

На правах рукописи

ФАТЬЯНОВА
Елена Витальевна

**РАЗВИТИЕ КРОНЫ ХУРМЫ КАВКАЗСКОЙ (*DIOSPYROS LOTUS L.*,
EBENACEAE) В УСЛОВИЯХ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
КАВКАЗА**

03.02.01 – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2010

Работа выполнена на кафедре геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского государственного университета

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Антонова Ирина Сергеевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Савиных Наталья Павловна

доктор биологических наук
Чавчавадзе Евгения Савельевна

Ведущая организация: **Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова**

Защита диссертации состоится «11» ноября 2010 года в 16.00 часов на заседании Совета Д212.232.32 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Санкт-Петербургском государственном университете в ауд. №1 кафедры ботаники СПбГУ по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, Факс 8 (812) 328-97-03.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. М. Горького Санкт-Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан «_____» _____ 2010 г.

Ученый секретарь совета
по защите докторских и кандидатских
диссертаций Д212.232.32, д.б.н.

В.Н. Никитина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы диссертации. Исследования морфологических и эколого-ценотических характеристик отдельных видов древесных растений, слагающих сложные сообщества широколиственных лесов, приближают нас к познанию функциональной организации сообщества в целом. Вопрос о формировании и строении кроны является одним из ведущих в познании морфологии, экологии, ценологии древесных растений (Морозов, 1930; Работнов, 1954, 1975; Серебряков, 1962; Уранов, 1975; Barthelemy, Caraglio, 2007).

Особенности кроны играют существенную роль в трансформации среды, изменениях условий светового и водного режима, скорости ветра, а за счет опада – почвенных условий. Крона непосредственным образом участвует в конкурентных отношениях между древесными растениями.

Изучение морфогенеза на ранних этапах большого жизненного цикла позволяет лучше понять структурно-функциональную организацию жизненных форм древесных растений. Своеобразие их габитуса возникает в онтогенезе в результате сложной и длительной цепи возрастных морфогенетических изменений (Гатцук, 1974, 2008; Михалевская, 2002; Савиных, 2008).

Иерархический подход к строению растения вывел на новый уровень познание морфогенеза (Godin, 2000), позволяя решать вопросы размещения растений в искусственных насаждениях, создаваемых в лесном и сельском хозяйстве, продуктивной обрезки кроны, более точного расчета продуктивности, газообмена и поглощения пыли и ядовитых газов при экологических прогнозах.

В этой связи в последние годы в работах отечественных и зарубежных исследователей лесных экосистем все чаще подчеркивается необходимость изучения отдельных видов, слагающих ценоз (Паутов, 1987; Михалевская, 2001, 2002; Мазуренко, 2002, 2004; Современные подходы к описанию структуры растения, 2008).

Цель и задачи исследования. Цель диссертационного исследования – выявить особенности приспособительных реакций кроны *Diospyros lotus* на некоторых стадиях онтогенеза.

Задачи исследования:

1. Охарактеризовать крону *D. lotus* на разных стадиях развития, используя особенности морфологического строения от почки до ветви.
2. Выявить основные черты жизненной стратегии вида.
3. Оценить особенности морфологического строения кроны дерева в связи с комплексом факторов в разных местах обитания.
4. Выявить характеристики морфологических структур, обеспечивающие возможность приспособительных реакций вида.

Научная новизна. Впервые в условиях Черноморского побережья Кавказа:

- проведено подробное описание морфологического строения кроны *D. lotus* на разных стадиях онтогенеза;
- для каждой исследованной стадии онтогенеза изучены в комплексе почки, побеги, двухлетние побеговые системы, трех-двенадцатилетние ветви и крона;

- даны количественные оценки параметров побегов и почек хурмы кавказской в разных условиях среды;
- выявлено разнообразие и проведена типологизация побегов на разных стадиях онтогенеза;
- показано отличие в строении почек и их количестве у побегов разных типов на разных стадиях онтогенеза;
- предложен и апробирован в разных условиях среды вариант классификации побеговых систем хурмы кавказской;
- показано, что приспособительные возможности хурмы кавказской реализуются в том числе за счет присутствия различных по строению побеговых систем, выполняющих сходные функции;
- выявлена связь разнообразия почек на побеге с функцией и сроком жизни этого побега и образуемой им побеговой системы в разных условиях;
- установлено влияние экологических условий на формирование побеговой системы оси молодого дерева;
- показано влияние комплекса экологических условий на плодоношение хурмы кавказской на средней и поздней генеративных стадиях.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Черты пионерной стратегии хурмы кавказской, выявленные в исследованном регионе на основе развития кроны в онтогенезе и экологических свойств вида, заключаются в огромной продукции семян; массовом их прорастании в естественных фитоценозах; формировании огромных годовичных приростов в молодом возрасте; образовании особых типов побеговых систем, позволяющих быстро захватывать периферическое пространство кроны; быстром очищении ствола от сучьев; характере распределения листовой поверхности (ярусами у молодого дерева, по периферии кроны у взрослого); светолюбии на всех жизненных стадиях; активном захвате обнажившихся территорий.
2. Переход формы кроны от вытянутой цилиндрической к округлой с уплощенной верхушкой определяется изменением периодичности роста осевого побега (что приводит к утрате боковых силлептических кронеобразующих побегов); сокращением годовичных приростов; увеличением участия мелких плодоносящих побеговых систем в ветвях верхней части кроны. Важную роль в образовании формы кроны хурмы кавказской играет естественное отмирание крупных побеговых комплексов.
3. Приспособительные возможности вида в разных условиях среды реализуются благодаря морфологическому разнообразию побеговых систем, выполняющих сходные функции. Морфологическая пластичность вида в строении кроновой системы позволяет успешно развиваться в процессе расселения вида.
4. Тип продольной симметрии различается у побегов разных групп. Ростовые побеги, захватывающие периферическую часть кроны, характеризуются расположением наиболее крупных почек в средней части побега или чуть выше. При этом в формируемой им побеговой системе наиболее крупные

боковые побеги образуются из мелких почек в верхней части материнского. У прочих побегов кроны присутствует выраженная в разной степени акротонность в распределении почек и развивающихся из них побегов.

5. В исследованных условиях даже незначительное проявление недостатка влаги приводит к снижению плодоношения на средней и особенно поздней генеративной стадии.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования могут быть использованы в растениеводстве, а также в учебных курсах по фитоценологии, экологии растений, лесоведению, дендрологии и биогеографии.

Предложенные в работе методические разработки можно использовать для исследования строения крон других видов древесных растений в разных условиях произрастания. Полученный фактический материал может послужить базой для проверки уже существующих и построения новых моделей крон древесных растений и всего лесного ценоза.

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены на VII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2004); I (IX) международной конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург 2006); семинаре по теоретической морфологии растений «Современные подходы к описанию структуры растения» (Киров, 2008); международной конференции «Актуальные проблемы ботаники в Армении» (Ереван, 2008); IX международной школе по теоретической морфологии растений «Меристемы, модули, побеги в разных царствах живых организмов (Тверь, 2008); VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2009).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ, 3 из которых – статьи в рецензируемых журналах, 1 раздел в коллективной монографии и 12 тезисов докладов. Подготовлены к публикации и находятся в печати 2 тезисов докладов.

Финансовая поддержка работы. Работа выполнена при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 08-04-09361-моб_з и 09-04-01029а) и Правительства Санкт-Петербурга (гранты для студентов, аспирантов и молодых кандидатов наук 2007 г. 02/2.6/15-03/60 и 2009 г. 2.6/29-04/045).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы, содержащего 204 наименования работ отечественных и зарубежных авторов, и 33 приложений. Работа изложена на 330 страницах машинописного текста (из которых 230 страниц – диссертация со списком литературы и 100 страниц – приложения), включает 21 таблицу и 85 рисунков, из которых 84 авторские и один – цитированный.

Благодарности. Автор выражает признательность за неоценимую помощь в исследовании и при подготовке рукописи диссертации к.б.н. доц. И.С. Антоновой.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении обозначены актуальность темы, цель и задачи исследования.

Глава 1. Изучение особенностей строения и приспособительных возможностей древесной жизненной формы

Глава содержит обзор данных литературы по изучению кроны древесных растений и состоит из четырех частей. Обсуждаются вопросы исследований кроны древесных растений с использованием различных подходов, включая онтогенетический метод и анализ иерархических уровней структуры кроны, а также взаимосвязи строения почки и побега.

Глава 2. Материалы и методы

Материалы были собраны в 2003-2009 г. в июле и в феврале в нескольких географических пунктах: низовья р. Мзымты (Адлерский район Большого Сочи); долина р. Кудепсты; окрестности города Гагра (район Старая Гагра); поселков Бзыбь, Новый Афон, Гумиста. Основные участки сборов – конус выноса р. Мзымты и склон предгорий к морю в окрестностях Старой Гагры. Они различаются по условиям среды (наши данные и Гутиев, Мосияш, 1977) и рельефу: выположенная территория у р. Мзымты характеризуется как менее теплая, более влажная, с более богатыми почвами, чем склон южной экспозиции к морю в Старой Гагре.

Исследовано в общей сложности 254 особи, 43 многолетних ветви (от 4х до 12 лет), 27 534 побега, 713 почек. Для 120 проростков, 36 ювенильных растений, 27 имматурных, 21 виргинильного и 10 ранних генеративных особей изучены все побеги. У деревьев с крупной кроной детально анализированы сходно расположенные в кроне многолетние ветви – 19 на ранней генеративной стадии (3095 побегов), 13 на средней (6112 побегов) и 11 – на поздней генеративной стадии (9365 побегов).

Для характеристики кроны дерева у разных возрастных стадий использованы шесть признаков. Для морфологических описаний побегов и их положения в системе побегов ветви растений разных возрастных стадий применялись десять признаков. Почки хурмы кавказской охарактеризованы по шести признакам.

Собран иллюстративный материал в виде более 500 фотоснимков. Использован фотоаппарат Olympus SP-59042 (объектив Olympus ED LENS 26x wide zoom 4,6-119,6 mm). Выполнено 120 биологических рисунков. Обработка иллюстративных материалов диссертации проведена в программах GIMP 2.6 и OpenOffice.org Draw 3.2.

Морфологическое описание почек хурмы кавказской проведено по стандартной методике (Прозина, 1960; Ruzin, 1999) под бинокулярной лупой МБС-9. Предложены новые системные признаки. Разнообразие побегов охарактеризовано на основе их строения, функции и положения в кроне. Разнообразие почек оценено путем сопоставления морфологических параметров почек разного положения в иерархической системе кроны.

Периодизация онтогенеза хурмы кавказской проведена на основе работ

О.В. Смирновой и А.А. Чистяковой (1994, 2004). Для каждой из рассмотренных стадий описана форма кроны и ее возрастные изменения, а также состав побегов.

Выделение морфофункциональных типов побеговых систем в кроне хурмы кавказской у молодых и генеративных деревьев выполнено по методике, разработанной И.С. Антоновой и др. (1999, 2001). Критериями идентификации побеговых систем выступают морфологические параметры побегов разного положения в составе систем, пространственное строение побеговых систем, их положение в пределах ветви и динамика развития.

Влияние комплекса экологических условий на развитие молодых растений (виргинильная стадия) оценено по морфологическим и динамическим параметрам системы осевого побега. Для взрослых растений (средняя и поздняя генеративные стадии) влияние среды выявлено по морфологическим параметрам вегетативного и генеративного развития побегов и почек в составе побеговых систем разных типов.

При обработке данных использованы аппарат описательной статистики, непараметрический критерий Краскела-Уоллиса, однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ, а также корреляционное отношение; программы Microsoft Excel 2003 и SPSS 11.5. Иллюстрирующие графики выполнены в Microsoft Excel 2003.

Глава 3. Строение почки и побега хурмы кавказской. Разнообразие побегов и почек.

Выявлено, что у хурмы кавказской на разных стадиях развития присутствует два типа почек (рис. 1) – верхушечная (единично встречается в кроне, обеспечивая моноподиальное нарастание наиболее крупных кронообразующих побегов) и пазушная (абсолютное большинство, что определяет симподиальное нарастание основной массы побегов). Боковые вегетативно-генеративные почки *D. lotus* характеризуются весенней дифференцировкой генеративных органов в пазухах листовых органов, переходных от катафиллов к срединной листовой формации.

Установлено, что разнообразие побегов в кроне *D. lotus* весьма велико на стадиях от имматурной до поздней генеративной – по длине они различаются на три порядка (от нескольких миллиметров до двух и более метров), а по количеству листьев – в десятки раз. Побегам хурмы кавказской свойственна четкая зональность: боковые цветки и соцветия расположены в пазухах нижних листьев, а почки возобновления – в пазухах выше по побегу.

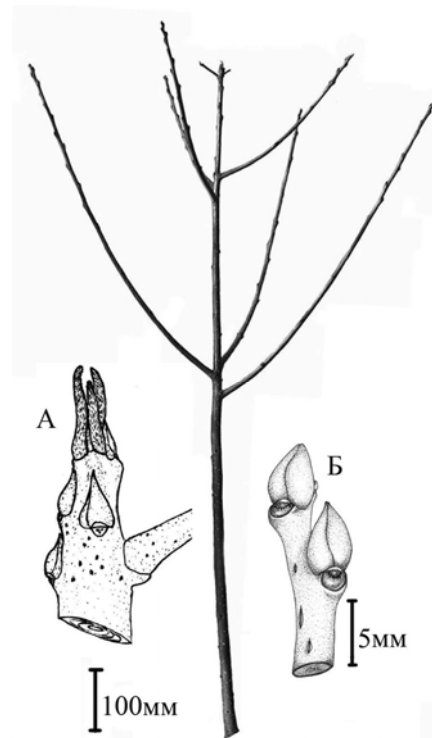


Рис. 1 Верхушечный побег молодого растения с тремя периодами роста.

А – верхушечная почка (характерна только для осевого побега), Б – пазушная.

Сочетание данных об общем морфологическом строении побега и разнообразии побегов в кроне с анализом частотных распределений побегов модельных ветвей из верхней части кроны взрослых деревьев по морфологическим признакам (длина, количество листьев, вегетативных почек, плодов) приводит к выделению групп побегов согласно функциям, выполняемым ими в кроне. Выделено три морфофункциональных типа побегов.

1) Короткие побеги, «заполняющие» пространство кроны (более 3/4 побегового состава), живут 1-3 года и выполняют пластическую и генеративную функции (рис. 2). 2) Ростовые побеги (не более 5% от общего количества) отвечают за захват пространства и формируют «скелетную» долгоживущую часть кроны (рис. 1). Имеют открытый рост (часто несколько циклов). 3) Побеги среднего размера, живущие до 6-8 лет, выполняют функцию создания небольших осей в ветвях, на которых развиваются побеги «заполнения».

Морфологические характеристики имеет смысл давать функциональным типам побегов, а не всему разнообразию побегов кроны в целом.

Расположение почек с разным количеством зачатков (9-15) на «заполняющих» крону побегах (рис. 3) характеризуется однообразием. Побеги среднего структурного уровня имеют в своем составе почки с 9-23 зачатками. Многочленные почки таких побегов преимущественно сосредоточены в верхней части побега. У ростовых побегов разнообразие пазушных почек весьма велико – от 9 до 28 зачатков. Распределение почек на нем носит сложный характер: наиболее многочисленны почки расположены в средней части или чуть выше (рис.3).

Разница между почками с минимальным и максимальным количеством зачатков в пределах побега весьма значительна для каждого из выделенных типов побегов (рис. 3).

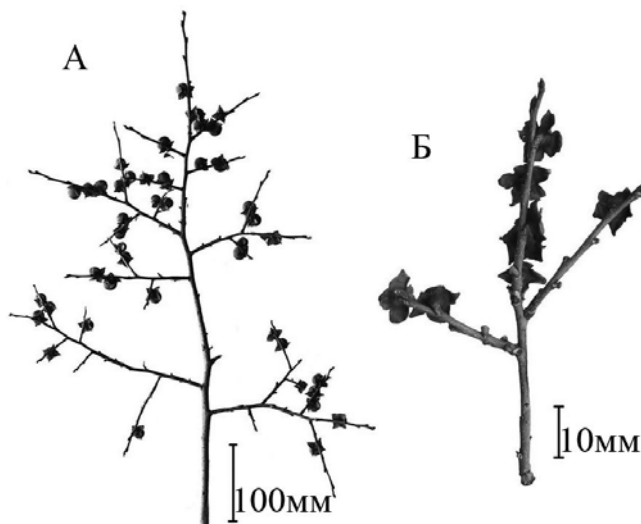
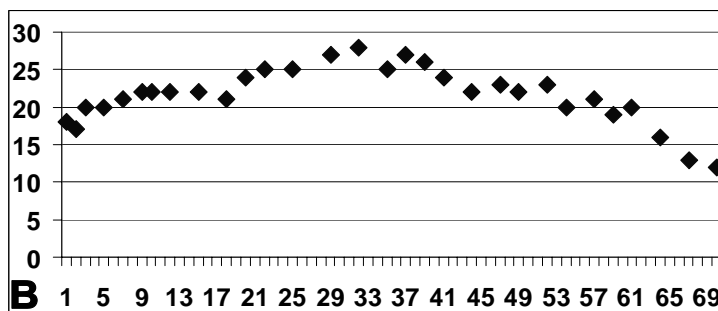
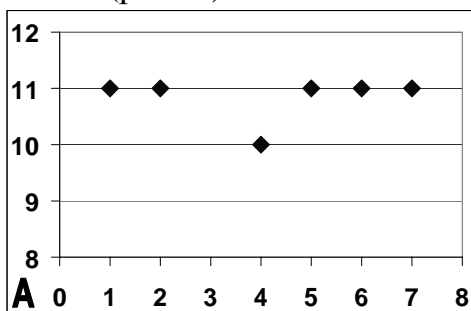


Рис. 2 Побеги «заполнения» кроны. А – четырехлетний комплекс. Б – двухлетняя побеговая система, в которой побеги второго года жизни – эфемерные.



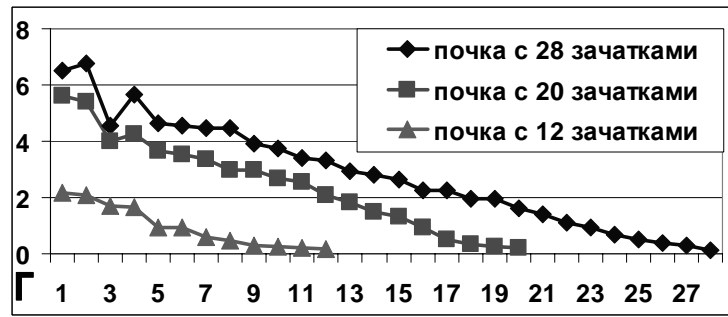
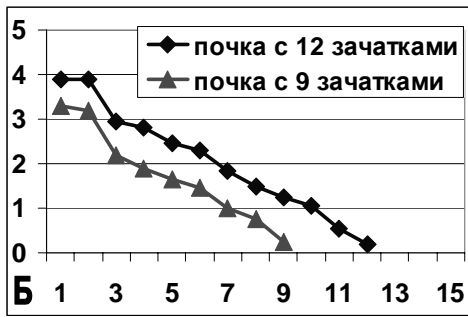


Рис. 3 Разнообразие пазушных почек на побеге «заполнения» кроны (А, Б) и на ростовом побеге растения поздней генеративной стадии (В, Г). А, В – количество зачатков в почках (x – номер узла, y – количество зачатков, шт.). Б, Г – размер зачатков в почках с разной емкостью (x – номер зачатка, y – длина зачатка, мм).

Закономерности распределения разнокачественных почек в кроне прямо связаны с морфофункциональными типами побегов.

Корреляционный анализ, выполненный для модельных ветвей из верхней части кроны взрослых растений *D. lotus*, показал достоверную зависимость морфологических параметров побега от его положения в ветви. Проблемой этого подхода является малая повторяемость одинаковых положений побега в ветви.

В целом исследование разнообразия побегов и почек в кроне хурмы кавказской говорит о необходимости применения не отдельных признаков, а групп признаков. Имеет смысл рассматривать естественным образом скоррелированные в своем развитии системы побегов, выделяя их типы на основании положения в ветви и кроне, морфологических характеристик побегов в составе этих систем, геометрических параметров и динамики развития.

Глава 4. Строение кроны хурмы кавказской на разных стадиях онтогенеза

Зафиксировано массовое прорастание семян хурмы кавказской под материнскими растениями. Проростки и ювенильные растения образуют короткие мало дифференцированные побеги. Крона *D. lotus* от имматурной до ранней генеративной стадии (рис. 4, в-д) формируется моноподиально нарастающим осевым побегом с ярусно расположенными силлептическими боковыми побегами (рис. 1). Побеги обрастания формируются пролептически.

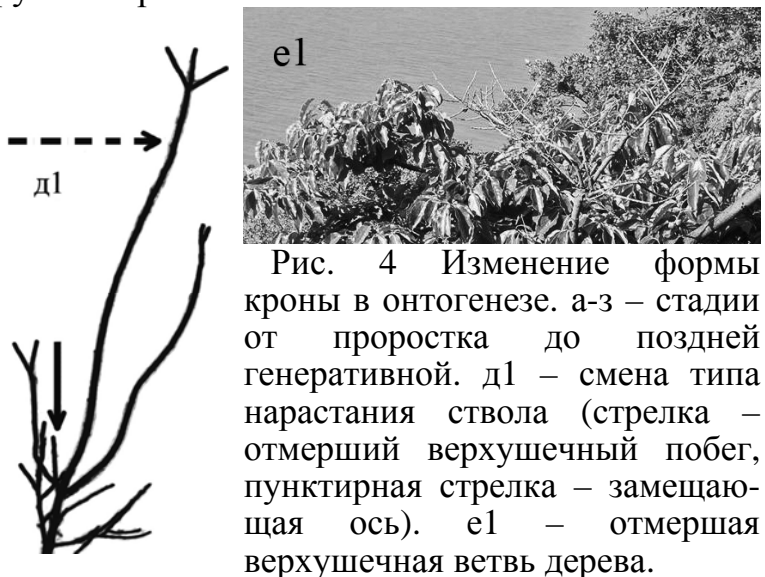
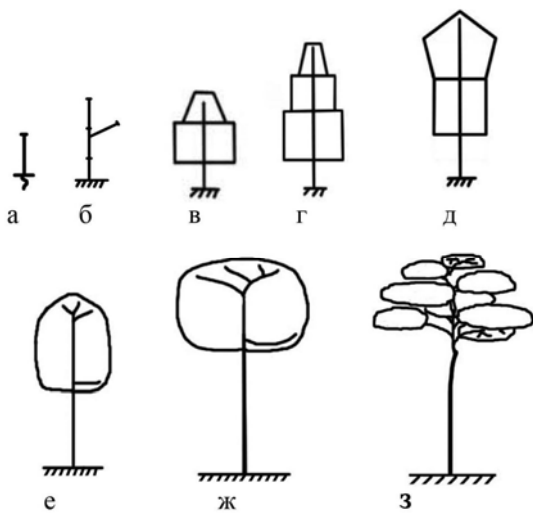


Рис. 4 Изменение формы кроны в онтогенезе. а-з – стадии от проростка до поздней генеративной. д1 – смена типа нарастания ствола (стрелка – отмерший верхушечный побег, пунктирная стрелка – замещающая ось). е1 – отмершая верхушечная ветвь дерева.

До настоящего времени в литературе не было прослежено особенностей развития нескольких периодов роста у осевого побега молодых растений *D. lotus* и ярусное расположение кронообразующих силлептических боковых побегов (рис. 1). Характерный тип строения системы осевого побега (рис. 1, 4, в-д), по-видимому, определяется закрепленной программой работы конуса нарастания его верхушечной почки, что и приводит к формированию вытянутой цилиндрической кроны.

Затем вследствие развития все более коротких годовых приростов, заканчивающегося отмиранием верхушечного побега и замещением его боковой осью, происходит смена типа нарастания ствола (рис.4, д1). По сравнению с приведенными в литературе сведениями (Славкина, 1954) в условиях Черноморского побережья Кавказа наблюдается увеличение длительности прохождения начальных фаз онтогенеза. На ранней генеративной стадии (рис.4, е) дерево продолжает расти вверх за счет развития симподиально нарастающей верхушечной ветви. В конце стадии эта ветвь естественным образом отмирает (рис. 4, е1). Активный рост в высоту прекращается, крона развивается в боковых направлениях, захватывая пространство в древесном ярусе. Крона растения, переходящего в среднюю генеративную стадию (рис. 4, ж) имеет округлую форму. В случае недостатка освещенности дерево отмирает.

На модельных ветвях средней генеративной стадии нами обнаружено 10 порядков ветвления от ростовой оси, что отличается от литературных данных (5 порядков – Славкина, 1954). Показано, что для хурмы очень важным фактором развития кроны является феномен частичного отмирания ветвей, регулярно повторяющийся у растений. Освободившееся внутрикрупное пространство вновь осваивается ростовым побегом, развивающимся из спящей почки и формирующим новое направление роста. Это приводит к характерному изломанному виду оси ветви. Повторение определенных типов структур в кроне вполне соответствует явлению реитерации, описанному F. Halle и R. Oldeman (1970).

На поздней генеративной стадии процессы отмирания крупных фрагментов ветвей и восстановление кроны за счет развития спящих почек приводит к формированию системы «зонтиков» - уплощенных частей кроны, обеспечивающих преимущественно периферическое расположение листовой поверхности (рис.4, з).

Выявлены следующие черты биологии вида: ежегодное образование множества семян, их массовое прорастание под кроной материнского растения, огромные годовые приросты в молодом возрасте и быстрое очищение ствола от нижних ветвей, светолюбие на всех стадиях развития, способ распределения листовой поверхности, при котором самозатенение сведено к минимуму (ярусами у молодых растений с вытянутой кроной, по периферии у взрослых с округлой, высоко посаженной кроной). Эти данные в сочетании с активным расселением хурмы кавказской на освободившихся от растительности территориях позволяют говорить о наличии у вида черт пионерной жизненной стратегии.

Глава 5. Разнообразие побегов и побеговые системы

Все разнообразие побеговых систем *D. lotus* формируется двумя пространственными вариантами строения – плоскостным и трехмерным.

Цилиндрическая форма кроны молодых растений хурмы кавказской (рис. 4, в-д) развивается на основе моноподиально нарастающей трехмерной побеговой системы с ярусным расположением боковых ветвей (рис. 5, α). Плоскостной вариант систем (рис. 5, $\beta 1$) этих стадий (рис. 4, в-д) реализуется за счет симподиального нарастания побегов.

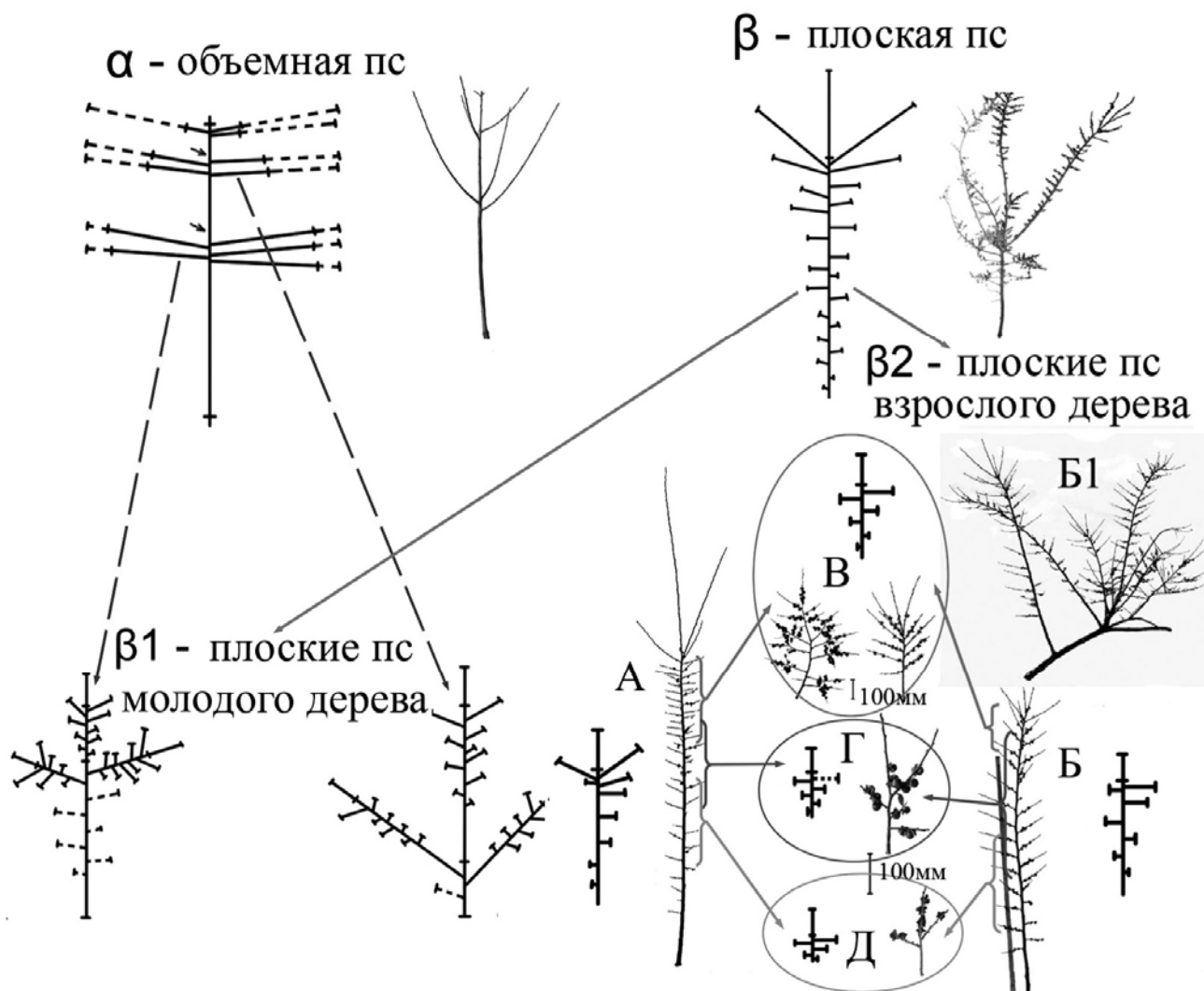


Рис.5. Варианты пространственного строения побеговых систем (ПС) хурмы кавказской. α – объемный, характерный для осевого побега молодых растений. β – плоский, формирующий боковые ветви молодых растений (пунктирными стрелками показано их происхождение у молодого растения от силлептических боковых побегов ствола верхнего и нижнего ярусов – $\beta 1$) и всю крону во взрослом состоянии ($\beta 2$). А, – ростовые ПС, Б, В – «структурные» ПС (Б1 – образующиеся из спящих почек), Γ – ПС «заполнения» кроны и Д – «эфемерные» ПС, отмирающие после созревания плодов на побегах второго года жизни.

Для деревьев средней и поздней генеративных стадий разнообразие побеговых систем представлено только плоскостными системами ($\beta 2$). Из них ростовые побеговые системы (рис. 5, А) выполняют функции «захвата» пространства и создания «скелетных» осей ветви. «Структурные» побеговые системы создают небольшие оси ветви, несут на себе основную массу побегов кроны. Они отчетливо различаются пространственным строением (рис. 5, Б, Б1, В). Побеговые системы «заполнения» кроны выполняют генеративную и

пластическую функции, а побеги, их образующие, невелики и сходны по размерам. По сроку жизни они разделяются на существующие 3-4 года (рис.5, Г) и «эфемерные» (рис. 5, Д), отмирающие на второй год жизни и составляющие большинство побеговых систем кроны.

Разнообразие почек в пределах побеговой системы связано с ее функцией и продолжительностью жизни. Наибольшим разнообразием пазушных почек характеризуется ростовая побеговая система (ее материнский побег). Для таких побегов выделено 8 достоверно различных групп почек. Разделение проведено на основе признаков количества зачатков в почке и суммы длин всех зачатков листовых органов. У осевых побегов «структурных» побеговых систем обнаружено 6 групп почек. Побеги второго года жизни «заполняющих» побеговых систем (рис. 5, Г) образуют почки трех групп. Побеги «эфемерных» систем (рис. 5, Д) однообразны по качеству почек.

Изучение конструкционных единиц кроны уровня побеговых систем позволяет объяснить циклические процессы формирования ветвей взрослого дерева повторением плагиотропных побеговых систем с постепенным их возрастным ослаблением. Перестройка кроны, происходящая на ранней генеративной стадии в связи с началом плодоношения, состоит в последовательном видоизменении и затем исчезновении трехмерных побеговых систем (рис.5, а). В ходе ранней генеративной стадии происходит становление типичных форм плоскостных побеговых систем (рис.5, β2).

По совокупности большого количества статистических сравнений побегов в составе побеговых систем разных типов выявлено, что разные по размерам и положению в системе побеги по-разному проявляют возрастные изменения. Крупные побеги, составляющие ось побеговой системы и развивающиеся в верхней ее части, более подвержены эффектам внутриветочных и внутрикроновых взаимодействий. Постепенное старение кроны *D. lotus* сопровождается частичным омоложением и всплесками ростовой активности. Это приводит к формированию крупных побеговых систем (рис. 5, А, Б, Б1) и новых очагов развития на ветвях стареющей кроны (рис. 4, з). Мелкие побеги – боковые в нижней части системы – более однообразны по вегетативным и генеративным признакам.

Глава 6. Некоторые особенности строения кроны хурмы кавказской в разных условиях обитания

В литературе обсуждалось влияние фактора освещенности на развитие молодых растений *D. lotus* (Славкина, 1954; Кулиева, 1956, 1964; Аверкиев, 1962, 1963). По нашим наблюдениям, при недостатке освещения происходит массовое отмирание растений при переходе к ювенильной стадии. В условиях обильного увлажнения и богатых почв нижней части речных долин затенение приводит к усилению роста виргинильных растений. Ствол таких особей имеет большие годовичные приросты и формирует дополнительную листовую поверхность у осевого побега и пролептических боковых по сравнению с экземплярами, существующими при полном солнечном освещении (рис. 6).

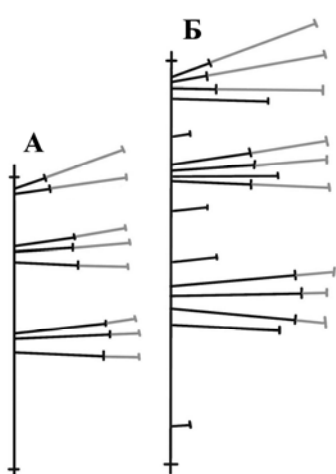


Рис. 6. Схема строения осевой побеговой системы виргинильных растений. А – экземпляров, развивающихся в условиях полного освещения на склоне речной долины. Б – у затененных особей с конуса выноса реки. Годовой прирост ствола с силлептическими ярусными боковыми побегами показан черным, второй год развития боковых ветвей – светло-серым. У растений затененного места обитания (Б) присутствуют дополнительные пролептические побеги разного размера. Длина прироста осевого побега: А $956 \pm 87,1$ мм, $49 \pm 3,1$ листьев, Б – $1374 \pm 80,0$ мм, $62 \pm 2,0$ листьев. Достоверность различий показана критерием Краскела-Уоллиса на уровне значимости 0,004 (длина) и 0,002 (количество листьев).

С помощью двухфакторного дисперсионного анализа было оценено влияние стадии развития дерева и условий среды на характеристики побегов в составе самых массовых побеговых систем («заполняющих» и «эффемерных»), а также влияние взаимодействия этих факторов (Таблицы 1, 2, рис. 7).

Таблица 1. Дисперсионный комплекс для морфологических параметров боковых побегов «заполняющих» систем (рис. 5, Г). Даны средние значения с ошибкой и количество наблюдений.

Стадия	Признак	Место			
		Р-н Большого Сочи		Р-н Старой Гагры	
		Данные	Кол-во наблюдений	Данные	Кол-во наблюдений
Средняя генеративная	Длина, мм	$98 \pm 1,5$	36	$96 \pm 3,0$	20
	Кол-во листьев	$10 \pm 0,2$	36	$13 \pm 0,3$	20
	Кол-во вег. почек	$3 \pm 0,1$	28	$4 \pm 0,1$	20
	Кол-во плодов	$6 \pm 0,2$	28	$7 \pm 0,4$	20
	Доля вег. почек	$0,27 \pm 0,012$	28	$0,36 \pm 0,05$	20
Поздняя генеративная	Длина, мм	$100 \pm 2,7$	16	$97 \pm 1,8$	33
	Кол-во листьев	$13 \pm 0,3$	16	$11 \pm 0,2$	33
	Кол-во вег. почек	$3 \pm 0,3$	13	$4 \pm 0,6$	29
	Кол-во плодов	$9 \pm 0,4$	13	$5 \pm 0,5$	29
	Доля вег. почек	$0,25 \pm 0,021$	13	$0,38 \pm 0,044$	29

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа боковых побегов «заполняющих» систем (рис. 5, Г). Приведены уровень значимости и η^2 – сила связи. Темно-серым цветом выделены ячейки, для которых достоверное влияние является наиболее значимым, светло-серым – с более низкой силой связи).

Признак побега	Факторное влияние	Влияние стадии	Влияние места	Влияние взаимодействия стадия*место
Длина	0,580	0,460	0,232	0,604
Кол-во листьев	0,000 $\eta^2 = 0,529$	0,001 $\eta^2 = 0,095$	0,556	0,000 $\eta^2 = 0,488$
Кол-во вег. почек	0,062 $\eta^2 = 0,081$	0,325	0,052 $\eta^2 = 0,032$	0,958
Кол-во плодов	0,000 $\eta^2 = 0,368$	0,394	0,001 $\eta^2 = 0,120$	0,000 $\eta^2 = 0,269$
Доля вег. почек	0,011 $\eta^2 = 0,118$	0,982	0,002 $\eta^2 = 0,102$	0,506

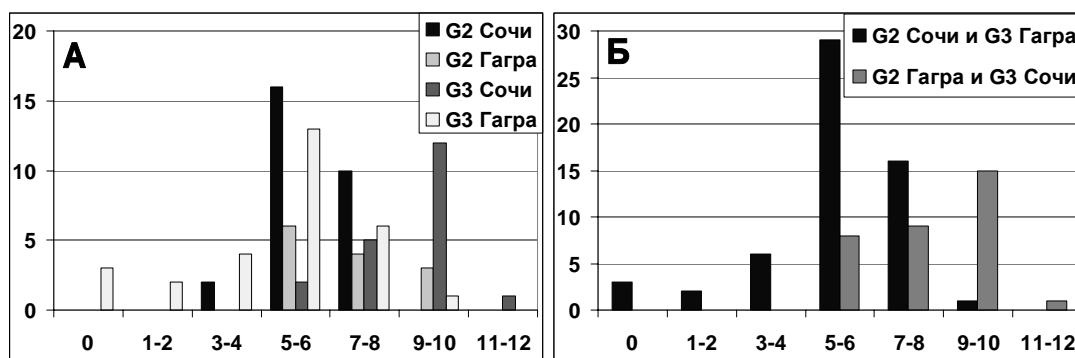


Рис. 7. Частотные распределения боковых побегов «заполняющих» систем (рис. 5, Г) по количеству плодов: А – для четырех выборок, Б – при объединении сходных выборок. х – количество плодов по классам, у – количество побегов с таким числом плодов.

Наименьшее количество плодов формируется на боковых побегах «заполняющих» систем у растений средней генеративной стадии (G2) в Сочи и поздней генеративной стадии (G3) в Гагре (таблица 1, рис. 7). В этом проявляется достоверное (таблица 2) влияние сочетания факторов жизненной стадии и места обитания. В условиях Сочи растения стадии G2 уступают по количеству формируемых плодов растениям стадии G3, что связано с общим балансом процессов роста, отмирания и размножения, различным у этих стадий. Ослабление плодоношения в Гагре у растений стадии G3 по сравнению с растениями G2 мы связываем с влиянием недостаточного увлажнения.

Выявлено угнетение плодоношения наиболее массовых побегов в кроне под действием комплекса условий с меньшим количеством влаги (склон в окрестностях Старой Гагры по сравнению с конусом выноса р. Мзымты в Адлерском районе Большого Сочи). Это явление особенно ярко выражено у растений поздней генеративной стадии (таблицы 1, 2, рис. 7).

Двухфакторный дисперсионный анализ показывает также, что на разные признаки побегов в разной степени влияют место обитания (что определяет экологические условия), возрастная стадия и взаимодействие этих факторов.

ВЫВОДЫ

1. Развитие кроны хурмы кавказской происходит по типу светолюбивого растения, что прослеживается на всех жизненных стадиях и выражается в способе распределения листовой поверхности (ярусами у молодых деревьев, по периферии у взрослых деревьев). Комплекс признаков светолюбивого дерева, в высшей степени интенсивное генеративное размножение и агрессивное поведение вида на нарушенных территориях позволяет говорить о выраженных чертах пионерной стратегии этого вида.
2. У виргинильных экземпляров хурмы кавказской, развивающихся в условиях густого затенения на выположенном участке конуса выноса реки, наблюдается компенсаторный рост осевого побега и увеличение количества листьев, приводящее к увеличению фотосинтетической поверхности.
3. Смена типа нарастания главной оси дерева с моноподиального на симподиальное инициирует изменение формы кроны от вытянутой цилиндрической к округлой высоко поднятой. Она основана на

последовательном сокращении величины годовых приростов ствола, прекращении формирования кронообразующих ярусных силлептических побегов, изменении периодичности роста осевого побега, появлении симподиально нарастающей боковой оси, замещающей осевой побег. Такая ось образует симподиально нарастающую верхушечную ветвь. Формирование округлой кроны определяется последовательным сокращением размеров симподиально нарастающих годовых приростов, ослаблением ветвления, заполнением пространства кроны мелкими плодоносящими побегами, приводящим к отмиранию верхушечной ветви, что лишает дерево выступающей верхушки.

4. Выявлены характеристики, отвечающие за угнетение плодоношения у растений средней и поздней генеративных стадий под действием комплекса условий с меньшим количеством влаги.
5. Разные по размерам и положению в системе побеги различно реагируют на условия существования и по-разному проявляют возрастные изменения. Крупные побеги, составляющие ось побеговой системы и развивающиеся в верхней ее части, более подвержены эффектам внутриветочных и внутрикроновых взаимодействий. Мелкие побеги – боковые в нижней части системы – более показательны при исследовании возрастных изменений.
6. Разнообразие на всех уровнях строения (от почки до побеговой системы, а также возрастные различия в строении кроны) обеспечивает морфологическую пластичность вида, что является основой для приспособительных реакций, позволяя растению успешно развиваться в разных условиях. Особую роль в этом вопросе играет возможность комбинации в кроне разных типов функционально сходных побеговых систем.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах

1. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Особенности продольной симметрии побегов хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L., Ebenaceae Vent.) на разных стадиях развития // Вестник Тверского Государственного Университета. Серия Биология и Экология. 2008. № 25 (85). С.311-312.
2. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Изменение кроны *Diospyros lotus* L. на основе развития в онтогенезе некоторых типов побеговых систем // Вестник Тверского Государственного Университета. Серия Биология и Экология. 2009. №12. С.65-76.
3. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. О разнообразии почек систем побегов заполнения кроны хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L.) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2010. Т.115. Вып.2. С.49-58.

Прочее

1. Фатьянова Е.В. Изменение формы кроны хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L., Ebenaceae) в связи с переходом главной оси к симподиальному нарастанию // Биология – наука XXI века. 10-я Пущинская школа-конференция молодых ученых, посвященная 50-летию Пущинского научного центра РАН. Пущино, 2006. С.323.
2. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Некоторые особенности строения побегов и побеговых систем *Diospyros lotus* L. // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия. Материалы международной

- научно-практической конференции, посвященной 10-летию Государственного природного заповедника "Ростовский". Ростов, 2006. С.394-397.
3. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Особенности строения осевых побегов *Diospyros lotus* L. (Ebenaceae) на виргинильной и ранней генеративной стадии развития дерева // Материалы I (IX) международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 2006. С.207-208.
 4. Фатьянова Е.В. Сравнение морфологических особенностей деревьев пирнерной стратегии их разных климатических зон (на примере хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L.) и березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.)) // РГПУ им. А.И. Герцена. Факультет биологии. Герценовские чтения. СПб., 2006. С.66-67.
 5. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Морфологический механизм смены типа нарастания ствола хурмы кавказской *Diospyros lotus* L. // Материалы международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике». Владивосток, 2007. С.429-432.
 6. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Ростовые побеги в кроне хурмы кавказской *Diospyros lotus* L. на разных стадиях онтогенеза // Перспективы развития и проблемы современной ботаники. Материалы I (III) всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске. Новосибирск, 2007. С.18-20.
 7. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Некоторые аспекты Экологических предпочтений и географической изменчивости *Diospyros lotus* L. // Перспективы развития и проблемы современной ботаники. Материалы I (III) всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске. Новосибирск, 2007. С.76-78.
 8. Фатьянова Е.В. Оценка приспособительных реакций кроны *Diospyrus lotus* L. на разных стадиях развития местообитаниях // Двенадцатая Санкт-Петербургская ассамблея молодых ученых и специалистов. СПб., 2007. С. 44.
 9. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Развитие формы кроны *Diospyros lotus* L. на основе взаимодействия разных типов побеговых систем // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Материалы XII съезда Русского Ботанического Общества. Часть 1. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск, 2008. С.146-148.
 10. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Особенности формирования кроны хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L.) на разных стадиях онтогенеза // Актуальные проблемы ботаники в Армении. Материалы международной конференции. Ереван, 2008. С.182-186.
 11. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. О разнообразии почек функционально близких побеговых структур в кроне *Diospyros lotus* // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008. С. 287-291.
 12. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Разнообразие почек в кроне взрослого дерева *Diospyros lotus* L. (Ebenaceae Gurke) // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. Т.2. М., 2009. С.231-237.
 13. Фатьянова Е.В. Особенности строения ростовых побегов хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L.) в связи с феноменом регулярного плодоношения // Четырнадцатая Санкт-Петербургская ассамблея молодых ученых и специалистов. СПб., 2009. С.77.
 14. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Динамика развития побеговых систем и формирование ветви взрослого растения *Diospyros lotus* L. (Ebenaceae) // Материалы конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию Х. Раункиера». Киров, 2010. В печати.
 15. Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Разнообразие почек у побегов разных морфо-функциональных типов в кроне хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L.) на поздней генеративной стадии // Материалы конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию Х. Раункиера». Киров, 2010. В печати.