

Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания

М. В. КОСТИНА, Н. С. БАРАБАНЩИКОВА, Г. В. БИТЮГОВА, О. И. ЯСИНСКАЯ, А. М. ДУБАХ

Московский государственный гуманитарный университет им. М. А. Шолохова
109240, Москва, ул. Ташкентская, 18
E-mail: mkostina @list.ru

Статья поступила 12.02.2015

Принята к печати 04.03.2015

АННОТАЦИЯ

Строение и формирование кроны *Betula pendula* Roth. изучено с позиций концепции архитектурных моделей и концепции реитерации. Выявлен ряд особенностей формирования и строения архитектурной единицы и реитерационных комплексов, возникающих в результате полной, частичной, отложенной, немедленной, травматической и автоматической реитераций. Выявлены особенности протекания этих процессов в разных условиях освещения. Рассмотрены особенности строения крон деревьев в городах в неблагоприятной экологической обстановке. Установлено, что экологическая пластичность *B. pendula* и поливариантность онтогенеза в основном определяется процессами реитерации.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth., годичный побег, архитектурная единица, реитерационные комплексы, экологические условия.

Береза повислая (*Betula pendula* Roth.) является одним из самых распространенных в Евразии видов мелколиственных древесных пород. Эта древесная порода широко используется в озеленении городов, в том числе и такого мегаполиса, как Москва. Изучение особенностей формирования кроны *B. pendula* необходимо не только для понимания процессов, лежащих в основе экологической пластичности вида в природе, но и для выявления тех трансформаций кроны, которые она претерпевает в неблагоприятных экологических условиях, складывающихся в крупных городах и мегаполисах.

В настоящее время к изучению крон деревьев подходят с позиций концепции архитектурных моделей [Hallé et al., 1978] и концепции реитерации [Hallé et al., 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007].

При описании архитектурной модели деревьев в качестве конструктивных единиц низшего ранга обычно используют элементарный побег (единица морфогенеза) [Грудзинская, 1960; Антонова, Азова, 1999; Barthélémy, Caraglio, 2007]. Если в течение вегетационного периода у растений наблюдается один цикл видимого роста, то границы элементарного побега совпадают с граница-

ми годичного [Грудзинская, 1960; Barthélémy, Caraglio, 2007]. Конструктивными единицами более высокого ранга признаются оси видимых порядков, которые могут образоваться в результате как моноподиального, так и симподиального или смешанного нарастания [Нухимовский, 1974; Hallé et al., 1978; Тихонов, 1979; Barthélémy et al., 1989; Barthélémy, Caraglio, 2007], а также формирующиеся на их основе системы побегов [Антонова, Азова, 1999; Костина, 2008]. Ось первого видимого порядка – ствол, оси второго видимого порядка – ветви, отходящие от ствола и т. д.

К одной и той же архитектурной модели относятся виды со сходными основными стратегиями роста. Признаки, по которым выделяют архитектурные модели, слишком общие для того, чтобы полностью и подробно описать архитектуру каждого конкретного вида [Barthélémy, Caraglio, 2007]. Так, большинство деревьев умеренной зоны имеют архитектурную модель Rauh (в том числе и *Betula pendula*) или Troll. Специфическое проявление модели для каждого вида называется его архитектурной единицей [Barthélémy et al., 1989].

Изучение архитектурной единицы подразумевает выявление всех категорий осей, образовавшихся в результате закономерного и соподчиненного развития, их взаимного расположения, длительности существования, последовательности появления и отмирания. Соподчиненность развития осей обусловлена тем, что в основе формирования архитектурной единицы дерева лежит обязательное выделение лидерной оси I видимого порядка (ствола), которая оказывает физиологическое и формирующее действие на боковые оси [Серебряков, 1962]. Признаки архитектурной единицы каждого вида достаточно стабильны и могут меняться в зависимости от экологических условий произрастания, в основном только количественно [Sabatier, Barthélémy, 1999].

В отечественной литературе изучению архитектурных единиц деревьев посвящены работы П. Г. Шитта [1958], К. С. Сейн и И. С. Антоновой [2012], И. С. Антоновой и А. А. Гниловской [2013] и др.

Концепция реитерации изучает процессы, в результате которых растение может дуб-

лировать, воспроизводить или восстанавливать свою собственную архитектурную единицу [Tomlinson, Gill, 1973; Oldeman, 1974; Hallé et al., 1978; Barthélémy et al., 1992; Barthélémy, Caraglio, 2007]. Результат этого процесса именуется “реитерируемым комплексом” или “реитератором”. Различают несколько типов реитерации. Так, в зависимости от того, насколько полно воспроизводится архитектурная единица, реитерация может быть полной или частичной. В зависимости от динамического аспекта формирования реитераторов выделяют отложенную и немедленную реитерации. При отложенной реитерации комплексы образуются из спящих почек. В случае немедленной реитерации происходит сдвиг в функционировании апикальной меристемы растущего побега, что дает начало “добавочному стволу”.

Кроме того, различают травматическую реитерацию, возникающую в ответ на повреждение. При автоматической реитерации процесс повторения включается в наследственную модель роста вида [Barthélémy et al., 1989].

Следует отметить, что основные механизмы отложенной реитерации, вызванной естественным старением и повреждением осей, а также вопросы полной и частичной реитерации у деревьев подробно изучены и проанализированы П. Г. Шиттом [1958], а также рассматривались в работах других отечественных исследователей [Серебряков, 1962; Мазуренко, Хохряков, 1977; Чистякова, 1979].

В целом онтогенез *B. pendula* изучен И. Г. Серебряковым [1962]. Отдельные аспекты развития побегов и двулетних побеговых систем, а также особенности силлептического ветвления освещены в работах О. Б. Михалевской и М. В. Костиной [1997], А. Bruchwald и E. Dmyterko [2001], И. С. Антоновой и М. В. Рудневой [2010]. Строение побегов с мужскими и женскими сережками рассмотрены И. Г. Серебряковым [1962], E. J. Jäger [1980], О. Б. Михалевской с соавт. [2006].

Поскольку крона деревьев представляет собой результат реализации разных процессов, то в настоящее время изучение кроны той или иной древесной породы осуществляется путем выявления особенностей строения архитектурной единицы, а затем реитераций разного типа [Barthélémy, Caraglio, 2007].

Цель настоящего исследования – изучив особенности формирования архитектурной единицы и реитерационных комплексов разной природы у *Betula pendula* Roth., выявить, как происходит реализация этих процессов в разных экологических условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в природе (в Московской и Калужской областях), а также в городских посадках Москвы в 2012–2014 гг.

У деревьев высотой до 5 м изучение кроны проводили, пригибая их верхушки, выявляли особенности динамики развития и строения годичных побегов текущего года, участвующих в формировании ствола и ветвей, отходящих от ствола, устанавливали характер нарастания многолетних осей.

Кроны более высоких деревьев изучали на ветроповалах, а также путем предварительного определения высоты дерева с помощью высотомера, а затем фотографирования. Далее по фотографиям устанавливали приблизительные пропорции разных частей кроны. Длину веток, отходящих от ствола и располагающихся более или менее горизонтально, определяли, проецируя верхушку ветки на поверхность земли с последующим измерением расстояния от точки проекции до основания ствола.

Поскольку ствол и основные скелетные оси формируются у виргинильных и молодых генеративных растений, то особенности строения деревьев более ранних стадий онтогенеза не рассматривали. Виргинильными считали растения, которые от кустовидной формы роста перешли к древовидной с четко выраженным стволом и кроной. Такой переход осуществляется у растений высотой более 2 м, в формировании ствола которых начинают устойчиво участвовать побеги длиной более 50–60 см.

Строение годичных побегов, принимающих участие в формировании ствола, изучено у 20 виргинильных и молодых генеративных деревьев высотой от 3 до 12 м. Длину веток, отходящих от ствола, определяли у 60 деревьев березы повислой, находящихся в генеративном состоянии (молодые и зрелые генеративные растения). Число ветвей, от-

ходящих от ствола и образующихся в результате реитераций, подсчитывали у деревьев высотой 20–25 м от основания ствола до высоты 15 м: на открытом пространстве у 70 деревьев, в лесу – у 50.

Изучение структуры и формирования “ведьминых метел” проводили в Москве и Московской обл. путем сравнения растений, в разной степени пораженных этим заболеванием.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Некоторые особенности формирования архитектурной единицы у виргинильных и молодых генеративных растений *Betula pendula*. Габитус дерева во многом определяется расположением мощных осей II порядка (ветвей) по отношению к оси I порядка (ствола). Для выяснения данной характеристики архитектурной единицы *B. pendula* изучены особенности нарастания и ветвления годичных побегов, принимающих участие в формировании ствола.

Формирование годичных побегов, принимающих участие в формировании ствола, у виргинильных и молодых генеративных растений. У виргинильных и молодых генеративных деревьев удлиненные побеги, принимающие участие в формировании ствола, устроены следующим образом. В их основании находится почечное кольцо со спящими почками. Выше почечного кольца располагается зона с почками возобновления, из которых на следующий год образуются укороченные побеги, и которую мы называем зоной торможения. В зоне торможения длина междузлий быстро возрастает от 0,5 до 6 см и более, а над ней формируется зона силлепсиса, где из пазушных почек, которые практически не имеют периода покоя, развиваются силлептические побеги. Выше зоны силлепсиса образуется еще одна зона с почками возобновления, из которых на следующий год формируются удлиненные побеги. Данную зону мы обозначаем как зону пролепсиса. Зона силлепсиса формируется с конца весны и до середины лета (рис. 1, а), а зона пролепсиса – во второй половине лета (см. рис. 1, б).

Установлено, что длина годичных побегов, участвующих в формировании ствола у

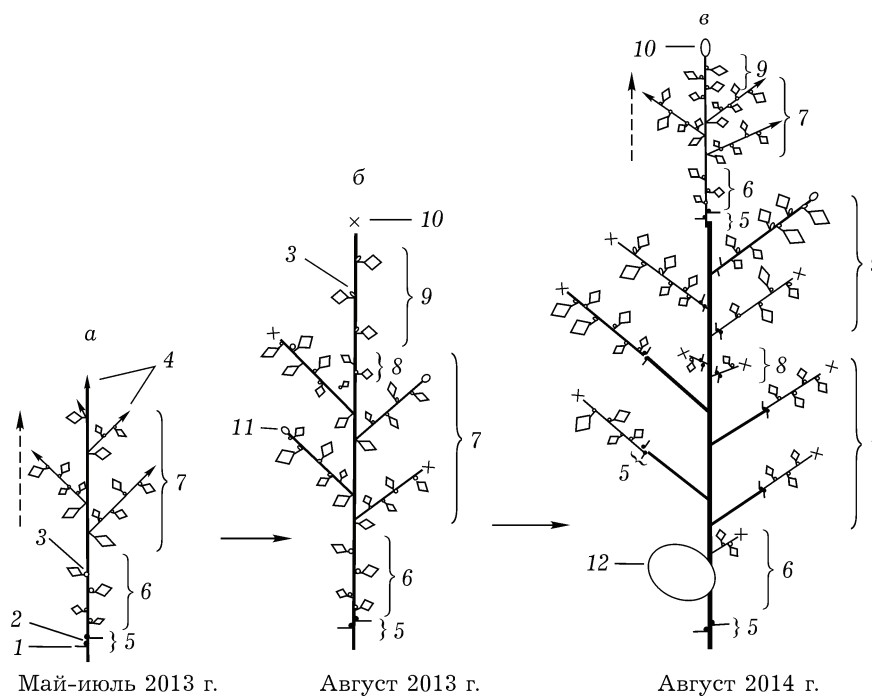


Рис. 1. Формирование силлептически разветвленного годичного побега у *B. pendula*. 1 – почечная чешуя, 2 – спящая почка, 3 – почка возобновления, 4 – продолжение нарастания побега, 5 – почечное кольцо, 6 – зона торможения, 7 – зона силлепсиса, 8 – зона торможения между силлептической и пролептической зонами, 9 – зона пролепсиса, 10 – отмершая верхушка побега, 11 – верхушечная почка, 12 – побег с женской сережкой. Пунктирной стрелкой показано направление развития силлептических побегов

деревьев, находящихся в рассматриваемых стадиях онтогенеза, варьирует от 50 (и даже менее) до 175 см. Длина зоны торможения колеблется от 15 до 35 см. Соотношение зон силлепсиса и пролепсиса во многом определяется длиной годичного побега. На годичных приростах длиной до 80 см зона пролепсиса обычно больше зоны силлепсиса, на более длинных приростах соотношение этих зон может быть разным. Зона силлепсиса может составлять более 70 % от всей длины годичного прироста, не исключено и обратное соотношение, или эти две зоны могут иметь приблизительно одинаковые размеры.

Длина силлептических побегов варьирует от 10 до 80 см. Их развитие происходит в акропетальной последовательности, т. е. первым развивается нижний из этих побегов, затем вышерасположенный и т. д. Изменение размеров силлептических побегов вдоль оси материнского побега происходит постепенно и волнообразно, т. е. после образования одного-двух мощных и длинных побегов формируются несколько более слабых и корот-

ких. Самые мощные силлептические побеги чаще образуются ближе к дистальной части зоны силлепсиса, реже – в ее средней части.

В конце вегетационного периода годичный побег, как и силлептические побеги, может завершиться верхушечной почкой (см. рис. 1, б, в). Но нередко у березы повислой в конце лета верхушечная почка отмирает вместе с несколькими укороченными метамерами, расположенными ниже (см. рис. 1, б, в). Наличие или отсутствие верхушечной почки определяет моноподиальный или симподиальный характер нарастания скелетных осей. В последнем случае на следующий год весной один из побегов, развивающихся из ближайших к погибшей верхушке почек возобновления, принимает направление роста материнского побега, и происходит перевершинивание.

Формирование многолетних побеговых систем, развивающихся на основе удлиненных побегов *B. pendula*. Формирование двулетней побеговой системы *B. pendula* происходит следующим образом. Весной в зоне тор-

можения из почек возобновления развиваются укороченные побеги, а в зоне пролепсиса – удлиненные. Самые мощные пролептические побеги обычно располагаются ближе к дистальной части зоны пролепсиса (см. рис. 1, в). У молодых генеративных растений в зоне торможения могут формироваться побеги с женскими сережками (см. рис. 1, в).

В зоне силлепсиса в результате моноподиального или симподиального нарастания начинают формироваться скелетные оси. В целом длина и диаметр самых мощных скелетных осей в зоне силлепсиса обычно больше, чем длина и диаметр побегов в зоне пролепсиса. Это связано с тем, что в зоне силлепсиса скелетные оси нарастали уже в течение двух лет, а в зоне пролепсиса – только один год (см. рис. 1).

По нашим данным, на границе между зоной силлепсиса и зоной пролепсиса у *B. pendula* нередко формируются один-два коротких и слабых пролептических побега. На мощных годовых приростах длиной более 1,5 м между этими зонами может образоваться один-два метамера с короткими – до 0,5 см – междоузлиями и укороченными побегами, или почки остаются спящими (см. рис. 1, б, в). Такой характер расположения боковых побегов свидетельствует о том, что мощные годовые приросты формируются за два (неясно выраженных) цикла видимого роста.

При образовании трехлетней побеговой системы наряду с дальнейшим нарастанием скелетных осей как в зоне пролепсиса, так и в зоне силлепсиса начинается дифференциация их на мощные, средние и слабые.

На четвертый и последующие годы развития побеговой системы наиболее слабые боковые оси начинают отмирать. Анализ строения многолетних систем показал, что наиболее сильные и долговечные оси (ветви), отходящие от ствола, могут формироваться на основе как силлептических, так и пролептических побегов. На приростах длиной менее 70–80 см такие ветви обычно образуются в зоне пролепсиса, а на более длинных приростах могут формироваться как в зоне пролепсиса (ближе к дистальной ее части), так и в зоне силлепсиса. При этом годичный прирост как бы разбивается на две-три части, длина которых составляет 40–60 см.

Описанные выше особенности формирования побеговых систем приводят к тому, что у *B. pendula* отсутствует четко выраженная приуроченность мощных ветвей, отходящих от ствола, к дистальной части прироста, как, например, у *Acer platanoides* L., *A. negundo* L., у многих видов родов *Populus*, *Pinus*, для которых характерно акротонное ветвление. У видов с акротонным ветвлением несколько наиболее сильных боковых побегов развиваются в дистальной части годового материнского побега (рис. 2, б), а у *B. pendula* еще и посередине (см. рис. 2, а).

Строение и формирование ветвей, отходящих от ствола, у генеративных растений *B. pendula*. После вступления в период цветения и плодоношения у *B. pendula* начинают формироваться соцветия – мужские и женские сережки. Мужские сережки, от одной до четырех, обычно завершают собой удлиненные побеги (рис. 3, а). Сережки начинают формироваться в конце мая, но пылят

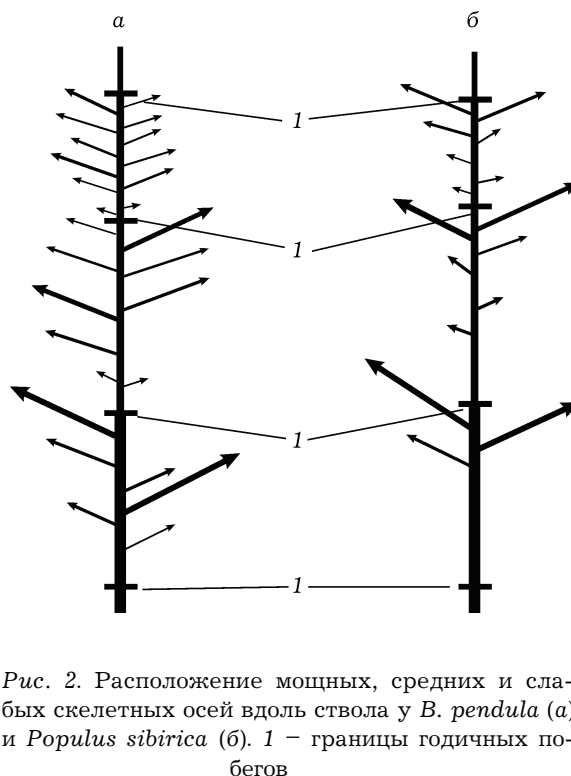


Рис. 2. Расположение мощных, средних и слабых скелетных осей вдоль ствола у *B. pendula* (а) и *Populus sibirica* (б). 1 – границы годичных побегов

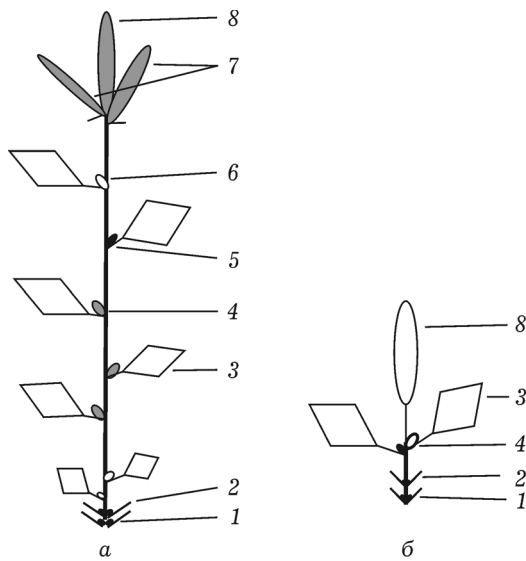


Рис. 3. Типичное расположение мужских и женских сережек у *B. pendula*. 1 – спящая почка, 2 – почечная чешуя, 3 – лист срединной формации, 4 – почка с женской сережкой, 5 – почка, из которой образуется побег с мужскими сережками, 6 – вегетативная почка, 7 – пазушные мужские сережки, 8 – терминальная мужская сережка, 9 – терминальная женская сережка

только весной следующего года. Женские сережки развиваются на коротких побегах, обычно имеющих два листа срединной формации (см. рис. 3, б), и, закладываясь во второй половине лета, зимуют в почках.

Побеги с женскими сережками практически не участвуют в формировании многолетней скелетной основы дерева. У молодых генеративных растений они появляются вместе с короткими вегетативными побегами в зоне торможения (см. рис. 1, в), а также в основании длинных побегов с мужскими сережками. На коротких побегах с мужскими сережками почки с женскими сережками нередко закладываются по всей длине побега. Кроме того, почка с женскими сережками закладывается в пазухе верхнего листа на укороченных побегах с женским соцветием (см. рис. 3, б).

По нашим данным, в формировании наиболее мощных осей II видимого порядка (ветви, отходящие от ствола) сначала принимают участие удлиненные вегетативные побеги. Длина таких побегов варьирует от 40 до 80 см. Верхушечная почка на побегах иногда сохраняется, и оси могут нарастать монопо-

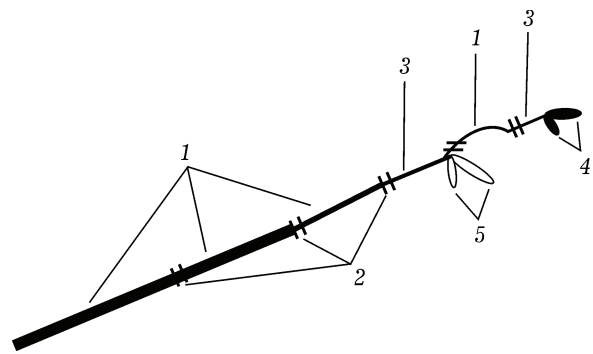


Рис. 4. Начальный этап формирования ветви, отходящей от ствола, у *B. pendula*. 1 – вегетативные побеги, 2 – почечное кольцо, 3 – генеративный побег с мужскими сережками, 4 – мужские сережки текущего года, 5 – отмершие мужские сережки

диально. В процессе дальнейшего развития осей длина вегетативных побегов, участвующих в их образовании, постепенно уменьшается. Моноподиальное нарастание меняется на смешанное или симподиальное. Далее в формировании скелетных осей начинают участвовать удлиненные побеги, завершающиеся мужскими сережками. Длина таких побегов варьирует от 5 до 45 см. В течение ряда лет в образовании оси участвуют попеременно вегетативные и генеративные побеги (рис. 4).

Со временем, по мере ослабления интенсивности нарастания оси, в ее образовании участвуют по большей части побеги с мужскими сережками длиной менее 40 см, а также небольшие вегетативные побеги. И те, и другие практически перестают утолщаться (рис. 5). Таким образом, образование плакучей части ветвей связано с регулярным появлением в кроне побегов с мужскими сережками.

У плакучих форм *B. pendula* повисание ветви, по нашим данным, обусловлено иной причиной, а именно: при формировании скелетной оси не происходит закономерного уменьшения длины вегетативных побегов, но интенсивность их утолщения резко падает (рис. 6). Такой же механизм лежит в основе образования плакучих форм у многих других древесных пород, например у *Fraxinus excelsior* L. [Серебряков, 1962].

Переход к регулярному образованию побегов с мужскими сережками определяется

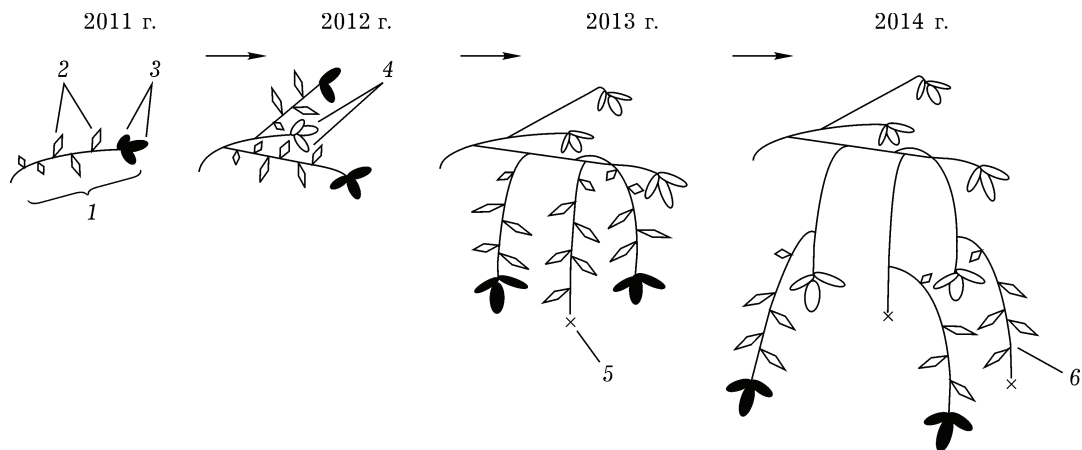


Рис. 5. Формирование у *V. pendula* дистальной плакучей части ветви на основе побегов с мужскими сережками и небольших вегетативных побегов в течение четырех вегетационных сезонов. 1 – побег с мужскими сережками, 2 – листья, 3 – мужские сережки текущего года, 4 – отмершие мужские сережки, 5 – отмершая верхушка побега, 6 – вегетативный побег

мощностью оси: чем мощнее ось, тем дольше она находится в вегетативном состоянии. Последней в репродуктивное состояние переходит ось I порядка (ствол). С этого момента он практически перестает удлиняться (рис. 7).

Скелетные оси имеют генетически предопределенный период нарастания за счет побегов, образующихся из почек возобновления. Длина наиболее мощных скелетных осей (ветвей, отходящих от ствола), по нашим данным, варьирует от 3 до 6 м. Утолщающаяся часть ветви может развиваться в течение 5–12 лет, столько же лет может уйти и на образование ее плакучей части. Самые мощные ветви развиваются у молодых генеративных деревьев. У деревьев на открытых пространствах ветви обычно длиннее, чем в

лесу. На опушках у деревьев наблюдается большая вариабельность по этому признаку, поскольку ветви, обращенные в сторону света, намного длиннее ветвей, обращенных к лесу.

Реитерация из спящих почек, вызванная естественным старением осей. У свободно растущих деревьев существование ветвей, отходящих от ствола, может значительно продлиться за счет формирования побегов из спящих почек. Происходит это следующим образом. Ветвь архитектурной единицы после завершения своего развития начинает засыхать и отмирать с верхушки. Данный процесс вызывает пробуждение спящих почек, находящихся в основании всех побегов, принимающих участие в формировании этой оси. Из спящих почек развиваются побеги отложенной реитерации, которые затем образуют собственные побеговые системы. Эти системы замещают отмирающую дистальную часть ветви архитектурной единицы. По нашим наблюдениям, у *V. pendula* развитие побегов из спящих почек сначала происходит в месте изгиба скелетной оси (рис. 8, а, б), образование которого связано с переходом к формированию плакучих систем. Эти побеги имеют вертикальное направление роста, сменяющееся затем на горизонтальное (см. рис. 8, б, в, г).

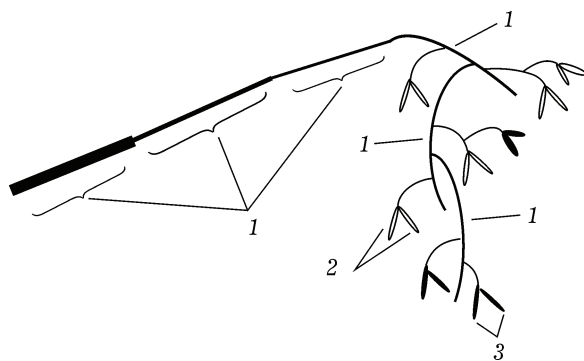


Рис. 6. Формирование дистальной части ветви, отходящей от ствола, у плакучих форм *V. pendula*. 1 – вегетативные побеги, 2 – мужские сережки текущего года, 3 – отмершие мужские сережки

По завершению цикла развития весь реитерационный комплекс ветвей либо отмирает, что инициирует развитие реитераци-



Рис. 7. Формирование архитектурной единицы *V. pendula* у молодых и зрелых генеративных растений. 1 – побеги с мужскими сережками, 2 – скелетная ось в вегетативном состоянии, 3 – свисающая система побегов, завершающая скелетную ось

онных комплексов из спящих почек, расположенных ближе к стволу, либо на реитерационных комплексах I порядка возникают реитерационные комплексы II порядка (см. рис. 8, з). В результате описанных процессов ветвь, в образовании которой принимают уча-

стие реитерационные комплексы, постепенно укорачиваясь с дистального конца, но при этом нарастая в толщину, может существовать гораздо более продолжительное время, чем ветвь архитектурной единицы. Такие ветви даже у стареющих генеративных особей

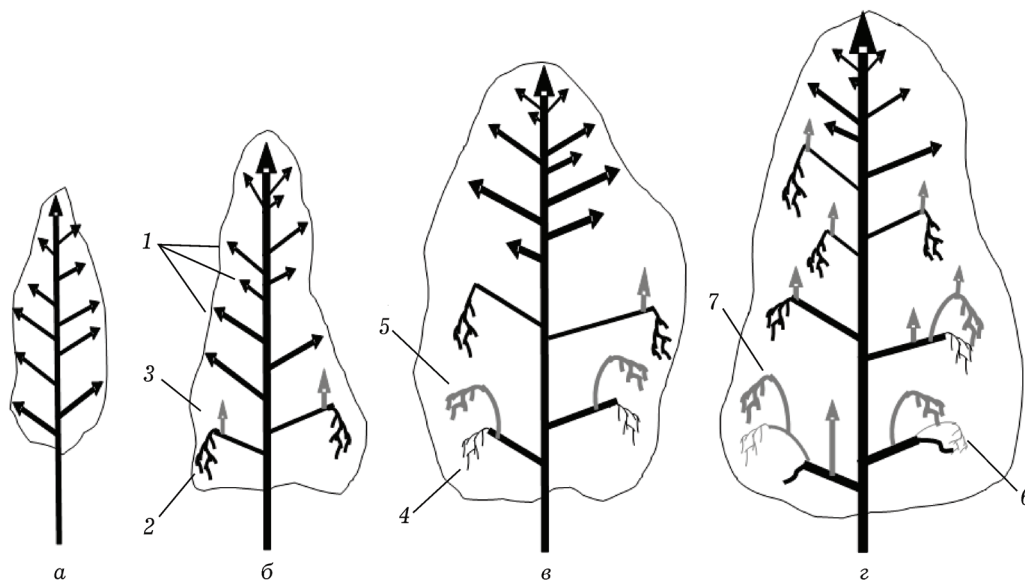


Рис. 8. Формирование и отмирание ветвей архитектурной единицы, побегов реитерации и реитерационных комплексов у *V. pendula*, произрастающих на открытых пространствах. 1 – ветви архитектурной единицы, 2 – система побегов, завершающая ветвь, 3 – побег реитерации, 4 – отмирающая система побегов, завершающая ветвь, 5 – реитерационный комплекс I порядка, 6 – отмирающий реитерационный комплекс, 7 – реитерационный комплекс II порядка

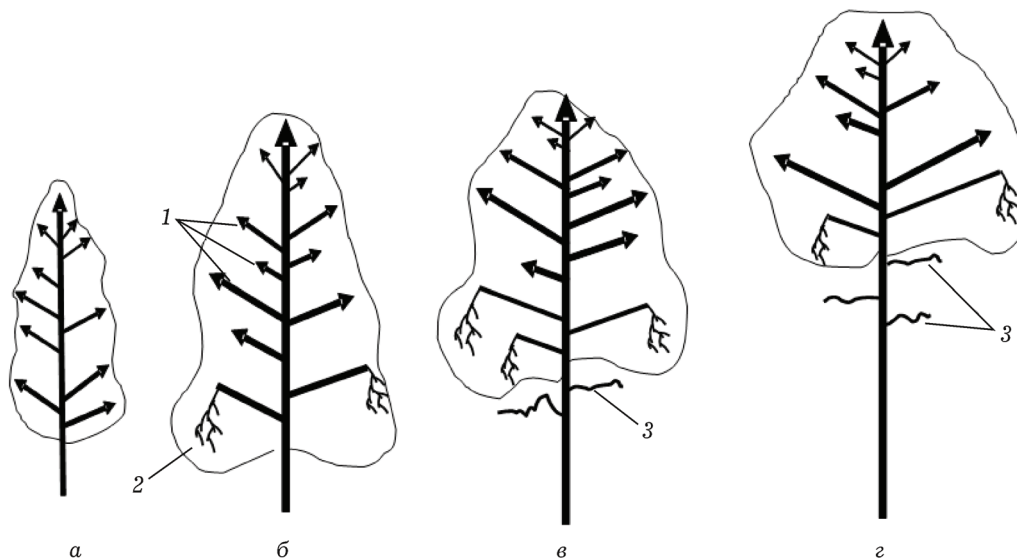


Рис. 9. Формирование и отмирание ветвей архитектурной единицы, отходящих от ствола, у *B. pendula* в лесу. 1 – ветвь архитектурной единицы, 2 – система побегов, завершающая ветвь, 3 – отмирающая ветвь архитектурной единицы

березы повислой могут располагаться на стволе на высоте 4–5 м.

Однако инициация спящих почек у *B. pendula*, как и у многих других древесных пород, происходит только в тех случаях, когда дерево растет в условиях хорошего освещения. В противном случае спящие почки не просыпаются, и скелетные оси архитектурной единицы, завершив свой цикл развития, отмирают, а ствол быстро оголяется до высоты 14 и более метров (рис. 9). Такой вариант развития характерен для деревьев, растущих в лесу.

Травматическая реитерация у *B. pendula*.

При спиливании или вырубке *B. pendula* на пень она хорошо возобновляется порослью от пня из спящих почек [Морозов, 1949; Эйзенрейх, 1959]. При этом варианте травматической реитерации архитектурная единица *B. pendula* восстанавливается полностью. Однако у *B. pendula*, в отличие от многих других деревьев, после повреждения ствола на большей высоте (5–7 м), в том числе и после проведения омолаживающей обрезки, не происходит восстановления кроны. При таком варианте обрезки дерево остается без ветвей и без почек возобновления; сохраняются только спящие почки, в основном располагающиеся в зоне почечного кольца всех годовичных побегов, принимающих участие в формировании ствола. У *Acer platanoides*, *A.*

negundo, *Tilia cordata* Mill, видов рода *Populus* после обрезки происходит массовое пробуждение этих спящих почек, что отмечали и другие исследователи [Виноградов и др., 1963]. При этом наиболее мощные побеги образуются под срезом, а наиболее слабые – в нижней части ствола (рис. 10, а). Большая часть таких побегов в течение последующих лет отмирает, и ствол постепенно очищается. Однако несколько побегов, расположенных непосредственно под срезом, дают начало двум-четырем мощным скелетным осям, каждая из которых формирует свою крону (см. рис. 10, б). У *B. pendula* при такой ради-

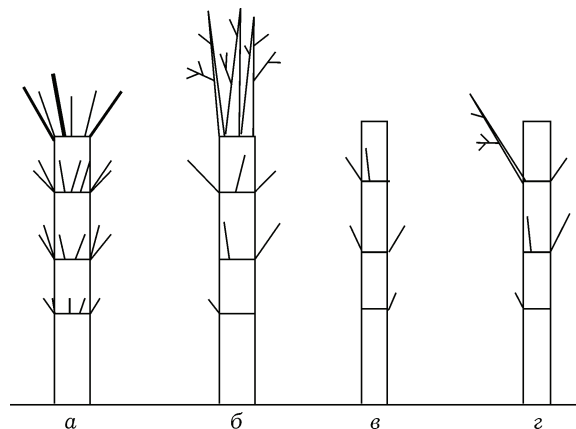


Рис. 10. Развитие побегов и систем побегов после омолаживающей обрезки у *Populus sibirica* (а, б) и *Betula pendula* (в, г)

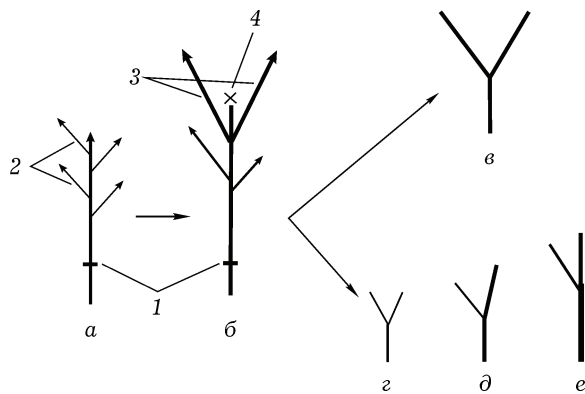


Рис. 11. Раздвоение ствола и формирование мощных ветвей в результате немедленной реитерации у *V. pendula*. 1 – почечное кольцо, 2 – силлептические побеги, 3 – подверхушечные силлептические побеги, 4 – гибель верхушки побега

кальной обрезке просыпаются только единичные спящие почки, и крона не восстанавливается (см. рис. 10, в, г), причем не только в тени, но и на свету. Таким образом, способность *V. pendula* к частичной травматической реитерации ограничена.

Восстановление лидерной оси у *V. pendula* может произойти не только в результате инициации спящих почек. Так, если у *V. pendula* по тем или иным причинам повреждается 1–4-летний участок верхушки главной оси (ствола) или замедляется его развитие, то восстановление лидирующей оси нередко происходит за счет изменения направления роста одной из боковых ветвей, ближайшей к поврежденной верхушке, с плагитропного на ортотропное. При этом наблюдается искривление базальной части замещающей оси, обусловленное изменением направления роста. Это явление характерно для многих деревьев [Серебряков, 1962].

Особенности протекания немедленной реитерации у *V. pendula*: раздвоение ствола и формирование ветвей-реитератов. Установлено, что развитие 10–15% годовых побегов, принимающих участие в образовании ствола у виргинильных и молодых генеративных растений *V. pendula*, происходит следующим образом. В момент наиболее интенсивного роста побега, когда он начинает силлептически ветвиться, гибнет его верхушечная меристема, что вызывает мощное развитие силлептических побегов, обычно двух, рас-

положенных непосредственно под погибшей верхушкой (рис. 11, а, б).

Последствия этого события могут быть разными: если побеги сохраняют одинаковую силу роста, то ствол раздваивается (см. рис. 1, в; рис. 12, а); в том случае, когда один из двух побегов преобладает в росте, он принимает ортотропное направление и участвует в формировании ствола. Второй, более слабый побег со временем отходит в сторону, и на его основе формируется боковая ветвь. Эта ветвь-реитерат в большей или меньшей степени отличается от рядом расположенных ветвей архитектурной единицы более крупными размерами и большей продолжительностью существования (см. рис. 11, г, д, е; рис. 12, б). По нашим данным, длина боковой ветви-реитерата может достигать более 15 м. Ветви-реитераты отходят от ствола под углом 18–20°, в то время как самые мощные ветви архитектурной единицы – под углом 35–37°.

Степень выраженности реитераций зависит от того, в каких условиях происходило формирование кроны дерева. Наши данные показывают, что при совместном тесном произрастании деревьев в условиях жесткой кон-

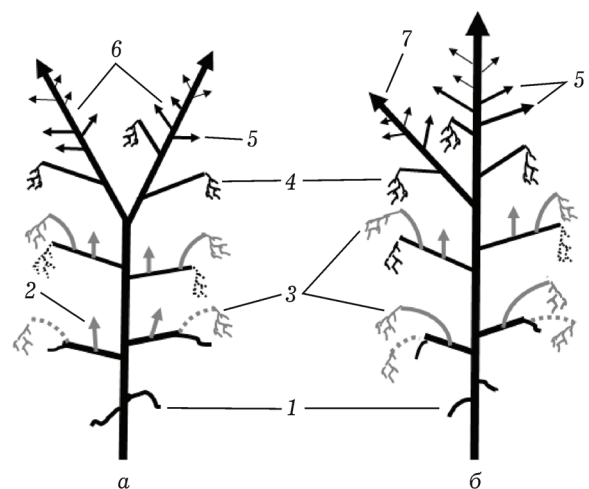


Рис. 12. Немедленная реитерация у *V. pendula*, приводящая к раздвоению ствола (а), к формированию ветви-реитерата (б). 1 – засохшие ветви архитектурной единицы, 2 – побеги реитерации из спящих почек, 3 – реитерационные комплексы, образовавшиеся из спящих почек, 4 – ветви архитектурной единицы, перешедшие в репродуктивное состояние, 5 – ветви архитектурной единицы в вегетативном состоянии, 6 – раздвоение ствола, 7 – ветвь-реитерат

курении за свет и другие ресурсы последствия немедленной реитерации нередко нивелируются, и формируются ветви-реитераты, мало отличающиеся от ветвей архитектурной единицы. У свободно растущих деревьев образуются более мощные ветви-реитераты, развитие которых снижает высоту дерева, но делает крону более широкой.

Формирование реитератов у *V. pendula* может происходить и несколько иным образом – во время формирования зоны пролепсиса. В этом случае после гибели или замедления развития верхушки материнского побега реитераты развиваются на следующий год из ближайших к погибшей верхушке почек возобновления.

По нашим данным, с возрастом у *V. pendula* ствол в верхней части кроны в результате реитераций постоянно раздваивается и в конечном итоге перестает выделяться как лидирующая ось. Это, по всей видимости, связано с тем, что по мере старения дерева лидирующая и организующая роль ствола ослабевает. Данный процесс отражается на габитусе дерева, крона которого из островершинной постепенно становится куполообразной.

Формирование кроны у *V. pendula* в городских условиях с неблагоприятной экологической обстановкой. Результаты исследования показали, что в городских посадках Москвы, особенно вдоль оживленных дорог, произрастает много низкорослых деревьев *V. pendula* с крайне асимметричной и уродливой кроной. Многие из этих деревьев посажены не более 15–20 лет назад. Анализ строения побеговых систем таких деревьев показал, что стволы у них многократно раздваиваются, и формируется много мощных ветвей-реитератов. Кроме того, верхушки стволов нередко засыхают, или их развитие замедляется. Это вызывает изменение направления роста нижерасположенных боковых ветвей с плагиотропного на ортотропное или инициацию спящих почек, из которых образуются мощные ветви (рис. 13). Габитус таких деревьев сильно отличается от габитуса деревьев, произрастающих в природе, когда главная ось – ствол – отчетливо просматривается. По всей видимости, такая трансформация кроны обусловлена неблагоприятной экологической обстановкой, вызывающей преждевременную гибель верхушечных меристем.

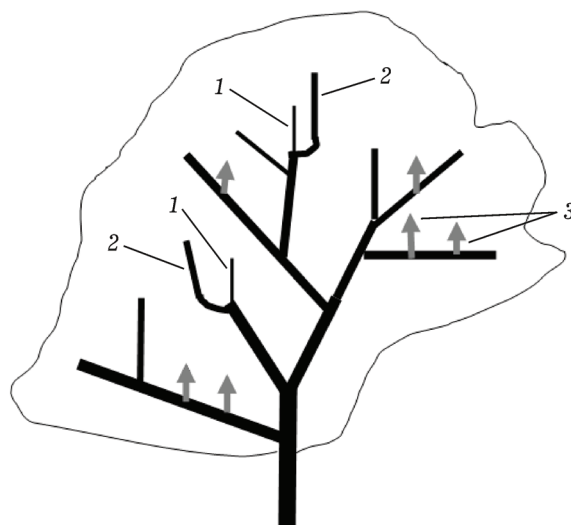


Рис. 13. Реитерации в кроне *V. pendula* в экологически неблагоприятных городских условиях. 1 – верхушка скелетной оси, замедляющая свое развитие, 2 – боковая ветвь, изменяющая направление роста, 3 – побеги реитерации из спящих почек

Трансформация кроны *V. pendula* при образовании “ведьминых метел”. У *V. pendula* “ведьмины метлы” описываются как структуры, состоящие из недолговечных удлиненных побегов с хлорированными листьями [Журавлев и др., 2001]. А. А. Щербинина [2004] отмечает, что для структурной организации изучаемых тератом характерно уменьшение длины годовых приростов, более компактное расположение побегов по сравнению с нормальными ветвями, отсутствие лидирующих побегов.

Причина, вызывающая образование “ведьминых метел” у *V. pendula* до сих пор точно не установлена. Это могут быть микоплазмopodobные организмы и грибы [Журавлев и др., 1974], вирусы [Кузьмичев и др., 2004]. По данным А. А. Щербининой [2004], техногенные “ведьмины метлы” являются неспецифической реакцией древесных растений на усиливающееся загрязнение окружающей природной среды, в том числе связанной с воздействием автомагистралей. Наблюдается тесная связь между степенью ослабления деревьев и формированием в их кронах техногенных “ведьминых метел”.

Результаты проведенного исследования показали, что у пораженного болезнью дерева “ведьмины метлы” сначала формируют-

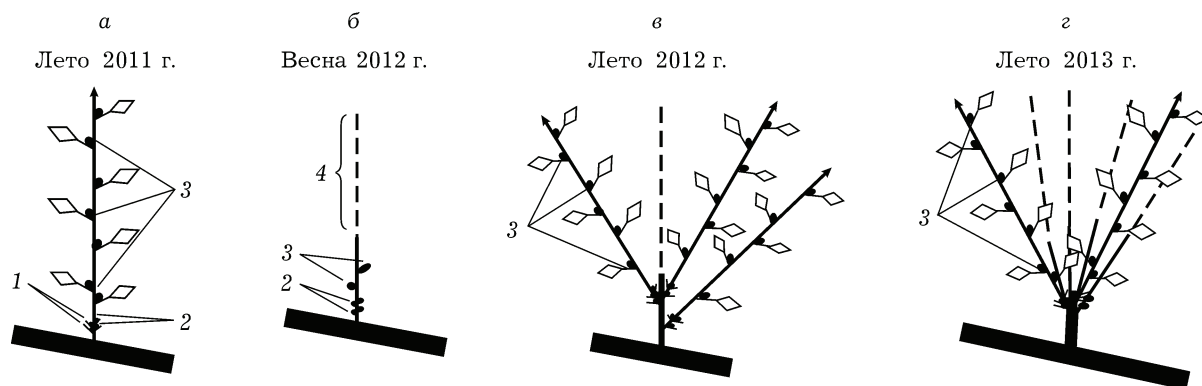


Рис. 14. Формирование ведьминой метлы у *V. pendula* в течение трех лет. 1 – почечные чешуи, 2 – спящие почки, 3 – почки возобновления, 4 – отмирающая в конце лета часть удлиненного побега

ся на осях III и IV видимых порядков. Это происходит следующим образом. В конце вегетационного сезона удлиненные побеги, образовавшиеся на осях III и IV видимых порядков (рис. 14, а), почти полностью засыхают. Живой остается только нижняя часть побега длиной 2–10 см с одной-тремя жизнеспособными почками возобновления (см. рис. 14, б). Из этих почек, а также из спящих почечного кольца на следующий год формируются удлиненные дочерние побеги (см. рис. 14, в). Осенью образовавшиеся побеги отмирают таким же образом, как и материнские. Описанный процесс многократно повторяется (см. рис. 14, г); в среднем для форми-

рования хорошо выраженной “ведьминой метлы” требуется 4–5 лет. В результате развивается толстая короткая ветвь, на которой во все стороны торчат сухие отмершие побеги вперемежку с олиственными побегами текущего года.

Образование “ведьминых метел” приводит к быстрому отмиранию ветвей, на которых они формируются, что вызывает пробуждение спящих почек на ветвях низшего видимого порядка (рис. 15, а). Развитие побегов из этих почек происходит по описанной схеме, и на их основе также формируются “ведьмины метлы”. При прогрессировании болезни поражаются ветви, в том числе и отходящие

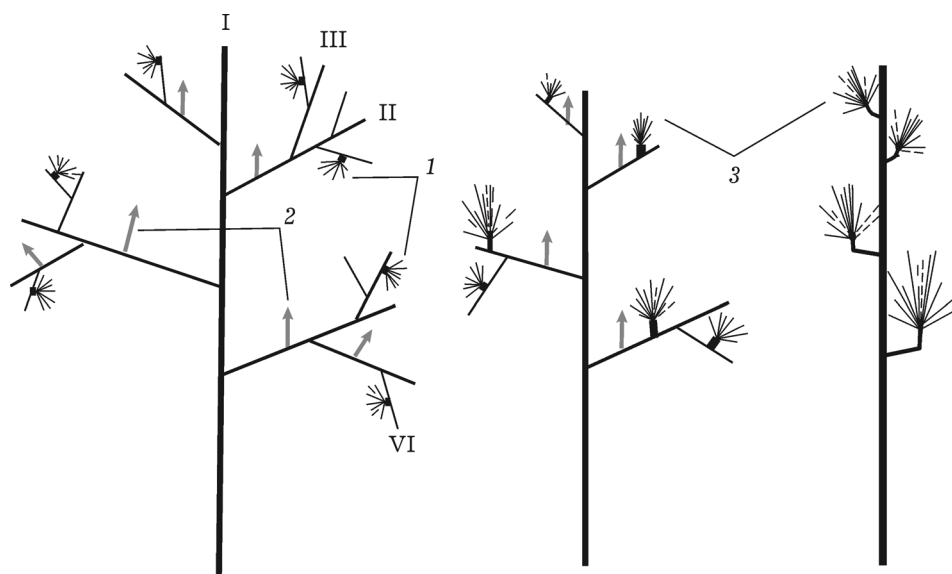


Рис. 15. Расположение ведьминых метел в кроне *V. pendula*. 1 – ведьмины метлы, формирующиеся на осях III–IV порядков ветвления из почек возобновления, 2 – побеги, образующиеся из спящих почек, 3 – ведьмины метлы, развивающиеся из спящих почек на осях II порядка

от ствола (оси II видимого порядка). В кроне практически не остается нормальных ветвей, и дерево теряет декоративность и погибает (см. рис. 15, б, в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Габитус и строение кроны *Betula pendula* в природе определяется прежде всего условиями освещения, которые во многом зависят от того, растет дерево в лесу или на открытом пространстве. В крупных городах и мегаполисах на строение кроны также оказывает влияние комплекс неблагоприятных экологических факторов, таких как загрязнение воздуха, засоление почвы реагентами и т. д.

Полученные данные о специфике организации архитектурной единицы и реитерационных комплексов разной природы позволяют понять, как экологические условия произрастания *B. pendula* отражаются на процессах формирования кроны дерева.

Изучение формирования многолетних побеговых систем выявило следующие особенности строения архитектурной единицы *B. pendula* у виргинильных и молодых генеративных растений: 1) для *B. pendula* характерно акро-мезотонное ветвление. На отсутствие четкой закономерности в размещении мощных ветвей у *B. pendula* обращал внимание И. Г. Серебряков [1962], однако он не рассматривал структурно-ритмологический аспект этого явления; 2) скелетные оси у этой древесной породы формируются на основе как пролептических, так и силлептических побегов; 3) в формировании архитектурной единицы после вступления в генеративный период большое участие принимают побеги с мужскими сережками. Особенности строения этих побегов и образующейся на их основе свисающей части ветвей, которой завершаются оси всех видимых порядков ветвления, придают *B. pendula* характерный для этой древесной породы габитус.

Влияние освещения на строение архитектурной единицы *B. pendula* проявляется в том, что хотя максимальная длительность жизни ветвей всех категорий, отходящих от ствола, как и самого ствола, генетически предопределена, но во многом зависит от экологических условий. Наиболее мощные и крупные ветви с хорошо развитой повисаю-

щей частью формируются у молодых генеративных растений *B. pendula*, растущих на открытом пространстве, а у растущих на опушке – на стороне, обращенной от леса.

Строение кроны *B. pendula* определяется не только особенностями архитектурной единицы, но и процессами реитерации, специфика протекания которых во многом зависит от условий произрастания.

Если оценивать наблюдаемые у *B. pendula* реитерации с позиции полноты воспроизведения архитектурной единицы, то полное восстановление архитектурной единицы может произойти только при травматической реитерации из пневой поросли, когда дерево почти полностью спиливают или срубают. Во всех остальных случаях реитерации носят частный характер и могут быть отложенными, немедленными и травматическими. По нашим данным, специфика отложенной реитерации у *B. pendula*, возникающей в ответ на естественное старение осей, состоит в том, что инициация спящих почек обычно происходит при переходе ветви к образованию свисающей части. По всей видимости, изменение направления роста ветви служит определенным сигналом о вступлении ветви в заключительный период своего развития. Результаты исследования подтверждают данные И. Г. Серебрякова [1962] о роли спящих почек в формировании вторичной кроны *B. pendula* и других деревьев [Шитт, 1958].

Влияние условий освещенности на этот процесс проявляется в том, что инициация спящих почек происходит только в условиях хорошего освещения. На открытых пространствах за счет образования реитератов из спящих почек значительно возрастает не только длительность жизни осей, но и меняются пропорции дерева. На свету деревья более низкие, чем в лесу, но имеют более широкую и низко расположенную крону. Это хорошо известное явление описывалось во многих учебниках по лесоведению [Морозов, 1949; Эйзенрейх, 1959].

Немедленная реитерация, в результате которой у *B. pendula* формируются крупные ветви или происходит раздвоение ствола, также влияет на габитус и строение кроны. По всей видимости, гибель меристемы материнского побега во время его интенсивного роста приводит к перераспределению плас-

тических веществ, которые устремляются к апикальным меристемам силлептических побегов или пазушных почек. Эти меристемы начинают вести себя как более или менее равноправные и независимые, что приводит к раздвоению ствола или формированию крупной ветви-реитерата. Однако следует отметить, что принципиально важным для образования реитератов является не сама гибель верхушки, а условия, при которых этот процесс происходит. Так, гибель верхушки годичного побега в конце вегетационного сезона не вызывает у *B. pendula* образования реитератов, а лежит в основе симподиального нарастания, столь характерного для этой древесной породы.

В природе у *B. pendula* процесс немедленной реитерации обусловлен эндогенными причинами и носит случайный характер, в том смысле, что непредсказуемо время и место появления реитератов. Поскольку наблюдаемое у *B. pendula* образование ветвей-реитератов является одним из широко распространенных морфогенетических процессов, лежащих в основе формирования кроны, то данное явление, по всей вероятности, можно рассматривать как проявление автоматической реитерации. Благодаря этому процессу у деревьев формируются более мощные и долгоживущие ветви по сравнению с ветвями архитектурной единицы. Эти ветви, наряду с ветвями, в образовании которых участвовали спящие почки, в основном и составляют кроны старых генеративных и сенильных деревьев березы повислой.

Следует отметить, что степень проявления немедленной реитерации, как и отложенной, во многом определяется условиями освещения, в которых произрастает дерево. В лесу результаты немедленной реитерации нивелируются, а на открытом пространстве реализуются в полной мере, что способствует развитию более широкой кроны.

Специфика частной травматической реитерации *B. pendula* состоит в том, что у этой древесной породы практически не происходит инициации спящих почек после сильного повреждения ствола, вызванного проведением омолаживающей обрезки или другими причинами, а также после изменения положения в пространстве. Обрезка *B. pendula* приводит к гибели деревьев [Эйзенрейх, 1959].

Неблагоприятная экологическая ситуация, складывающаяся во многих мегаполисах и крупных городах, способствует нарушению морфофизиологических процессов, обуславливающих гармоничное развитие архитектурной единицы и реитератов разной природы. Неблагоприятные условия способствуют также процессу формирования “ведьминых метел”, в основе которого лежит отмирание большей части удлиненных годичных побегов и инициации спящих почек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование при анализе кроны основных положений не только концепции архитектурных моделей, но и концепции реитерации приводит к пониманию разной природы процессов, лежащих в основе формирования архитектурной единицы и реитерируемых комплексов. Такой подход позволяет ориентироваться в разнообразии ветвей, составляющих крону дерева и влияющих на его габитус.

Формирование кроны *B. pendula* начинается с реализации генетической программы развития архитектурной единицы. Конечный результат этого высокодетерминированного процесса, как и скорость прохождения онтогенетических состояний, зависит от индивидуальных особенностей дерева и внешних факторов. Параллельно со становлением архитектурной единицы протекают менее детерминированные процессы, описываемые концепцией реитерации, которые в основном и определяют экологическую пластичность кроны дерева и поливариантность онтогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 3. С. 10–32.
- Антонова И. С., Руднева М. В. Строение побеговых комплексов верхушки дерева *Betula litwinowii* Doluch. и *Betula pendula* Roth. на виргинильной стадии развития // Биологические типы Христеня Раункьера и современная ботаника. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 301–307.
- Антонова И. С., Гниловская А. А. Побеговые системы *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Ботан. журн. 2013. Т. 98, № 1. С. 53–68.
- Виноградов К. О., Землянички Л. Т., Новожилова В. А. Уход за городскими насаждениями. М.: Изд-во Министерства коммунального хозяйства РСФСР, 1963. 93 с.

- Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
- Журавлев Е. П., Крангауз Р. А., Яковлев В. Г. Болезни лесных деревьев и кустарников. М.: Лесная промышленность, 1974. 160 с.
- Костина М. В. Иерархическая классификация конструктивных единиц (модулей) древесных растений умеренной зоны // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 114–118.
- Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносов Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2001. 258 с.
- Кузьмичев И. И., Соколова Э. С., Мозолева Е. Г. Болезни древесных растений: Справочник. М.: ВНИИЛМ, 2004. Т. 1: Болезни и вредители в лесах России. 129 с.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 151 с.
- Михалевская О. Б., Костина И. Б. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. // Бюл. Главного ботан. сада. 1997. Вып. 174. С. 73–79.
- Михалевская О. Б., Костина М. В., Скалепова Л. В. Структура и динамика развития вегетативных и генеративных побегов у некоторых представителей семейства Betulaceae // Там же. 2006. Вып. 191. С. 140–149.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.; Л.: Гослемуиздат, 1949. 455 с.
- Нухимовский Е. Л. Ветвление и кущение семенных растений // Изв. ТСХА. 1974. Вып. 2. С. 50–62.
- Сейц К. С., Антонова И. С. Структура изменчивости побегов в кроне древесного растения *Ulmus laevis* (Ulmaceae) // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 5. С. 593–613.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Тихонов В. И. Организация осевых систем надземной части многолетних растений // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 740–750.
- Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 2. С. 85–98.
- Шитт П. Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 447 с.
- Щербинина А. А. Структурные аномалии крон древесных растений придорожной полосы МКАД // Лесной вестн. 2004. № 4 (35). С. 64–71.
- Эйзенрейх Х. Быстрорастущие древесные породы. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1959. 508 с.
- Barthélémy D., Edelin C., Hallé F. Architectural concepts for tropical trees // Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity / eds. L. B. Holm-Nielsen, H. Balslev. L.: Acad. Press, 1989. P. 89–100.
- Barthélémy D., Caraglio Y., Drénon C., Figurean C. Architecture et sénescence des arbres // Forêt Entreprise. 1992. N 83. P. 15–35.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. botany. 2007. Vol. 99, Iss. 3. P. 375–407.
- Bruchwald A., Dmyterko E. Rozwój ugałezienia w koronie mlodej brzozy brodawkowatej (*Betula pendula* Roth). Sylwan. 2001. Vol. 145, N 12. P. 19–27.
- Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical Trees and Forests. Berlin: Springer-Verlag; 1978. 441 p.
- Jäger E. J. Progressionen im Synfloreszenzbau und in der Verbreitung bei den Betulaceae // Flora. 1980. Vol. 170. S. 91–113.
- Oldeman R. A. A. L'architecture de la Forêt Guyanaise. Mémoires ORSTOM, Paris. 1974. Vol. 73. 204 p.
- Sabatier S., Barthélémy D. Growth Dynamics and morphology of Annual Shoots, According to their Architectural Position, in Young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae) // Ann. Botany. 1999. Vol. 84, Iss. 3. P. 387–392.
- Tomlinson P. B., Gill A. M. Growth habits of tropical trees: Some guiding principles // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review: A comparative review. Wash. (D. C.): Smithsonian Inst., 1973. P. 129–143.

Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) Crown in Relation to Environmental Conditions

M. V. KOSTINA, N. S. BARABANSHCHIKOVA, G. V. BITYUGOVA,
O. I. YASINSKAYA, A. M. DUBAKH

Sholokhov Moscow State University for Humanities
109240, Moscow, Tashkentskaya str., 18
E-mail: mkostina@list.ru

The structure and formation of the crown of *Betula pendula* Roth. were studied from the perspective of the concept of architectural models and reiteration concept. Some peculiarities in formation and structure of an architectural unit and reiterated complexes due to total, partial, delayed, immediate, traumatic and automatic reiterations were detected. The specifics of these processes under different lighting conditions were identified. The trees crown structure in adverse environmental conditions in cities was studied. It was established that ecological plasticity and ontogenetic polyvariety of *B. pendula* were mostly determined by reiteration processes.

Key words: *Betula pendula*, annual shoot, architectural unit, reiterated complex, environmental conditions.