

И. С. Антонова, М. М. Шаровкина

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ И КРОНЫ МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ДЕРЕВЬЕВ *Tilia platyphyllos* Scop. В УМЕРЕННО-КОНТИНЕНТАЛЬНОМ КЛИМАТЕ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ БИОТОПА

Введение

В последние десятилетия активно обсуждается вопрос о структурной организации растения как пространственно-временной системы [1, 2]. На современном этапе развития эколого-морфологических исследований строения растений широко применяется архитектурный подход, согласно которому растительный организм рассматривается как система иерархически связанных между собой уровней организации [3–5]. Русские исследователи уже в середине XX в. придавали важное значение взаимодействиям побегов внутри кроны, что нашло отражение в работах П. Г. Шитта [6], И. Г. и Т. И. Серебряковых [7, 8], а также их последователей и учеников [9, 10]. Данное представление развивалось и зарубежными авторами [11, 12]. Однако переход к непосредственному изучению и описанию побеговых комплексов происходит только в конце XX в., при этом большое внимание уделяется побеговым системам с точки зрения их биологических особенностей и роли при произрастании растений в разных условиях среды [13]. При исследовании двулетних побеговых систем было показано существование надпобегового уровня организации кроны [14], используя который можно давать оптимальные рекомендации по уходу и увеличению продуктивности ценных сельскохозяйственных пород — яблони, персика [15], грецкого ореха [16], оценивать бонитет деревьев в лесах при анализе верхушки кроны по аэрофотоснимкам [17], изучать возрастные состояния деревьев в сообществе [18, 19].

Tilia platyphyllos Scop. — широколистенная порода, часто использующаяся в интродукции на территории Российской Федерации, что делает актуальным изучение кроны деревьев данного вида в разных возрастных состояниях. Липа крупнолистная является также хорошим медоносом [20], однако этот вид нечасто становится предметом исследований. В литературе существуют данные по строению почек [21] и побегов *T. platyphyllos* [22], однако исследования ветвей и кроны не проводились.

Важным этапом формирования кроны является возрастное состояние молодого генеративного дерева, которое характеризуется активным приростом в высоту и становлением структур кроны, присущих взрослому дереву [14]. Известно, что большое влияние на ростовые процессы оказывают условия освещенности [23].

Цель настоящей работы — изучить особенности строения верхней части кроны молодых генеративных особей *T. platyphyllos* на уровне систем побегов при полном освещении и выявить адаптационные изменения на уровне систем побегов при затенении кроны.

Материалы и методы исследований

Сбор материала производился в летние периоды 2007–2009 гг. в насаждениях с участием липы крупнолистной в заповеднике «Белогорье», Белгородская область, в условиях умеренно-континентального климата. Территория заповедника расположена в юго-западной части Средне-Русской возвышенности ($50^{\circ}38'$ с.ш., $35^{\circ}58'$ в.д.) на высоком правом берегу р. Ворсклы, на типичном участке юго-запада лесостепи [24]. Граница ареала *T. platyphyllos* проходит несколько западнее места расположения заповедника (около 29° в.д.) [20], однако в посадках заповедника липа успешно возвращается. Места сбора материала характеризуются сходными условиями экотопа: одинаковое положение в рельефе — расположены на плакоре, почва серая лесная слабоподзолистая на лессовидных суглинках; поступление воды происходит только с атмосферными осадками. Точки сбора существенно различаются по условиям биотопа. Первая группа модельных деревьев расположена на мятыково-разнотравном лугу с доминированием *Poa pratensis* L., *Tanacetum vulgare* L., *Stenactis annua* (L.) Nees в условиях полной освещенности кроны. Вторая группа модельных деревьев произрастает во 2-м ярусе березняка разнотравно-злакового, 1-й ярус образует *Betula pendula* Roth. (высота 18–20 м, диаметр ствола 0,28–0,30 м). Модельные деревья *T. platyphyllos* испытывают верхнее затенение со стороны деревьев 1-го яруса и боковое затенение со стороны деревьев 2-го яруса, в целом затенение составляет от 18 до 23% от полной освещенности.

Исследовано 24 нормально развитых деревьев, находящихся в молодом генеративном возрастном состоянии, в соответствии с периодизацией А. А. Чистяковой [25]. У деревьев были измерены высота, диаметр ствола на уровне груди, высота крепления кроны и ее диаметр у основания, определена форма кроны (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика модельных деревьев

Сообщество	Высота дерева, м	Диаметр ствола, м	Форма кроны	Высота крепления кроны, м	Диаметр кроны в основании, м	n
мятликово-разнотравный луг	16–19	0,19–0,24	остропира-мидальная	1,25–1,80	3,8–4,1	17
березняк разнотравно-злаковый	15–16	0,16–0,20	то же	1,75–2,10	2,9–3,4	7

Собранный материал представлен ветвями, отходящими от ствола в верхней части кроны деревьев *T. platyphyllos*. С каждой особи собрано по одной верхушечной ветви. У ветвей измерены: возраст и длина годичных побегов всех порядков ветвления; количество листьев, длина междоузлий и углы ответвления годичных побегов. Для каждой ветви составлены подробные пространственные схемы расположения побегов. Согласно данным многих авторов, побеги липы нарастают симподиально, апикальная часть годичного побега при развитии отмирает и нарастание осуществляется за счет верхней так называемой ложнотерминальной почки [21, 26, 27].

Анализ полученных результатов проводился с разделением следующих уровней организации кроны древесных растений умеренных широт [28]: 1) побег; 2) малолетняя разветвленная система побегов — элементарная побеговая система; 3) ветвь, отходящая от ствола; 4) крона — совокупность всех ветвей на стволе и сам ствол. Для выделения и описания побеговых систем применены критерии, обоснованные ранее

и использованные для других видов древесных пород [14, 29]: 1) положение в системе осей ветви; 2) морфо-функциональная группа материнского побега двулетней системы; 3) выполняемая в кроне функция; 4) длительность существования системы в кроне.

Статистическая обработка данных осуществлялась в программе Excel, сравнение выборок проводилось при помощи критерия Стьюдента при $\alpha=0,05$.

Результаты исследований

В условиях полной освещенности кроны верхушечные ветви исследованных молодых генеративных деревьев *T. platyphyllos* имеют возраст 6–8 лет и общую длину 3,52–5,19 м. Они характеризуются выраженной осью первого порядка ветвления с ортотропным ростом. Главную ось ветви образуют длинные (от 440 до 865 мм) многолистные (от 9 до 15 листьев) годичные побеги. На каждом годичном побеге главной оси развивается в среднем $7,4 \pm 0,36$ боковых побегов, ветвление акротонное, нижние боковые почки на побеге не раскрываются. Анализ всех побегов показал, что количество листьев имеет коэффициент вариации 40%, длина побега — 97%. Высокое варьирование признаков указывает на необходимость поиска другого подхода, который позволит описать структуру ветви на основе статистически более устойчивых морфологических единиц.

Как известно, побеги липы не дифференцируются на удлиненные и укороченные [30], годичные побеги составляют непрерывно изменяющийся по длине ряд. Все почки на побеге образуют зачатки генеративных органов.

В результате наших предыдущих исследований верхней части кроны молодых генеративных деревьев *T. platyphyllos* установлено, что боковые годичные побеги, развивающиеся на главной оси, можно отнести к трем различающимся морфо-функциональным группам. В верхней части годичного побега главной оси развиваются побеги с девятью и более листьями. У них наблюдается период открытого роста, иногда — 2–3 периода. По длине такие побеги превосходят все остальные боковые. Эти побеги мы отнесли к группе ростовых. Их функция — образование многолетних скелетных осей. В нижней части материнского побега развиваются побеги с одним-пятью листьями, длина их не превышает 80 мм, открытый рост отсутствует. Такие побеги отнесены к группе заполняющих, они выполняют функцию ассимиляции в ветви и быстро отмирают. Побеги, имеющие 6–8 листьев и обладающие промежуточными по сравнению с ростовыми и заполняющими побегами характеристиками: длиной, временем существования, особенностями развития, отнесены к группе переходных. Они выполняют одновременно ростовую и ассимилирующую функцию в ветви.

В первый год жизни побег может быть охарактеризован длиной, количеством листьев, особенностями ростового процесса. Рассматривая побег как часть функциональной системы ветви, можно выявить, что на следующий год побег будет характеризоваться новым признаком: способностью к ветвлению, которая значительно различается у разных групп побегов. Необходимо также отметить, что количество почек, которое закладывается у побега в первый год, не является исчерпывающей характеристикой, так как качество побегов, которые затем разовьются в определенном положении на материнском побеге, определяется, с одной стороны, положением материнского побега в системе побегов ветви, с другой — возрастным состоянием дерева, и с третьей — экологическими условиями произрастания конкретной особи.

Таким образом, говоря о системе побегов, мы обнаруживаем принципиально новые свойства побега, которыми он не обладал ранее, но которые крайне важны и в морфологическом, и в функциональном смысле.

На ростовых побегах развивается от четырех до десяти боковых годичных побегов, на переходных — от трех до шести боковых побегов, на заполняющих — от одного до трех боковых побегов.

Наиболее тесно морфологически и функционально связанными между собой являются побеги, непосредственно развивающиеся друг на друге, т. е. двулетние побеговые комплексы. Опираясь на это положение, и на основании иерархического подхода в структуре осей первого и второго порядков ветвления нами выделены последовательно развивающиеся ветвящиеся двулетние побеговые системы (ДПС).

Главную ось ветви образует тип побеговых систем, названный нами ростовые ДПС (рис. 1, I).

В молодом генеративном возрастном состоянии в описываемых условиях среднее количество листьев материнского годичного побега таких систем составляет $10,5 \pm 0,73$, средняя длина — $610,0 \pm 19,24$ мм. Материнский побег активно ветвится, на нем обра зуется в среднем $7,4 \pm 0,30$ боковых побегов.

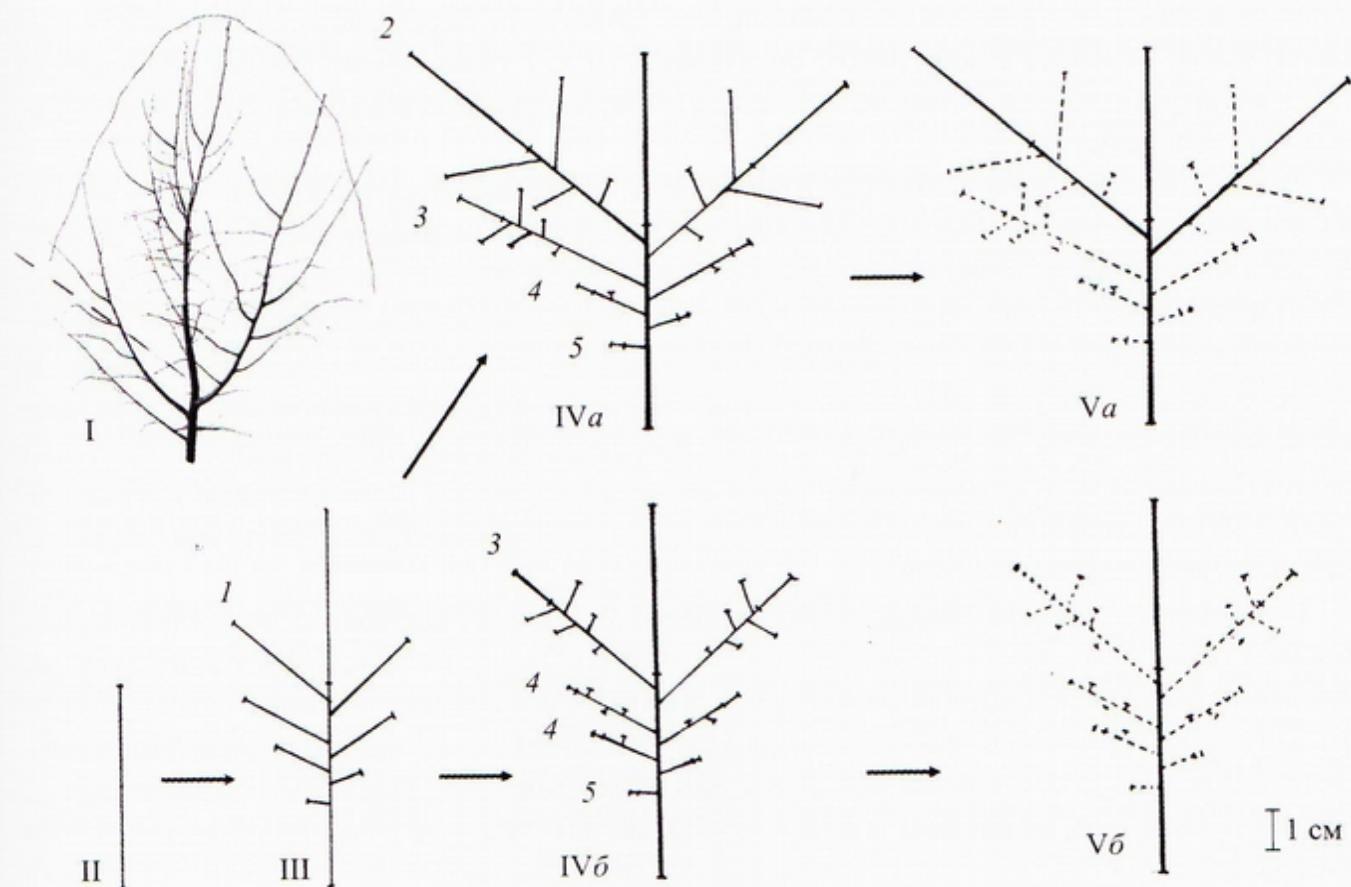


Рис. 1. Схема развития верхушечной ветви молодого генеративного дерева:

I — внешний вид четырехлетней ветви; II — годичный побег главной оси ветви; III — второй год развития двулетней побеговой системы на побеге главной оси; IV — третий год развития побеговой системы: а — с мощными верхними боковыми ДПС, б — со слабыми верхними боковыми ДПС; V — седьмой год развития осевой части побеговой системы: а — сохраняются скелетные боковые оси, б — полное отмирание боковых осей. 1—5 — типы двулетних побеговых систем (подробное описание в тексте). Отрезками обозначены годичные побеги: сплошная линия — живые побеги, пунктир — отмершие побеги. Масштаб 1:15 см.

Время существования части побегов ростовых ДПС в кроне сопоставимо со временем жизни дерева. Функция ростовых ДПС — формирование главного ствола дерева, захват жизненного пространства в вертикальном направлении и образование ярусов ветвей. Такой тип ДПС был назван ростовые ДПС I типа.

На основании ростовых побегов второго порядка могут развиваться ростовые ДПС II типа (рис. 1, 2), они располагаются в верхней части ростовых ДПС I типа и характеризуются меньшими по сравнению с ними размерами. Ростовые ДПС II типа имеют крупный ($308,3 \pm 11,42$ мм) материнский побег и верхние боковые побеги. В среднем в системе развивается $5,4 \pm 0,23$ боковых побега. Побеги ДПС данного типа образуют многолетние оси второго порядка ветвления, время существования которых сопоставимо со временем существования верхушечной ветви. Функция ростовых ДПС II типа — захват жизненного пространства в горизонтальном направлении в объеме ветви путем образования яруса скелетных осей.

На основании ростовых побегов второго порядка также могут развиваться переходные ДПС (рис. 1, 3), они, как правило, располагаются в верхней и средней частях ростовых ДПС I типа и характеризуются длинным ($378,9 \pm 31,68$ мм) материнским побегом, на котором развивается в среднем $6,6 \pm 0,42$ боковых побега. Характерной чертой этих ДПС является то, что дочерние побеги большей частью представлены короткими ассимилирующими заполняющими побегами, акротонность ветвления выражена слабо по сравнению с ростовыми ДПС I типа. Время жизни переходных ДПС в ветви не превышает шести лет, затем они отмирают со всем комплексом развивающихся на них побегов.

Тип заполняющих ветвящихся ДПС (рис. 1, 4) развивается в нижней части ростовых и переходных годичных побегов, материнские побеги имеют 3–8 листьев, в среднем $5,9 \pm 0,08$ листьев, и среднюю длину $87,4 \pm 3,26$ мм. Такой тип систем слабо ветвится, на материнском побеге образуется $1,7 \pm 0,07$ боковых побега, акротонность ветвления выражена отчетливо, боковые побеги развиваются только в верхней части материнского побега. Все боковые побеги таких систем — маложивущие ассимилирующие заполняющие побеги. Заполняющие ветвящиеся ДПС формируют короткоживущие слабоветвящиеся оси, отмирающие через 3–4 года. Функция заполняющих ветвящихся ДПС: заполнение и освоение доступного жизненного пространства путем создания ассимилирующей поверхности.

Тип заполняющих неветвящихся ДПС (рис. 1, 5) имеет материнские побеги заполняющего типа. Это короткие ($28,7 \pm 1,02$ мм) малолистные побеги, в среднем материнский побег имеет $3,9 \pm 0,06$ листьев, при развитии системы все боковые почки, кроме верхней ложнотерминальной, остаются спящими. Время существования заполняющих неветвящихся ДПС составляет всего два-три года. Они образуют короткоживущие ассимилирующие оси, выполняя в ветви функцию заполнения и освоения жизненного пространства.

Попарное сравнение выделенных типов ДПС подтвердило их статистически достоверное различие по признакам: длина и количество листьев материнского побега и/или количество боковых побегов (табл. 2).

Ростовые ДПС II типа и переходные ДПС отличаются по длине и количеству листьев материнского побега, поскольку развиваются на основе разных морфо-функциональных групп годичных побегов. Вместе с тем обнаружено отличие по количеству боковых побегов: у переходных ДПС развивается несколько больше боковых побегов,

Таблица 2. Сравнение типов ДПС верхушечных ветвей молодых генеративных деревьев

Признак материнского побега	Ростовые ДПС I типа	Ростовые ДПС II типа	Переходные ДПС	Заполняющие ветвящиеся ДПС	Заполняющие неветвящиеся ДПС				
длина, мм	$610,0 \pm 19,24$	>	$308,3 \pm 11,42$	<	$378,9 \pm 31,68$	>	$87,4 \pm 3,26$	>	$28,7 \pm 1,02$
количество листьев	$10,5 \pm 0,73$	>	$8,7 \pm 0,30$	<	$9,9 \pm 0,55$	>	$5,9 \pm 0,08$	>	$3,9 \pm 0,06$
количество боковых побегов	$7,4 \pm 0,30$	>	$5,4 \pm 0,23$	<	$6,6 \pm 0,42$	>	$1,7 \pm 0,07$	>	0
<i>n</i>	27	39	12	163	230				

Примечание. Знаками «>», «<», «=» обозначены результаты сравнения; *n* — объем выборки (то же для табл. 3, 4).

чем у ростовых ДПС II типа, но это преимущественно слабые ассимилирующие побеги, преобладающее развитие которых обусловливает ограниченное время существования переходных ДПС в ветви. В то же время побеги, лежащие в основании переходных ДПС, позволяют раздвигать листовую мозаику ветви, выносить короткие побеги на большее расстояние от оси ветви.

При исследовании расположения ДПС вдоль осей первого и второго порядка ветвления было выявлено, что возможны два варианта развития побегов второго порядка на материнском годичном побеге главной оси ветви. В первом случае (рис. 1, IV, V а) в верхней части годичного побега главной оси развиваются ростовые ДПС II типа, под ними — переходные ДПС, ниже — заполняющие ветвящиеся ДПС, еще ниже — заполняющие неветвящиеся ДПС. Таким образом, в верхней части годичного прироста главной оси формируется ярус многолетних скелетных ветвей второго порядка ветвления, под ними развиваются оси второго порядка, отмирающие через 6 лет, ниже располагаются ассимилирующие оси, которые прекращают свое существование через два-четыре года. Во втором случае (рис. 1, IV, V б) в верхней части годичного побега главной оси развиваются переходные ДПС, под ними — заполняющие ветвящиеся и заполняющие неветвящиеся ДПС соответственно. Таким образом, формируются боковые оси, общее время жизни которых не превышает шести лет, после чего они отмирают и происходит очищение оси от боковых ветвей. Так реализуется механизм самоизреживания, который позволяет сформировать более или менее плотную крону.

В средней и нижней частях верхушечной ветви ДПС уплощены: все побеги расположены в одной плоскости. В верхней части ветви имеются отклонения от плаэиотропного роста. Анализ пространственного расположения ДПС в вершинах крон полностью освещенных молодых генеративных деревьев показал, что происходит поворот плоскостей развития ДПС вдоль оси, на которой она расположена. Этот поворот осуществляется вдоль осей первого и второго порядков ветвления, в результате образуется трехмерная побеговая структура, характерная для верхушечной ветви.

В условиях затенения кроны верхушечные ветви имеют общую длину 5,90–6,60 м и возраст 10–11 лет. Выявлено, что при затенении развиваются те же три морфо-функциональные группы годичных побегов, что и при полном освещении кроны. Главную ось ветви образуют, как и в условиях полной освещенности, многолистные ростовые побеги. В структуре главных осей были выделены аналогичные двулетние ростовые ДПС I типа (рис. 2).

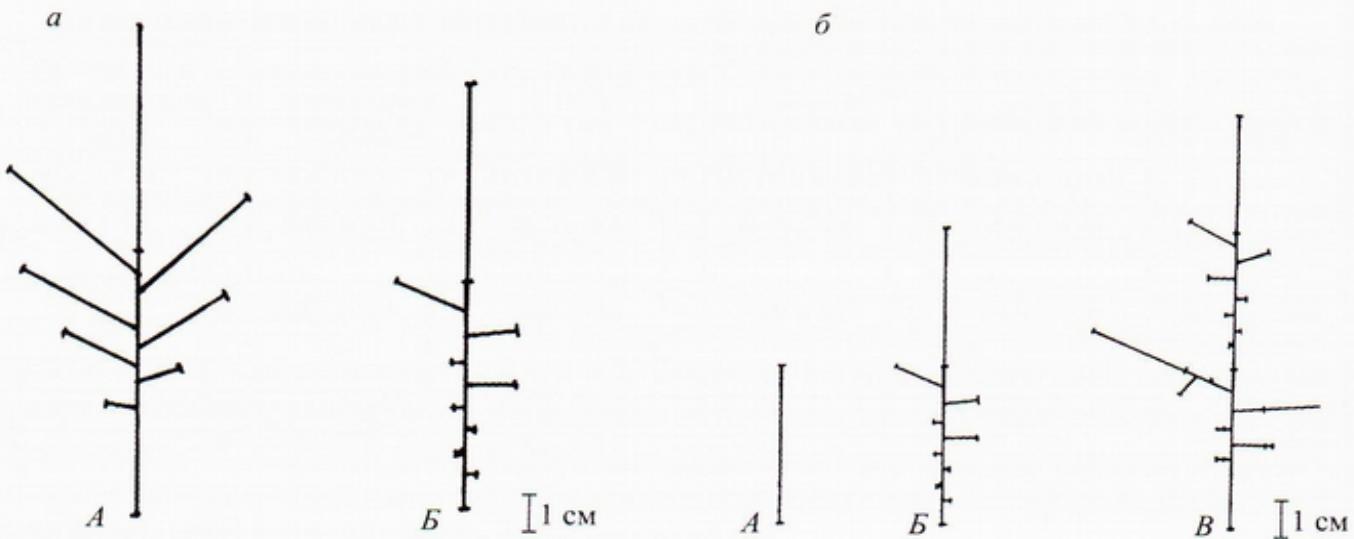


Рис. 2. Схемы строения ростовых ДПС I типа:

а — в разных условиях освещенности: А — в условиях полного освещения кроны, Б — в условиях затенения кроны; б — в развитии в условиях затенения: А — годичный побег, Б — ДПС, В — трехлетняя ветвящаяся система годичных побегов, развившаяся на осевом побеге. Отрезками обозначены годичные побеги, масштаб 1:15 см.

Статистическое сравнение выделенных ростовых ДПС I типа, развившихся в условиях полной освещенности, выявило их различие по характеристикам материнских побегов системы (табл. 3).

Таблица 3. Сравнение признаков материнских побегов ростовых ДПС I типа при затенении («тень») и полной освещенности кроны («свет»)

	Количество листьев на материнском побеге			Длина материнского побега, мм			Количество боковых побегов		
	«свет»	=	«тень»	«свет»	>	«тень»	«свет»	<	«тень»
X ± Mx	10,5 ± 0,73		11,1 ± 0,39	610,0 ± 19,24		510,3 ± 20,99	7,1 ± 0,23		8,7 ± 0,50
n	27		18	27		18	27		18

Выявлено, что в условиях затенения сохраняется количество листьев на годичном побеге главной оси дерева, но уменьшается длина прироста. При одинаковом количестве почек материнского побега ростовой ДПС I типа в условиях затенения развивается большее количество боковых побегов.

Установлено, что в разных условиях освещенности главные оси верхушечных ветвей существенно различаются по качественному составу боковых побегов (табл. 4).

Таблица 4. Процентный состав морфофункциональных групп боковых побегов в ростовых ДПС I типа на свету и в тени

Условия освещенности	Ростовые побеги, %	Переходные побеги, %	Заполняющие побеги, %
«свет» (n = 98)	16	52	32
«тень» (n = 58)	9	34	57

При затенении происходит уменьшение доли ростовых побегов, образующих доложивущие ветви второго порядка ветвления, и увеличение доли заполняющих побегов, а также количества боковых побегов. В тени количество боковых побегов, приходящихся на одну систему, возрастает в среднем на 2 побега, причем заполняющей группы (см. рис. 2).

Так как время жизни заполняющих боковых побегов очень короткое, при затенении происходит быстрое очищение осевого побега ростовой ДПС I типа и перемещение листовой поверхности в верхнюю и периферическую части ветви.

Сравнение углов ответвления боковых побегов от материнского в ростовых ДПС I типа показало, что в условиях полной освещенности углы ответвления у боковых побегов постепенно увеличиваются от апикальной к базальной части системы.

Углы ответвления боковых побегов из двух верхних боковых почек, двух расположенных под ними верхних боковых почек и из остальных нижележащих боковых почек материнского побега ДПС достоверно отличаются и составляют в первом случае $45,2 \pm 0,65^\circ$, во втором — $57,1 \pm 1,40^\circ$ и третьем — $76,4 \pm 1,34^\circ$.

В условиях затенения углы ответвления боковых побегов также увеличиваются от апикальной к базальной части материнского побега. Установлено, что углы ответвления боковых побегов из первой верхней боковой почки достоверно отличаются от углов ответвления расположенных под ними боковых побегов и от остальных нижележащих боковых побегов материнского побега ДПС и составляют $65 \pm 0,83^\circ$, $72,5 \pm 1,53^\circ$ и $88,2 \pm 1,04^\circ$ соответственно. Попарное сравнение углов ответвления боковых побегов в соответствующих позициях показало, что в условиях затенения углы ответвления всех боковых побегов достоверно больше по сравнению с дочерними побегами ДПС ветвей полностью освещенных деревьев. В тени ростовые ДПС I типа имеют только один длинный боковой побег, в результате формируется билатерально-ассиметричная система (см. рис. 2).

Углы ответвления боковых побегов в верхней части ростовой ДПС I типа в условиях полной освещенности острые, связанные с мощным развитием боковых побегов, в нижней части боковые побеги отходят под большим углом и быстро элиминируются.

Обсуждение результатов исследования

В настоящей работе при сравнении деревьев *T. platyphyllus* одинаковой возрастной стадии в разных условиях освещенности выявлено, что при затенении ветви верхней части кроны развиваются за более длительный период времени, при этом общие черты организации верхушек деревьев в тени и на свету сходны, в результате чего формируется характерная для данной стадии форма кроны. В условиях затенения большой угол ответвления связан с развитием качественно других боковых побегов и может рассматриваться как адаптивный признак, позволяющий более эффективно улавливать солнечное излучение. Большой угол ответвления боковых побегов от главной оси и увеличение доли маложивущих заполняющих побегов позволяет оперативно выносить ассимилирующую поверхность ветви в дистальном и латеральном направлении, что дает возможность максимально улавливать доступное солнечное излучение.

Изменения на уровне побеговых систем позволяют трансформировать структуру кроны при произрастании в древесном сообществе и приводят к развитию более ажурной рыхлой кроны.

С позиции архитектурного подхода развитие одного из видов лип — *Tilia americana* L. — описывает J. Millet и соавторы [31], проводившие исследования в листопадных лесах провинции Квебек, Канада. Согласно этим исследователям ствол дерева составляет последовательность модулей — годичных побегов. Нижние боковые ветви *T. americana* располагаются в базальной части ствола и разделены неветвящимися модулями (т. е. неветвящимися годичными побегами), в то время как модули, образующие верхнюю часть ствола, несут каждый, по меньшей мере, одну ветвь [31].

Чередование двух вариантов развития боковых побегов на главной оси у *T. platyphyllos* приводит к формированию кроны, вдоль ствола которой располагаются годичные приросты с несколькими многолетними ветвями и приросты с короткоживущими ветвями. Таким образом, при дальнейшем развитии кроны в нижней ее части между ярусами ветвей наблюдаются неветвящиеся участки ствола, в то время как ветви верхней части кроны имеют боковые побеги на каждом годичном приросте, что соответствует особенностям строения кроны липы, описанным J. Millet [31]. Это дает основание полагать, что особенности строения кроны молодых генеративных деревьев, изученные нами у европейского вида липы *T. platyphyllos*, и особенности кроны, описанные J. Millet [31] у североамериканского вида липы *T. americana*, сходны.

Заключение

Плагиотропное развитие ветвей *T. platyphyllos* обнаруживает последовательное расположение побеговых систем, в которых повторяется сходный рисунок размещения побегов друг относительно друга. Мелкие боковые побеги расположены в базальной части материнского побега, побеги средней длины — в средней части, и только два апикальных верхних побега имеют максимальную длину. Результаты анализа комплексов побегов *T. platyphyllos* приводят к заключению, что у этого вида все побеговые системы являются трансформацией одного типа. Разнообразие побеговых систем, показанное в статье, представляет собой картину редукции исходного типа ДПС, а именно обозначенного в работе как ростовой *I. T. platyphyllos*, так же, как и *T. cordata* Mill. и *T. americana*, является теневыносливой породой, образующей плотную, наполненную листьями крону. Отмирание заполняющих ДПС и части побегов на переходных побеговых системах способствует разрежению кроны. Побеговые системы *T. platyphyllos* существенно отличаются от побеговых систем светолюбивых растений, где прозрачность кроны может обеспечиваться принципиально иными типами систем побегов. Так, у *Diospyros lotus* L. [32] появляются «гребенчатые» побеговые системы, выносящие листовую поверхность в плоскость, перпендикулярную плоскости плахиотропной ветви. У *Fraxinus excelsior* L., характеризующегося также большим светолюбием, обнаруживаются ростовые побеговые структуры с минимально развитыми боковыми побегами, что позволяет разнести в пространстве ярусы ветвей. Сходную картину можно наблюдать у *Acer negundo* L.

Таким образом, у светолюбивых деревьев намечается тенденция присутствия более дифференцированных побеговых систем по сравнению с теневыносливыми видами рода *Tilia* L., в частности *T. platyphyllos*.

Литература

1. Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
2. Гатцук Л. Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008. С. 27–47.
3. Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Бластоид — элементарный блок побеговых растений: межвуз. сб. науч. работ // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 118–122.
4. Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 6–16.
5. Савиных Н. П. Модели побегообразования и архитектурные модели растений с позиции модульной организации // Конструкционные единицы в морфологии растений. Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 89–95.
6. Шимт П. Г., Метлицкий З. А. Плодоводство. М., 1940. 659 с.
7. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
8. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
9. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.
10. Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 6–7.
11. Halle F., Oldeman R. A. *Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance de arbre tropicaux*. Paris: Masson, 1970. 178 p.
12. Halle F. Architectural variation at the specific level in tropical trees // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 209–221.
13. Remphrey W., Steeves T., Neal B. The morphology and growth of *Arctostaphylos uva-ursi* (bearberry): an architectural analysis // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 2430–2450.
14. Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Е. В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2001. Вып. 2, № 11. С. 67–78.
15. Costes E., Sinoquet H., Kelner J., Godin C. Exploring within-tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. P. 91–104.
16. SIMWAL: A structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning // Balandier P., Lacointe A., Le Roux X., Sinoquet H., Cruiziat P., Le Dizes S. // Ann. For. Sci. 2000. Vol. 57. P. 571–585.
17. Roloff A. Crown morphology as a tool to determine tree vitality // Biologie et développement. Montpellier, 1991. P. 115–126.
18. Антонова И. С., Тертерян Р. А. Развитие побеговых систем разного уровня у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. 1997. Т. 9. С. 10–16.
19. Антонова И. С., Тертерян Р. А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. 2000. Т. 85. С. 109–123.
20. Васильев И. В. Род *Tilia* // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1958. Т. 4. С. 659–715.
21. Артюшенко З. Т., Соколов С. Я. Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных пород // Труды БИН им. Комарова. 1958. Сер. 6. Вып. 6. С. 72–81.
22. Новикова А. А., Калниныш И. А., Живулькина Е. В. Рост и развитие некоторых перспективных интродуцированных видов рода *Tilia* L. // Известия АН БССР. Сер. биол. 1988. С. 2–11.
23. Тиходеева М. Ю. Структура кроны липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в разных фитоценотических условиях // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 1995. Вып. 1. (№ 3). С. 51–59.
24. Нешатаев Ю. Н., Петров О. В., Счастная Л. С., Хантулеев А. А. «Лес на Ворскле» (краткий естественно-исторический очерк) // Уч. зап. ЛГУ. 1967. № 331, вып. 50. С. 11–36.

25. Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. 1979. Отд. Биол. Т. 84, № 1. С. 85–98.
26. Серебряков И. Г. Некоторые данные по истории развития листьев черемухи и липы // Вестн. Моск. ун-та. 1947. №7. С. 105–117.
27. Антонова И. С., Васильев Б. Р. Некоторые закономерности морфологического строения годичного побега *Tilia cordata* Mill. // Вестн. Ленингр. ун-та. 1979. Сер. 3: Биология. Вып. 2, № 9. С. 43–49.
28. Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 3. С. 10–32.
29. Антонова И. С., Николаева Н. В. Элементарная побеговая система как единица структуры кроны древесных растений умеренной зоны // Конструкционные единицы в морфологии растений. Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 10–12.
30. Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений. М.: Изд-во МГУ, 2005. 256 с.
31. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree species of the temperate forest // Can. J. Bot. 1998. Vol. 76. P. 2100–2118.
32. Фатъянова Е. В. Развитие кроны хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L., Ebenaceae) в условиях Черноморского побережья Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2010. 16 с.

Статья поступила в редакцию 9 июня 2011 г.