

И. С. Антонова, О. В. Азова, Ю. В. Елсукова

## ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ИЕРАРХИИ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

Изучая в течение 20-ти лет насаждения широколиственных древесных растений умеренной зоны в естественных местообитаниях европейской и дальневосточной частей России, мы стали перед собой цель – исследовать кроновые системы. В ходе работы стало очевидно, что для описания крон необходимо выделить некоторые характерные малолетние побеговые системы, образующие ветви. Исследованные нами растения относятся к родам, история развития которых связана с субтропической и тропической зонами. Поэтому особое внимание уделялось южным лесным местообитаниям предгорий Черноморского побережья Кавказа и насаждениям, созданным в питомниках этого района, а также вечнозеленым широколиственным лесам юга Дальнего Востока.

Задачи исследования: выявить устойчивые пространственно-временные побеговые структуры и охарактеризовать их строение; оценить тенденции изменения структур в связи с воздействием среды. В работе предпринята попытка выявить наиболее общие черты строения ветвей рассмотренных видов.

Материалом для исследования послужили особи *Aesculus hippocastaneum* L., *Ulmus laevis* Pall., *U. glabra* Huds., *U. pumila* L., *Frangula alnus* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *F. mandshurica* Rupr., *Viburnum sargentii* Koehne, *Phellodendron amurense* Rupr., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Prunus spinosa* L., *Corylus avellana* L., *Paulownia tomentosa* Steudel, *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle, *Grewia biloba*, *Magnolia kobus* DC., *Laurocerasus officinales* M. Roem., *Quercus ilex* L., *Tilia cordata* Mill., *T. taquetii* Schneid., *T. amurensis* Rupr., *T. mandshurica* Rupr., *Diospiros lotus* L., *Celtis caucasica* Wild, *Pyracantha angustifolia* (Franch.) C. K. Schneid, *Alangium platanifolium* (Siebold et Zucc.) Harms.

Ветви данных видов были собраны в июне-июле 1979–1999 гг. в Хасанском р-не Приморского края, в Краснодарском крае, Белгородской, Владимирской, Ленинградской областях и в Карелии. Можно предполагать, что теплые влажные условия Черноморского побережья Кавказа (долины рек Сочи, Мзымта, Хоста, Лоо) с минимальным отрицательным воздействием основных климатических факторов создают возможность формирования структуры кроны, наиболее близкой к их наследственной природе. Всего было собрано около 2000 ветвей. Для каждой ветви определялось количество годичных приростов, а для каждого прироста устанавливалось количество листьев, длина междоузлий, порядок ветвления, количество распутившихся и нераспутившихся почек, угол отхождения приростов от материнской оси, расположение генеративных органов. Учитывались изгибы осей разных порядков и их взаиморасположение. Для каждой ветви составлялась подробная схема, зарисовывались детали строения. На приведенных в статье рисунках представлены ветви, типичные по взаиморасположению осей, по количеству образовавшихся боковых осей второго и последующих порядков. Все рисунки выполнены со строгим соблюдением размеров и количества частей реальных растений и поэтому могут рассматриваться как конкретные материалы по каждому виду. Всего рассмотрено 500 000 побегов. Под «побегом» во всех случаях подразумевается элементарный побег, как понимает это И. А. Грудзинская [9].

**Результаты.** Представление о кроне дерева как об иерархической системе [5, 6, 7,

8, 11, 12, 20, 23, 24] позволяет рассматривать крону как систему модулей разных порядков. Ранее были выделены пять уровней организации кроны [1, 3]: первый — побег, второй — малолетняя разветвленная система побегов — видоспецифическая повторяющаяся единица структуры ветви — элементарная побеговая система (ЭПС), третий — ветвь, отходящая от ствола, четвертый — крона (совокупность всех ветвей на одном стволе и сам ствол), пятый — система крои многоствольного дерева. Минимальной единице иерархии кроновой системы — побегу (модулю первого порядка) — посвящено множество исследований [9, 10, 14, 15, 16, 17, 18, 21]. Единицы второго и последующих порядков рассмотрены менее подробно.

Молодые неповрежденные воздействием среды растения лучше всего проявляют генетически закрепленные особенности строения побеговых систем, как показано Ф. Алле и Р. А. Ольдеманом [22]. Поэтому в работе были использованы растения предгенеративного и молодого генеративного возраста. Проанализировав строение ветвей таких растений, мы выделили характерную для каждого вида побеговую структуру. На рис. 1 (а, б, в) представлены три ветви с разных деревьев *Celtis caucasica*.

Регулярную модульную структуру можно выделить на всех крупных ветвях этого вида. Основной особенностью строения модуля второго порядка — элементарной побеговой системы (ЭПС) — является длинный материнский побег, на котором в одной плоскости развиваются многочисленные (24–49) боковые побеги второго порядка. Оси третьего порядка ветвления образуются на 2–3-й год и придают объем плоской структуре, образованной осями первого и второго порядков. Характерная регулярная структура развивается за 2–4 года. Затем главная ось системы израстается (образуется короткий побег), что говорит о законченности развития этой регулярной структуры. Впоследствии может происходить перевершинивание оси, отмирание значительного числа боковых осей в нижней части регулярной структуры (см. рис. 1, б). Элементарная побеговая система создает характерные очертания кроны молодого дерева (см. рис. 1, г). Измененная отмиранием части побегов внутренняя часть регулярной структуры становится незаметной и может быть менее значимой для «узнаваемости» древесного вида. Регулярная структура, состоящая из материнской оси с многочисленными боковыми побегами, обладающими примерно одинаковым числом листьев и длиной в сходных по положению участках материнской оси, постоянным углом отхождения от оси и взаиморасположением, напоминает строение «пера». Такие системы повторяются в структуре ветви по мере ее развития.

Л. М. Шафранова [20], Л. Е. Гатцук [5, 6], выстраивая иерархическую систему соподчиненных единиц тела растения (трав и кустарников), приводят в качестве единиц ряд уровней: четвертый — комплекс сохраняющегося (многолетнего) одноосного побега, пятый — комплекс побегов оси одного видимого порядка, шестой — побеговый комплекс монотонного роста, что вполне соответствует уровню «перьевой структуры» дерева.

Н. Н. Марфенин в 1999 г., ссылаясь на мнение Розена [13], среди других признаков о модульности организма называет следующие: организм относится к модулярному типу, если составляющие его части высшего (или очень высокого) порядка представлены однообразными частями; если однотипные части представлены на нескольких последовательных уровнях подсистем, то на них всех распространяется понятие модуля, а составляющие самого низкого порядка в этом ряду считаются фундаментальными (основными) модулями.

Однотипные перьевые структуры мы выделили в побеговых системах разных особей *Diospiros lotus* (см. рис. 1). Строго плагиотропная структура модуля этого вида состоит из длинного материнского побега и многочисленных дочерних (28–39). Для осей

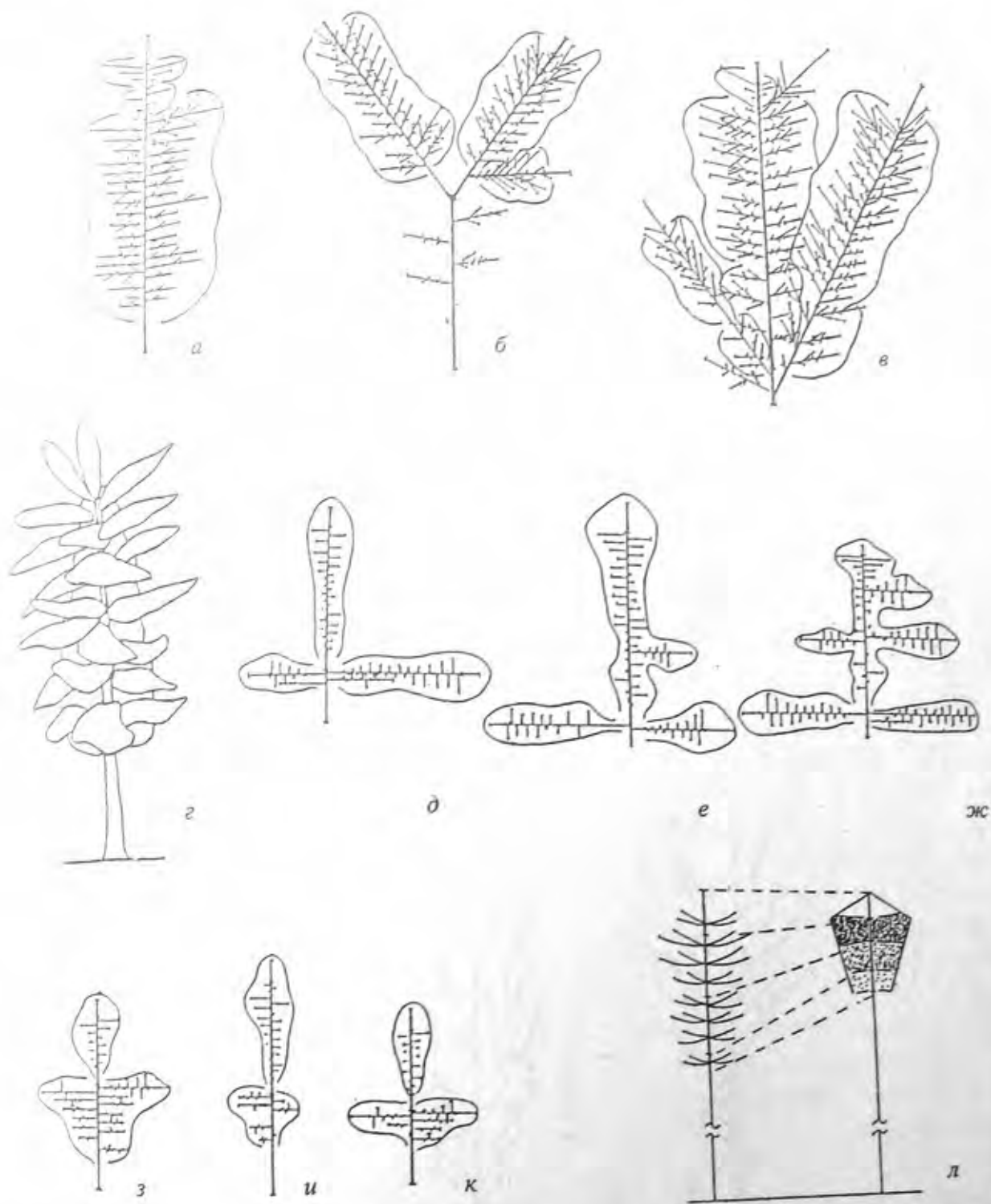


Рис. 1. Схема строения кроны *Celtis caucasica* и *Diospiros lotus*. а — элементарная побеговая система *C. caucasica*; б — последовательность образования элементарной побеговой системы *C. caucasica* с перевершиниванием; в — регулярные структуры в системе крупной ветви *C. caucasica*; г — очертания кроны молодого дерева *C. caucasica*; д, е, ж — строение ветвей верхней мутовки *D. lotus*; з, и, к — строение ветвей нижней мутовки *D. lotus*; л — схема строения кроны *Diospiros lotus*.

регулярных структур *D. lotus* характерно несколько периодов ускорения и торможения процессов роста главной оси, что отражается на длине боковых побегов. Образование перьевых структур наблюдается как на главной оси, так и на боковых осях ветви. Заканчивается развитие регулярной структуры у *D. lotus* образованием короткого неветвящегося побега.

У ветвей из нижней, затененной части кроны (рис. 1, л) особой этого вида мы также можем наблюдать в дистальной части ветви характерную регулярную структуру. Она обладает теми же свойствами, но не достигает больших размеров. В проксимальной части такой ветви короткие боковые оси (9–15 ветвей), состоящие из малоразвитых простейших структур, объединяются в модульную структуру следующего порядка. Элементарная побеговая система *D. lotus*, состоящая, как у *C. caucasica*, из многочисленных элементов и отличается от ЭПС последнего особенностями взаиморасположения частей модуля, т. е. геометрия ЭПС является ведущим признаком, характеризующим модуль.

Элементарная побеговая система *Ulmus laevis* развивается за 4 года (рис. 2).



Рис. 2. Схема строения элементарных побеговых систем *Ulmus laevis*.

а, б, в — двухлетние ЭПС; г, д — трехлетние ЭПС; е — четырехлетние ЭПС.

На мощном побеге первого порядка развиваются многочисленные (до 28 и более) боковые побеги. Выделяются три группы боковых побегов. В проксимальной части материнского побега образуются 3–5 коротких побегов. Средняя часть материнского побега несет до 20 и более боковых побегов, имеющих примерно одинаковую длину. В дистальной части развиваются 3 мощных побега, длина которых в 1,5 раза больше длины побегов в средней части. Такие длинные и сильные боковые побеги в дальнейшем служат основой для образования элементарных побеговых систем следующего порядка.

С увеличением возраста растения на вновь образующихся ветвях развиваются ЭПС меньшего размера, причем количество боковых побегов средней части материнской оси падает. ЭПС, развивающиеся на верхушке кроны 40–60-летнего дерева, отличаются меньшими длиной и количеством боковых побегов и сближенными междоузлиями на главной оси ЭПС. На ветвях средней части кроны количество боковых побегов на ЭПС уменьшается до 10, но длина междоузлий на материнской оси ЭПС остается такой же, как у хорошо развитых ЭПС молодого дерева (из нижней части кроны).

Проникновение вяза на север связано с возможностью сокращения количества боковых побегов в средней части ЭПС, т. е. с уменьшением времени ее развития. Различия формы и характера кроны растений *U. laevis* на юге и на Северо-Западе России определяется размерами элементарных побеговых систем, образующих ветви. Крона северных растений более плотная и «кудрявая» за счет большого количества коротких ЭПС. На юге крона дерева образована меньшим количеством крупных ЭПС и поэтому имеет более правильные (ровные) очертания.

У молодых особей *Tilia cordata* (рис. 3, а) в теплых и влажных климатических условиях (район г. Сочи) можно выделить два варианта перьевых структур.

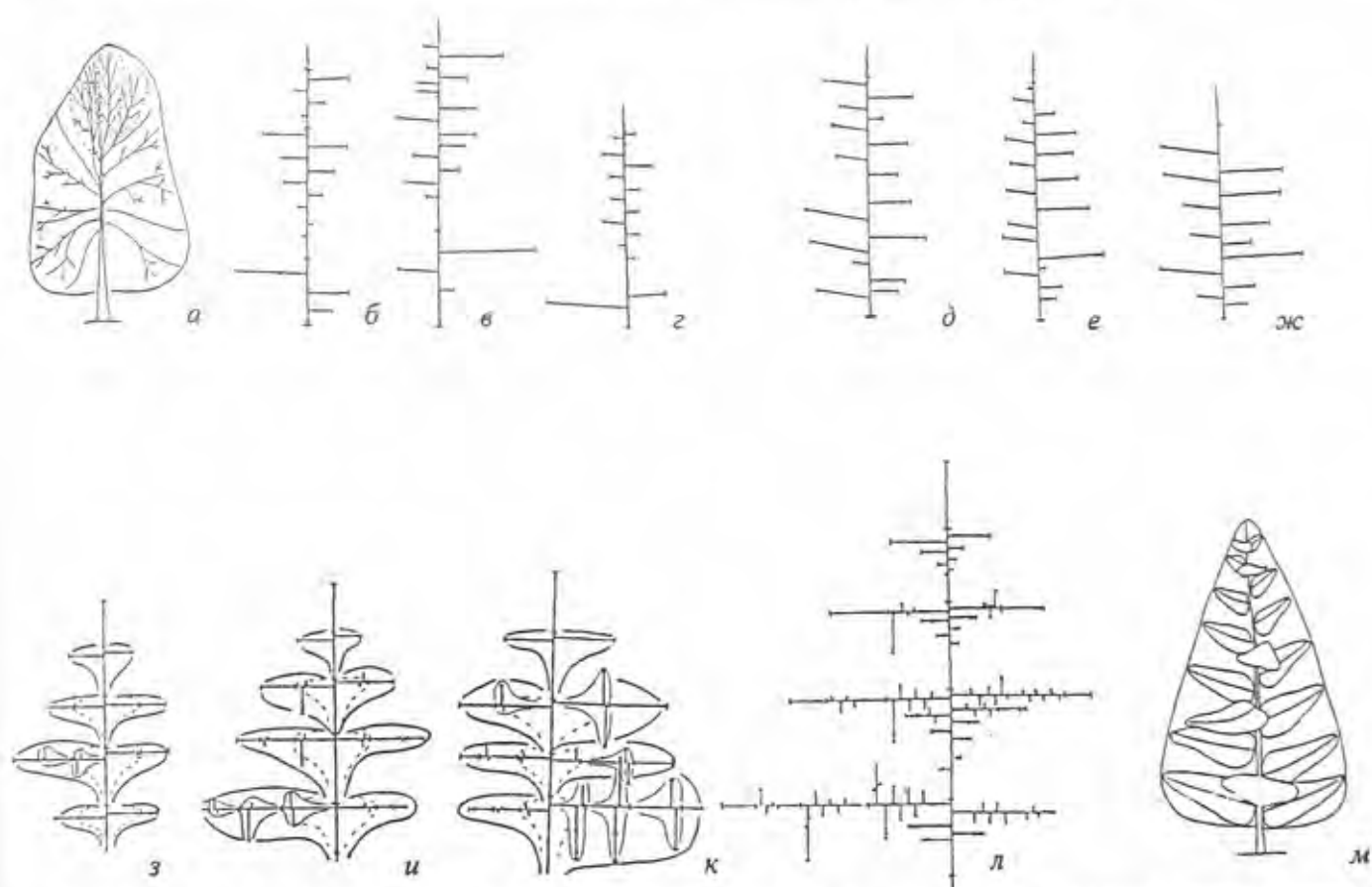


Рис. 3. Схема строения кроны *Tilia cordata* и *Magnolia kobus*. а — схема строения кроны молодой особи *T. cordata*; б, в, г — двухлетняя регулярная структура пера *T. cordata*; д, е, ж — четырехлетняя регулярная структура пера *T. cordata*; з, и, к, л — схемы строения регулярных структур *M. kobus*; м — схема строения кроны *M. kobus*.

Первый вариант пера характеризуется образованием длинного материнского побега, на котором регулярно расположены многочисленные (19–22) боковые побеги. Такое двухлетнее образование охватывает большое пространство, достигая 1,5–1,8 м в длину. Абсолютные размеры могут быть больше или меньше, тем не менее пространственные взаимодействия боковых и осевых побегов четко отделяют перьевые структуры. За-

вершение образования структуры этого типа связано с формированием на верхушке главной оси коротких одного или двух боковых побегов (рис. 3, б, в, г).

Другой тип пера-модуля, который также встречается в Белгородской области, характеризуется тремя последовательными осевыми побегами, которые складываются в единую систему общего комплекса пера (рис. 3, д, е, ж). Как и у всех регулярных структур, рассмотренных выше, заканчивают развитие пера-модуля *T. cordata* короткие побеги, развивающиеся в дистальной части главной оси.

Наблюдаемые в ветвях липы на юге регулярные структуры отсутствуют в северной части ее ареала. С продвижением на север в кроне резко уменьшается количество многолистных побегов, взаимоотношение ее осей напоминают структуру модуля. В условиях Северо-Запада за 4-8 лет (в особо неблагоприятных условиях 10-12 лет) развивается плоскостная структура, взаимное расположение главной и боковых осей которой подобно существующему в ЭПС южных растений. В побеговых системах растений на севере ареала резко сокращено количество боковых побегов, так как структура состоит из малолистных побегов, на которых ежегодно наиболее часто просыпаются 1-2 почки.

*Magnolia kobus* относится к листопадным видам рода, хорошо адаптирующимся к условиям Черноморского побережья Кавказа (район г. Сочи). Регулярные структуры *M. kobus* представлены на рис. 3 (з, и, к, л). Пунктирной линией отмечены элементарные регулярные единицы на главной оси ветви. Тонкой сплошной линией выделены регулярные структуры на осях второго порядка, а толстой сплошной линией — регулярные структуры более высоких порядков. Таким образом, на 5-летней ветви по главной оси можно выявить 4 сходные структуры. ЭПС магнолии состоит также из осевого и развившихся на нем боковых побегов. В отличие от *Tilia cordata*, *Diospiros lotus*, *Celtis caucasica*, у которых длина боковых побегов изменяется по-материнскому слабо, у магнолии происходит ярко выраженный процесс уменьшения длины боковых побегов по-материнскому сверху вниз. Самыми длинными являются боковые побеги, образовавшиеся из двух верхних почек материнского побега. Побеги из двух-четырех средних почек имеют среднюю длину, а побеги в нижней части оси самые короткие. Кроме того, количество боковых побегов у магнолии (7-8) гораздо ниже, чем у *Diospiros lotus*, *Celtis caucasica*. На одной ветви следующие друг за другом регулярные структуры идентичны. На главной оси ветви насчитывается до 4-7 ЭПС, а на осях второго и третьего порядков ветвления — 1-2. Так как в кроне магнолии каждая выше расположенная ветвь имеет меньшее количество ЭПС, чем ветвь предыдущего года, то крона растения молодого возраста имеет четко пирамидальный вид (рис. 3, м).

Регулярные структуры *Alangium platanifolium* (рис. 4 а, б, в) и *Laurocerasus officinalis* (рис. 4 г, д, е) очень похожи на побеговые комплексы магнолии: элементарные побеговые системы (выделены сплошной линией) встречаются на осях всех порядков ветвления. Разнообразие боковых побегов (по длине и количеству листьев), образовавшихся на материнском, гораздо ниже, чем у магнолии. У *A. platanifolium* из верхних двух-трех почек материнского побега образуются два мощных длинных боковых побега, достигающих 2/3 длины материнского. Остальные боковые побеги короче в 3-5 раз и не ветвятся в дальнейшем. Характеристики акротонической структуры *A. platanifolium* отличаются от всех описанных выше видов. У *L. officinalis* меньше боковых побегов, соотношение длины 2-3 верхних побегов к длине материнского больше, чем у *A. platanifolium*, но общие размеры структуры меньше. Израстание главной оси у *A. platanifolium* происходит на 4-5-й год, а осей второго и третьего порядков — на 2-3-й год. У *L. officinalis* развитие главной оси заканчивается на 4-й год, а осей второго порядка — на 2-й год.

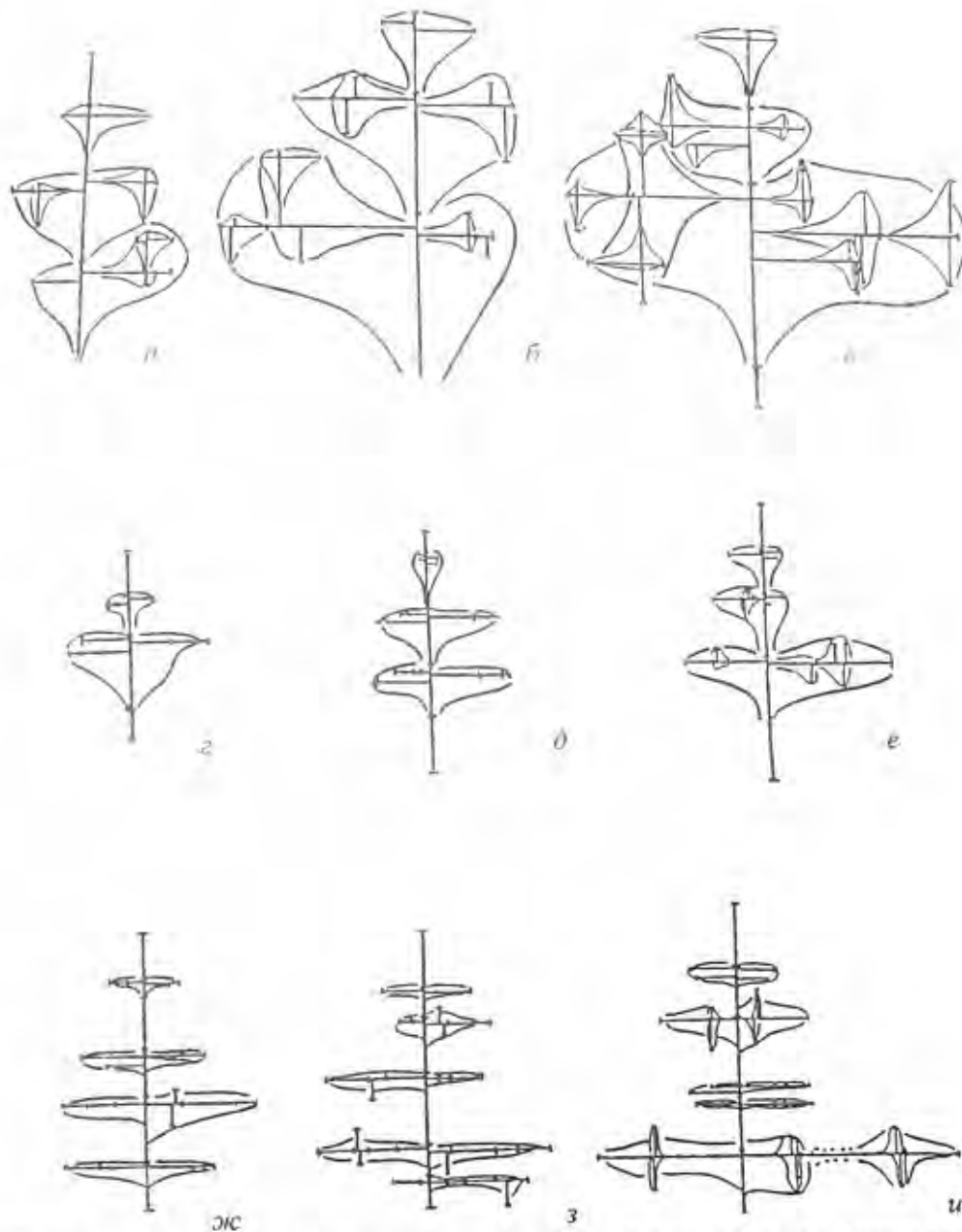


Рис. 4. Схемы строения ветвей *Alangium platanifolium* (а, б, в); *Laurocerasus officinalis* (г, д, е); *Quercus ilex* (ж, з, и).

У *Quercus ilex* (рис. 4 ж, з, и) регулярная структура образуется за два года. Особенность этих структур состоит в том, что в верхней части материнского годичного побега образуется группа тесно сближенных боковых побегов, которые располагаются в плоскостях, перпендикулярных плоскости главной оси. В средней и нижней частях материнского побега почки остаются спящими. Сочетание участков с побегами и без них создает характерную трехмерную структуру ветви. На главной оси ветви встречаются побеги, на которых не образуется дочерних. Такие участки еще больше отдалают друг от друга группы боковых побегов. Шести-семилетние ветви у особей *Q. ilex* молодого генеративного возраста состоят из осей трех порядков ветвления. В условиях влажных субтропиков Сочи не образуется осей четвертого порядка. Таким образом, формирование регулярной структуры закончилось, в дальнейшем идет лишь процесс нарастания. У *Q. ilex* и у *S. caucasica*, в отличие от других рассмотренных выше видов, выражена трехмерность регулярной структуры.

Обсуждение. И. Г. Серебряков, анализируя разнообразие почек в пределах годичного побега [16], подчеркивал недостаточную изученность закономерностей распределения более или менее крупных почек на материнском побеге. Виды *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Picea excelsa*, *Tilia cordata*, *Ulmus elfusa*, *Syringa vulgaris* имеют самые крупные почки в верхней части побега, в то же время у *Acer platanoides* и *Quercus pedunculata* наиболее развитые почки находятся в средней части побега [16]. Как отмечали А. А. Федоров и другие [19], продольная симметрия (акротонная, мезотонная, базитонная) тесно связана с полярностью побегов. Несомненно, продольная симметрия побегов принимает участие в формировании перьевых структур. Однако характерный для вида рисунок взаиморасположения побегов определяется не только продольной симметрией, выделенной еще В. Троллем [25], но и филотаксисом, углом отхождения побегов от ося, соотношением длин побегов в системе.

Раскрывая более подробно эти положения, мы пришли к выводу, что принципиально важными для выделения элементарных побеговых систем являются следующие признаки: 1) характер изменения длин междоузлий по материнскому побегу, который является главной осью ЭПС (рис. 5, А); 2) разнообразие групп побегов (например, коротких и длинных) и характер их распределения по материнскому; отношение длин этих побегов к материнскому; 3) количество (1, 2-3 или много) длинных побегов (этот признак, по-видимому, закреплен жестче, чем количество боковых побегов той же длины); 4) соотношение длин наиболее длинных боковых и материнского побега (рис. 5, Б); 5) соотношение длин бокового побега и подлежащего междоузлия (рис. 5, В); 6) угол между материнским и боковыми побегами; 7) положение генеративных органов.

Элементарный побеговый комплекс развивается у разных растений за 2-4, 8-12 лет. Кроме того, побеговые структуры имеют «начало» и «конец», отграничиваются от последующих побеговых систем короткими, израстающими побегами. Чем жестче закреплены характеристики системы побегов, тем хуже будет приспосабливаться организм к неблагоприятному климату. Жестко закрепленная структура в плохих условиях недоразвивает фотосинтезирующий аппарат, и нарушается соответствие между дыхательной и фотосинтетической поверхностями. Выживание в неблагоприятных условиях, таким образом, будет в первую очередь зависеть от длины вегетационного сезона и температурного порога распускания почек. Виды, обладающие непластичными крупными регулярными структурами, могут выживать только в условиях теплого влажного климата.

У *M. kobus* перьевая структура состоит из последовательности сходных, акротонно-симметричных участков и заканчивается израстающим побегом. Такая структура жестко закреплена. Холодный и короткий вегетационный сезон обнажит невозможность приспособления системы и вызовет ее гибель. Константность структуры связана с низкой организацией рода *Magnolia*. У более совершенных родов (например, рода *Tilia*) трансформация побеговых систем в холодных условиях приведет к изменению количества членов «пера» и тем самым даст возможность виду приспособляться к различным экологическим условиям. Вероятно, адаптироваться такая структура может только за счет изменения временных характеристик: растягивания на несколько вегетационных сезонов образования завершеного комплекса модуля, как это описано для тундровых растений, у которых увеличивается длительность формирования почек [21].

Все рассмотренные нами виды имеют тропическое или субтропическое происхождение и главным образом крупнолистные, т. е. каждый лист имеет высокую ценность как



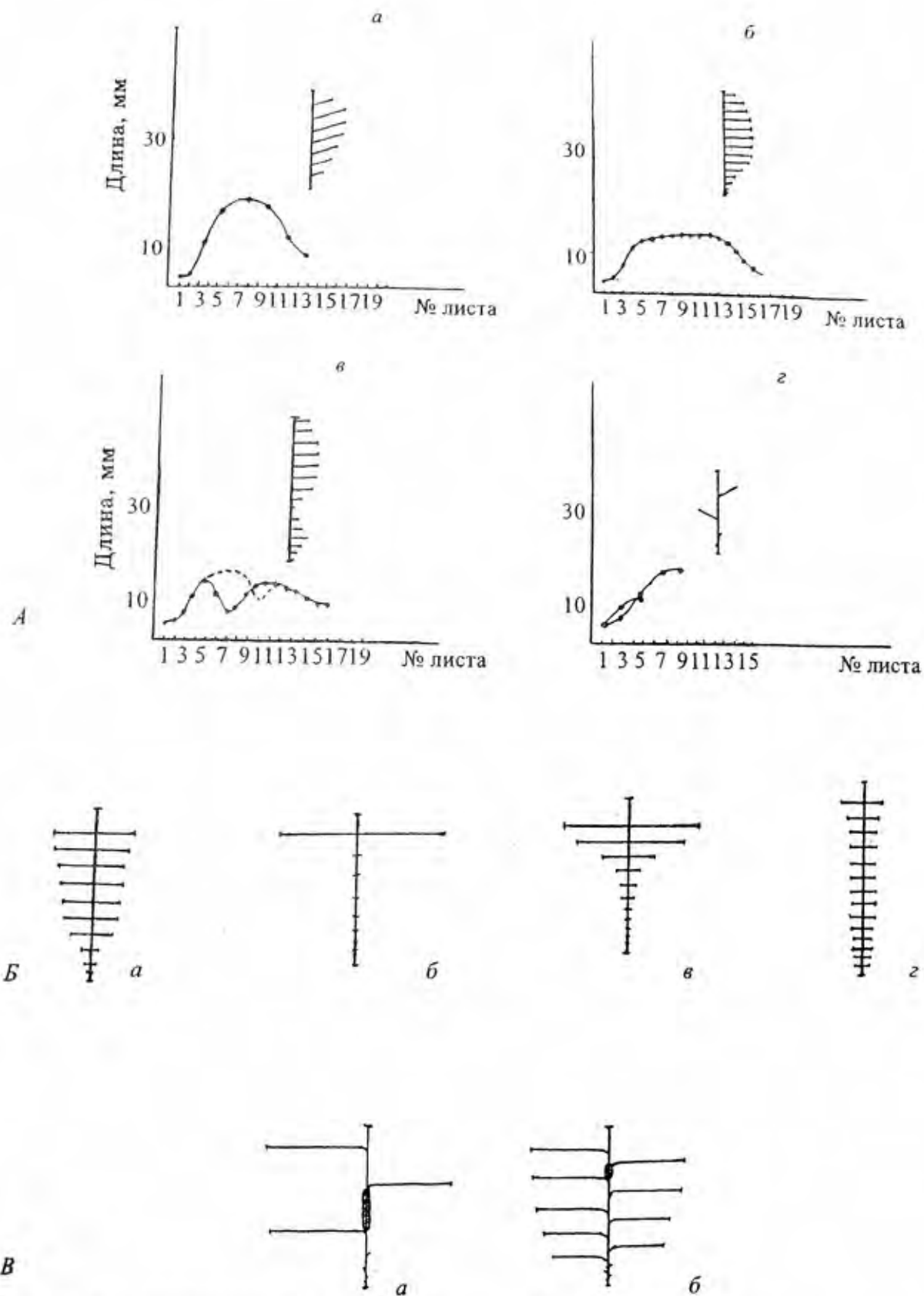


Рис. 5. Особенности строения ЭПС при изменении ее характеристик.

А — изменение длин междоузлий по побегу и соответствующее ему расположение боковых побегов: а, б — удлиненный побег; в — удлиненный побег с двумя фазами роста в течение одного вегетационного сезона; г — укороченный побег. Б — варианты размещения боковых побегов на материнском: а — многочисленные длинные побеги; б — боковые побеги существенно различаются по длине: верхние — длинные, остальные — укороченные; в — резко различная длина боковых побегов; г — многочисленные короткие боковые побеги. В — соотношение длин бокового побега и подлежащего междоузлия: а — большая длина междоузлия; б — малая длина междоузлия.

фотосинтетический аппарат. Поэтому пространственные структуры побеговых систем с такими листьями имеют меньшее количество вариантов. Можно предполагать, что при меньших размерах листа система будет более подвижной.

Рассмотренные побеговые структуры имеют в основном прямолinéйные главные оси. Напротив, у древесных растений Северо-Запада (виды родов *Populus*, *Sorbus*, *Betula* и др.) большое значение во внешнем виде структуры имеют изгибы основной и боковых осей. В структуре крупной ветви регулярные побеговые системы образуются последовательно (рис. 6, а).

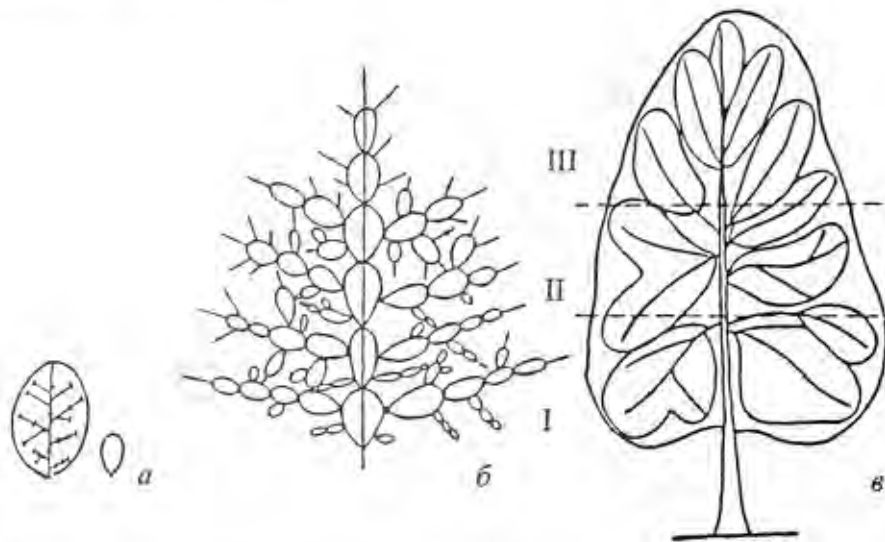


Рис. 6. Элементы структуры кроны *Tilia cordata*.

а — малолетняя разветвленная система побегов; б — ветвь от ствола, состоящая из множества многолетних, разветвленных побеговых систем. Элементы схемы, имеющие разные форму и размеры, соответствуют разным типам побеговых систем; в — крона семенного дерева. I, II, III — верхняя, средняя, нижняя части кроны, соответствующие онтогенетически разным участкам ствола.

Их совокупность образует структуру следующего порядка — ветвь от ствола (рис. 6, б). Эта структура обладает свойствами эмерджентности. Расположение генеративных органов по периферии кроны является отражением этого свойства.

Ветви, взятые с онтогенетически равных участков ствола разных деревьев, будут более похожи, чем ветви с разных уровней ствола из одной кроны, как показано на примере развития кроны *Pinus sylvestris* [4]. Индивидуальность дерева зависит от степеней свободы каждого иерархического уровня кроны: побега, регулярной структуры, ветви и самой кроны в пределах клона. Это означает существование нескольких вариантов единиц в пределах каждого уровня. Разнообразие регулярных структур связано с взаимодействием ветвей в кроне, стадией онтогенеза дерева, воздействием условий среды (рис. 6, в). Вероятно, для единиц более высокого порядка (ветвей и крон в пределах клона) эти причины также значимы. Действуя на всех уровнях организации кроны, они приводят к огромному разнообразию крон [2]. Поэтому в естественных сообществах выделение регулярной структуры вызывает трудности.

Дальнейшие исследования можно направить на выявление особенностей регулярных структур в связи со стадиями онтогенеза дерева, экологическими условиями и эволюционными изменениями этой структуры в ходе продвижения видов на север.

**Заключение.** Узнаваемость внешнего облика древесных видов связана со сложением побегов (или их систем) в регулярные структуры. Регулярная структура, характер-

ная для каждого вида, выявляется у деревьев молодого генеративного возраста. Такие структуры повторяются в ходе развития ветвей и кроны.

В пределах крупной ветви в кроне взрослого дерева удается выявить многократно повторяющиеся группы побегов (регулярные структуры). В соответствии с современными представлениями эти группы могут рассматриваться как модули.

Характерные для вида геометрические формы регулярной структуры определяются взаиморасположением побегов (тип продольной симметрии, углы отхождения побегов от материнского, расположение генеративных органов); их количеством, длиной и олиственностью.

Регулярная структура у видов древесных растений, недавно вышедших из тропической зоны (*Celtis caucasica*, *Diospiros lotus*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*), характеризуется многочисленностью боковых побегов. Эти побеги не сильно отличаются по длине. У *T. cordata* и *U. laevis*, приспособившихся жить в высоких широтах, регулярные структуры более изменчивы по количеству и размерам дочерних побегов.

Двухлетняя регулярная структура наиболее древнего из рассмотренных видов *M. kobus* мало изменчива и повторяется на осях как первого, так и второго порядков ветвления вне зависимости от условий среды. Характер расположения побегов остается таким же, могут изменяться лишь длина и количество побегов, которые зависят от стадии онтогенеза.

Побеговая структура ветви трансформируется по мере удаления от ствола к периферии кроны, а именно: изменяется длина и олиственность побегов, длительность формирования регулярной структуры, происходит израстание. При этом характерное для вида взаиморасположение побегов внутри регулярной структуры остается постоянным. У кустарников трансформация структуры боковых ветвей от ствола к периферии происходит быстрее, чем у деревьев, в связи с большими размерами боковых ветвей у последних.

Для *U. laevis* можно говорить об изменении характеристик ЭПС в кроне крупного дерева от основания к вершине: происходит сокращение количества боковых побегов в средней части элементарного побегового комплекса и уменьшение их длины, но при этом геометрическая форма ЭПС не изменяется.

Изучение структуры кроны требует использования больших промежутков времени, так как регулярная структура образуется не за один вегетационный сезон. Временной аспект развития регулярной структуры не менее важен, чем ритмические характеристики, которые обычно описывают для побега.

У деревьев умеренных широт, проникших далеко на север, такая структура может быть выявлена легче в наиболее благоприятных условиях, а в худших условиях образуются недоразвитые побеговые системы, придающие внешнему виду дерева индивидуальные черты. Форма кроны вяза на юге и на севере России сильно различается и связана со степенью развития ЭПС. У *Tilia cordata* на севере при отсутствии открытого роста регулярные структуры очень изменчивы и зависят от условий среды, хотя и можно выделить повторяющиеся единицы структуры, которые образуются за 4 года.

## Summary

Antonova I. S., Azova O. V., Elsukova U. V. Architecture and hierarchy of shoot systems of some trees species in temperate zone.

Typical regular 2-4-year shoot systems forming branches and crowns are described for 9 temperate tree species. Species-specific geometrical forms of a regular structure (elementary shoot system) are determined by the character of internode lengths of shoot; arrangement of shoots (longitudinal symmetry, angles between parent's and daughter's shoot, the position of reproductiv organs); the number of leaves and length in

relation to shoots. From the centre to the outlying areas of the crown the length and leave number of shoots constituting the regular structure are very changeable, duration of regular structure formation, but species-specific shoot arrangement is always constant. The tree crown structure should be investigated during long time intervals, because the regular structure formation period is bigger than that of the vegetative season.

## Литература

1. Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 10-28.
2. Антонова И. С., Елсукова Ю. В. Особенности строения порослевых форм *Tilia cordata* Mill. (начальные этапы развития) // Труды VI Международной конференции по морфологии растений памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 1999. С. 12-13.
3. Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 49-59.
4. Антонова И. С., Тертерян Р. А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 109-123.
5. Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. № 1. С. 37-53.
6. Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на микроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 18-20.
7. Гатцук Л. Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 1-4.
8. Гатцук Л. Е., Шафранова Л. М. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 6-8.
9. Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968-978.
10. Кренке Н. П. Хирургия растений (травматология). М., 1928.
11. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977.
12. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 3. С. 409-421.
13. Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 6-14.
14. Михалевская О. Б. Элементарный побег у силлептически ветвящихся древесных растений // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 57-58.
15. Михалевская О. Б. Структура и динамика развития побегов *Lindera citriodora* (Lauraceae) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 80-87.
16. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений // М., 1952. С. 114-140.
17. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962.
18. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971.
19. Федоров А. А., Курпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М.; Л., 1962.
20. Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 437-448.
21. Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988.
22. Halle F., Oldeman R. A. Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970.
23. Halle F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin, 1978.
24. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plant Succession and tree architecture: An attempt at Reconciling Two Scales of Analysis of Vegetation Dynamics // Acta Biotheoretica 46. 1998. P. 1-22.
25. Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. T. 1. Die vegetative Aufbau. Jena, 1954.

Статья поступила в редакцию 15 ноября 2000 г.