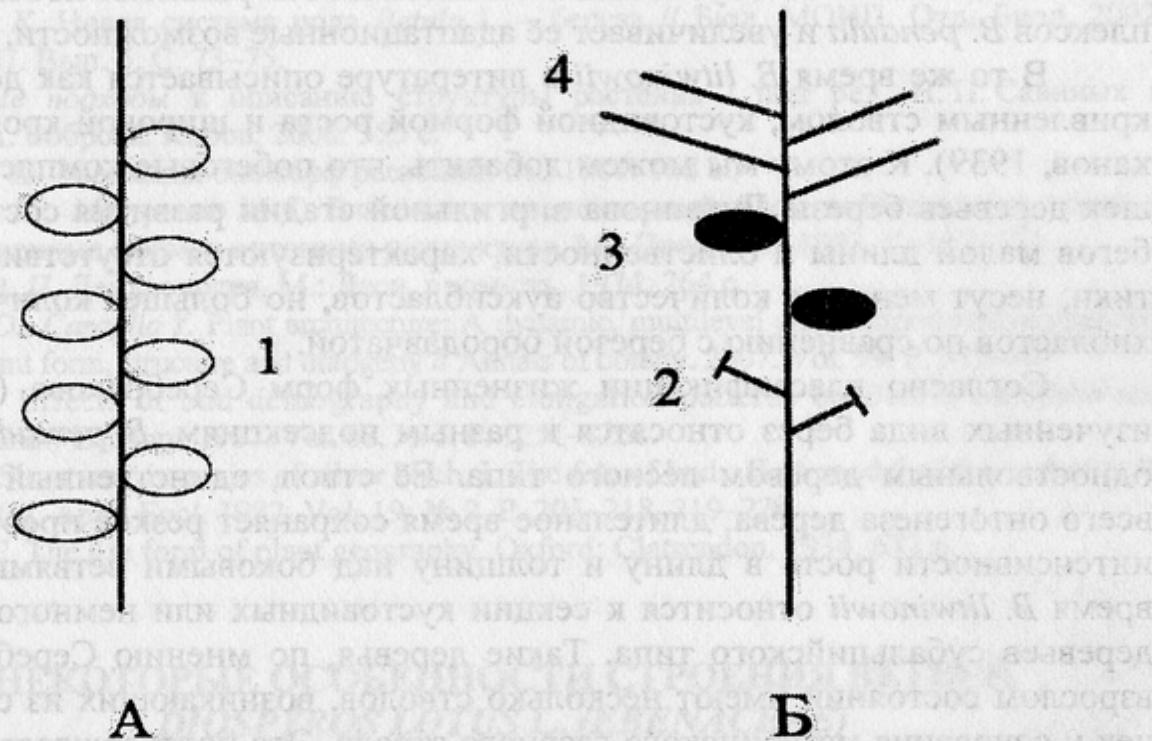


Рис. 2. Последовательное развитие 2-летнего побегового комплекса осевого побега *Betula litwinowii*: А – побеговый комплекс на первый год развития; Б – побеговый комплекс на второй год развития; 1 – заложившиеся почки; 2 – спящие почки; 3 – брахибласты; 4 – ауксибласти

Наши данные согласуются с мнением В. Е. Ермакова (1986) о том, что в кроне берез в неблагоприятных климатических условиях увеличивается доля брахибластов и смешанных побегов, увеличивается число листьев на брахибласте. Брахиblast с розеткой в 4 листа образует примерно ту же фотосинтезирующую поверхность, что и средний ауксиblast того же растения, а затраты пластических веществ на построение короткого стебля – брахибласта – во много раз меньше, чем на длинный стебель ауксибласта. Северные березы часто используют адаптационный механизм, обеспечивающий им переход от укороченных побегов к удлиненным и наоборот. Причины, побуждающие растения переходить от одного типа побегов к другому, по-видимому, заключены в особенностях погодных условий отдельных лет. В соответствии с вышесказанным в верхушечной части кроны *B. pendula* процент брахибластов от общего числа побегов составлял 78%, а в кроне *B. litwinowii* – 83%.

Наши наблюдения подтверждают представление Серебрякова (1962) и В. К. Попова (2003) о том, что виргинильная стадия *B. pendula* характеризуется следующими особенностями: узкоцилиндрическая форма кроны, преобладающий рост осевого побега по отношению к боковым, значительное пре-

обладание роста в высоту по сравнению с ростом в диаметре. Кроме того, нами в условиях Ленинградской, Белгородской и Тверской областей были обнаружены другие характерные черты виргинильной стадии – моноподиальное нарастание осевого побега, симподиальное нарастание боковых, наличие развитых силлептических побегов 2-го и 3-го порядка. Развитие силлептических побегов обуславливает пластичность развития побеговых комплексов *B. pendula* и увеличивает её адаптационные возможности.

В то же время *B. litwinowii* в литературе описывается как дерево с искривленным стволом, кустовидной формой роста и широкой кроной (Долуханов, 1939). К этому мы можем добавить, что побеговые комплексы верхушек деревьев березы Литвинова виргинильной стадии развития состоят из побегов малой длины и олиственности, характеризуются отсутствием силлептики, несут меньшее количество ауксибластов, но большее количество брахибластов по сравнению с березой бородавчатой.

Согласно классификации жизненных форм Серебрякова (1962), два изученных вида берез относятся к разным подсекциям. *B. pendula* является одностольным деревом лесного типа. Её ствол, единственный в течение всего онтогенеза дерева, длительное время сохраняет резкое преобладание в интенсивности роста в длину и толщину над боковыми ветвями. В то же время *B. litwinowii* относится к секции кустовидных или немногостольных деревьев субальпийского типа. Такие деревья, по мнению Серебрякова, во взрослом состоянии имеют несколько стволов, возникающих из спящих почек у основания материнского главного ствола. Это подтверждается и нашими наблюдениями. Деревья этой секции представляют собой переходные формы от типичных деревьев к кустарникам. Нами установлено, что *B. pendula* и *B. litwinowii* отчетливо различаются между собой строением двулетних побеговых систем оси дерева.

Таким образом, в результате нашего исследования мы выявили, что *B. pendula* и *B. litwinowii* имеют разные жизненные формы, что выражается не только в особенностях формы роста, но и в характеристиках побеговых систем.

Литература

- Антонова И. С., Тертерян Р. А. Развитие побеговых систем разного уровня у *Pinus sylvestris* L. // Бот. журн. 1997. № 9. С. 39–53.
- Васильев И. В. Обзор берез Кавказа // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 6. С. 607–621.
- Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О. В. Смирновой. М., 1994. 364 с.
- Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.
- Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 18–20.
- Гейдеман Т. С. Новая разновидность *Betula litwinowii* A. Doluch. // Известия Азербайджанского филиала Академии наук СССР. 1940. № 6. С. 68–69.
- Долуханов А. К. К познанию Кавказских берез секции *Albae* // Заметки по систематике и географии растений. 1939. Вып. 7. С. 5–17.
- Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям севера. Л.: Наука, 1986. 146 с.

- 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 стадии²⁶ спящие почки начинают играть существенную роль в формировании кроны (Антонова, Фатьянова, 2009).

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