

© И. С. Антонова, А. А. Гниловская

ПОБЕГОВЫЕ СИСТЕМЫ КРОНЫ *ACER NEGUNDO* L. (*ACERACEAE*) В РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЯХ

I. S. ANTONOVA, A. A. GNILOVSKAYA. SHOOT SYSTEMS
OF *ACER NEGUNDO* L. (*ACERACEAE*) CROWN IN DIFFERENT AGE STAGES

Санкт-Петербургский государственный университет, биолого-почвенный факультет,
кафедра геоботаники и экологии растений
199178 С.-Петербург, Средний пр., 41/43
Тел./Факс: +7 (812) 328-14-72
E-mail: geobotany@bio.psu.ru
Поступила 19.06.2012

Исследованы особи *Acer negundo* L. разных возрастных состояний — от проростка до зрелого генеративного. Подробно описаны побеговые комплексы осей низких (1—3) порядков. Прослежено развитие двулетних побеговых систем от стадии почки до ветви от ствола. Сравнение побеговых систем ветвей на разных стадиях позволило выделить небольшое количество типов побеговых систем, при помощи которых можно описать весь набор побеговых систем кроны. Выделенные типы побеговых систем формируются у особей в разных частях вторичного ареала, что позволяет предположить, что такие системы являются устойчивыми и закрепленными для вида.

Ключевые слова: *Acer negundo*, кроны, побеговые системы, возрастные состояния, почки, побеги, ветви, единицы строения, типы побеговых систем.

Крона дерева — динамическая система, позволяющая растению успешно существовать в пространстве. Широко известно, что в ходе онтогенеза древесные растения меняют форму кроны (Серебряков, 1952, 1962; Артюшенко, Соколов, 1962). Структура побеговых систем, приводящая к такому изменению, мало изучена. Она затрагивалась лишь вскользь в связи с качеством плодовых деревьев и их урожайностью (Шитт, Метлицкий, 1940; Prusinkiewicz et al., 2005). Между тем исследование побеговых систем позволяет решать многие теоретические и практические вопросы (Barthelemy, Caraglio, 2007).

Адаптивные возможности *Acer negundo* L. не раз освещались в литературе (Замятин, 1958; Харитонович, 1968; Аксенова, 1975). Подробно исследовано строение почек, листьев и побегов у генеративных растений (Тихонов, 1977; Лысенко, 1971; Ройч, 1981; Костина, 2009). Пристальное внимание авторы уделяли строению соцветий и генеративных побегов (Белостоков, 1961; Путиванова, 2008; Костина, 2009). Вопрос о формировании побеговых систем кроны этого вида в разных возрастных состояниях не имеет должного отражения. Между тем именно приспособительные особенности каркаса кроновой системы позволяют дереву успешно выносить ассимиляционную поверхность к солнцу, а значит, и успешно существовать.

В настоящее время североамериканский вид, клен ясенелистный, интродуцированный в России в XIX в., полностью перестал зависеть от человека в своем распространении (Виноградова, 2009). Он способен заселять как нарушенные местообитания (окраины поселений, обочины дорог, дворы заброшенных строений и т. д.), так и вселяться в естественные сообщества. Инвазионность вида — яркое отрицательное свойство с точки зрения поддержания биоразнообразия естественных сообществ (Виноградова, 2009).

Исследования морфологического строения кроны инвазионных видов представляется важным в связи с необходимостью выявления эколого-биологических свойств, позволяющих им активно расселяться.

Осознание недостаточности уровня побега для предсказания урожая плодовых деревьев показано в многочисленных работах института INRA (Costes, 2003). В обзоре работ по побеговым системам (Barthelemy, Caraglio, 2007) дается развернутое представление о том, сколь важные и разнообразные вопросы могут быть решены и решаются на основе побеговых систем: рост и развитие растений в лесных сообществах и на плантациях, развитие кроны в разных условиях среды. В этих работах используются разные по количеству лет системы побегов. Их размер и характеристики зависят от поставленной авторами задачи. Между тем представляется очень заманчивым построить единую систему уровней организации крон деревьев и сравнить их между собой, как это с успехом делают российские исследователи школы Т. И. и И. Г. Серебряковых (Савиных, 2006; Гацук, 1994).

Ранее была разработана система конструктивных единиц кроны (Антонова, Азова, 1999; Антонова, Николаева, 2004), в которой важную роль играют двулетние побеговые системы.

Двулетние побеговые системы — это последовательно развивающиеся в осях разных порядков древесного растения структуры, обладающие характерным геометрическим контуром и определенным соотношением размеров боковых побегов относительно осевого. Набор систем, формирующихся в кроне дерева в течение жизни, неодинаков.

Таким образом, целью работы является выделение, описание и классификация двулетних побеговых систем, из которых состоят основные несущие оси особей *A. negundo* различных возрастных состояний.

Материал и методика

Материалы для исследований были собраны от подзоны южной тайги до горно-степной зоны: в Ленинградской, Московской, Калужской, Владимирской и Белгородской областях, а также в Республике Адыгея в период с 2007 по 2012 г.

Общее число подробно изученных особей составило 702. Были исследованы растения всех возрастных состояний до состояния G3 по системе Заугольновой (Заугольнова, 1968) (табл. 1). Начиная с виргинильного возрастного состояния, для измерений отбирались только женские особи.

Особи виргинильного, молодого генеративного и зрелого генеративного возрастных состояний были исследованы в условиях открытых местообитаний (растения не были затенены), а проростки, ювенильные и имматурные особи — как в открытых местообитаниях, так и в биоценозах поймы рек и широколиственных сообществах плакора.

В ходе исследований нами были подробно описаны оси 1—5 порядков ветвлений у растений разных возрастов. Это позволило выделить повторяющиеся элементы строения. Такими элементами являются двулетние побеговые системы, выделение которых происходило от первого побега, образующегося при прорастании, до зрелых осей растений молодого генеративного возрастного состояния. У среднего

ТАБЛИЦА 1
Количество изученных особей в разных возрастных состояниях

Проростки и Jven	Im	Virg	G1	G2
284	94	102	164	58

генеративного возрастного состояния побеговые системы выделялись от ствола до конца ветвей.

Измерялись длины междуузлий и побегов, кривизна веток, углы отхождения побегов. Подсчитывалось количество листьев на побегах, количество почек разных типов, год образования побега.

Для 21-двухлетней побеговой системы молодого генеративного возрастного состояния были изучены все расположенные на них почки. Почки исследовались с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 (Прозина, 1960; Ruzin, 1999).

Отмечались положения почек на побеге, тип почки (вегетативная/генеративная), тип почечного комплекса (вегетативно-генеративный/вегетативный — (Костина, 2006), а также размеры, количество и особенности строения листовых органов. Было изучено 310 почечных комплексов. Общее число исследованных почек составило 1028 шт.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

В пределах рассматриваемых нами географических точек, размерные характеристики *Acer negundo* в возрастных состояниях проростка, ювенильном (Jven) и имматурном (Jm), сильно варьируют. В более поздних возрастных состояниях изменчивость размерных характеристик снижается. В данной работе внимание сфокусировано не на различиях ростовых характеристик, а на сходстве структурных элементов, образующих крону у особей в разных регионах.

У проростка *A. negundo* побеговая система малочленна. Она состоит из одного побега, несущего семядоли, и как минимум двух пар настоящих листьев. В благоприятных условиях проросток быстро переходит к росту и за один вегетационный сезон может пройти до трех возрастных состояний. Количество пар листьев при этом увеличивается в несколько раз, а размер побега — в десятки раз. Кроме того, главная ось растения может образовывать от одной до четырех пар боковых побегов. Ветвление можно охарактеризовать как нерегулярное. Часто возникают асимметрично-развитые растения.

Исследованные проростки, выросшие в разных условиях освещенности, различаются числом пар листьев и номером узла, в котором формируется первый тройчатосложный лист, что является, по данным Б. Н. Замятиной (1958), индикатором перехода растения на ювенильную стадию развития. Обычно формирование тройчатосложного листа осуществляется у 4—6-й пары листьев проростка, однако в неблагоприятных условиях процесс может затягиваться, и листья 6-я пары остаются простыми. Возраст растения при этом может составлять не менее трех лет.

По нашим наблюдениям, в благоприятных условиях Белгородской обл. особь может переходить на имматурную стадию развития на 2—3-й год жизни, в неблагоприятных условиях она находится на более ранней стадии развития до 7-го года жизни.

В благоприятных для молодого растения условиях оно может пройти имматурную стадию за один вегетационный период и иметь прирост главной оси до 1 м. В неблагоприятных условиях эта стадия затягивается на несколько лет, а приrostы оси сокращаются в некоторых случаях до 200 мм (табл. 2).

Годичные приросты главной оси и количество листьев на них у имматурных растений, выросших в пойме, достигают большей величины, чем у растений, вы-

ТАБЛИЦА 2

Длина годичных приростов и количество листьев на главной оси имматурных растений, выросших в условиях плакора и поймы в Белгородской обл., мм (n = 10)

Год	Длина		Количество листьев	
	плакор	пойма	плакор	пойма
2007	161.3 ± 18.4	370.7 ± 39.8	5 ± 0.4	5.5 ± 0.6
2008	171.9 ± 19.2	546.6 ± 57.3	6.42 ± 0.7	7.9 ± 0.6
2009	132.2 ± 16.2	596.2 ± 49.2	5.8 ± 0.5	9.1 ± 0.6
2010	—	797.3 ± 72.8	—	10.4 ± 0.5

росших на плакоре в те же годы. Различия достоверны. Длина годичных приростов главной оси у растений плакора сильно варьирует в разные годы, тогда как у растений поймы длина годичных приростов увеличивается с каждым годом. Побеги имматурных особей в пойме имеют два периода роста, а на плакоре только один (табл. 3). Степень влияния фактора увлажнения почвы на длину годичного прироста имматурного растения составляет 41.7 %, а на количество листьев — только 0.5 %. Рост растений на плакоре угнетен недостатком влаги.

Таким образом, при проточном увлажнении имматурные растения клена ясенелистного растут интенсивнее, образуя более длинные годичные приrostы главной оси с большим числом пар листьев на них и несколькими периодами роста.

Количество пар листьев на годичных приростах главной оси имматурных растений клена ясенелистного, выросших на плакоре, также меньше, чем у особей, выросших в пойме.

Имматурные растения имеют крону цилиндрической формы. В нижней части осевого побега имматурных растений находится зона из 3—4 спящих почек. Над ней располагается зона коротких тонких побегов. Их количество варьирует от 4 до 12 пар, в зависимости от условий среды. Длина таких побегов составляет 0.04—0.08 от длины оси, а угол отхождения варьирует от 60 до 70 град. В верхней части осевого материнского побега развивается одна, иногда две пары крупных боковых побегов, длина которых составляет около 0.2 от длины несущего их побега, угол отхождения — 40—55 град (табл. 4, рис. 1, 2).

Образующиеся на имматурной стадии боковые побеги живут 2—3 года. Их основная функция — увеличение ассимиляционной площади быстрорастущего молодого растения. Они не принимают участия в образовании кроны взрослого растения.

ТАБЛИЦА 3

Длина годичных приростов главной оси имматурных растений клена ясенелистного, выросших на плакоре, в разных географических точках

Год	Белгородская обл.		Владимирская обл.		Майкоп	
	X ± n	n	X ± n	n	X ± n	n
2009	132.2 ± 16.2	10	327.9 ± 24	14	449.5 ± 44.7	6
2008	171.9 ± 19.2	10	210 ± 20.8	11	295.7 ± 47.8	7
2007	161.3 ± 18.4	10	174.2 ± 15.1	12	194.3 ± 20.5	7

ТАБЛИЦА 4

Характеристики побеговых систем *A. negundo* в разных возрастных состояниях

Геометрическая форма побеговых систем	Тип ПС	Возрастное состояние	Длина осевого побега, мм	Количество длинных побегов	Отношение длины длинных боковых побегов к оси	Угол	Количество побегов средней длины
Имматурная	Im.		200—1000	1 пара	0.2	40—55	До 14 пар
Ростовая	Virg.		750—900	2—3 пары	0.7—0.8	47—53	1—2 пары
Сверхростовая	Virg.		1200—1600	2 пары	0.5	45—55	2 пары
Переходная	Virg./G1		300—600	2 пары	0.4—0.6	50—65	1 пара
Основная	G1, G2, G3		200—600	1 пара	0.5—0.6	55—65	1 пара
Расставки	G1, G2, G3		100—500	—	—	—	—
Омоложение на G2	G2, G3		200—400	—	—	—	—
Заполняющая	G2, G3		100—300	—	—	—	—

Таблица 4 (продолжение)

Геометрическая форма побеговых систем	Тип ПС	Отношение длины средних боковых побегов к оси	Угол	Количество коротких	Отношение длины количества коротких боковых побегов к оси	Угол	Количество спящих почек	Количество генеративных побегов
Имматурная		0.04—0.08	60—80	—	—	—	4—5 пар	—
Ростовая		0.15—0.2	70—75	До 7 пар	0.009—0.02	86—91	3—4 пары	—
Сверхрастовая		0.2—0.3	70—75	До 14 пар	0.01—0.02	80—90	2 пары	—
Переходная		0.2—0.3	70—75	До 5 пар	0.02	77—83	2 пары	—
Основная		0.2—0.3	80—70	До 7 пар	0.015—0.02	87—91	1—2 пары	0—3 пары
Расставки		—	—	До 7 пар	0.09—0.12	80—90	1 пара	—
Омоложение на G2		—	—	3—5 пар	0.1	85—90	1 пара	2—3 пары
Заполняющая		—	—	1 (0) шт.	—	80—90	1—2 шт.	3—6 пар

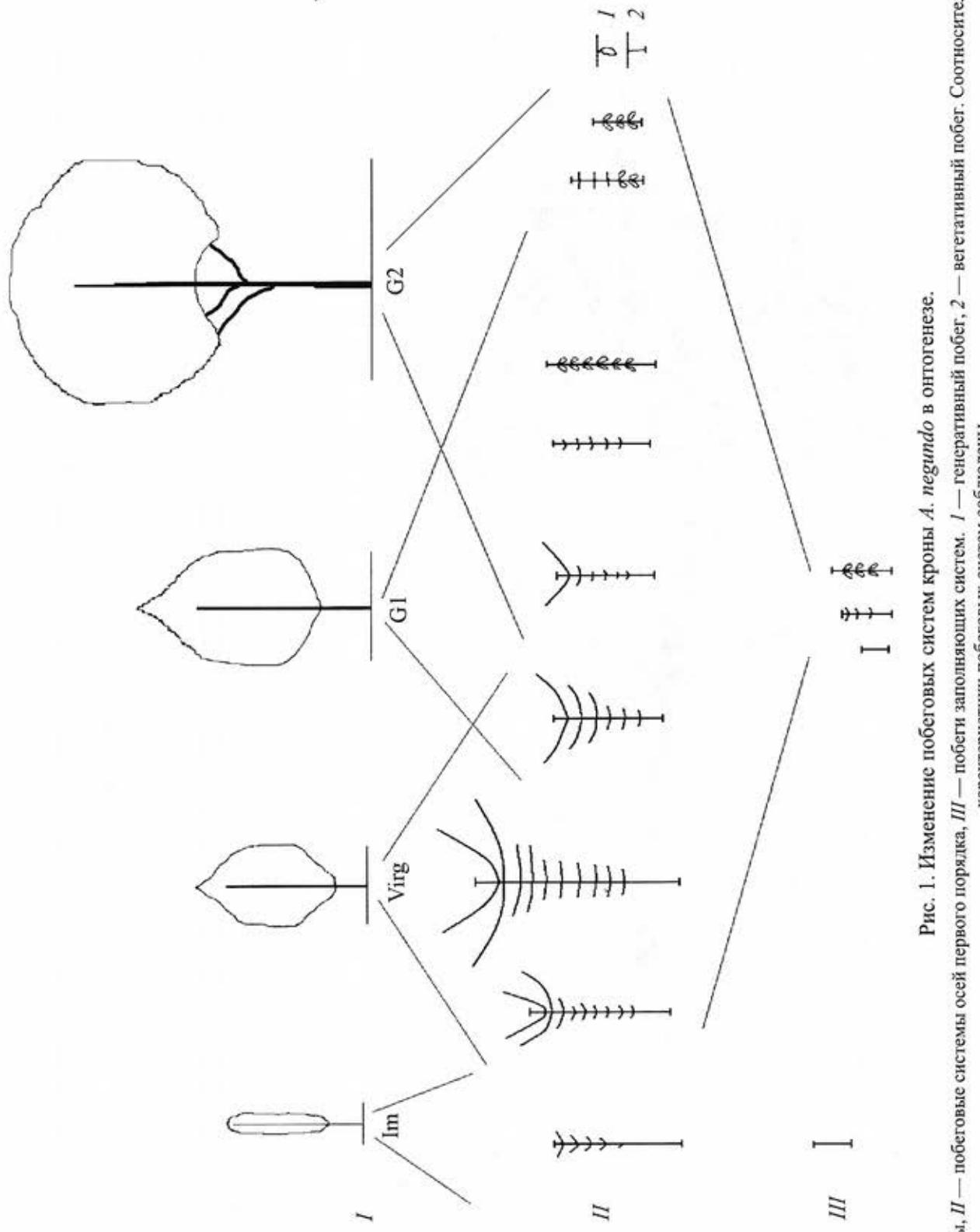


Рис. 1. Изменение побеговых систем кроны *A. negundo* в онтогенезе.
 I — форма кроны, II — побеговые системы осей первого порядка, III — побеги заполняющих систем. 1 — вегетативный побег, 2 — генеративный побег. Соотносительные размерные характеристики побеговых систем соблюдены.

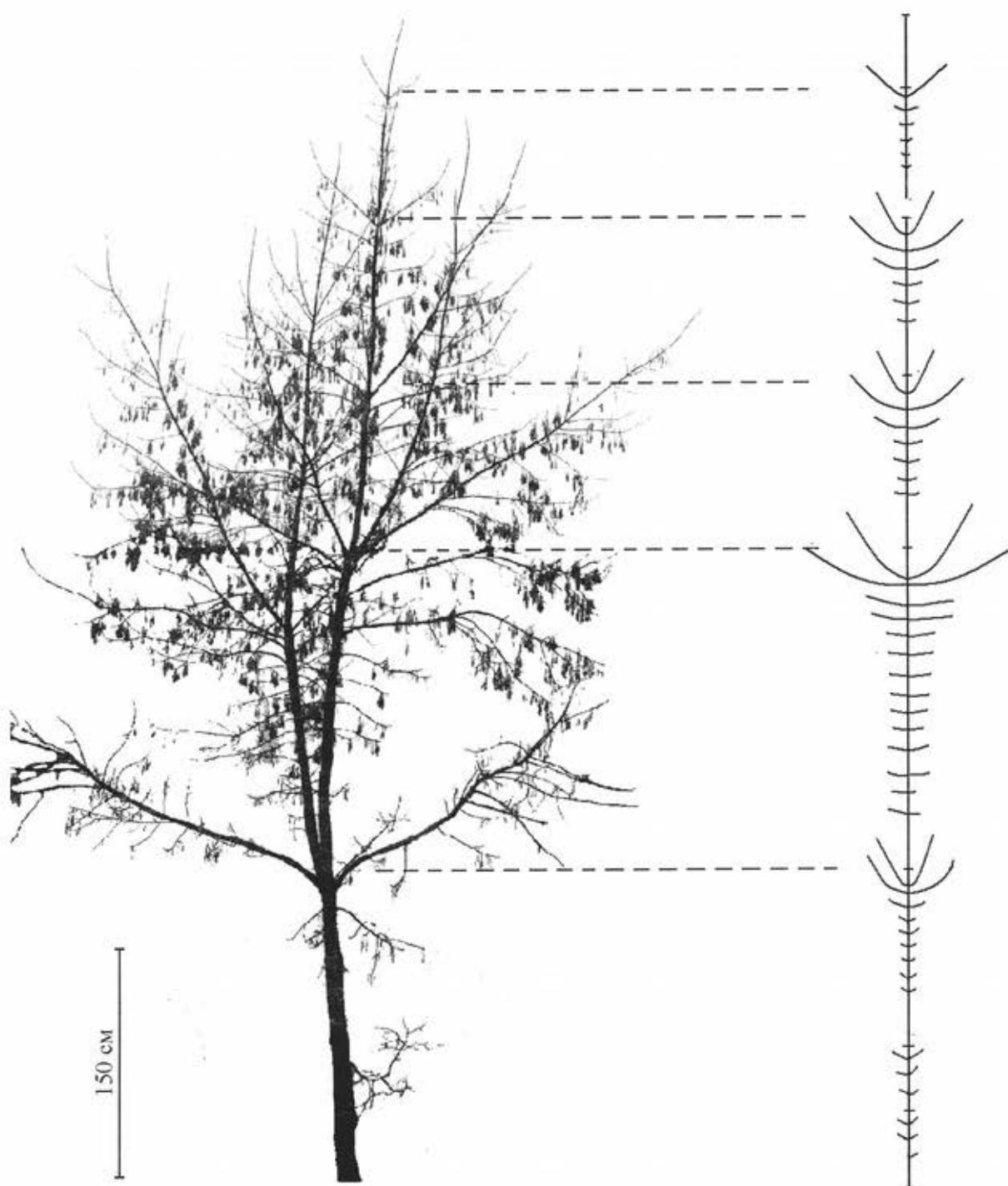


Рис. 2. Строение кроны *A. negundo* молодого генеративного возрастного состояния.
Слева расположена фотография дерева, справа — схема строения побеговых систем оси первого порядка.

Молодое растение *A. negundo* переходит на виргинильную стадию онтогенеза (*virg*) достаточно рано (иногда на 3-й год жизни). В неблагоприятных условиях такой переход может происходить гораздо позже (10 лет и более) (рис. 3).

Переход к очередному возрастному состоянию в условиях Белгородской обл. мало зависит от погодных условий календарного года, а осуществляется по накоплению питательных веществ внутри тела растения.

Крона дерева виргинильного возрастного состояния имеет яйцевидную форму с вытянутой верхушкой. Максимальной ширины крона достигает в нижней трети.

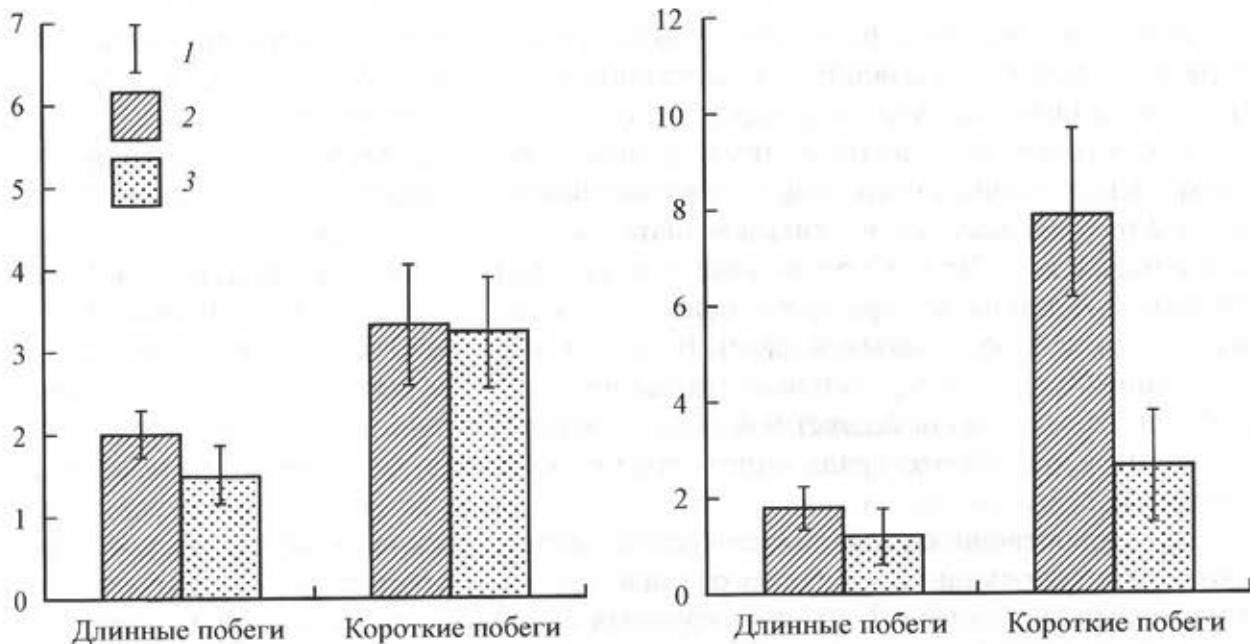


Рис. 3. Количество пар боковых побегов второго порядка годичных приростов главной оси имматурных (слева) и виргинильных (справа) особей клена ясенелистного, выросших на плакоре и в пойме Белгородской обл.

По оси ординат отложено количество пар боковых побегов; 1 — ошибка средней, 2 — пойма, 3 — плакор.

В виргинильном возрастном состоянии у дерева развивается побеговая система, которую мы называем «ростовой», имеет следующее строение. В нижней части побеговой системы находится зона из 3—4 пар нераскрывающихся почек, над ней находится зона небольших побегов: их длина составляет 0.009—0.02 от длины осевого побега, а угол отхождения — около 90 град. Количество таких побегов может достигать 7 пар. Выше располагаются 1—2 пары побегов, длина которых составляет 0.15—0.2 от длины осевого побега, а угол отхождения равен примерно 70 град. В верхней части побеговой системы находится две (три) пары мощных побегов, существенно превышающих в размере нижерасположенные. Их длина сопоставима с длиной осевого побега и составляет 0.7—0.8 от нее. Они отходят от ствола под острым углом, близким к 50 град. Именно верхние побеги вносят значительный вклад в расширение кроны. В будущем они станут скелетными осями.

В верхней части ростовой побеговой системы возможно образование одной мощной ветви при подавлении развития супротивной, которая в дальнейшем будет повторять путь стволового побега, отличаясь лишь приростами. Угол отклонения такой ветви от ствола наименьший из всех реально измеренных у деревьев (рис. 2).

Вслед за ростовой системой на стволе в благоприятных условиях может развиваться побеговая система, которую мы назвали «сверхростовой». Ее основой является мощный побег с наибольшим из встречающихся в кроне годовым приростом. В нижней его части располагается зона нераскрывающихся почек, их количество невелико (не более 3 пар). Над ним находится зона из одинаковых по длине не ветвящихся побегов. Угол ответвления побегов близок к 90 град. В будущем на них будут образовываться генеративные побеги.

Выше располагаются две пары побегов средней длины. Они ответвляются от ствола под углом около 70 град. Их приrostы значительно больше, нежели у побегов предыдущей зоны, и составляют 0.2—0.3 от длины материнского побега. С возрастом такие оси отгибаются вниз, ветвятся незначительно. Функционально они выполняют как генеративные, так и вегетативные функции.

В верхней части сверхростового побега расположены четыре крупных сближенных боковых, отходящих от ствола побега под углом 45—55 град. Относительная длина таких побегов составляет 0.5 от длины материнского.

Следующей за вышеописанным типом побеговой системы появляется «переходная», имеющая следующее строение: приросты главной оси снижаются почти в 2 раза. В нижней части побеговой системы находятся 2 пары не раскрывающихся почек. Над ней расположена зона коротких побегов. Их длина составляет 0.02 от длины материнской оси, а угол отхождения равен 80 град. Выше развиваются побеги большей длины (0.2—0.3 от материнского), имеющие угол отхождения 70 град. В верхней части побеговой системы расположена пара крупных побегов. Их длина составляет 0.4—0.6 от длины материнского побега, а угол отхождения равен 50—65 град. Чаще всего такая структура повторяется в оси дерева 1—2 раза.

Пространственное строение побеговых систем, включая «ростовую», «сверхростовую» и «переходную», создает радиально-симметричную форму кроны. В этих возрастных состояниях 2—3 пары крупных скелетных побегов, расположенных в верхней части побеговой системы, осваивают пространство на все 360 град. Крона накрывает ветвями все сектора подкронового пространства за счет бокового ветвления скелетных осей. Это особенно важно в раннем возрасте при большом светолюбии вида и сильной конкуренции с травами в сообществе.

На 5—12-й (в неблагоприятных условиях эта цифра может возрастать) год жизни молодое растение достигает генеративной стадии развития (G1). Стоит отметить, что образование первых плодов семян у *A. negundo* происходит еще на виргинильных структурах, при этом зачастую крылатки недоразвиты.

С молодым генеративным возрастным состоянием связано появление в кроне побеговой системы, которая будет образовываться большую часть дальнейшей жизни растения — «основной». Она имеет следующее строение: в нижней части побега расположена зона не раскрывшихся почек, их количество обычно не превышает двух. Выше находится зона коротких (2—6 мм) побегов, отходящих от ствола под прямым углом. Над ней расположена зона с осями, имеющими большие годовые приросты (0.2—0.3 от материнского побега), их длины постепенно увеличиваются при продвижении по побегу вверх.

В верхней части побега расположена четвертая зона, представленная двумя отходящими под острым углом крупными осями. Их длина составляет 0.5—0.6 от длины материнского побега, а угол отхождения варьирует от 50 до 65 град. Они быстро растут, и в будущем становятся крупными ветвями.

Пространственное строение «основной» побеговой системы меняет радиально-симметричное расположение крупных ветвей на билатерально-симметричное. В дальнейшем радиальная симметрия дерева восстанавливается за счет того, что у последующей за «основной» побеговой системы верхняя пара крупных побегов будет смешена на 90 град относительно расположенной ниже.

Как видно из табл. 3, величина годичного прироста главной оси, организующей «основные» побеговые системы, существенно меньше, чем у виргинильных «ростовых» и «сверхростовых» систем и большинства «переходных». Для размещения в пространстве крупных боковых ветвей *A. negundo* образует на осях низших порядков побеговые системы аналогичные основным, но не развивающие длинных боковых побегов.

На данном этапе крона уже набрала достаточную высоту и образует ветви, для которых подавление роста соседей снизу — не столь важная задача. На первый план выходит генеративная функция.

Для *A. negundo* характерны так называемые групповые почки (пазушные почечные комплексы или ветвящиеся почки) (Белостоков, 1961; Михалевская, 2001; Костина, 2007). Они могут быть образованы только генеративными почками либо как вегетативными, так и генеративными (Путиanova, 2008). На побеге *A. negundo* подавляющее большинство почек состоит из центральной вегетативной почки и двух боковых генеративных. При этом размеры почек на побеге варьируют не линейно и связаны не с положением почки на побеге, а с количеством узлов и условиями роста. Однако в зависимости от положения почки на побеге из нее развиваются побеги разного качества.

Из верхушечной почки развивается вегетативный побег — основа побеговой системы следующего года. В благоприятных условиях на побеге оси первого порядка в верхнем узле развиваются 2 крупных вегетативных побега. Боковые части почечного комплекса, несущие зачатки двух генеративных побегов, не развиваются. У нижележащего узла почечный комплекс рождает 1 вегетативный побег меньшей длины из расположенной по центру почки и один генеративный побег, занимающий боковое положение. Из двух супротивных почечных комплексов образуются, таким образом, 4 побега, два из которых — генеративные и два — вегетативные. В лежащих ниже узлах из почечного комплекса образуется один центральный вегетативный короткий побег и два боковых генеративных. Такое строение свойственно каждому почечному комплексу супротивной пары листьев. Нижележащие почечные комплексы развиваются аналогично. Размеры боковых вегетативных побегов постепенно сокращаются.

Наиболее успешные ветви низких порядков ветвления имеют картину развития боковых побегов, обозначаемую нами как «основная» двулетняя побеговая система.

Большая часть побеговых систем кроны возрастного состояния G1 строится по такому типу. В зависимости от положения в кроне и экологических условий они уменьшаются в размерах, происходит сокращение числа побегов и усиление генеративной функции, однако принципиально конструкция остается сходной.

В неблагоприятных условиях типы побеговых систем принципиально не меняются. Различия выражаются в уменьшении размерных характеристик и числа элементов в побеговой системе. Сокращается количество образуемых семян. Ствол дерева нередко теряет строго вертикальное положение и отклоняется, стараясь уйти от затенения. В условиях конкуренции и затенения происходит увеличение углов ответвления побегов в верхней части побеговой системы. Изменение вертикального положения ствола приводит также к большему отгибанию ветвей, поскольку под действием веса листьев и семян слабые боковые побеги неспособны поддерживать обычное направление роста.

В зрелом генеративном возрастном состоянии (G2) *A. negundo* — это уже большое дерево с округлой кроной.

Крона вместо одной лидерной оси обладает многими мощными ветвями, мало уступающими в размере оси первого порядка. «Основные» побеговые системы по-прежнему образуются в кроне, слагая скелетные оси. При этом они имеют меньшие размеры и меньшее число боковых побегов, чем побеговые системы в предыдущем возрастном состоянии. Для таких побеговых систем характерно 2 (редко 3) крупных боковых побега. Образующиеся на них побеговые системы следующего порядка имеют небольшие осевые побеги, и количество междуузлий не превышает 8 пар. Такие побеговые системы почти не имеют боковых вегетативных побегов, подавляющее большинство боковых побегов у них генеративные. Побеговые системы данного типа преобладают в кроне по количеству, и названы нами «заполняющими» (рис. 1, табл. 4).

В функциях побеговых систем «Расставки» происходит изменение, они не только разделяют в пространстве крупные ветви, но и образуют большое количество коротких, боковых генеративных побегов. В связи с этим большая часть таких побегов в кроне имеет длину не более 250 мм.

Особенностью побеговых систем зрелого генеративного возрастного состояния можно считать появления побеговых комплексов, совмещающих в своем строении функции строительства кроны и генеративного размножения при минимальном использовании материала на строительство несущих осей. Такие побеговые системы были названы системами «омоложения», так как их появление приводит к формированию веточек, несущих несколько лет (не менее 3) большое количество листьев на коротких вегетативных побегах (рис. 1, табл. 4). Интересно, что появление такого типа побеговых систем на длинных старых и голых осиях внутри кроны позволяет осваивать внутренние световые окна. Устроена такая система следующим образом: зона спящих почек весьма коротка, над ней расположена зона чаще с двумя парами листьев, в пазухах которых развиваются только генеративные побеги. Выше расположены 3 (редко 4) пары примерно равных по длине вегетативных побегов, длина которых составляет 0.1 от длины материнского побега. Их ответвление от материнской оси происходит под углом, близким к 90 град. В последующие годы такие боковые побеги имеют небольшие приросты и не ветвятся. Рассматривая побеговые системы, изученные М. В. Костиной (2006) в кроне зрелых деревьев, можно констатировать именно такое строение.

Таким образом, побеговые системы, образующиеся в кроне *A. negundo* в разных возрастных состояниях, существенно различаются между собой по длине, количеству боковых побегов и углам их отхождения, а также соотношению длин побегов относительно материнского.

Годичный побег дерева в первый год своего существования может быть охарактеризован длиной и диаметром стебля, количеством листьев и почек, временными и динамическими особенностями ростового процесса. Побег как часть функциональной системы ветви характеризуется способностью к ветвлению, которая значительно отличается у разных групп побегов, а проявляется лишь на второй год его жизни (рис. 4). 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, с третьей — экологическими условиями произрастания конкретной особи, и, наконец, запограммированными особенностями данного типа побегов конкретного вида.

Таким образом, в системе побегов проявляются принципиально новые свойства побега, которыми он не обладал в первый год жизни, но которые крайне важны в морфологическом и функциональном смысле для жизнедеятельности дерева.

Особенности развития проростков *A. negundo* и растений первых лет жизни в различных популяциях на территории России и ближайшего зарубежья, выращенных в одинаковых экологических условиях, подробно описаны Ю. К. Виноградовой в 2006 г. Особенности однолетних растений *A. negundo* в различных климатических и экологических условиях обсуждались нами ранее (Ефимова, Антонова, 2012). Эти работы и наши наблюдения позволяют заключить следующее: для *A. negundo* характерна способность к возобновлению и в тенистых условиях густого растительного покрова, и в открытых нарушенных человеком местообитаниях; в условиях береговой кромки рек и на высоких берегах с существенным дефицитом влаги; в температурных границах растительных зон от степной до средней тайги.

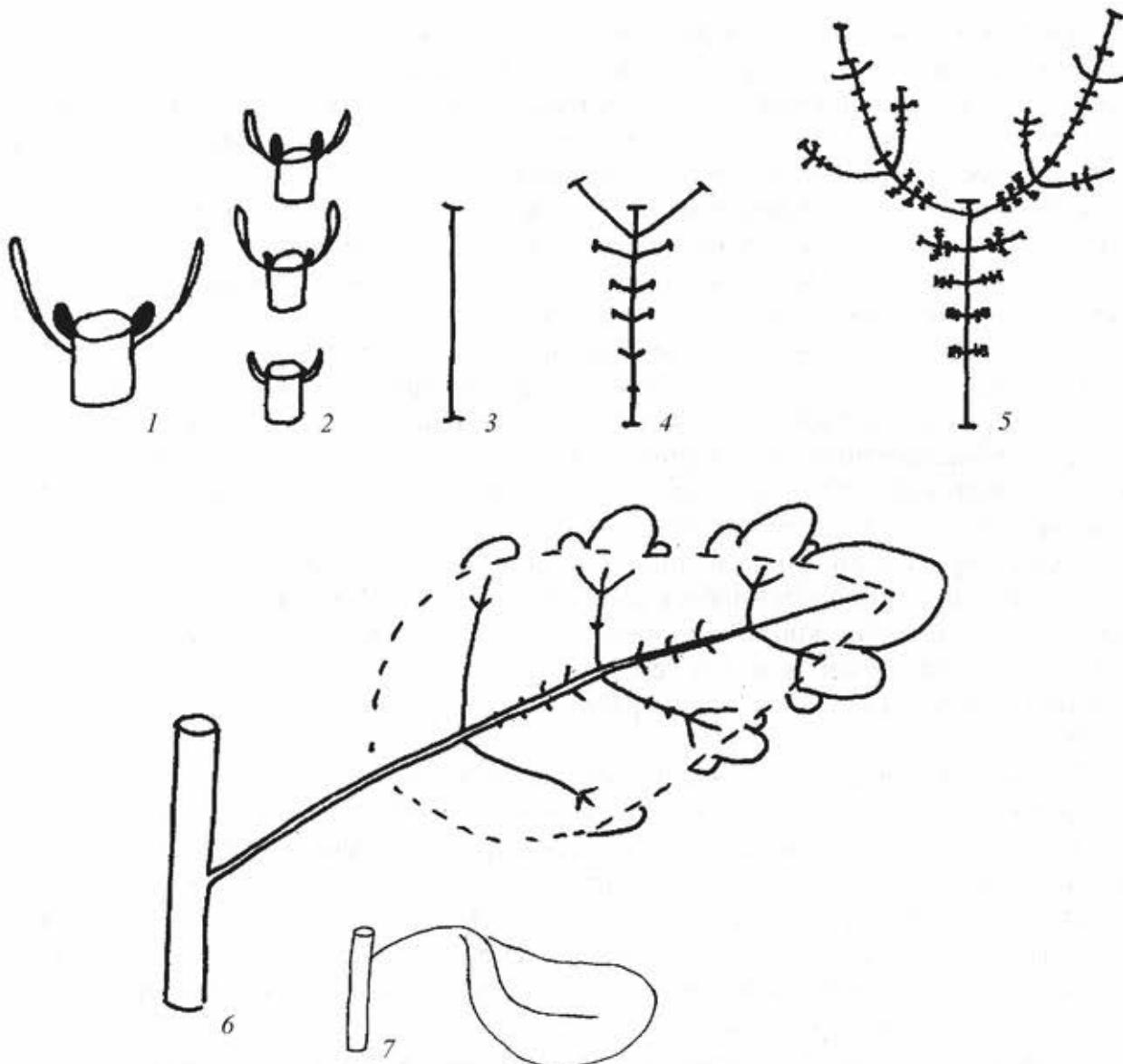


Рис. 4. Единицы разных уровней организации ветвей у *A. negundo* генеративного возрастного состояния.
 1 — метамер (элементарный модуль по Н. П. Савиных, 2006), 2 — разные типы метамеров, 3 — побег (универсальный модуль по Н. П. Савиных, 2006), 4 — двухлетняя побеговая система, 5 — многолетняя (четырехлетняя) побеговая система, 6 — ветвь от ствола (основной модуль по Н. П. Савиных, 2006), 7 — изменение ее положения в пространстве с возрастом.

Он осваивает почвы от супесей до влажных суглинков, а также способен расти в сообществах с разнообразными конкурентными условиями. Изменчивость размерных характеристик побегов растений при этом крайне высока. Все это указывает на высокую пластичность вида. Пластичность проявляется также в ускорении или замедлении прохождения особями возрастных состояний. Сравнение строения крон деревьев клена ясенелистного последующих возрастных состояний также показало значительное их варьирование по размерным характеристикам габитуса особи и особенностям побегов их составляющих. В этом, кроме полученных нами результатов, можно опираться на мнение многих авторов (Тихонов, 1975; Костина, 2006; Hultine et al., 2008; Путиванова, 2008). Тем не менее в определенном возрастном состоянии структура кроны *A. negundo* весьма сходна в разных частях ареала. Данная черта свойственна большинству древесных видов и обусловлена необходимостью поддержания оптимального положения ассимиляционных органов как основного фактора выживаемости особи.

Предложенное Т. И. Серебряковой 1971 г. понятие «модель побегообразования» (это наследственно закрепленный тип формирования побеговых систем, определяющийся особенностями функционирования меристем, а также способами нарастания и ветвления) является важной предпосылкой для введения в анализ крон деревьев представления о двулетних побеговых системах.

При сравнении типов двулетних побеговых систем между собой вычленяется большое влияние акротонности на их строение. Тем не менее у имматурных побеговых систем и побеговых систем «комоложения» и «заполнения» в зрелом генеративном возрастном состоянии акротонность выражена гораздо слабее, вплоть до полного ее отсутствия. В норме побеговые системы симметричны и имеют на крест супротивное расположение боковых ответвлений. Случаи образования асимметрично-развитых побеговых систем, обусловленные недоразвитием одного из пары супротивных побегов под влиянием внешних условий, нередки. Тем не менее это не является препятствием для отнесения принадлежности конкретной побеговой системы к определенному типу (рис. 2).

Более крупные по длине и диаметру побеги всегда отвечаются под меньшим углом, чем остальные. Побеги средней длины в свою очередь имеют меньший угол ответвления, чем короткие побеги, но различия в величине угла между ними менее значительны, чем разница между таким углами у крупных побегов и побегов средней длины. Такая картина характерна для побеговых систем всех типов (табл. 4).

По нашему мнению, «основная» побеговая система является базовым типом, из которого путем редукции элементов образуются системы «заполнения» и «расставки» и, возможно, «комоложения», поскольку в кроне *A. negundo* в ограниченном количестве можно обнаружить весь спектр переходов между ними. «Имматурная», «ростовая» и «сверхростовая» побеговые системы являются, вероятно, аутентичными типами. «Переходная» побеговая система представляет собой редуцированный вариант «ростовой» побеговой системы, образующийся при смене «ростовой» побеговой системы на «основную».

Выявленные типы побеговых систем различаются между собой в первую очередь по количеству и степени развития более мощных побегов в верхней части побеговой системы, а также по количеству и размеру побегов средней длины. Важной характеристикой является соотношение между длиной прироста осевого и боковых побегов. Побеговые системы разных типов также расходятся по соотношению длин побегов разных групп между собой.

В имматурном и виргинильном возрастных состояниях формируются специфические побеговые системы, входящие в состав главной оси особи очень небольшое количество раз. Побеговые системы начиная с «основного» типа могут образовываться сотни раз, как на главной, так и на боковых осях. Таким образом, проявляется связь побеговых систем с формой кроны — вытянутой вверх или округлой (рис. 1).

В разных точках вторичного ареала типы побеговых систем принципиально сходны. Различия могут заключаться в уменьшении длин боковых побегов и главной оси, разном количестве периодов роста (1—3), сокращении числа боковых побегов, асимметричном развитии побеговой системы при искривлении ствола. Однако и в Республике Адыгея, и в Ленинградской обл. побеговые системы одного и того же типа имеют идентичное строение, что указывает на устойчивость и закрепленность таких конструкционных единиц.

В различных частях ареала *A. negundo* двулетние побеговые системы имеют принципиально сходное строение, что позволяет заключить, что они являются конструкциями, свойственными виду.

Унификация побеговых систем в стадиях G2 и G3 характерна также для *Tilia cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop., *Diospyros lotus* L. У данных видов доминируют побеговые системы «заполнения», у *T. platyphyllos* также встречаются побеговые системы, аналогичные по функциям системам «омоложения» у *A. negundo*. Некоторые типы побеговых систем *A. negundo* соответствуют системам у *T. cordata*, *T. platyphyllos*, *Diospyros lotus*, например «ростовая», «основная», «расставки» (Фатьянова, 2010; Антонова, Шаровкина 2011; Шаровкина, Антонова, 2011).

Заключение

У особей *A. negundo* двулетние побеговые системы, расположенные в кроне в одинаковых позициях у растений в разных частях вторичного ареала, конструкционно сходны. Размерные характеристики побегов в зависимости от условий произрастания меняются значительно, а типы конструкции двулетних побеговых систем остаются постоянными

В различных возрастных состояниях у *A. negundo* формируются двулетние побеговые системы разных типов. Для каждого возрастного состояния, начиная с имматурного и заканчивая зрелым генеративным, характерно появление хотя бы одного нового типа двулетних побеговых систем. Наибольшее разнообразие типов побеговых систем наблюдается в виргинильном и молодом генеративном возрастных состояниях. В возрастном состоянии G2 у особей *A. negundo* происходит унификация побеговых систем кроны, что обусловлено главенствованием в ней генеративной функции.

Определенные типы побеговых систем появляются в кроне 1—3 раза, тогда как другие формируются многими сотнями и несут основную массу листьев.

Благодарности

Выражаем огромную благодарность Л. М. Шафрановой и Н. П. Савиных за обсуждение представлений о единицах строения кроны растений, О. Б. Михайлевской за обсуждение вопросов строения побегов и почек *A. negundo*, а также А. Г. Гниловскому за помощь в оформлении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксенова Н. А. Клены. М., 1975. 96 с.
- Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 10—28.
- Антонова И. С., Николаева Н. В. Элементарная побеговая система как единица структуры кроны древесных растений умеренной зоны / Материалы X Школы по теоретической морфологии растений. Конструкционные единицы в морфологии растений. Киров, 2004. С. 10—13.
- Антонова И. С., Шаровкина М. М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2011. Вып. 4. С. 52—62.
- Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Ал. А. Федоров. М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. М.; Л., 1962. 352 с.
- Белостоков Г. П. Строение генеративных побегов клена ясенелистного // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 6. С. 863—869.
- Виноградова Ю. К. Формирование вторичного ареала и изменчивость инвазионных популяций клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Вестн. ЦБС. 2006. Вып. 6. С. 20—45.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М., 2009. 494 с.

Гатицук Л. Е. Иерархическая система структурно-ботанических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 18—19.

Ефимова И. В., Антонова И. С. Развитие однолетних проростков *Acer negundo* L. в разных климатических и экологических условиях // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2011. Вып. 3.

Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясения обыкновенного *Fraxinus excelsior* L. // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 81—102.

Костина М. В. Роль генеративных побегов в построении кроны у представителей рода *Acer* // Бюл. ГБС. 2006. Вып. 193. С. 87—106.

Костина М. В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны / Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 40 с.

Лысенко З. Е. Особенности формирования генеративных почек кленов // Биология некоторых древесных, кустарниковых и плодовых растений. Фрунзе, 1971. С. 35—43.

Михайлевская О. Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (*Aceraceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 258—263.

Тихонов В. И. Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Acer* // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 4. С. 563—570.

Тихонов В. И. Ритм внутрипочечного развития вегетативного и генеративного побегов на примере клена ясенелистного // Лесоведение. 1977. № 3. С. 21—27.

Путинанова Л. Г. Некоторые аспекты репродуктивной биологии трех видов рода *Acer*. L.: половая дифференциация, структура соцветий и ритмы цветения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 21 с.

Ройч Л. Н. Строение почек у *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. negundo* L. // Вестн. ЛГУ. 1981. № 9. Вып. 2. С. 37—43.

Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений // Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 377 с.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. 1971. Т. 1. С. 84—169.

Фатьянова Е. В. Развитие кроны хурмы кавказской (*Dioaspirus lotus* L., *Ebenaceae*) в условиях Черноморского побережья Кавказа: Автореф. ... канд. биол. наук. СПб., 2010.

Шаровкина М. М., Антонова И. С. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2011. Вып. 3. С. 26—36.

Шитт П. Г. Плодоводство / П. Г. Шитт, З. А. Метлицкий. М., 1940. 659 с.

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.

Costes E. Exploring within tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years / E. Costes, H. Sinoquet, J. J. Kelner, C. Godin // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. P. 91—104.

Hultine K. R., Bush S. E., West A. G. et al. Gender-specific patterns of aboveground allocation, canopy conductance and water use in a dominant riparian tree species: *Acer negundo* // Tree Physiology. 2008. Vol. 28. P. 1383—1394.

Prusinkiewicz P., Allen M. T., DeJong T. M. Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model // New Phytologist. 2005. Vol. 166. N 3. P. 869—880.

SUMMARY

Different levels of the crown structure are distinguished. The diversity of structures formed at each level is shown. Most attention is paid to the second (next to the shoot) level of crown structure, namely two-year shoot systems. Certain types of the two-year shoot systems are specific of *A. negundo*. They appear in sequence and regularly supersede each other. 8 types of the two-year shoot systems are distinguished; the crown structure at all age stages can be described in terms of these types. The highest diversity of shoot systems is achieved at virginal and young generative age stages. The unification of two-year shoot systems is shown to occur at G2 and G3 age stages. It is found that some types of the shoot systems appear 1—3 times during the crown life, while other types are formed in hundreds.