

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт лесоведения РАН

*М.Г. Романовский, Р.В. Щекалев*

# **СИСТЕМА ВИДА У ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

МОСКВА  
2014

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
Institute of forestry RAS

*M.G. Romanowsky, R.V. Shchekalev*

# **FOREST PLANT SPECIES VARIATION SYSTEM**

MOSCOW  
2014

УДК 574; 630\*182

Романовский М.Г., Щекалев Р.В. **Система вида у лесных растений**. Москва, 2014..

В отличие от морфологических и эколого-физиологических описаний, рассматривающих вид как нечто однородное, а организмы, его представляющие, как случайные реализации единого общевидового типа, мы предлагаем описание вида в форме правильно организованной системы, объединяющей многочисленные дискретные варианты строения индивидов и типов их поведения. Мы считаем необходимым дифференцировать варианты (как обратимые, так и необратимые) морфологической изменчивости (полиморфизм) или изменчивости поведения (полиреактивность) особей одного вида. В первой главе утверждаются методические принципы и статистические подходы к изучению неоднозначной, многомерной внутривидовой структуры. Во второй главе в первом разделе рассмотрены серии форм, определяющих амплитуду внутривидовой изменчивости особей и популяций, анализируется полиморфизм метамерных органов и то, как он сочетается с полиморфизмом индивидуумов. Во втором - неоднозначность реакций (полиреактивность) индивидуумов и популяций на идентичные раздражающие факторы. В третьей главе обсуждаются вопросы адаптации и эволюционного развития политипического вида, видообразования.

Основные примеры, приведенные нами, в подавляющем большинстве касаются лесных древесных растений, но рассматриваемые закономерности структуры видов приложимы и к иным биологическим объектам. Книга предназначена для научных работников, аспирантов и студентов, лесоводов, экофизиологов растений, исследователей популяционной структуры, селекционеров и эволюционистов.

Работа выполнена в рамках гранта Президента РФ для государственной поддержки ведущих научных школ РФ НШ -6959.2010.4

Ответственный редактор доктор биологических наук В.В. Рубцов

Рецензенты: доктор биологических наук В.В. Коровин  
доктор биологических наук В.Г. Стороженко

Romanovskiy M.G., Shchekalev R.V. **Forest plant species variation system**. Moscow, 2014.

In contra to usual morphological and ecophysiological descriptions of a species presenting them as a monomorphic objects and its individual organisms variation as occasional realizations of a total program, we should consider a species as a regular system consolidating some diversity of alternative variants (morphs, types) of individual structure and behavior. We clearly feel a need of differentiation of both reversible and irreversible numeral variants (morphs, types) of intraspecies diversity in morphology (polymorphism) and behavior (polytropism). In the first chapter we state the methodical principles and statistical approaches to study polytypic objects with a multiplex heterogeneous structure. In the first division of the second chapter we consider morphological rows (series of morphs) discriminating the limits of intraspecies variation in individual and population characters; the polymorphism of metameres and how it combines with individual polymorphism are analyzed. In the second division of the chapter – we state the heterogeneity of individual and population behavior (polytropism) including physiological reactions on the same irritating factor. In the third chapter we discuss the peculiarities of adaptation, evolution and new species formation in a polytypic system of intraspecies diversity.

We get the main examples in a forest plant species but at the same time we see the opportunity of applications the same reasons and approaches to other biological objects. Our book is addressed to scientists, aspirants and students, foresters, plant physiologists, population structure investigators, plant-breeders and evolutionists.

The book was created in course of RF Presidents grant for scientific schools support РФ НШ -6959.2010.4.

Editor of Chief V.V. Rubtsov dr. sc. (Biology)

Reviewed by: V.V. Korovin dr. sc. (Biology)  
V.G. Stjrozhenko dr. sc. (Biology)

ISBN 5-02-32649-6

© Российская академия наук, 2014

## ВВЕДЕНИЕ

---

Ежегодно в ходе полевых исследований регистрируется море информации о морфологии и физиологии лесных растений. Лишь незначительная ее часть оседает в базы данных, и ничтожная часть отражается в публикациях. От многих многолетних эколого-физиологических исследований вообще не осталось следа. Собрав многотысячные массивы данных, исследователи не смогли их проанализировать и реализовать. Спустя годы о них забыли. В туне часто остаются и многотрудные перечеты и описания постоянных пробных площадей. В публикациях и дальнейших исследованиях реализуется от силы 10% информации полученной “в поле” при наблюдениях и в активных экспериментах.

Эта книга родилась из боли утрат человеко-лет высококвалифицированных исследователей и уникальных данных, выброшенных на свалку и забытых. Между тем любые натурные наблюдения, если они не жульничество, заслуживают внимания и обсуждения. Мы убеждены, что можно найти правила, в рамках которых хаотические груды информации превращаются в упорядоченные стройные системы. Надеемся, что наша книга откроет дорогу более полному использованию и хранению объемной биологической информации. Увидеть пути дифференциации свального биологического объекта на отдельности и сохранять обретенную информацию в форме системы вариантов морфологии или типов поведения - такова “сверхзадача” нашей книги.

## *ГЛАВА 1*

### ВОПРОСЫ МЕТОДОЛОГИИ И МЕТОДИКИ АНАЛИЗА

---

Главное свойство биологической информации - ее неповторимость. Уникальные погодные условия сезона. Уникальные особенности места сбора материала. Уникальные особенности вида и конкретного растения, с которым работает исследователь.

Многолетние, а потому повторяющиеся, черты морфологии (габитуса) деревьев в связи с длительностью их жизни, сопоставимой с длительностью жизни человека, иногда видятся нам “вечными” и воспроизводимыми. На самом же деле они уникальны. Многие эколого - физиологические процессы протекают мгновенно, и, кажется, вообще никогда не повторяются, особенно если ограничено время исследования.

Обычно биологическую информацию нельзя охватить, сохранить или представить всю. Поэтому традиционный путь - отобрать из нее показательные легко интерпретируемые кусочки, опубликовать их и забыть об остальном необъясненном материале.

Второй путь, если разброс данных не слишком велик или если мы не в состоянии оценить величину варьирования, - рассчитать уравнения регрессии. Причем, часто исследователь ожидает, - чем больше факторов он введет в регрессионное уравнение, тем точнее выйдет описание. И почти всегда исследователь воспринимает организм и представляемый им вид как монотип с единой нормой реакции, искажаемой бесконечным разнообразием внешних условий. О возможных альтернативных вариантах ответа на стандартное воздействие почти всегда забывают.

Мы же пойдем по пути, основанном на идее многозначности возможных ответов при достаточно жесткой повторяемости параметров каждого из них [24, 199, 220, 245]. И хотя применительно к растениям не принято обычно говорить о поведении, мы будем обсуждать именно поведенческие проблемы: многообразие вариантов ответа и правила выбора одного из них.

На уровне организмов, представляющих один и тот же вид, мы ожидаем увидеть разнообразные формы индивидуумов - полиморфизм.

На уровне отдельной особи - разнообразие реакций (“политропизм”).

Морфологические характеристики организма, олицетворяющего некоторое множество, изображают в виде распределений. Среднее значение признака у представителя вида или популяции, вокруг которого конкретные результаты измерения параметров рассеиваются (диспергируют) под действием случайных “возмущений”. Если для монотипического вида средняя величина признака - одна, то при политипической картине вида средних - много (по крайней мере, несколько). Статус моды (доминанты) переходит со временем от одного среднего значения к другому. Из набора модальных значений признака, свойственных виду, популяции, или же единичному организму, объект выбирает наиболее подходящее для данной

ситуации. У вида или популяции нет единого типа, лица. Нередко нет единого образа и у индивидуума. Биологические объекты политипичны.

Идеи неоднозначности поведения и неоднозначности формы организма (идеи “политропизма” и “полиморфизма”) трудно приживаются в нашем сознании. Мы охотно допускаем очень сложные модели с фазовыми переходами молекул физиологически активных веществ, но выбор новой линии поведения в ответ на изменившиеся условия, диктуемый перестройкой структуры молчащих и экспрессируемых (работающих) участков генома, многим биологам представляется не реальным.

Между тем, только многообразное описание объекта способно помочь нам систематизировать не только морфометрические показатели, но и львиную долю эколого-физиологической информации, хранить и накапливать ее с минимальными потерями. Задача нашей книги - попытаться убедить в этом искушенного читателя.

Постановка наблюдений, с помощью которых мы желаем обнаружить неоднозначность морфологических признаков и реакций, с самого начала работы должна, как минимум, допускать такую возможность. К примеру, исследуя квантовые явления в динамике годичных колец [275], мы с самого начала должны отказаться от данных, усредненных по многим особям, и использовать только индивидуальные ряды. Далее, если мы предполагаем наличие вариантов в поведении разных участков камбия, - следует опираться только на ряды наблюдений по отдельным радиусам, радиальным сериям клеток, отложенным одной меристематической площадкой, или даже одной материнской клеткой, без усреднений по нескольким радиусам, или по всему поперечному спилу. Каждый шаг обобщения, усреднения данных сужает возможности дальнейших исследований неоднозначности структур и реакций.

При описании политипического объекта иным становится критерий истинности суждений: исчезает обязательное требование строгой повторяемости результата в разных опытах, которое, кстати сказать, никогда не соблюдалось строго в целом ряде разделов биологии. Например, в эколого-физиологических исследованиях, по своей методологии ближе всего стоящих к точным естественным наукам, повторяемость средней величины параметра обеспечивается с большим трудом (с длинным перечнем условий и оговорок). В политипическом описании объекта критерием истинности результата становится воспроизводимость (повторяемость) набора типов или ответов, из числа существующих у объекта. Для данного конкретного типа морфологии или реакции объекта, если удалось его выделить из общей “кучи” и найти рецепт многократных повторных выделений, о реальности его существования будет свидетельствовать повторяемость его характеристик. Для политропизмов при этом характеристикой служит регрессия, описывающая реакцию объекта на градации определенного воздействия (зависимость “доза - эффект”).

Поскольку о наличии альтернативных вариантов формы и поведения мы будем судить по групповой изменчивости морфометрических и физиологических показателей, то важно не спутать естественные группы с проявлениями артефактной дискретности. Поэтому рассмотрим некоторые распространенные случаи появления псевдо дискретных событий.

Регулярно повторяющиеся колебания частот объекта в классах распределения бывают связаны с привычкой преимущественного округления до четных величин. Это порождает повторяющиеся в выборках преобладания четных чисел. При измерении диаметров ствола с приближением 1 см таксаторами, привыкшими к 2 см шкалам, выражено преобладание вариантов в четных классах. Примером такого псевдо дискретного распределения могут служить результаты измерения диаметров стволов березы на лесосеменной плантации студентами МГУЛ после прохождения практики по лесной таксации (рис. 1.1). Максимумы плотности 2, 4, 6, ..., 24 см не отражают естественной дискретности объекта.

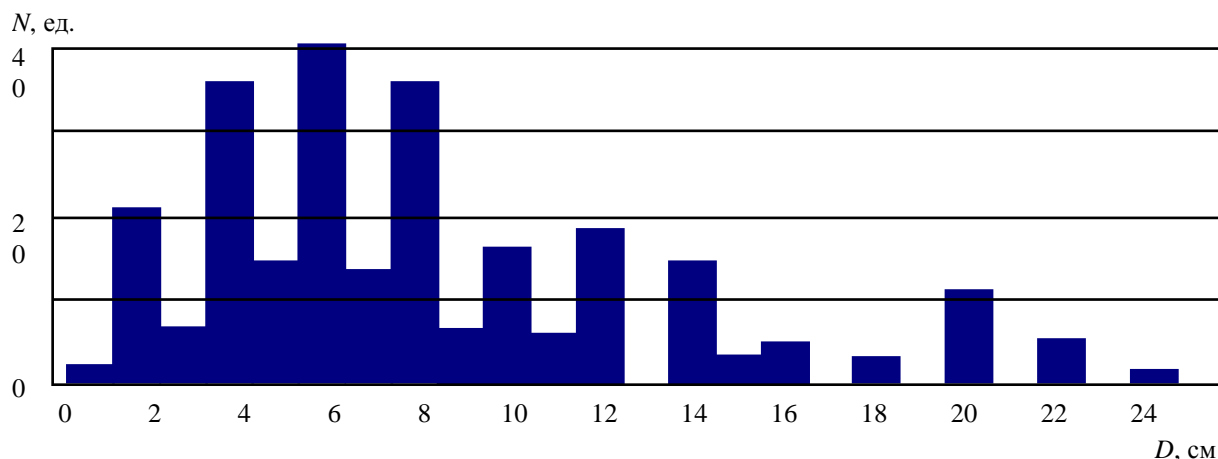


Рис. 1.1. Распределение 14 - летних берез *Betula pendula* Roth. var *carelica* Merkl. по диаметру ствола на высоте 0,2 м. (Семенная плантация Катварского лесничества Лимбажского лесхоза, Латвия, 1976 г.)

К появлению артефактной дискретности нередко приводит работа с измерительными шкалами, на которых выделены риски кратные 5. Часто, особенно при быстром считывании результатов, появляются систематически повторяющиеся и статистически достоверные колебания частот измеряемой величины (рис. 1.2), которые можно принять за проявления квантованности объекта. В классах распределения, включающих выделенные риски, и в классах, расположенных посередине между ними, накапливаются избыточные частоты. Классы же, прилежащие к кратным 10, искусственно обедняются вариансами.

Аналогичный эффект дают измерения, точность которых не оправдано завышена с точки зрения исполнителей. Так, измерение высоты саженцев при выкопке с приближением 1 мм, тогда как положение начала отсчета, корневой шейки, определяется с точностью  $\pm 3$  мм, явно излишне. При спешке или усталости измерителей, отсчеты снимаются с приближением 5 или 10 мм. Тогда вместо номинальной точности 1 мм, получается смесь измерений, выполненных с приближениями 1, 5 и 10 мм. В больших выборках возникают выраженные, статистически значимые и повторяющиеся колебания частот.

Поэтому для обнаружения групповой изменчивости объекта, измерения следует выполнять с приближением более грубым, чем номинальная приборная точность. Темп измерений должен обеспечивать спокойное считывание результатов. Отсутствие артефактной дискрет-

ности, как правило, обеспечивают современные автоматизированные методы измерения физиологических и некоторых морфологических параметров.

При обработке и представлении исходных данных, если мы рассчитываем увидеть в них нечто неординарное, некий “образ”, который еще предстоит распознать, следует как можно полнее сохранять первичные данные. Нужно как можно дольше не переходить к обобщающим характеристикам, таким как дисперсии, коэффициенты вариации, коэффициенты корреляции и др., как можно дольше избегать признаков соотношений (X:Y) и уравнений регрессии. Основным отображением объекта мы считаем распределение измеренной величины (X) или двух величин (X; Y). Эти простейшие случаи легко анализировать зрительно. Трехмерные распределения - сложнее (можно в виде послойной томограммы). Многомерные распределения поддаются уже только аналитическому исследованию и наглядность “образа” утрачивается. Многомерный анализ с выделением главных 3–4 компонент, если он срывает, чаще всего свидетельствует о методической беспомощности автора, который не сумел отыскать “ведущие” дифференцирующие признаки с помощью более простых методов.

Для выявления “образа”, в особенности если он сложный, требуется очень большой объем данных. Поэтому частоты распределений одномерных параметров (признаков) мы обычно усредняли на скользящем интервале значений X, а по-

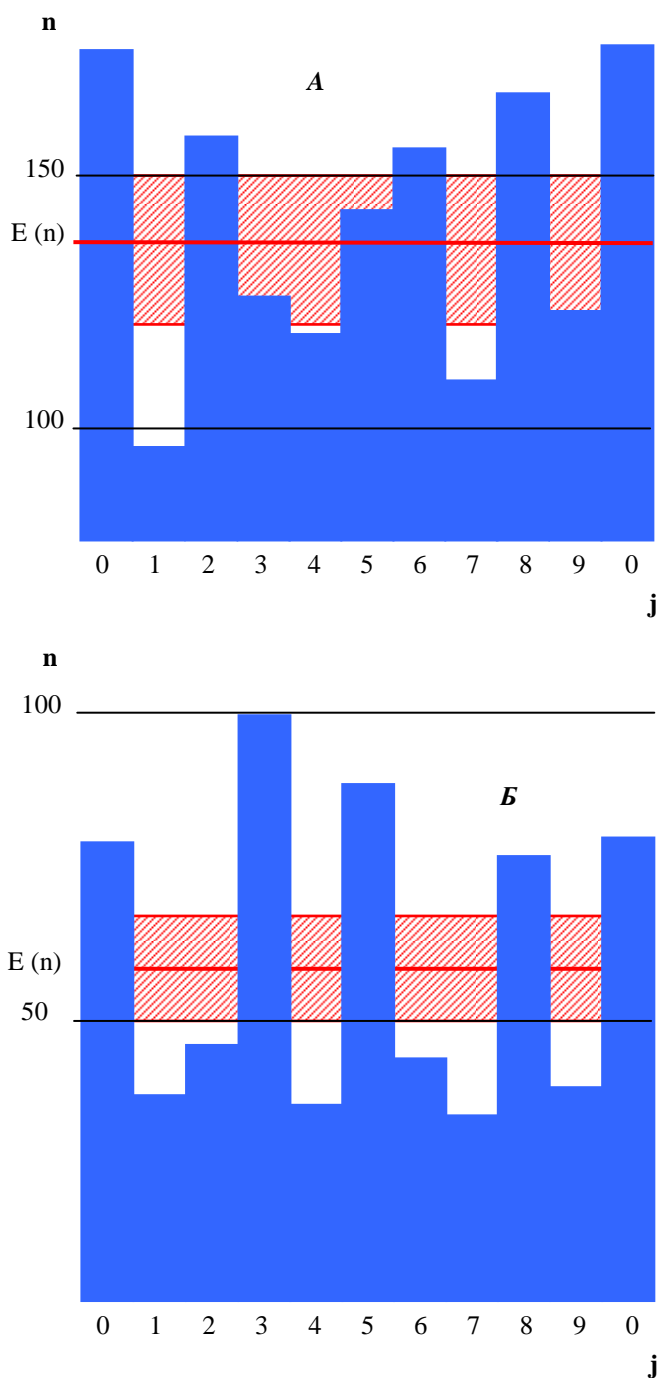


Рис. 1.2. Распределения измерений, выполненных шкалами с выделенными рисками кратными 5, по классам  $j$ , соответствующим числу делений  $10i + j$ , где  $i = N, N+1, N+2, \dots$ ;  $j = 0, 1, \dots, 9$ . **A** - рост мужчин, измерения военной призывной комиссии, см; **B** - длина сосновой хвой, мм [138]. Ожидаемые средние частоты  $E(n)$ , экземпляр на 1 класс. Заштрихован доверительный интервал  $P = 0,95$ .



верхности распределений по двумерным признакам сглаживали в скользящем прямоугольнике ( $X; Y$ ).

Выбор интервала осреднения поверхности распределения определяет возможности дальнейшего исследования многозначного “образа”. На первых этапах работы можно подбирать величину интервала сглаживания так, чтобы неоднородности распределения, повторяющиеся в разных выборках, при сглаживании не исчезали.

Основной критерий реальности существования групп (подгрупп) и связанных с ними неоднородностей (максимумов плотности распределения) – их повторяемость в разных выборках при относительном сходстве условий. В самом общем виде требование повторяемости приобретает смысл возможности интерпретации всех частных распределений (подвыборок) как частных реализаций одной общей модели распределения, в которой определены возможные параметры отдельных групп и переменна только групповая структура отдельных выборок.

Понятие “модель” трактуется нами в самом широком смысле, как отображение свойств реального объекта на некоторое математическое описание (геометрический образ, функция, график и т.п.). Многие модели задают нам не только отображения объектов, но предполагают также определенные механизмы варьирования параметров. Например, Гауссовская модель нормального распределения ( $G$ -модель) предполагает случайное варьирование признака под действием бесконечного многообразия модифицирующих условий, особенностей опыта (“экофон”) и внутренней среды индивидуума, его генетической обстановки (“генофон”). Симпсоновская модель ( $S$ -модель) предусматривает активную генерацию изменчивости самим объектом; итоговое распределение - сумма двух независимых величин, определенных двумя независимыми генераторами случайных чисел.

Особый класс математических моделей составляют динамические модели, описывающие процессы, происходящие при развитии древостоя: дифференциация деревьев, отпад, формирование размножающейся части популяции и пр.

### *1.1. Дискретность, шаговая настройка физиологических реакций и морфологических структур. Генетическая регуляция, связанная с избирательной активностью генов.*

Традиционно реакции организма на изменения внешних условий мыслимы как плавные и однозначные функции параметров среды. Очевидно, однако, что они не таковы. Форма организма, его габитус меняются в соответствии с окружающими условиями не только за счет прямых “деформационных” модификаций, но и за счет выбора должного решения из индивидуального, популяционного или видового арсенала. На каждый внешний раздражитель организм держит в запасе, как правило, не один, а несколько возможных ответов. Выбор среди них определенной реакции зависит от состояния организма, от стечения обстоятельств или от случайности [196]. Нередко характер работы организма кардинально меняется в ответ на изменение интенсивности фактора, определяющего поведение. Нередко поведение определяется случайно избранным, но устойчиво сохраняемым, вариантом онтогенеза.

В море факторов, воздействующих на растительный организм, можно выделить немногочисленные наиболее важные группы. Это, прежде всего, свет, световой режим. Затем, химическая среда обитания корневых систем. Метеорологические факторы: температура воздушных и почвенных горизонтов, влажность: осадки, почвенная влага, влага воздуха. В качестве детерминант поведения огромное значение имеют градиенты факторов и скорость их изменения.

Считая все растительные наземные сообщества выходцами из океана, мы полагаем, что требования растений к химическому составу внешних жидких сред (почвенных растворов) примерно одинаковы. Различна только терпимость к отклонениям от этих общих оптимальных условий.

Системы реакций и структур, реализующих эти реакции, образуют некоторые упорядоченные множества. В большинстве случаев происходит шаговая настройка физиологических ответов организма: он как бы перестраивает свои намерения и перескакивает из одного состояния в другое, подбирая наилучший вариант ответа. Так же формируются морфологические структуры: организм выбирает один путь развития среди множества допустимых. Это особенно явственно у растений с их модульным, метамерным строением.

Выбор определенного типа строения для органа или в целом для организма происходит, как правило, необратимо и сужает возможности дальнейшего маневрирования. Выбор поведенческих норм, типов физиологических ответов, допускает значительную свободу и возможность неоднократного возврата к исходным позициям с переопределением состояний.

В принятии решения о выборе одного из множества дискретных вариантов реакций или структур, как правило, если не всегда, участвуют генетические механизмы. Именно возможности включения-выключения, частичного воспроизведения фрагментов генома определяют появление серий в состояниях организма. Особую роль играют повторы генетической информации. Они дают возможность последовательного усиления и ослабления величины признаков и силы ответов и возможность тонкой генетической регуляции [196].

Параметры организма, метамера, пути морфогенеза или физиологического процесса могут перестраиваться постепенно, как, к примеру, в пределах избранного варианта температурной зависимости меняется интенсивность дыхания, или же скачкообразно, так как в ответ на изменения светового и температурного режима меристематические бугорки в почке дифференцируются то в листья, то в почечные чешуи. Шаговые перестройки вызываются включением или выключением частей генома в ходе суточных, сезонных, онтогенетических циклов, или под действием аperiodических стрессовых ситуаций, или вовсе независимо от внешних воздействий (ошибки онтогенеза и пр. [11]). Иллюстрации качественных перестроек общеизвестны [267]. А вот примеров дискретности количественных процессов и признаков не так много [22, 47, 87, 217]. Но скудность фактического материала не означает редкость шаговых перестроек количественных параметров, а скорее сложность выявления этих перестроек. Так, вероятно, сложно было бы выявить, измеряя параметры движения автомобиля, дискретность состояний коробки передач. Сочетание шаговых изменений передачи с плавной акселерацией двигателя и инерционными явлениями создает впечатление плавности движения автомашины.

В появлении дискретных состояний организма, безусловно, играют роль изменения конфигурации молекул белков, клеточных липидных мембран или других структур, отвечающие на перемены параметров среды их существования. Изменение конфигурации молекулы может временно сделать белок-фермент нетрудоспособным, или даже изменить направление его работы на противоположное [37, 38, 269]. Изменения фазового состояния мембран в клетках проводящей флоэмы перестраивает макро- характеристики ткани [44, 170].

Однако фазовые переходы состояния мембран или молекул редко способны образовывать упорядоченные иерархические системы изменчивости количественных признаков, которые мы наблюдаем. Основная роль клеточных, мембранных и молекулярных трансформаций - в обеспечении стрессовых, сезонных и суточных изменений, в обеспечении экстренных блокировок определенных процессов. При этом отметим, что параметры внутренней среды, определяющие фазовые состояния молекулярных структур, как правило, контролируются перестройками экспрессируемых и подавляемых зон ядерного генома [122].

Приведем несколько примеров дискретного варьирования “признаков”, легко объяснимые при допущении регуляции работы организма с участием его генома.

По базе данных Усольцева [242] масса коры ( $t \text{ га}^{-1}$ ) деревьев дуба как функция массы стволов в коре ( $t \text{ га}^{-1}$ ) укладывается не в одну, а в две, а возможно, и в три, линейные последовательности (рис. 1.1.1). Очевидно, дискретность в этом случае связана не с ошибками измерений, маловероятно, чтобы разные авторы повторили одну и ту же ошибку. Вероятнее всего, дискретность участия коры в общей массе ствола определяется особенностями генома особей, доминирующих в популяциях, и попавших в число модельных деревьев. Не исключено, что в этом случае имеют значение и фазовые переходы конфигурации молекул ферментов, прогрессивно изменяющие с возрастом (ростом) работу пробкового камбия, однако они пре-

ломляются индивидуальными особенностями пороговых условий перехода от одного состояния к другому, зависимыми от генотипа особей. Например, условия начала или прекращения работы пробкового камбия (феллогена) у разных индивидуумов могут варьировать. Возможно, варьирует число перезакладок феллогена. В любом случае это происходит под контролем генома, и в зрелых возрастах деревьев (по наблюдениям Ю.А. Гопиуса в ~50-летних и более старых дубняках) мы наблюдаем дискретность вариантов толщины и, соответственно, массы коры.

Групповая изменчивость индивидуальной толщины грубой корки была описана нами в естественных порослевых клонах березы бородавчатой [194]. У *Betula pendula* Roth. выделяются группы - формы с разной толщиной корки (не менее трех) и с разной высотой ее поднятия по стволу (также не менее трех).

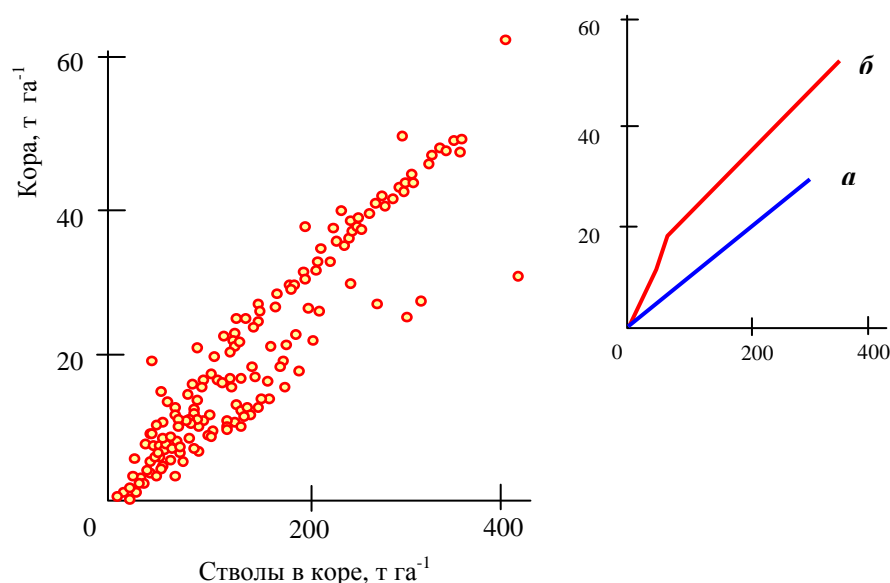


Рис. 1.1.1. Фитомасса стволов деревьев дуба черешчатого в коре и фитомасса ствольной коры. На схеме-выноске справа выделены 2 последовательности *a* и *б*, на которые распадается выборка [242].

Доктор Е. Боробиц сообщает о варьировании габитуса вегетативных потомков одного дерева дуба черешчатого пирамидальной формы [288]. Привитые раметы *Quercus robur* L. var. *fastigiata* Ktze. были высажены в 1896 г.. В 1930-е гг. из F1 семенных потомков этого клона создана аллея. Е. Боробиц приводит таблицы и фотографии типичных потомков, характеризующие разброс форм. Наиболее “эстетичные” формы (рис. 1.1.2) имели диаметры кроны примерно 2, 4 и 6 м (шаг диаметра ~2 м). Высоты деревьев F1, семенных потомков клона: ширококолонновидные 20 м, колонновидные 22÷23 м и узкопирамидальные 28÷29 м. У всех деревьев крона начинается в 1,0–1,5 м от почвы. Особенности деревьев, в этом случае, безусловно связаны с варьированием их генотипа, обусловленным “расщеплением” признака пирамидальности при генеративном воспроизведении формы *fastigiata*. По всей видимости, изменчивость высот и габитуса в F1 дискретна и может быть задана тремя вариантами.

У сосны обыкновенной и ели европейской изменчивость габитуса в период дифференциации деревьев в насаждениях по классам роста описана В.С. Ипатовым [89]. В дифференцирующихся древостоях постоянно фиксируются 3–4 группы деревьев, отличающихся толщиной ствола и коррелирующей с диаметром ствола шириной кроны.

Точки температурной зависимости для *Betula nana* L., которая аппроксимирована J. Ungerson и G. Scherdin как линейная функция температуры (рис. 1.1.3 а), укладываются в две, достаточно четко выраженные, последовательности (рис. 1.1.3 б и в) [315]. Учитывая результаты, полученные нами на дубе *Quercus robur* L. var. *tardiflora* Czern. [199], температурную зависимость, описанную у *Betula nana* L., следует рассматривать как композицию двух кривых, являющихся частью сложной “много-ступенчатой” функции температуры.

В широколиственных лесах на стационаре Санкт-Петербургского университета (ЛГУ) “Лес на Ворскле” аналогичные результаты получены Т.К. Горышиной для травяных растений. Температурные зависимости интенсивности дыхания весенних эфемероидов *Scilla sibirica* L. и *Corydalis halleri* Willd. достаточно четко укладывались в две отдельные совокупности точек. “... Точки группируются не по одной общей кривой, но явно располагаются в две группы, соответствующие разным этапам вегетации ... Таким образом, в сезонном ходе дыхания эфемероидов на температурную зависимость дыхания, как биохимического процесса, накладывается эндогенное изменение дыхательной способности растений, связанное с ходом сезонного цикла развития” [51]. Переход от одного типа температурной зависимости к другому, скорее всего, определяется внутренней генетической регуляцией интенсивности дыхательного процесса.

Представления о том, как при генетической регуляции происходит выбор величины признака или типа факторной зависимости, мы проиллюстрируем на примере изменчивости “плато фотосинтеза” у ели европейской [183].

Измерения фотосинтеза *Picea abies* (L.) Karst. были выполнены Е.В. Прохоровым в 1980-1985 гг. в Московской области на 20 деревьях в возрасте от 4 до 20 лет (4–8 , 9–14, 15–20 лет). Получены морфометрические и газообменные характеристики более 300 побегов.

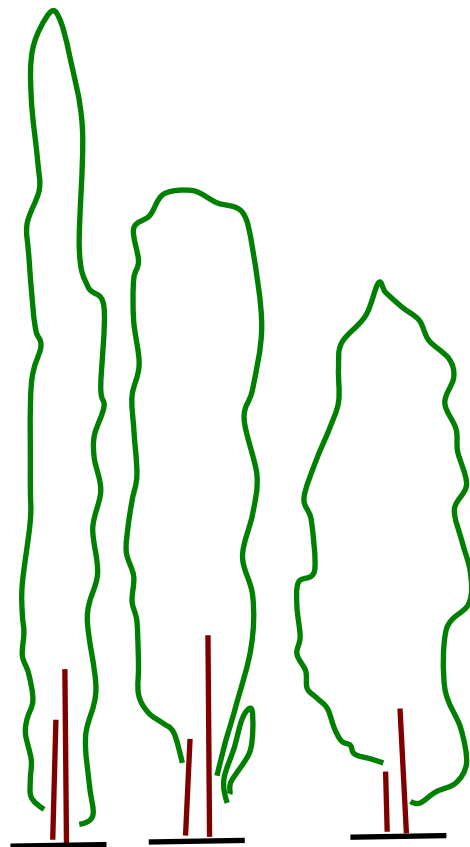


Рис. 1.1.2. Изменчивость габитуса в семье F1 40-летних семенных потомков клона пирамидального дуба *Quercus robur* L. var. *fastigiata* Ktze.

Прорисовка по фотографиям [288]. Три наиболее “эстетичные” формы имеют высоты: узкопирамидальная - 28,0 м, колонновидная - 22,5 м и широко колонновидная - 20,0 м. Диаметры ствола на высоте 0,5 м 22, 26 и 28 см, соответственно.

Число замеров на одном побеге варьировало от 10–20 до 100–300. Интенсивность фотосинтеза определялась инфракрасным оптикоакустическим газоанализатором сравнения Инфролит-4 и ГИП-7М (СССР) по общепринятой методике [302, 309, 313]. Побеги экспонировали в камере открытого типа диаметром 35 мм. Длину камеры задавали на 40 мм больше длины побега. Забор воздуха шел через балластную емкость. Инструментальная погрешность определения разности концентраций  $\text{CO}_2$  составляла 0,01%. Основные ошибки измерений связаны с флуктуациями фоновой концентрации  $\text{CO}_2$  [289], колебаниями освещенности [7], температуры [101], угла падения света [15].

Одновременно с измерением интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  [86] фиксировали температуру воздуха в фотосинтетической камере и вне ее, освещенность [271], время экспозиции, время суток. Измерения выполняли с 8<sup>00</sup> до 12<sup>00</sup> ч. Наблюдения вели в кроне на интактных однолетних побегах, окончивших рост и сформировавших верхушечную почку, а также на срезанных ветвях. Освещенность побегов в кроне [93] подростка определяли одновременно в точке взятия образца и на открытом пространстве [252, 255].

Существенная особенность ели как объекта фотосинтетических исследований - ее чувствительность к тактильным раздражениям: при помещении побегов в фотосинтетическую камеру после прикосновения к ним приборы некоторое время регистрируют интенсивное дыхание и низкий фотосинтез. Поэтому начало регистрации измерений откладывали на 10–30 мин.

Кривые фотосинтеза строили [101] по результатам наблюдений не менее 3–10 дней, выполненных при разной освещенности и с учетом поправок на температуру. Предельная наблюдаемая производительность газообмена (“плато световой кривой фотосинтеза”, рис. 1.1.4) достигается при насыщающей освещенности, обычно после 9 ч. [258].

Изменчивость признака “плато фотосинтеза” описывали на основе групповой статистической модели, предложенной нами ранее [195, 196]. По этой модели ряд изменчивости “линейных” количественных признаков образован серией групповых распределений перекрывающихся на половину области определения признака внутри одной группы или немного меньше. В свою очередь группы состоят из нескольких (не менее трех) подгрупп, на которые “разрешается” групповое распределение при достаточно высокой точности измерения и однородности условий роста.

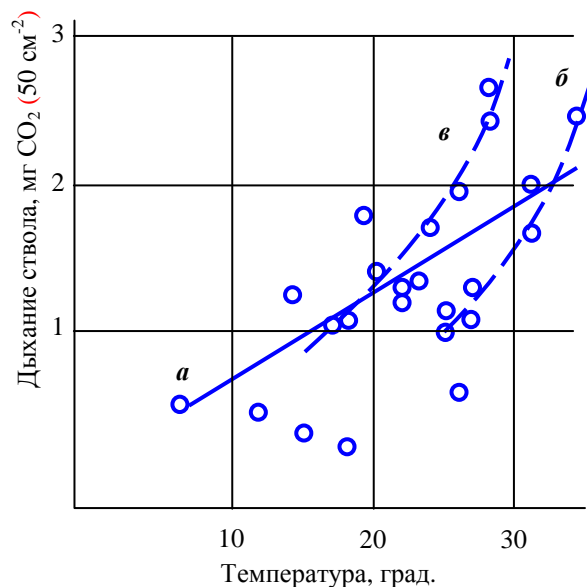


Рис. 1.1.3. Температурная зависимость дыхания ствола,  $\text{мг CO}_2$  (50  $\text{см}^2$ )<sup>-2</sup> *Betula nana* L. *а* - линейная аппроксимация, предлагаемая авторами статьи. *б, в* - две температурные кривые дыхания, выделяемые нами.

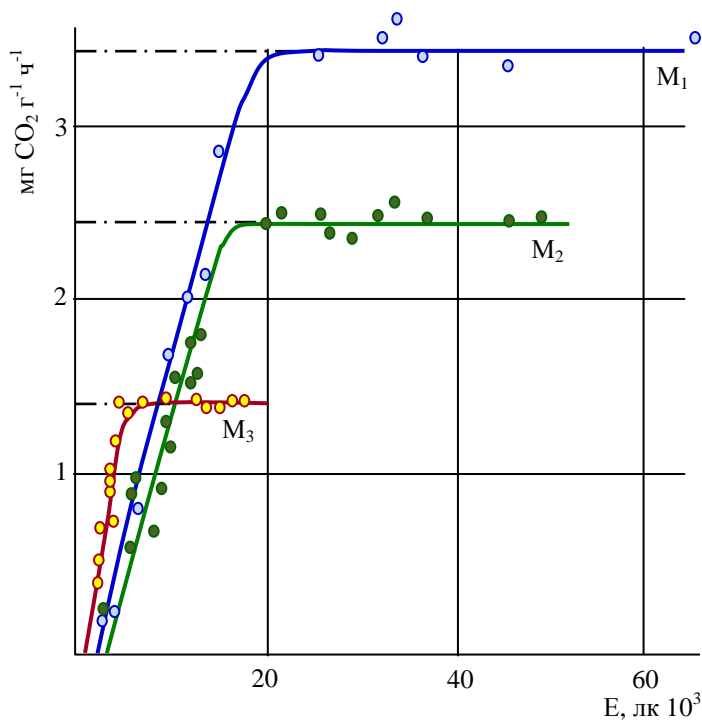


Рис. 1.1.4. Световые кривые фотосинтеза трех (1–3) побегов ели, выросших при разном затенении [183]. При насыщающей освещенности ( $E$ ) поглощение  $\text{CO}_2$  ( $m$ ) достигает одного из трех возможных плато ( $M_1$ – $M_3$ ).

На рис. 1.1.5 представлено распределение выборки побегов (хвоя первого года) по величине плато фотосинтеза. С точки зрения групповой модели изменчивости, в целом выборка рассматривается как объединение трех симпсоновских групп [27, 195, 196], каждая из которых состоит из трех подгрупп.

Напомним читателю, что Симпсоновское распределение, Симпсоновская группа – треугольное распределение, в котором частоты изменяются линейно по мере удаления от модального среднего значения. Образ симпсоновского треугольника будет неоднократно встречаться в предлагаемых нами моделях, поэтому еще раз покажем, как мы представляем себе его возникновение. Две команды на определенную величину признака, поступающие из ядерного генома от аллельных генов и задающие эту величину (например, 1, 2 или 3), суммируются при реализации признака. Величина признака определяется суммой гомологичных вариантов команды (рис 1.1.6). При трех вариантах командного сигнала сумма примет значения от 2 (1 + 1) до 6 (3 + 3).

Поиск молекулярно генетической системы, способной генерировать серии Симпсоновских групп, разрешаемых при более детальном исследовании на подгруппы, привел нас к тандемным повторам, как единственной молекулярной конструкции, отвечающей требованиям имитационной модели [195, 196].

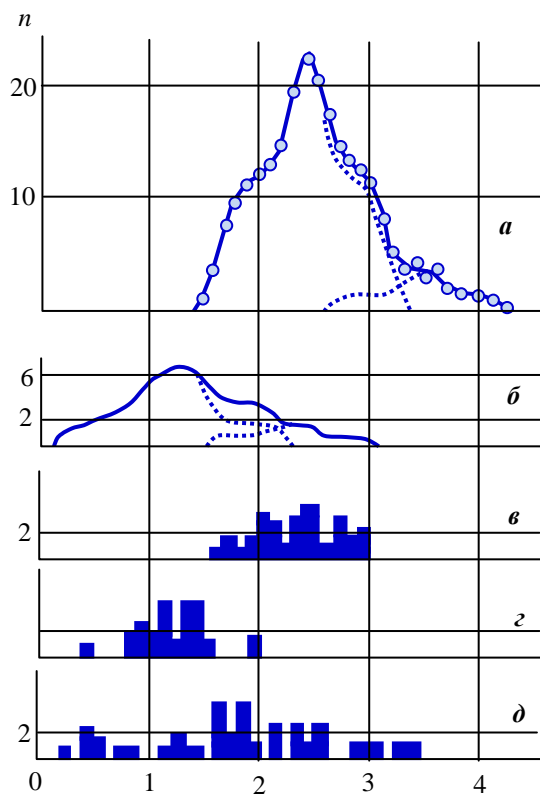


Рис. 1.1.5. Распределение побегов ( $n$ ) по величине максимальной продуктивности фотосинтеза ( $m$ ,  $\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) [183].

$a$ ,  $b$  – сглажено:  $a$  – 250 световых побегов. Моделируется объединением двух симпсоновских групп, состоящих из трех подгрупп каждая.  $\chi^2=8,5$  при  $E(\chi^2) = 22,3$ ;  $b$  – 90 теневого побегов. Объединение двух симпсоновских групп:  $\chi^2=30,8$  при  $E(\chi^2)=22,3$ ;

$c$ – $d$  – длительные наблюдения за побегом в условиях переменного освещения;  $c$  – световой побег,  $d$  – теневого побег,  $d$  – побег 5-летней ели, выросший при искусственном затенении до 0,7% от полной освещенности

Отдельно остановимся на иерархической организации системы тандемных повторов, как это показано на рис 1.1.6, - повторы элементов  $e_i$  внутри блока-домена и повторы доменов. Кажется, что не хуже будет работать модель с сочетанием варьирующего блока из серии элементов  $e_i$  и независимых амплифицированных доменов, локализованных в других локусах хромосомы, или в других хромосомах. Однако в этом случае мы сталкиваемся с затруднениями при объяснении систематически наблюдаемого половинного перекрытия смежных групп. В модели, предлагаемой на рис. 1.1.6, таких затруднений не возникает.

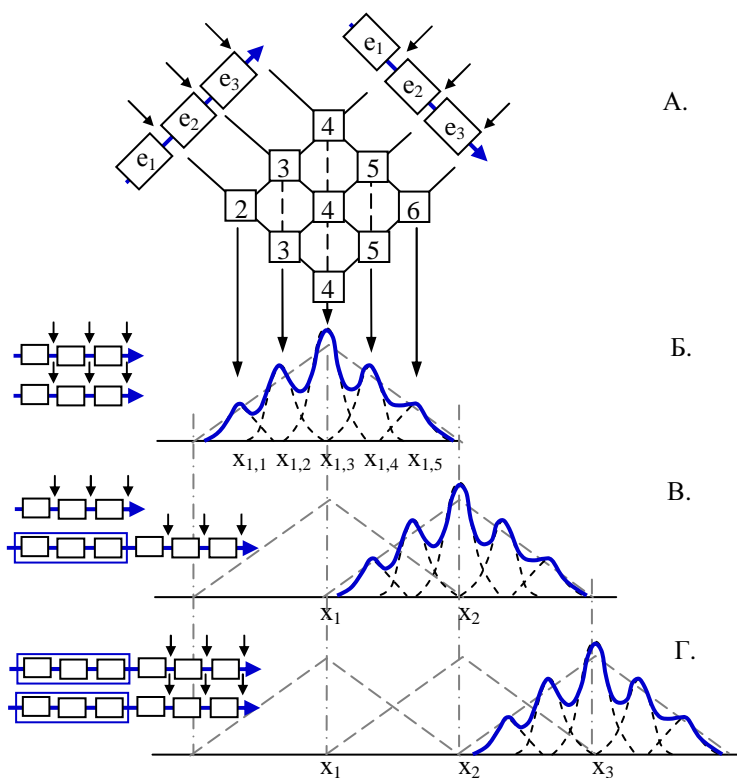


Рис. 1.1.6. Модель генетического генератора изменчивости “линейных” количественных признаков [195, 196].

**А** - генные блоки из трех повторяющихся элементов - доменов  $e_1, e_2, e_3$ ; их последовательное считывание может прерываться в точках, указанных стрелками. Все три остановки равновероятны. Величина параметра  $x$ , контролируемого подобной генетической системой, определяется числом элементов  $e_i$ , работающих в двух гомологичных блоках. Их суммарное число, возможное при независимом сочетании пунктов остановки в каждом из гомологов, обозначено цифрами на решетке.

**Б** - распределение по  $x$  гомозигот с двумя варьируемыми блоками (по одному в каждой из гомологичных хромосом).

**В** - распределение по  $x$  гетерозигот, имеющих в одной из хромосом гомологов дополнительный не варьирующий блок.

**Г** - распределение по  $x$  гомозигот, имеющих два дополнительных не варьирующих блока.

изменчивость вызывается варьированием числа последовательно считываемых блоков, подгрупповая - доменов в концевом блоке тандема [195, 253, 296]. Для обеспечения наблюдаемого разнообразия фотосинтеза побегов, достаточно, чтобы число считываемых блоков

Аллельная изменчивость гена обусловлена, как правило, встройкой одного или нескольких фрагментов, не затрагивающих функциональную часть гена, но изменяющих его массу и условия работы белкового продукта. После встройки (вырезки) фрагмента у гена, контролирующего молекулу белка-фермента, меняется активность фермента, его рабочий диапазон на шкале температуры, освещенности и т.п. [28, 127]. Моделью варианты белкового продукта можно выразить в виде ряда натуральных чисел. Так, имея четыре типа (1–4) молекул и-РНК, поступающих от каждой из гомологичных хромосом, получим 7 вариантов суммарных программ построения белкового продукта, кодируемых в нашей модели цифрами от двух до восьми. Эти 7 вариантов образуют Симпсоновскую группу, из 7 подгрупп.

В случае побегов ели подгрупп три. В соответствии с тандемно-блочной моделью генетической детерминации подобных количественных признаков, групповая



варьировало от одного до двух (состояния 1a и 2a). Сочетание двух возможных состояний тандемов в паре хромосом-гомологов (1a1a, 1a2a, 2a2a) обеспечит три групповых состояния хвои побега. Варьирование числа концевых элементов, считываемых в концевом блоке (0e, 1e), обусловит три подгрупповых состояния: 0e0e, 0e1e и 1e1e.

Амплитуда группового варьирования плато фотосинтеза у побега составляет  $\sim 1$  мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$   $\text{ч}^{-1}$  и значительно превосходит различия между смежными подгруппами. Переходы из подгруппы в подгруппу могут совершаться в течение одного дня неоднократно. Амплитуда варьирования плато у одного побега примерно соответствует размаху внутригрупповой изменчивости (рис. 1.1.5). Дифференцированный побег устойчиво сохраняет число задействованных генных блоков, сохраняет свою специализацию, меняя лишь число доменов, включаемых (экспрессируемых) в концевых блоках.

Число работающих блоков, по-видимому, определяется на стадии морфогенеза хвои. Можно представить себе, что в процессе развития побега и дифференциации его морфологических структур из исходной двухблочной цепочки вырезается или не вырезается один блок и в соответствии с этим выбирается тот или иной путь развития хвои. Такой процесс напоминает механизмы специализации лимфоцитов при созревании [28, 311].

Сгруппировав побеги ели в соответствии с их освещенностью в кроне, мы (рис. 1.1.5) почти в чистом виде выделяем побеги первой и второй групп. Освещенность, очевидно, является сигнальным фактором, определяющим путь специализации побега [314]. При освещенности 90–30% от полной все побеги ели относятся ко второй (1a2a) и третьей (2a2a) группам, средняя величина плато фотосинтеза – 2,6 мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$   $\text{ч}^{-1}$  (рис. 1.1.5 а). При освещенности 10–30% побеги первой (1a1a) и второй (1a2a) групп представлены примерно в равных соотношениях, средняя величина плато – 1,8 мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$   $\text{ч}^{-1}$  (рис. 1.1.5 б). И наконец, в зоне, где освещенность падает до 5–7% от полной, остаются только побеги первой (1a1a) группы; средняя величина плато – 1,4 мг  $\text{CO}_2$   $\text{г}^{-1}$   $\text{ч}^{-1}$ .

В процессе роста дерева затенение ветвей постепенно усиливается. Когда освещенность достигает некоторого критического уровня, новый побег избирает при дифференциации новую специализацию, новую групповую принадлежность. Может оказаться, что на одном стебле хвоя разных приростов относится к разным морфологическим типам. На световой кривой фотосинтеза такого “композитного” стебля появляется дополнительный перелом, кривая представлена тремя линейными участками (рис. 1.1.7).

Опыт искусственного затенения всей кроны

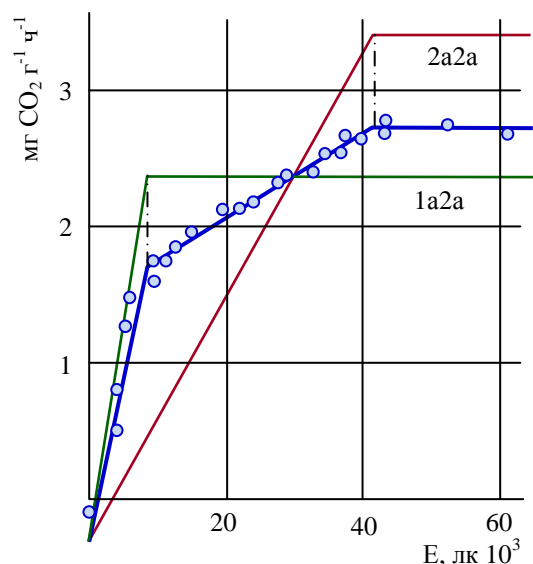


Рис. 1.1.7. Световая кривая фотосинтеза побега ели с хвоей 2-х типов [183]. Экспериментальная кривая (точки) рассматривается как результат суммарной работы хвои типов 1a2a и 2a2a при соотношении масс хвои 1 : 2.

длительностью 4 года (с 4 до 7 лет) показал, что при очень низкой освещенности (0,7% от полной) молодые растения способны образовывать хвою особого типа [183]. Она отличается значительно более широкой изменчивостью величины плато фотосинтеза (рис. 1.1.5, д). Такая хвоя не дифференцируется необратимо в соответствии с предложенной низкой освещенностью (тип 1a1a), но сохраняет способность к перестройкам фотосинтетического аппарата, связанным не только с включением-выключением концевых элементов в работающих доменах, но и с изменением общего числа задействованных доменов (1a1a и 1a2a). При увеличении освещенности срезанные ветви переходят к фотосинтезу по типу (1a1a + 1a2a). Вероятно, подобная изменчивость близка к исходному механизму регуляции фотосинтеза в недифференцированной ювенильной хвое сеянцев.

Снижение прироста у прививок и корнесобственного вегетативного потомства ели, пропорциональное возрасту маточных растений [185, 206], возможно, связано именно со специализацией побегов материнского дерева по интенсивности фотосинтеза. К возрасту заготовки черенков побеги материнского дерева необратимо теряют способность к изменениям светового типа хвои. Укорененные черенковые саженцы потомки плюсового материнского дерева представляют собой смесь необратимо дифференцированных побегов; 1a1a, 1a2a и 2a2a. Процесс дифференциации хвои и ее фотосинтетического аппарата можно представить как утрату побегом тотипотентности и специализацию к условиям определенного светового яруса.

Дифференциация побегов по группам сопровождается перестройкой морфометрических показателей хвои (табл. 1). Дискретность морфофизиологических свойств побегов требует дифференцированного подхода к отбору и обобщению материала. Так, например, описанное [247] снижение параметров фотосинтеза при старении хвои в русле представлений о групповой изменчивости складывается из изменений, сопровождающих старение хвои одного типа, и изменений групповой структуры по типам хвои в исследуемых выборках побегов.

Таблица 1

Параметры хвои разных типов

Параметры	Тип хвои			
	1a1a	1a2a	2a2a	(1a1a, 1a2a)
Средняя величина плато фотосинтеза, мг CO <sub>2</sub> г <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>	1,3	2,4	3,4	1,9
Средняя длина хвои, мм	10,0 ± 0,1	13,5 ± 0,1	17,6 ± 0,4	11,5 ± 0,2
Средняя сухая масса хвои, мг	1,4 ± 0,1	1,7 ± 0,1	2,0 ± 0,4	1,5 ± 0,1
Масса единицы длины, мг см <sup>-1</sup>	1,4 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,1 ± 0,2	1,3 ± 0,1

Особенности отдельных деревьев определяются, во-первых, набором возможных для данного дерева специализаций побегов, во-вторых, индивидуальным варьированием пороговых значений освещенности, обуславливающих путь специализации побега. Распределение особей ели по величине оценок плато фотосинтеза световой хвои (табл. 2) показывает, что

даже при полной освещенности не все деревья способны образовать хвою типа 2a2a. Преобладают ели, для которых тип хвои 1a2a является предельным состоянием.

Таблица 2

Распределение 20 особей ели и их групповые параметры по грациям плато фотосинтеза световой хвои

Параметры	Плато фотосинтеза, мг CO <sub>2</sub> г <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>									
	1,50	1,75	2,00	2,25	2,50	2,75	3,00	3,25	3,50	
Число деревьев, шт.	1	0	2	3	6	4	1	0	3	
Генотип дерева	1a1a		1a2a					2a2a		
Частота, %	5 ± 5		80 ± 9					15 ± 8		
Возможные типы хвои	1a1a		1a1a, 1a2a					1a1a, 1a2a, 2a2a		

Примечание. На ювенильной и виргинильной стадиях развития возможен тип хвои, способной изменять число работающих генных блоков не только в онтогенезе и морфогенезе побега, но и в ответ на текущие перемены условий освещения.

Дальнейшие исследования, вероятно, обнаружат тонкое соответствие между набором допустимых групповых типов побегов и архитектурой кроны спелого дерева. Можно предполагать, например, что у елей гребенчатой формы из-за относительно высокой освещенности всех побегов в наборе возможных состояний отсутствует группа 1a1a.

Генетика естественной изменчивости фотосинтетической активности только начинает развиваться [37, 117]. Наиболее подробно разработаны генетические причины явных аномалий дифференциации хлоропластов и их структур [52, 319]. Дешифровка генетических составляющих, скрытых за варьированием интенсивности фотосинтеза в природных условиях, на основе представлений о структурированном биологическом виде, о структурированной изменчивости позволяет подойти к исследованию индивидуального разнообразия.

Наша модель достаточно хорошо согласуется с данными опыта. Кратковременные шаговые изменения предельной фотосинтетической активности побегов (плато кривой фотосинтеза) ели *Picea abes* (L.) Karst., по-видимому, связаны с репрессией - активацией концевых элементов в двух генных блоках-гомологах и выражены в варьировании фотосинтезирующего аппарата по трем состояниям (0e, 1e и 2e). Длительные пере-

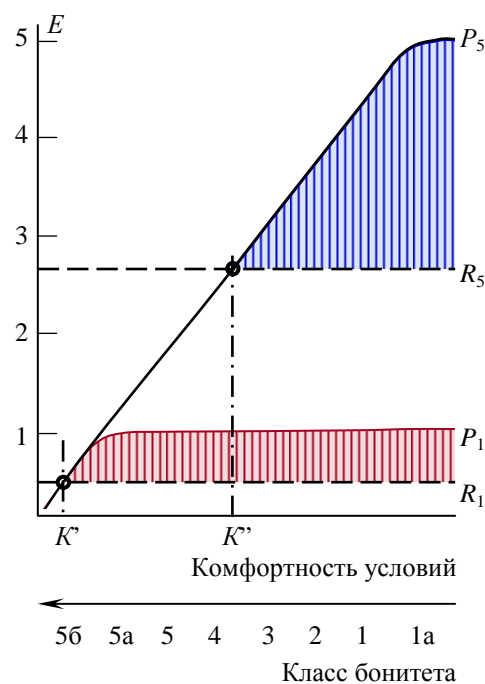


Рис. 1.1.8. Схема энергетического баланса (E) особей 1 и 5 с потенциальной продуктивностью (P<sub>1</sub> и P<sub>5</sub>) и минимальными затратами первичных продуктов на обеспечение "производства" (R<sub>1</sub> и R<sub>5</sub>). В дискомфортных условиях (K\* ÷ K\*\*) высокопродуктивные особи не могут долго существовать. Их затраты R<sub>5</sub> превышают прибыль, снижающуюся в соответствии с классами бонитета.

стройки происходят во время морфогенеза хвои и связываются с подавлением (утратой) одного из двух генных блоков: число активных блоков в паре гомологичных хромосом (2а, 3а или 4а) определяет путь развития хвои. Наряду с особями имеющими полный набор амплифицированных доменов (2а2а), в популяции присутствуют особи, лишенные одного или двух доменов (1а2а) и (1а1а) и неспособные по этой причине отвечать на увеличение освещенности адекватным ростом производительности фотосинтеза.

В низкобонитетных условиях особи с ограниченной продуктивностью оказываются более приспособленными, чем высоко продуктивные (рис. 1.1.8.). Обслуживание вспомогательных тканей и органов у высокопроизводительных особей требует больших затрат энергии, чем у низкопроизводительных. На фоне изменяющихся условий все внутривидовое разнообразие форм находит свои экологические ниши.

Существовая как сложная, многомерная, поливариантная система вид способен приспосабливается к широкому спектру внешних условий, как наличных, так и вновь возникающих. Представление о виде как системе создает новые возможности исследования структуры популяций [24, 220, 245, 264, 291], но в то же время уводят нас в область новых непривычных статистических подходов и оценок.

## 1.2. Особенности статистики политипических биологических объектов.

Характеризуя варьирование параметров биологических систем: популяций, индивидуумов, метамеров, их состояний и функций, - мы пользуемся представлениями о случайной изменчивости. Самый распространенный прием описания изменчивости биологических объектов, - построение распределения элементов объекта по классам величины исследуемого параметра: частота  $P$  выступает как функция параметра  $X$ , признака  $X$ . Патентованный графический образ изменчивости объекта (для выборки, состоящей из  $N$  элементов) - Гауссовское нормальное распределение элементов  $G(X) \approx P(X) = n(X):N$  по классам выборки (в пределах одного класса величину  $X$  считаем неизменной и равной срединному значению  $X$  в классе). Здесь  $P(X)$  - частота значений  $X$ ,  $n(X)$  - число элементов в заданном классе  $X$ .

Нормальное распределение  $G(X)$  - представляет предельный результат увеличения числа независимых случайных слагаемых, влияющих на величину параметра  $X$ . Выразив нормальное распределение функцией  $G(X) \approx P(X)$ , мы можем отказаться от разбиения величины  $X$  на классы и рассматривать “гладкую” функцию Гауссовского распределения;  $\int G(X) = 1$ .

К.Ф. Гаусс разрабатывал аппарат функции  $G(X)$  для случайно варьирующих величин, для ошибок измерений. У изменчивости биологических объектов мало общего со случайностью [196]. Закономерные изменения формы, размеров и реакций лишь имитируют случайные события.

Введение В.А. Струнниковым [228] понятия “третьей” реализационной изменчивости, имитирующей случайную компоненту, но обусловленной строго определенными генетическими процессами, мы рассматриваем как принципиальное гносеологическое достижение. Вместо “броуновского” хаотического варьирования появляется изменчивость, продиктованная внутренними закономерностями строения генома, организма, структуры популяции, вида.

Классическая формула представляет наблюдаемую изменчивость в виде:

$$\sigma_{ph}^2 = \sigma_e^2 + \sigma_g^2 \quad (1)$$

С учетом реализационной составляющей (1) приобретает вид:

$$\sigma_{ph}^2 = \sigma_e^2 + \sigma_r^2 + \sigma_g^2 \quad (2)$$

где:

$\sigma_{ph}^2$  - общая фенотипическая изменчивость признака, выраженная дисперсией признака внутри выборки, представляющей популяцию или вид в целом ( $\sigma_p^2 = \sigma_{ph}^2$ ) [206];

$\sigma_e^2$  - экологическая компонента изменчивости;

$\sigma_r^2$  - реализационная составляющая;

$\sigma_g^2$  - генотипическая изменчивость, создаваемая разнообразием генотипов в выборке.

Естественный образ изменчивости генетически однородных элементов, исполненных по одной генетической программе ( $\sigma_g^2 = 0$ ), по существу повторов одного объекта, клона,

разнообразие которых, в отсутствии экологической компоненты изменчивости признака ( $\sigma_e^2 \approx 0$ ), определяется одной только реализационной составляющей, - Симпсоновское треугольное распределение. “Закон треугольника” возникает при сложении двух независимых случайных величин с равновероятными распределениями [27]. Он соответствует суммированию информации, содержащейся в двух гомологичных хромосомах, в которых продублированы локусы, ответственные за величину признака.

Практически одновременная реализация условий  $\sigma_g^2 = 0$  и  $\sigma_e^2 \approx 0$  легко достижима в растениеводстве. Её в достаточной мере обеспечивает клонирование и размножение древесных растений на не слишком тщательно выровненном агрофоне садового или лесного питомника. При этом вся наблюдаемая нами изменчивость признака у rameт, относящихся к одному клону, целиком обусловлена реализационной составляющей  $\sigma_{ph}^2 \approx \sigma_r^2$ .

Натурной моделью объекта, подчиненного только реализационной изменчивости, у древесных растений могут служить привитые или корнесобственные клоны. Действительно, ~75% клонов плюсовых деревьев (только их мы и можем найти на привитых лесосеменных плантациях) распределяется по высоте по *S*-закону Симпсоновского треугольника и не соответствуют нормальному *G*-закону. Около 25% клонов плюсовых деревьев отклоняются, как от *S*-, так и от *G*-законов распределения rameт по высоте [193].

При строгой фиксации адреса метамерного органа (например, установленный исследователем порядковый номер листа на побеге определенного типа) распределение метамеров также подчинено “закону треугольника” (рис. 1.2.1).

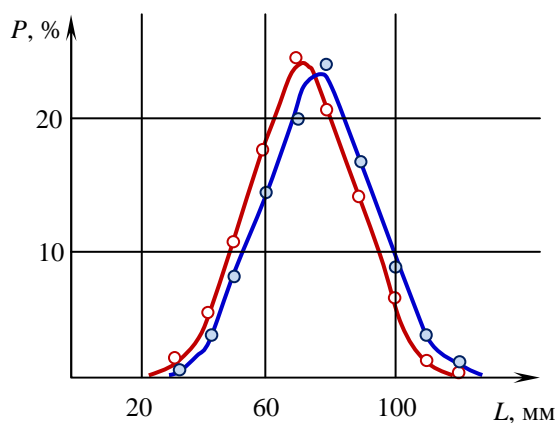


Рис. 1.2.1. Распределение (*P*) по длине (*L*) листовых пластинок двух деревьев дуба *Quercus robur* L. По данным Л.Ф. Семерикова [218].

объемом в несколько сотен единиц [194].

Элементарные симпсоновские треугольники, характеризующие изогенный объект (признак клона или метамера с фиксированным адресом), сходны по дисперсии и средним значениям признака *X* (рис. 1.2.1). Частные выборки, по существу, представляют реализации одного *S*-распределения и группируются около одной средней величины  $X_{cp}$ . То же можно сказать о гомогенных клонах, принадлежащих одной “форме”. Их разнообразие создается “генофоном” - совокупностью генов лишь косвенно влияющих на величину исследуемого при-

Приняв симпсоновское распределение в качестве общей закономерности при описании изменчивости количественных признаков у гомогенных объектов, мы ожидаем, что область изменения признака внутри одного клона составит  $lim(X) = \sqrt{24} \sigma$ , и все варианты *X* будут лежать в пределах  $X_{cp} - 2,45 \sigma < X < X_{cp} + 2,45 \sigma$  (где  $X_{cp}$  - средняя величина признака *X*) [27, 193].

Отличия Симпсоновского распределения *S*(*X*) от “нормального” *G*(*X*), образ которого запечатлен в сердце каждого биолога, не столь уж велики, и для их верификации требуются выборки

знака. В результате признаки генетических изолятов (сортов, пород) группируются вокруг немногочисленных серий средних значений, разделенных областями низких частот (“хиазмами”) [196].

Популяционные совокупности обычно состоят из ряда  $S$ -групп и неоднородны, хотя есть случаи, когда вся внутривидовая изменчивость отображается одним  $S$ -распределением [194]. Подчеркнем, еще раз, что средние значения признака  $X$  для клонов, семей, представленных в популяции, распределяются не случайно, но группируются “кучками” вокруг немногочисленных формовых мод [220, 245]. Распределение гетерогенной выборки представляет собой ряд перекрывающихся треугольных групп. Основания смежных треугольников заходят друг за друга примерно на половину. В целом выборка состоит из трех - пяти  $S$ -групп.

На выровненном ( $\sigma_e^2 \approx 0$ ) экологическом фоне при низком напряжении конкуренции ряд изменчивости по признаку  $X$  - серия перекрывающихся ровно на половину, равнобедренных треугольников, имеющих равные основания (рис. 1.2.2). Основания треугольных распределений задают область определения  $lim(X)$  признака в группе. Полиморфный объект  $\sigma_g^2 > 0$ , состоящий из  $k$  групп имеет область определения признака  $Lim(X)$ .

$$Lim(X) = (n + 1) * lim(X) / 2 \quad (3)$$

где:

$Lim(X)$  - область изменения признака в популяции, состоящей из  $k$  групп клонов;

$lim(X)$  - область изменения признака в одной  $S$ -группе гомогенных клонов.

Подобные соотношения областей изменения признака возникают при перекрытии генетически однородных “Симпсоновских” групп точно на половину, если же расстояние между групповыми модами больше, чем  $lim(X)/2$ , то и  $Lim(X) > (k+1) (lim(X)/2)$ . Ситуации, когда межгрупповые расстояния значительно превышают  $lim(X)/2$  обычно возникают в связи с особенностями генетического контроля признака или при интенсивном конкурентном отпаде особей [196].

Непосредственное примыкание с половинным перекрытием областей определения (оснований) групповых симпсоновских треугольников - общее правило генотипического и реализационного варьирования “линейных” количественных признаков при  $\sigma_e^2 \approx 0$  [195]. Редко и, как правило, в “малых” выборках области определения групп бывают разобщены. Обычно при увеличении объема выборки, области низких частот, наблюдавшиеся между средними групповыми показателями, сглаживаются. Переход от одного частного максимума (групповой моды) функции распределения к следующему максимуму становится линейным. Ряд приобретает привычное строение серии равнобедренных треугольников с основаниями, перекрывающимися точно на половину [195]. Внешне такой ряд изменчивости непрерывен.

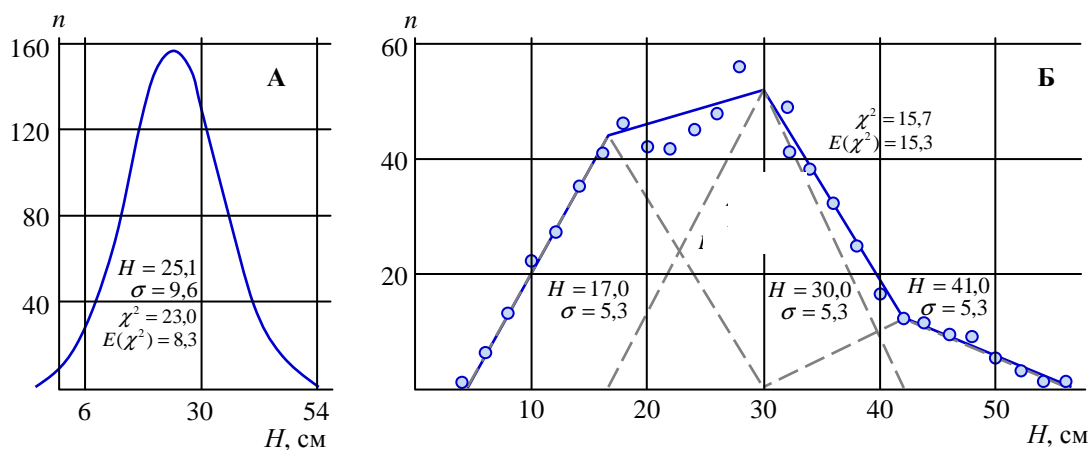


Рис. 1.2.2. Модели распределения по высоте ( $H$ , см) трехлетних сеянцев березы *Betula pendula* Roth.,  $\Sigma n = 685$ .

**А** - нормальная G-модель распределения,  $\sigma = 9,6$  см;  $\chi^2 = 23,0$  при ожидаемом значении  $E(\chi^2) = 8,3$ .

**Б** - модель в виде ряда из трех S-групп с равными внутригрупповыми дисперсиями  $\sigma = 5,3$  см и половинным перекрытием областей определения  $H$ ;  $\chi^2 = 15,7$  при ожидаемом значении  $E(\chi^2) = 15,3$

За псевдо-непрерывной изменчивостью по признаку  $X$  скрыта дискретность средних значений треугольных S-распределений, составляющих ряд и закономерно отстоящих друг от друга на половину величины  $lim(X)$ . Ограничив выборку жесткими условиями отбора объектов исследования мы можем выделить из ряда изменчивости в более или менее “чистом виде” единичное S-распределение (рис. 1.2.3). Так, отобрав из “непрерывного” ряда изменчивости листьев березы первые базальные пары листовых пластинок, сохранившихся у основания побега к середине вегетации, мы сильно сократим изменчивость  $L$  и почти в чистом виде (около 80% выборки) выделим третью размерную группу с модой около 50 мм (рис. 1.2.3, I). Аномально мелкие листья у основания удлиненного побега к середине вегетации опадают.

Хочется подчеркнуть, что приведенное выше правило изменчивости “линейных” количественных признаков не является исключительно “модельным” продуктом. Модель линейных количественных признаков естественно складывалась под влияние многочисленного и многообразного экспериментального материала. Единственная специфика наших исследований, в сравнении с обычными лесотаксационными, - использование строго одновозрастных выборок из лесных культур, плантаций и питомников [193, 195, 196].

Остаточная экологическая составляющая ( $\sigma_e^2 = \sigma_{ph}^2 - \sigma_r^2 - \sigma_g^2$ ) общей фенотипической дисперсии в условиях лесных питомников близка к нулю, как ей и следует быть на выровненном агротехническом фоне. Только при явных вариациях условий роста,  $\sigma_e^2$  возрастает.

В однородных экологических условиях ( $\sigma_e^2 \approx 0$ ) наблюдаемая нами изменчивость ( $\sigma_{ph}^2$ ) ряда фенотипов (серии  $k$  клонов, форм) определяется числом ( $k$ ) и частотами ( $p_i$ ) фенотипических вариантов, соответствующих наличным  $i$  симпсоновским группам ( $i = 1, \dots, k$ ), и среднегрупповыми значениями признака  $X_{ср i}$ . Фенотипическую дисперсию  $\sigma_{ph}^2$  можно в этом случае задать суммой реализационной изменчивости внутри одной группы  $\sigma_r^2$  и межгрупповой изменчивостью (дисперсией групповых средних, групповых мод), которая будет



характеризовать генетическую составляющую  $\sigma_{ph}^2 = \sigma_r^2 + \sigma_g^2$ . В простейшем виде, когда ряд имеет “каноническую” форму серии равнобедренных треугольников, перекрывающихся основаниями ровно на половину  $\sigma_g^2 = \Sigma(X_{срi} - \Sigma X_{срi} p_i)^2 p_i$ . Определению генотипической составляющей  $\sigma_{ph}^2$  посвящено множество исследований, однако для решения практических задач отбора по количественным признакам, вероятно, более значимы оценки числа групп, представленных в выборке (в коллекции, архиве, на плантации), и величины  $lim(X)$  [206].

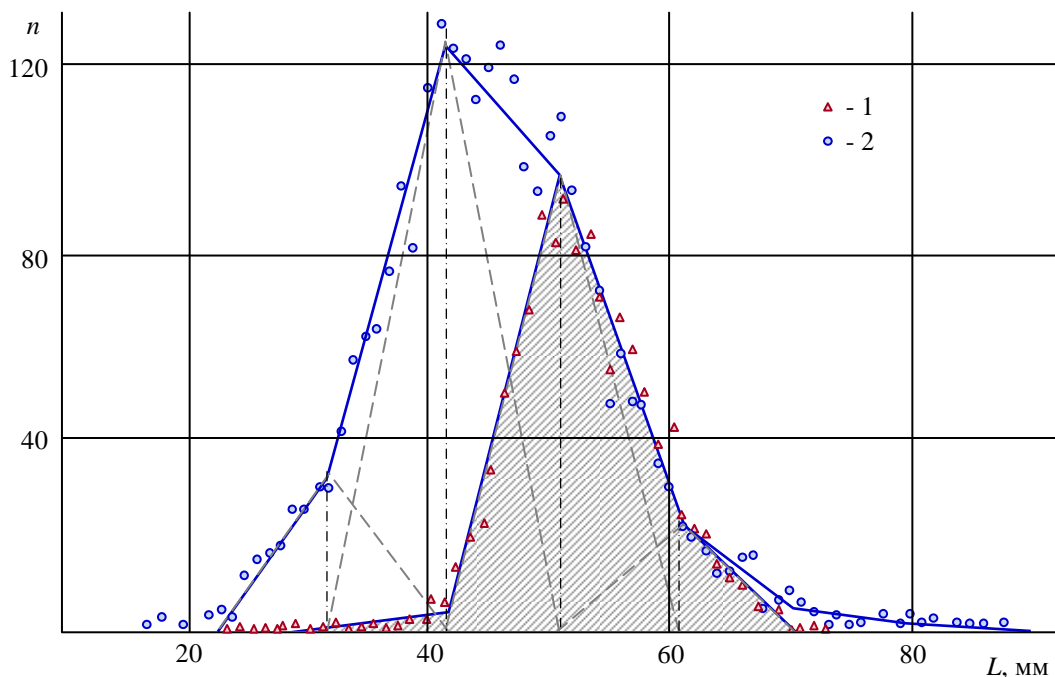


Рис.1.2.3. Распределение (n, экз.) по длине (L, мм) листовых пластинок удлиненных побегов одного дерева *Betula pendula* Roth [196].

1 - первые пары сохранившихся к середине вегетации базальных листьев, полигон распределения заштрихован,  $N = \Sigma n = 1247$ ;

2 - выборка из остальных листьев ауксисластов,  $N = 2731$ .

В полиморфной выборке на однородном экологическом фоне, когда групповая принадлежность определяется только различиями генотипов, число групп ( $k$ ) равно числу генотипов ( $k_g$ ) или  $k = k_g$ . Отметим, что по набору генов, имеющих малое влияние на величину признака (или вовсе не влияющих), группы неоднородны, и говорить о “числе генотипов” допустимо только применительно к “компетентным” генам, от которых зависит групповая принадлежность особи.

В неблагоприятных экологических условиях, существенно снижающих величину признака, реализационная изменчивость (величина основания треугольного распределения  $lim(X) \sim \sigma_r$ ) уменьшается пропорционально средней величине признака  $X$  в  $S$ -группе. В этом заключен смысл широкого использования коэффициента вариации  $CV(X)$ , выражающего  $\sigma =$  СКО в долях или в % среднего значения признака  $X_{ср}$ . При постоянстве групповой структуры выборки  $X_{ср}$  и величина  $\sigma(X)$  меняются пропорционально, благодаря чему  $CV(X) = \sigma(X) : X_{ср} \approx const$  остается примерно постоянным [142].

Постоянство коэффициента вариации признака реально осуществляется только в отсутствии отбора среди  $S$ -групп. Если частоты  $S$ -групп изменяются на некотором экологическом градиенте и идет дифференцированный по группам отпад (отбор),  $CV(X)$  не будет константным. Изменения условий роста сопровождаются не только изменениями экологической составляющей общей фенотипической дисперсии  $\sigma^2_e$ , но и отбором тех групп растений, которые способны существовать в новой обстановке. При трансформации условий взаимодействуют два процесса: изменения экологической дисперсии и изменения соотношения  $S$ -групп, представленных в выборке (рис. 1.2.4).

Для лесных древесных растений долгожителей в природных популяциях актуальны возрастные преобразования структуры выборки, сопровождающие ювенильный отпад (смертность 99,9%) и дифференциацию древостоя (смертность более 80,0% особей, сохранившихся к началу стадии жердняка). В относительно комфортных условиях отмирают преимущественно мелкие растения (наименьшие в  $S$ -группах и из низших  $S$ -групп), наиболее крупные - выживают (рис. 1.2.4).

В низкобонитетных (Va класс бонитета и ниже) условиях (рис. 1.1.8), наоборот, сохраняются преимущественно особи, принадлежащие низшим размерным группам, а также особи, способные на более или менее длительное ограничение потенциальной продуктивности.

Соответствие реальных распределений их моделям оценивали с помощью критерия  $\chi^2$ . При расчете  $\chi^2$  учитывали сокращение числа степеней свободы ( $r$ ) при построении многогрупповых моделей распределения. Так, для трехгрупповой модели:

$$r = k - 10 \quad (4)$$

где:

$k$  - число классов распределения;

10 - число параметров.

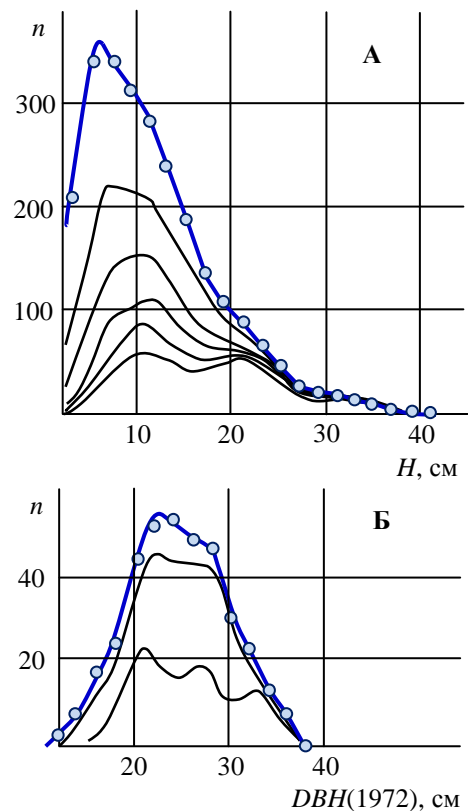


Рис. 1.2.4. Трансформация распределений по высоте и диаметру ствола в процессе отпада, дифференцированного по группам (формам).

А - распределение по высоте  $H$  двухлетних семян *Betula pendula* Roth. (5-групп) при отпаде, повторяющем актуальную смертность по ступеням  $H$ , через 10 шагов моделирования преобразуется в 3-групповое. Низшие группы выпадают [196].

Б - распределение 60-летних деревьев *Quercus robur* L. по диаметру ствола  $DBH$ , измеренному в 1972 г. (4 группы), 5 и 10 лет спустя; к 1982 г. преобразуется в 3-групповое. Отмирают преимущественно низшие группы толщины [278].

Параметры следующие: число групп - 1; групповые средние - 3; частоты групп - 3; групповые дисперсии - 3. Всего 10 определяемых параметров. В случае более жестко организованной групповой модели, предполагающей постоянство разности между средними значениями признака в смежных группах и равенство внутригрупповых дисперсий  $r = k - 7$ . Для 5-групповой модели  $r$  изменяется на от  $r = k - 16$  до  $r = k - 9$  при постоянстве  $lim(X)$  в  $S$ -группах и постоянстве шага групповых средних  $(X_{ср_{i+1}} - X_{ср_i}) = const$ .

При описании генетически однородного материала на выровненном экологическом фоне возникают симметричные распределения. Поэтому симметризация частных реализаций распределения особей одного клона вполне оправдана. При этом распределение элементов исследования зеркально поворачивается относительно выявленной оси симметрии. Симметризацию можно широко использовать в малых выборках при наличии теоретических представлений об общей симметрии "генерального" распределения и недостаточности данных для построения связной картины. Модель распределения при симметризации получается без каких-либо дополнительных (кроме ожидания симметрии) допущений (рис. 1.2.5).

При более подробном анализе Симпсоновских треугольных групп выясняется, что они подразделяются на подгруппы. Модель треугольного  $S$ -распределения на рисунке 1.2.5 (а, б - сплошная линия), создана на основе описания внутриклоновой изменчивости высоты деревьев с приближением 25 см. При переходе к более дробным (5–10 см) измерениям высоты ствола, становится ясно, что распределение рамет гораздо сложнее и дифференцируется на 5 подгрупп.

Число подгрупп, составляющих симпсоновскую группу, изменяется от трех (рис. 1.2.6) до семи, а возможно и более. Группу, состоящую из минимального числа (из трех) подгрупп

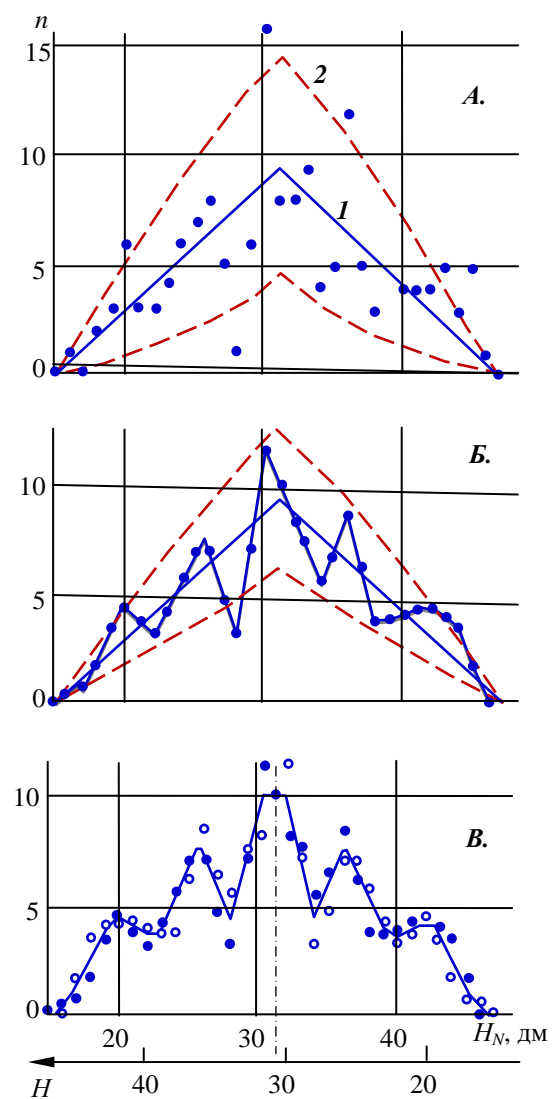


Рис. 1.2.5. Распределение ( $n$ , экз.) по высоте в возрасте 10 лет ( $H$ , дм) 152 привитых рамет из группы клонов *Pinus sylvestris* L., объединенных по сходству средних  $H$  и происхождению [193]. Треугольная  $S$ -модель распределения по  $H$  неостоятельна при подробном описании распределения. Распределение имеет 5 максимумов частот, обнаруживаемых при **сглаживании**. Симпсоновская группа состоит из 5 подгрупп:  $I$  – модель; 2 – доверительный интервал  $p = 0,9$   $A$  – частоты рамет в классах размером 1 дм, точки;  $B$  – скользящее сглаживание исходных частот;  $B$  – симметризация распределения путем усреднения частот по прямому (залитые кружки) и обратному (пустые кружки) рядам.

мы уже встречали, анализируя изменчивость плато фотосинтеза у ели *Picea abies* (L.) Karst. Трех подгрупповая изменчивость плато фотосинтеза свойственна также и травянистым растениям [196]. Наибольшее число подгрупп 7 было обнаружено при описании изменчивости высоты поднятия грубой корки у березы *Betula pendula* Roth. [194].

На рис. 1.2.7 представлены характерные, состоящие из 5 подгрупп (рис 1.2.7. а, б), “вписанных” в S-группу, симметризованные модели распределений по высоте рамет из 12-летних привитых клонов сосны. Наряду с типичными Симпсоновскими группами, в которых частоты подгрупп убывают от центральной подгруппы к крайним, встречаются клоны (рис 1.2.7. в) с “аномальным” распределением рамет по  $H$ , в которых модальная подгруппа не выражена.

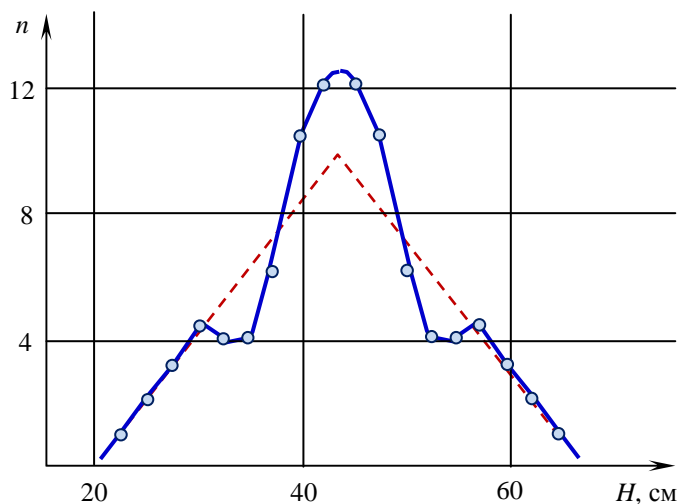


Рис. 1.2.6. Симметризованное распределение ( $n$ ) черенковых саженцев осокоря *Populus nigra* L. по высоте ( $H$ ); 31 клон. S-модель распределения задана штрих линией [196]. Отобраны саженцы, выращенные из черенков одинакового объема.  $\Sigma n = 112$ .

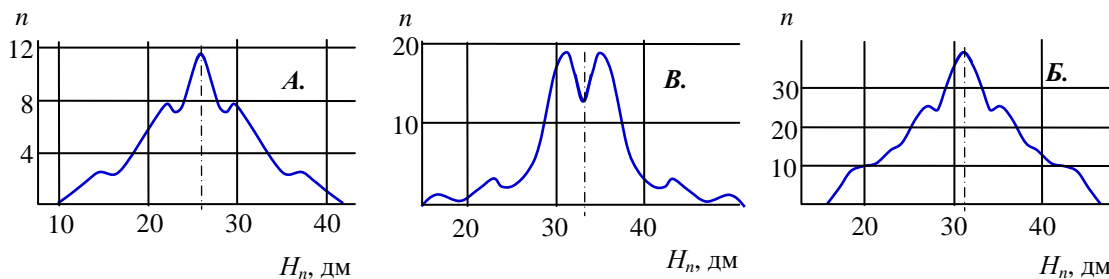


Рис. 1.2.7. Серия внутриклоновых распределений ( $n$ , экз.) рамет *Pinus sylvestris* L. по высоте ( $H$ , дм) в возрасте 10 лет на привитой клоновой плантации [193].

Помимо типичных S-распределений, состоящих из 5 подгрупп, и отличающихся только средними значениями  $H$  ( $A$  - 24 дм;  $B$  - 31 дм), среди клонов плюсовых деревьев на лесосеменной плантации представлены ( $B$  - ~25%) клоны с “аномальной” изменчивостью: вместо 5 - насчитывается 6 подгрупп рамет; средняя высота  $H = 32,5$  дм.

В центре распределения рамет из “аномальных” клонов сосуществуют две модальные подгруппы, частоты которых намного превышают частоты соседних минорных подгрупп. Число подгрупп, составляющих группу, становится четным (6 вместо 5, рис 1.2.7 в). Такие случаи составляют 20–30% распределений, по крайней мере, среди “плюсовых” высокопродуктивных деревьев. “Аномальные” распределения отмечены и среди метамерных образований, например, листьев, как показано на рис. 1.2.8.

В следующем разделе 1.3 мы обсудим проблемы, возникающие при анализе распределений растительных объектов по двум признакам. Частота служит при этом третьей координатой. Более многомерные распределения, требующие особых рецептов статистического исследования, как уже отмечалось, мы не рассматриваем.

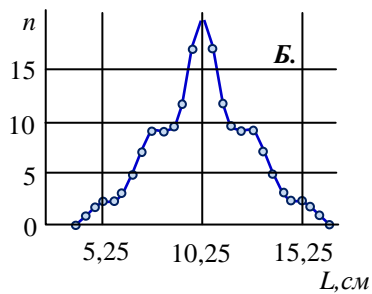
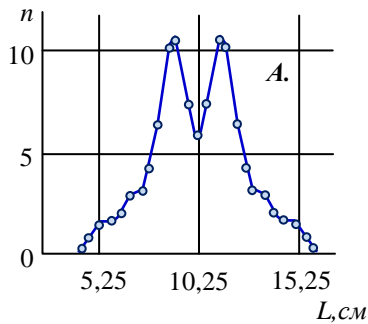


Рис. 1.2.8. Симметризованные распределения ( $n$ , экз.) по длине ( $L$ , см) листовых пластинок двух деревьев явора *Acer pseudoplatanus* L. [196]:  
**A** - аномальное распределение, состоящее из 6 подгрупп;  
**B** - S-группа "канонического" вида из 5 подгрупп.

### 1.3. Анализ взаимосвязанных признаков и политипических факторных зависимостей.

Как было показано в разделе 1.2, изменчивость генетически однородного материала на выровненном экологическом фоне (например, на выровненном агрофоне) в “каноническом” случае выражена симпсоновским распределением,  $S$ -группой [195, 196]. Ряды популяционных групп (форм) образованы перекрывающимися треугольными  $S$ -группами. Анализируя распределение некоей абстрактной биологической величины ( $X$ ;  $Y$ ) по двум параметрам, мы обнаружим, что “поле” значений ( $X$ ;  $Y$ ) распадается на серию “кучек”, как осеннее поле изрытое кротами [192, 220, 245]. Если признаки  $X$ ; и  $Y$  коррелируют между собой (рис.1.3.1), совокупность “кротовин” будет сгруппирована в линию (“вдоль тропинки”).

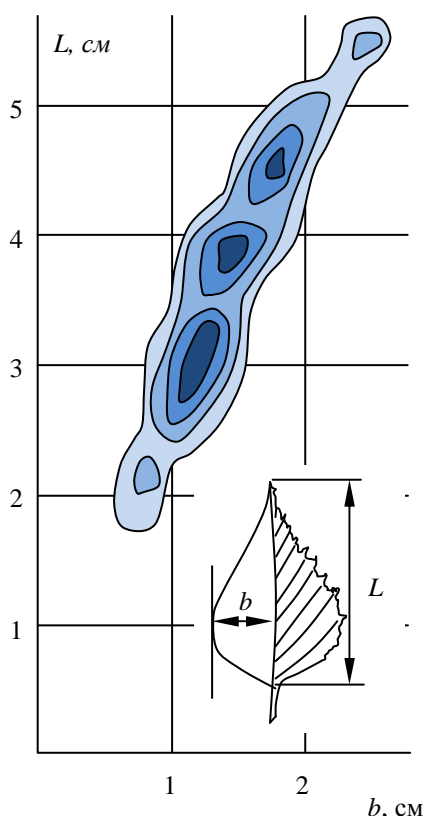


Рис. 1.3.1. Распределение 232 листовых пластинок березы *Betula pendula* Roth. с удлинненных побегов одной особи по длине ( $L$ ) и половинной ширине ( $b$ ).

Значения ( $L$ ;  $b$ ) представлены серией из 5 групп, выстроившихся вдоль общей линии регрессии  $L$  на  $b$ . Изолинии указывают число листьев в скользящем прямоугольнике ( $L$ ;  $b$ ) -  $3 \times 3$  см. Первая изолиния - 2 экз., вторая - 5, далее сечения поверхности распределения через 5 листовых пластинок.

Давление условий, модифицирующих величину скоррелированных признаков ( $X$ ;  $Y$ ), размажет, раскидает кучки, но преимущественно в одном направлении “вдоль тропинки” и последовательность ( $X$ ;  $Y$ ) сохранится. Это обстоятельство позволяет объединять в огромные массивы по коррелирующим признакам ( $X$ ;  $Y$ ) разные выборки, имеющие разное происхождение, относящиеся к разным условиям роста (бонитета), разным лесорастительным зонам и т.п., - то есть абсолютно несопоставимые с точки зрения биолога лесоведа. “Лесоведа” в первую очередь, поскольку именно применительно к лесным древесным растениям накоплен богатейший материал по изменчивости параметров дерева в зависимости от условий роста, и объединение данных, отнесенных к разным типам местопроизрастания, считается совершенно недопустимым.

Двухмерные признаки-корреляции ( $X$ ;  $Y$ ) можно рассматривать как развертки одного признака  $Y$  на другой  $X$ , условно “фоновый” [61, 62]. Так, к примеру, частота  $F$  зрелых шишек сосны обыкновенной, из которых можно извлечь  $n$  семян, одетых семенной кожурой (пустых и полных вместе), задает вроде бы безобидное распределение шишек по  $n$  (рис. 1.3.2 а). Появляется, правда, слабое подозрение, что  $F(n)$  не простое, а двух-групповое распределение. “Развернув” его на второй коррелирующий “фоновый” признак: исходное число семяпочек  $n_0$ , - мы обнаружим, что выборка действительно неоднородна. Помимо основной корреляционной последовательности ( $n_0$ ;  $n$ ), отмеченной серией максимумов плотности распределения (рис. 1.3.2 б, прямая 1), существуют другие шишки, не укладывающиеся в нее (прямая 2). Подеревный анализ выборки подтверждает её

неоднородность (рис. 1.3.2 в). Выборка шишек распадается на 2 распределения, заданных на рисунке изолиниями частот  $F$ , которые можно охарактеризовать двумя линейными модальными последовательностями ( $no; n$ ), свойственными разным группам родителей: прямыми 1 и 2. Средние показатели по выборкам шишек, собранных с отдельных родительских деревьев (точки), группируются вблизи одной из этих прямых (рис. 1.3.2 г).

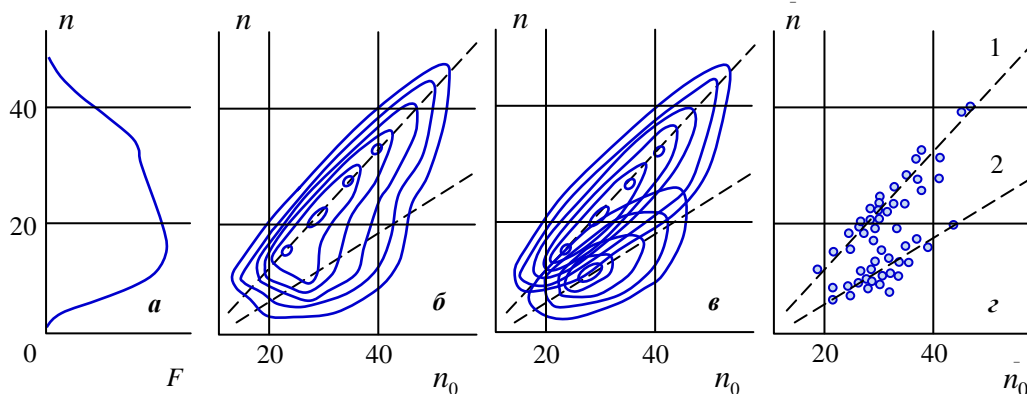


Рис. 1.3.2. “Развертка” распределения ( $F$ ) шишек *Pinus sylvestris* L. по числу содержащихся в них семян ( $n$ ) пустых и полных на исходное число семяпочек, заложенных в фертильном ярусе шишки [196, 197]. Деревья 20–90 лет из насаждений I–III классов бонитета.

**a** - частоты  $F$  распределения шишек по  $n$ ;

**б** - распределение **a**, развернутое по второму показателю, коррелирующему с  $n$ , - исходному числу семяпочек в фертильном ярусе шишки, частота  $F$  задана изолиниями;

**в** - распределения шишек, принадлежащих отдельным особям “нанизываются” либо на прямую 1, либо на прямую 2;

**г** - средние индивидуальные значения ( $n; no$ ) группируются вблизи одной из прямых 1 или 2.

Обобщая данные о соотношении диаметров и высот ( $D; H$ ) стволов деревьев, мы видим, что они укладываются в серии модальных последовательностей [195]. Системы последовательностей ( $D; H$ ) в выборках взрослых деревьев разделены интервалами 2–3 м по  $H$  и 0,2–0,3 м по  $D$ . Различия между соседними модальными последовательностями не менее чем в 2,5 раза превышают величины  $\sigma$  наблюдаемых переменных ( $\sigma$  одной из величин при фиксированном значении другой), а моды группируются вблизи основных траекторий ( $D; H$ ), образуя на поверхности распределения “хребты” преобладающих по частоте классов ( $D; H$ ).

Рисунок 1.3.3, представляет собой точечную диаграмму ( $D; H$ ), параметров модельных деревьев *Pinus sylvestris* L. [196]. Основные модальные последовательности ( $D; H$ ) на рисунке прорисовываются сами, как слитности из близких точек - повторов (рис. 1.3.3 2).

Проявления групповой структуры по ( $D; H$ ) особенно очевидны, если удастся привлечь третий признак, окрашивающий растения разных групп-форм в разные цвета. Пример такого двухцветного объекта - деревья карельской березы *Betula pendula* Roth. var. *carelica* Mercl., для которых роль признака-маркера выполняет узорчатость древесины (рис. 1.3.4).



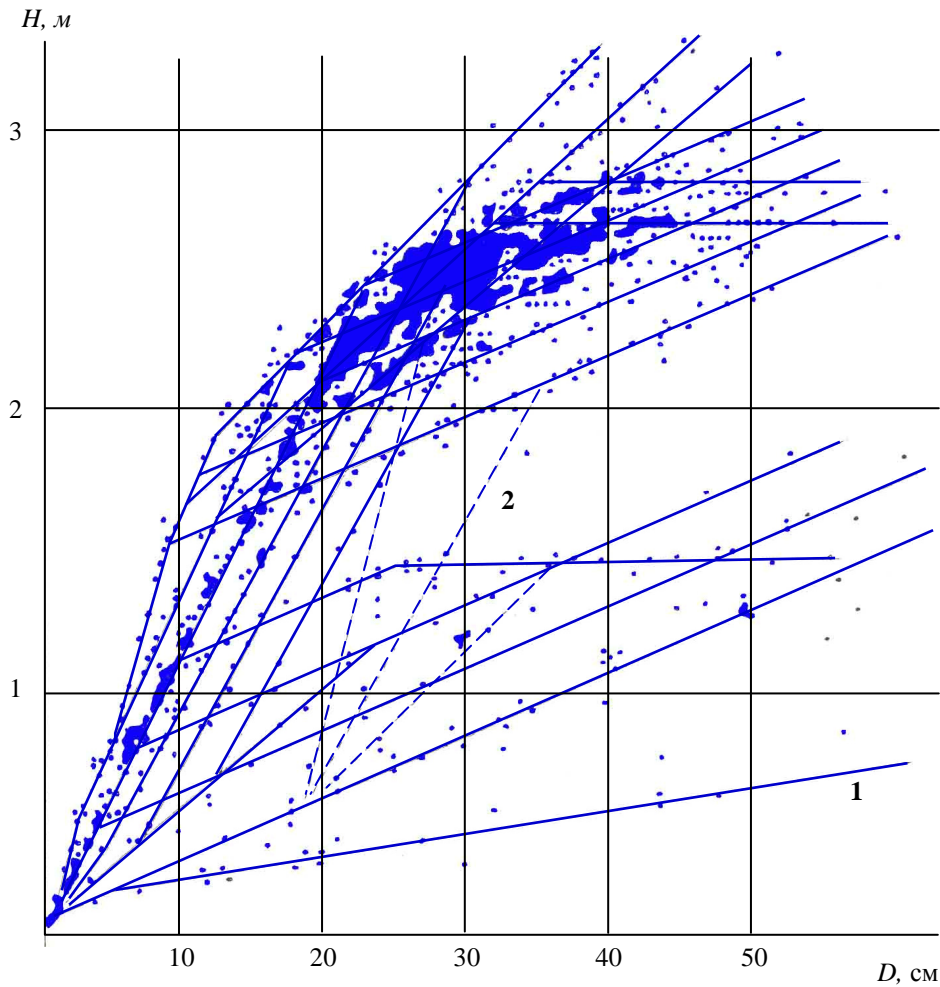


Рис. 1.3.3. Высоты ( $H$ ) и диаметры ствола на высоте 1,3 м ( $D$ ) у сосны *Pinus sylvestris* L. Используются измерения более 2000 модельных деревьев. По данным [29, 40, 116, 148, 211], 1 - система предполагаемых модальных последовательностей ( $D$ ;  $H$ ) в виде косой решетки из нескольких серий параллельных прямых [196]; 2 - траектории изменения ( $D$ ;  $H$ ) в онтогенезе отдельных “нетипичных” деревьев.

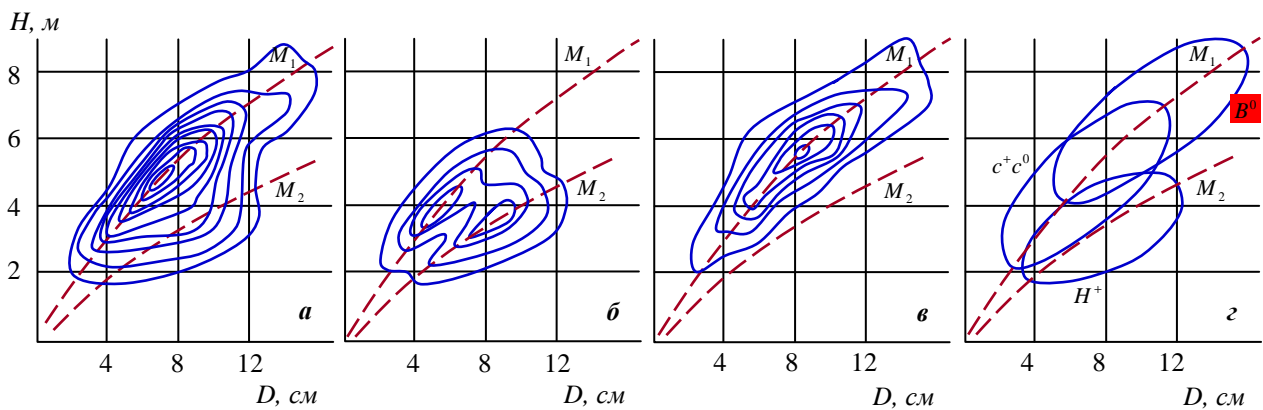


Рис. 1.3.4. Распределение 12-летних деревьев  $N = 400$  из сибсовой семьи карельской березы *Betula pendula* Roth. var. *carelica* Mercl. /, // по диаметру ( $D$ ) и высоте ( $H$ ) ствола на 0,25 м от поверхности почвы [195]. Изолинии задают число особей в прямоугольнике 1 см  $D$  и 0,50 м  $H$ . Первая изолиния - 0,5 экз., вторая - 1,0 экз., далее сечения поверхности распределения через 1 экз. Выделены модальные последовательности ( $D$ ;  $H$ ):  $M_1$  и  $M_2$ .  
 а. - общее распределение особей по ( $D$ ;  $H$ ). б - распределение “безузорчатых” особей. в - распределение “узорчатых” особей. г - области изменения ( $D$ ;  $H$ ) в трех группах особей:  $H^+$  - низкорослые “узорчатые”;  $C_0$  и  $C^+$  - среднерослые “узорчатые” и “безузорчатые”;  $B_0$  - “безузорчатые”.



С помощью дополнительного показателя (внешние признаки “узорчатости” древесины), мы разделили выборку на две подвыборки и отдельно рассмотрели особи “узорчатые” и “безузорчатые” [135, 195]. Отметим, что в других сибсовых семьях и соответствующих им культурах все деревья, и “узорчатые” и “безузорчатые”, могут оказаться мноморфными по признаку ( $D$ ;  $H$ ).

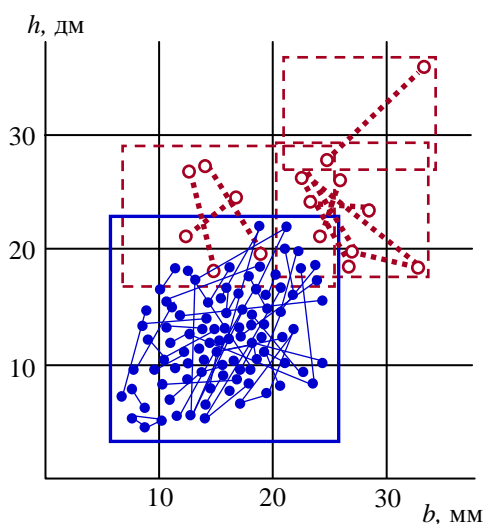


Рис. 1.3.5. Толщина ( $b$ ) грубой корки и высота ее поднятия ( $h$ ) в естественных порослевых клонах *Betula pendula* Roth. 35–40 лет. Точки, соответствующие одному клону, соединены прямыми. Прямоугольниками ограничены области изменения признака в гомогенных по ( $b$ ;  $h$ ) группах клонов [194].

При анализе сопряженной изменчивости двух или большего числа признаков нередко мы сталкиваемся с полным, или почти полным, отсутствием связи между исследуемыми параметрами. Типичный пример такого рода - распределение рамет из естественных порослевых клонов березы бородавчатой 35–40 лет по высоте поднятия и толщине грубой корки (рис. 1.3.5). Признаки мало связаны между собой. Поднятие корки по стволу зависит от пороговых условий начала работы пробкового камбия и, по-видимому, определяется гормональным балансом ствола [112, 170]. Толщина корки определяется частотой перезакладок феллогена [112], Модель генетического контроля этих признаков предполагает лишь частичную общность аллельных генов: одна из трех пар аллелей, контролирующих признаки [194].

Наиболее прямое отображение реакции политипического объекта - движение полимодального распределения во времени, или по грациям управляющего фактора, или по грациям параметра (признака), коррелирующего с исследуемым и меняющегося параллельно ему [196]. Схематическую картину такого «движения» с выщеплением в онтогенезе особых путей развития признака  $Y$ , прежде скрытых, но появляющихся в ответ на увеличение «фонового» признака  $X$ , демонстрирует рис 1.3.6. В ответ на рост параметра  $X$  коррелирующий с ним признак  $Y$  у разных групп особей меняется с разной скоростью. В результате группы особей  $a$  и  $b$  (рис. 1 3.6, 1) по своим средним параметрам расходятся всё дальше, начиная от точки (вершина угла), в которой у группы особей  $a$  включились новые структуры, ответственные за формирование  $Y$ . Тот же процесс отображен на следующей схеме (рис. 1 3.6, 2): после прохождения точки  $(X_1; Y_1)$  траектории развития признака  $(X; Y)$  у групп  $a$  и  $b$  дивергируют.

В группе особей  $c$  (рис. 1 3.6, 2) развитие признака  $Y$  начинается с запозданием. В результате особи  $c$  группы перемещаются на некотором отрезке по траектории параллельной  $b$  с отставанием признака  $Y$  на постоянную величину.

У группы особей  $b$  (рис. 1 3.6, 2) ускорение развития признака  $Y$  происходит по достижении параметров  $(X_2; Y_2)$ , то есть с задержкой по сравнению с группой особей  $a$  (ускорение

после  $(X_1; Y_1)$ ), хотя скорость  $dY/dX$  возрастает в группах  $a$  и  $b$  на одинаковую величину. В результате особи из групп  $a$  и  $b$ , достигнув размера  $Y_2$ , в дальнейшем перемещаются по параллельным траекториям  $(X; Y)$ .

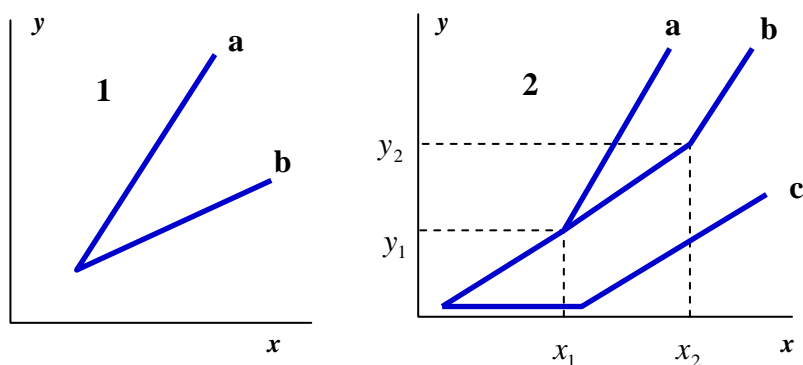


Рис. 1.3.6. Развитие в онтогенезе элементарных различий между особями по признаку-корреляции  $(X; Y)$ : 1 - у группы особей  $a$  структуры, ответственные за формирование признака  $Y$ , работают относительно интенсивнее, чем у группы особей  $b$ :  $(dY/dX)_a > (dY/dX)_b$  Начиная с точки, соответствующей вершине угла, группы особей  $a$  и  $b$  все больше расходятся по  $(X; Y)$ . 2 - у группы особей  $c$  формирование признака  $Y$  начинается позднее, чем у  $a$  и  $b$ . У особей  $a$  относительная интенсивность формирования признака  $Y$  увеличивается при достижении меньших пороговых значений  $(X_1; Y_1)$ , чем у особей  $b$  -  $(X_2; Y_2)$ .

Наборами возможных скоростей развития признака  $Y$  и пороговых значений  $X$  (можно сказать  $(X; Y)$ ), при которых включаются новые скорости развития признаков, по-видимому, исчерпывается вся внутрипопуляционная изменчивость скоррелированных показателей.

Сходные проблемы и подходы возникают при описании реакций признака  $Y$  на величину действующего фактора  $X$ . Выясняется, что ответы объекта “на дозу фактора” не единообразны, но образуют некое множество допустимых вариантов. Из элементов такого множества складываются наборы возможных индивидуальных ответов и наборы индивидуумов или групп индивидуумов, обладающих теми или иными вариантами ответа. Как и при исследовании признаков-корреляций, выделяются пороговые значения фактора (дозы), после которых часть особей меняет ответную реакцию, выходя на новый уровень скорости делений клеток, продуктивности тканей, частоты aberrаций хромосом, смертности и т.д.

Принципы реконструкции зависимости “доза-эффект”, как процесса развертывания вариантов реакции объекта  $Y$  на нарастающую дозу фактора  $X$ , сходны с описанными выше (рис. 1.3.6) приемами анализа поливариантных траекторий  $(X; Y)$  в онтогенезе. В политике факторных зависимостей мы обнаружим всё те же ограниченные возможности изменчивости: движение по параллельным или расходящимся лучами траекториям, различия пороговых уровней включения реакции у индивидуумов, приводящие к возникновению более или менее сложных дендритов.

Рисунок (рис. 1.3.7) демонстрирует выщепление 4 вариантов реакции деревьев в ответ на рост загрязнения почвы изотопом стронция  $Sr^{90}$ . Наблюдаемую стационарную картину “доза-эффект” мы, как правило, заменяем представлением о процессе нарастания фактора (в

нашем случае концентрации  $Sr^{90}$ ) и изменения интенсивности и формы ответов нашего биологического объекта (деревьев сосны и березы). Экспериментальные сечения облиствения (охвоения) деревьев  $W_{cr}$  при росте интенсивности загрязнения  $C(Sr^{90})$  [145] позволяют реконструировать целостную картину поведения объекта по отрывочным наблюдениям.  $W_{cr}$  снижается в ответ на рост  $C$ . При достижении пороговых значений  $C$  часть особей резко (в 4–5 раз) ускоряет потери листвы или хвои.

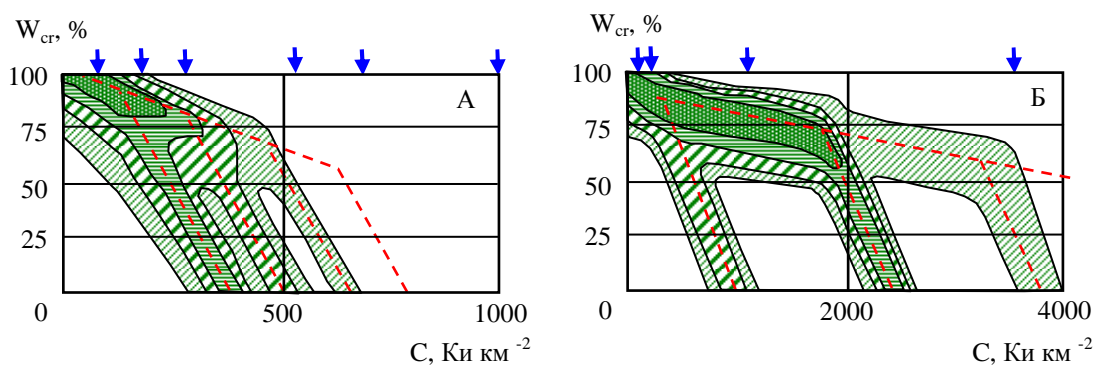


Рис. 1.3.7. Облиствение крон  $W_{cr}$ , % сосны А и березы Б в районе Восточно-Уральского радиоактивного следа (Кыштымская авария) при разном загрязнении ( $C$ , кюри  $км^2$ ) лесной почвы  $Sr^{90}$ . Положение экспериментальных сечений, на основе которых построены непрерывные реконструкции “процесса” показано стрелками [145, 197, 205].

У сосны *Pinus sylvestris* L. (рис. 1.3.7 А) ускоренная потеря хвои наиболее чувствительными особями начинается после  $C \sim 150$  Ки  $км^2$ . Наименее чувствительными – при уровне загрязнения лесной почвы  $Sr^{90} \sim 650$  Ки  $км^2$ . У березы *Betula pubescens* Ehrh. (рис. 1.3.7 Б), радиоустойчивость которой примерно в 4 раза выше, чем сосны, первая группа деревьев начинает ускорено терять листья при  $C \approx 200$  Ки  $км^2$ . Группа наиболее устойчивых особей сохраняет в кроне какое-то количество листвы до  $C \approx 5000$  Ки  $км^2$ .

Пример перемещения средних параметров разных групп особей по параллельным траекториям в ответ на изменения управляющего фактора демонстрируют температурные кривые дыхания *Betula nana* L. (рис. 1.1.3) из раздела 1.1. Неоднозначная зависимость масса коры от массы ствола *Quercus robur* L. (рис. 1.1.1) – пример движения по параллельным траекториям групп особей с разным временем включения “признака” в онтогенезе (рис. 2.1.6).

Методы многомерного анализа, широко применяемые в современных биологических исследованиях (морфологических, экологических, популяционных, флористических, зоологических и др.), задают расстояние между элементами выборки в некотором виртуальном многомерном пространстве факторов. При этом можно выделить несколько (обычно не более 3) условных главных комплексных компонент по которым точки (элементы выборки) группируются наиболее четко. Затем анализируется вклад отдельных факторов в эти “главные компоненты”. Такой подход представляется нам приемлемым только на начальных этапах анализа изменчивости объекта, за которым должно следовать изучение зависимости признака от конкретных “внешних” факторов. Представляются предпочтительными более прямые методы исследования, при которых последовательно выделяются ведущий фактор и ак-

компанирующие ему “минорные”, в порядке убывания степени их влияния на изучаемый процесс или признак. В соответствии со значениями “минорных” факторов в описываемый процесс вводятся поправки. Пример такого подхода - исследование суточного хода дыхания ствола дуба черешчатого: в статистическую зависимость, построенную на основе многолетних наблюдений, вводили поправки на температуру воздуха и на градиент температуры ствол (камбиальная зона) - воздух и др. [199].

## ГЛАВА 2

### ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ВЕЛИЧИН И ЗАВИСИМОСТЕЙ

---

Поливариантность величин и зависимостей является общим правилом индивидуальной изменчивости признаков гетерогенного вида или популяции. Она объединяет генотипическую и модификационную составляющие варьирования. И та и другая возникают на основе дискретных состояний генома, разница только в том, что модификации чаще всего обратимы и повторяются при сходных внешних условиях, тогда как некоторые генетические варианты константны и служат имманентными (“иммергентными”) характеристиками особи. Впрочем, для древесных растений с чередованием в их долговременном онтогенезе многочисленных фаз включения, отключения, утраты фрагментов генома, понятие о генотипическом варьировании расплывается и становится вообще трудно определяемым. Поливариантность свойственна реализационной составляющей изменчивости в той же мере, как имманентным параметрам биологических объектов. Поливариантность, политипия биологических объектов (метамеров, индивидов, групп особей и элементов их поведения) - антипод случайной изменчивости, - образом которой служит центр (точка, линия) с ореолом (облаком) рассеивания, где плотность распределения элементов выборки вокруг центра рассеивания подчиняется закону Гаусса (нормальному распределению). Варьирование политипических биологических объектов - набор групп (форм), элементы которых – имеют сходные морфологические черты или реакции, образует в пространстве параметров высокоупорядоченные картины. По мере отклонения от модальной формы частота групп убывает, так же как и частота случайной величины, но уклоняющаяся форма, в отличие от случайного уклонения, содержит в себе возможности массового воспроизведения в новых условиях жизни. Она может стать главенствующей, а широко распространенная видовая “норма” уйти из жизни. В этом нам представляется особый смысл и цель группового полиморфизма, контролируемого генетическими особенностями индивидуумов.

## 2.1. Дискретность параметров морфологической структуры деревьев.

Количественные морфологические параметры лесных древесных растений обычно ведут себя как дискретные величины, чья прерывистая изменчивость лишь скрыта за видимой монотонностью ряда, состоящего из перекрывающихся  $S$ -групп (рис. 1.2.2; 1.2.3). Мы начинаем рассмотрение изменчивости морфологических структур с фотосинтезирующих органов дерева: листовых пластинок (хвои) и облиственных (охвоенных) побегов.

### 2.1.1. Лист. Листовой полог древостоя.

Листья деревьев, их хвоя определяют фотосинтетическое поглощение углерода  $C(CO_2)$  и его последующие превращения в продукционном процессе древостоя и в  $C$  цикле биогеоценоза. Вклад в  $CO_2$  газообмен иных неспециализированных органов древесных растений, содержащих хлорофиллоносные клетки и в течении более или менее длительного времени способных к фотосинтезу, в лесных фитоценозах исключительно мал.

Все морфометрические показатели листьев (хвои) меняют свои величины: параметры листовых пластинок и черешка, хвои (длина, масса и пр.). Даже у видов со сравнительно стабильными характеристиками легко отыскать особи, у которых количественные параметры листьев разнятся почти вдвое (рис. 2.1.1).

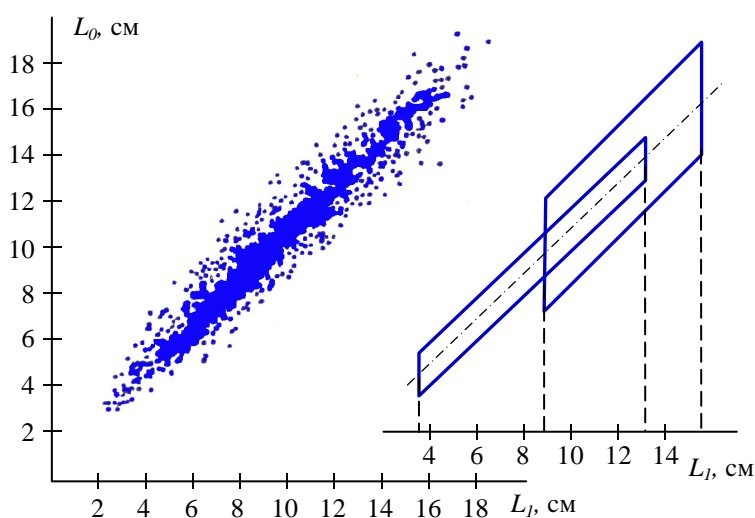


Рис. 2.1.1. Распределение 1680 листьев 44 особей явора *Acer pseudoplatanus* L. по длине осевой ( $L_0$ ) и соседней боковой ( $L_1$ ) жилок. Справа на выноске показаны области определения ( $L_1; L_0$ ) в кронах двух контрастных деревьев.

Для исследования продукционного процесса древостоев наиболее значима, дифференциация листьев применительно к условиям освещения. Световая специализация листы (хвои) относится к самым общим закономерностям развития фотосинтезирующих органов лесных (и не только лесных) растений. В зависимости от особенностей светового режима и условий питания листьев во время их дифференциации растение формирует листовые пластинки (хвоинки) разного типа: “световые”, приспособленные к работе при интенсивном ос-

вещении, и “теневые” при слабом [128, 130, 139, 154, 182, 221, 283, 301]. Лабильность структуры листа, ее адаптация к переменам ценотической и световой обстановки обеспечивают высокое постоянство первичной продукции фотосинтеза и соответствие средней площади и массы листового полога древостоя [190, 191].

Теневые листья почти в два раза тоньше световых, а их поверхностная плотность (ПП,  $\text{г м}^{-2}$ ) примерно в два раза ниже. Эта общая закономерность свойственна всем видам листовых древесных растений [97, 128, 130, 182, 221, 301] (рис. 2.1.2).

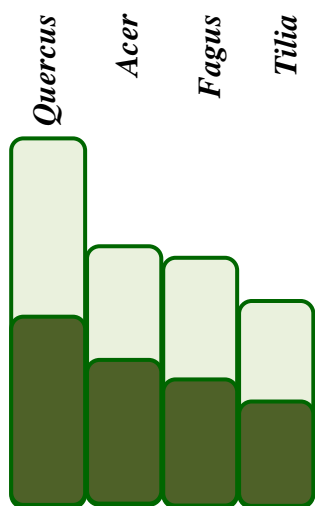


Рис. 2.1.2. Соотношение наибольшей толщины световых (вершины светлых столбцов) и теневых (заштрихованные столбцы) листьев у разных древесных пород (дуб *Quercus robur* L., клен *Acer platanoides* L., бук *Fagus sylvaticus* L., липа *Tilia cordata* L.). [221]. Примерно двукратные различия максимальной толщины световых и теневых листьев типичны для лесных древесных растений.

Световые кривые фотосинтеза листьев разного типа отличаются настолько, что корректный подсчет валовой фотосинтетической *GPP* - продукции дерева по интенсивности фотосинтеза отдельных листовых пластинок не возможен без информации о соотношении световых и теневых листьев в кроне и в исследованной выборке [162, 164, 278, 304]. У хвойных различия интенсивности фотосинтеза световой и теневой хвои не всегда выражены [207]. Но максимальная интенсивность фотосинтеза световых типов хвои при насыщающем освещении (на “плато” световой кривой) у хвойных пород также различается. У ели, например, в экспериментальных культурах [183] плато световой кривой у световых побегов было в три раза выше, чем у теневых (рис. 1.1.4; табл. 1).

При полной освещенности дерево раскрывает весь спектр возможных для него вариантов строения листьев. На рис. 2.1.3 показана зависимость ПП мелколиственных древесных пород (береза, ольха, осина) от освещенности места сбора образцов листовой в кроне. Фотосинтетически активной радиации (ФАР) 85–100% от полного потока, фиксируемого на открытом пространстве, у мелколиственных пород соответствуют четыре модальные группы ПП листьев (рис. 2.1.3, I - IV). Значениям ФАР < 70% - 2–3 группы.

Разная интенсивность фотосинтеза световых и теневых листьев вызвана образованием при высокой освещенности в мезофилле листа дополнительной палисадной паренхимы, клетки которой отличаются тетраплоидным содержанием ДНК. В расчете на одну клетку палисадная ткань содержит ДНК в 1,5–2,0 раза больше, чем губчатая [154, 155, 303]. Это свидетельствует об участии в световой специализации клеток мезофилла полиплоидии и (или) политении. В соответствии с освещенностью последовательно появляются три типа клеток: с диплоидным, триплоидным и тетраплоидным содержанием ДНК. Световая специализация листьев происходит во время их роста [283, 301]. В зависимости от освещенности листа в его мезофилле образуется более или менее мощная палисадная паренхима (рис. 2.1.4.).



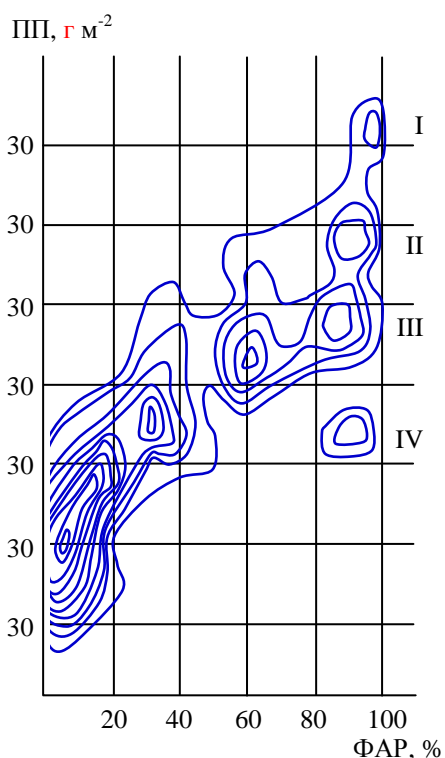


Рис. 2.1.3. Зависимость поверхностной плотности листьев (ПП, г м<sup>-2</sup>) березы, осины и ольхи серой от освещенности места сбора листьев (ФАР, %) в кроне дерева. Распределение построено по данным [207]. I–IV - модальные группы ПП при ФАР 85–100%. При ФАР < 70% полной освещенности групповое разнообразие ПП листьев сокращается.

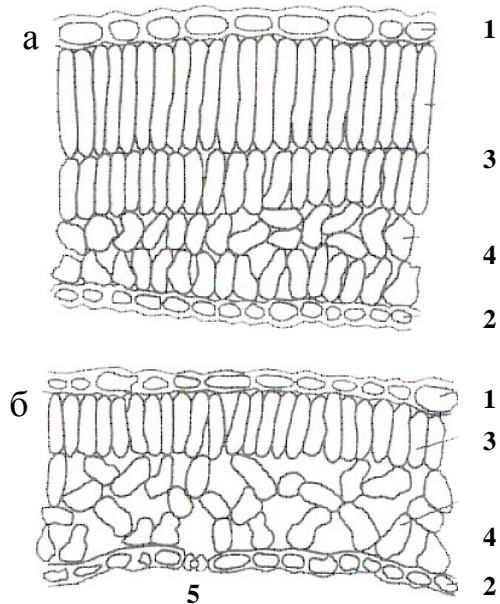


Рис. 2.1.4. Сечения светового (а) и теневого (б) листьев дуба черешчатого [98].

1 - верхний эпидермис; 2 - нижний эпидермис; 3 - палисадная паренхима; 4 - губчатая паренхима; 5 - устьице. Амплитуда толщины листа *Quercus robur* L. от 90–100 до 180 мкм.

Мы определили плотность ПП листьев дуба черешчатого в насаждениях Теллермановского лесного массива контрастных по продуктивности и положению в ландшафте [Р-Ф-А, Эк]. Это нагорные осоково-снытевые дубравы на темно-серых лесных тяжелосуглинистых почвах (I-II класс бонитета), припойменные полевокленовые дубравы на тяжелосуглинистых почвах у подножья склона речной долины (III класс бонитета) и солонцовые дубравы перед верхней частью склона на тяжелых суглинках с прослойками глин (Va класс бонитета).

Листья отбирали из юго-восточных секторов кроны. На побеге срывали листья, наименее поврежденные филлофагами, избегая листьев при вершине и при основании побега. В 6 и 30 кварталах Теллермановского опытного лесничества ИЛАН при сборе листья были использованы вышки для подъема в кроны [278]. На опушках солонцовой поляны и пашни в 5 квартале лесничества листья собирали с земли.

ПП листовых пластинок рассчитывали по массе ( $m$ , г) и площади ( $S$ , м<sup>2</sup>) целых листьев ( $ПП = m / S$ ) или по массе прямоугольных высечек площадью 2 см<sup>2</sup> ( $m / 2 \cdot 10^4$ ). Образцы листьев и высечки сушили при температуре 95÷100 °С в течение 1,5 суток, затем взвешивали на торсионных весах *Polmed*. Площадь листа определяли подсчетом квадратов 0,25 см<sup>2</sup> на па-



летке. Высечки 2 см<sup>2</sup> делали прямоугольные 1x2 см, максимально отступая от главной жилки первого порядка и включая одну жилку второго порядка так, чтобы она расположилась в середине прямоугольника вдоль его длинной оси (табл. 3).

Таблица 3

Распределение листовых пластинок дуба черешчатого по величине их поверхностной плотности, ПП, г м<sup>-2</sup>

Целые листья		Высечки	
ПП, г м <sup>-2</sup>	Н образцов	ПП, г м <sup>-2</sup>	Н образцов
20 - 30	9	20 - 25	4
30 - 40	25	25 - 30	18
40 - 50	36	30 - 35	46
50 - 60	69	35 - 40	90
60 - 70	<b>87*</b>	40 - 45	<b>166*</b>
70 - 80	62	45 - 50	153
80 - 90	53	50 - 55	176
90 - 100	59	55 - 60	<b>246*</b>
100 - 110	<b>71*</b>	60 - 65	<b>227*</b>
110 - 120	30	65 - 70	159
120 - 130	16	70 - 75	136
130 - 140	11	75 - 80	<b>131</b>
140 - 150	<b>14</b>	80 - 85	<b>94</b>
150 - 160	6	85 - 90	69
160 - 170	2	90 - 95	51
170 - 180	2	95 - 100	<b>61</b>
180 - 190	1	100 - 105	44
190 - 200	0	105 - 110	20
Более 200	3	110 - 115	5
Сумма	556	Сумма	1896

\* - превышение частоты существенно  $\chi^2 \geq 3$ . Жирным выделены локальные максимумы частот

Измерение поверхностной плотности высечек позволило дать наиболее прямые оценки плотности фотосинтезирующих участков листовых пластинок и в значительной мере нормировало содержание в образце проводящих и аккумулирующих тканей, связанных с жилками и их обкладками. В годы сплошного объедания листовой филофагами участие более плотных жилок в общей площади листа возрастает, искажая оценки средней плотности листовой пластинки. Использование высечек с одной жилкой второго порядка стандартизирует соотношение в образце скелетных тканей и мезофилла.

В отличие от сложившихся представлений о двух типах листовой филофаги (теневая и световая), у дуба по результатам замеров выделяются 3 (или даже 4) группы листьев с разной ПП и разной толщиной мезофилла. Листовые пластинки *Quercus robur* L. образуют естественные группы с модами ПП: 60–70 г м<sup>-2</sup> - первая, 100–110 г м<sup>-2</sup> - вторая и 140–150 г м<sup>-2</sup> - третья.

Четвертая группа листьев, плохо представленная в выборках, имеет ПП  $\approx 200 \text{ г м}^{-2}$ . Модальные значения ПП листовых групп: 60; 100; 145;  $200 \text{ г м}^{-2}$  (табл. 3). Модальные значения ПП высечек: 41, 60, 79,  $98 \text{ г м}^{-2}$ . Средняя ПП всего листа ( $\rho_1$ ) соотносится с ПП высечек ( $\rho_2$ ) как:  $\rho_1 = \rho_2 + 0,0107 \rho_2^2$ .

Группы листовых пластинок с разной ПП мы отождествляем с теневой, промежуточной и световой листвой. Во всех насаждениях присутствуют листья, соответствующие теневым, промежуточным, световым группам. В разные годы модальные значения групповых ПП повторяются ( $\pm 4 \text{ г м}^{-2}$ ). Четвертая группа “суперсветовых” листьев во многих выборках отсутствует. Наиболее представительные выборки, отражающие весь спектр внутрикронового варьирования ПП (четыре группы листовых пластинок) получены в опушечных куртинах сомкнутых молодняков по границе распаханной вырубki.

Соотношение в выборке листьев, относящихся по ПП к разным S-группам, можно оценить по частотам групповых мод ПП в сглаженных рядах распределений (дисперсии ПП внутри групп примерно одинаковы). Максимумы частот, соответствующих ПП группам листьев, прекрасно выражены в выборках листьев из крон отдельных деревьев. При расширении объема выборки и увеличении числа деревьев распределение листьев по ПП приобретает характерный вид непрерывного ряда, составленного из серии S-групп, у которых области изменения ПП перекрываются на  $1/2$ , а форма внутригрупповых распределений приближается к треугольной [196, 204]. Только выделив подвыборки листвы из “теневого” и “световой” частей кроны, мы вновь обнаружим явное групповое сложение общего ряда распределения (рис. 2.1.5). В нижней части кроны доминирует группа листовых пластинок низкой ПП плотности (рис. 2.1.5 А); в верхней четверти кроны деревьев дуба они почти не встречаются (рис. 2.1.5, В).

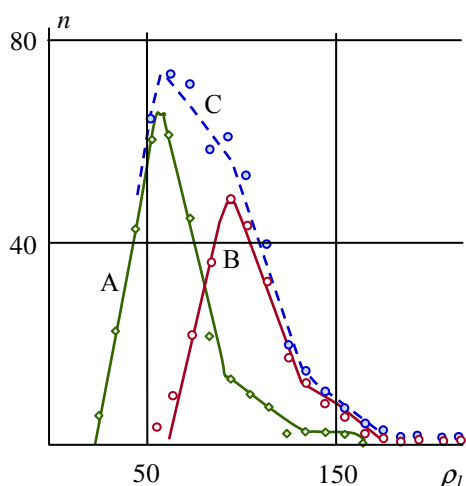


Рис. 2.1.5. Распределения листовых пластинок дуба черешчатого по поверхностной плотности ПП листовых пластинок ( $\rho_1, \text{ г м}^{-2}$ ) в первой нижней (А) и третьей по высоте (В) четвертях кроны состоят из 2–3-х симпсоновских групп. Благодаря перекрытиям на  $1/2$  областей определения соседних S-групп, групповая структура суммарного распределения листовых пластинок по ПП (С) не видна.

Пользуясь данными о распределении листьев по ПП, можно получить массовую информацию о соотношении листвы разной “световой” специализации в кронах отдельных деревьев и в целом в листовом пологе древостоя, что очень важно для калькуляции первичной продуктивности насаждений. В нижней трети листового полога сомкнутой дубравы домини-

рует (~80%) листва первой теневой группы, а средняя ПП листвы составляет ~73 г м<sup>-2</sup>. В верхней трети листового полога преобладает ~80% вторая группа листьев, средняя ПП листьев ~112 г м<sup>-2</sup>. В листовом пологе высокопродуктивной и высокополнотной нагорной дубравы теневые листья (первая группа) формируют в среднем ~45% от общей листовой поверхности насаждения; промежуточные - 40%; световые (две группы) - 15%.

С ПП и толщиной листа у дуба *Quercus robur* L. тесно связан уровень плато световой кривой фотосинтеза ( $r = 0,91$ ) [207]. Эта зависимость присуща, видимо, и другим листовым древесным породам.

У хвойных видов световая специализация ассимилирующих органов проходит сложнее. У всех хвойных бореальной зоны (кроме листопадных лиственниц) хвоя сохраняется не один год (у *Picea abies* (L.) Karst., например, отдельные хвоинки доживают до 7 лет в зоне смешанных лесов и до 12 лет в северной тайге [235]). Структура мезофилла (мезоструктура) хвоинки дифференцируется постепенно. Лишь на втором году жизни хвои мы наблюдаем стабильные соотношения интенсивности ее фотосинтеза и морфологических показателей. На одном побеге в тесном соседстве могут присутствовать хвоинки разных световых типов [183]. Взаимозатенение хвои на побегах определяет возможность размещения теневой хвои даже в наилучших световых условиях.

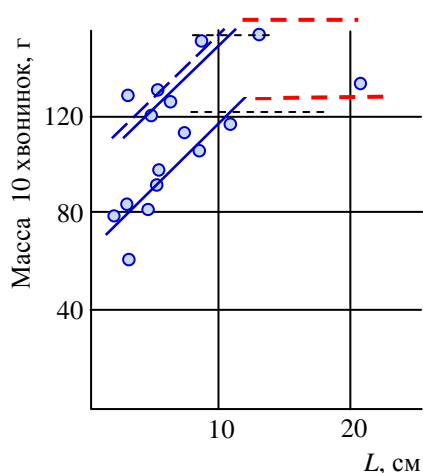


Рис. 2.1.6. Зависимость массы 10 хвоинок от длины побега 2, 3 порядка *Pinus sylvestris* L.

$M_{10}(L)$  состоит из двух последовательностей, соответствующих теневой и световой хвое [207].

У длинных побегов ( $L > 10$  см) величина массы 10 хвоинок  $M_{10}(L)$ , вероятно, достигает плато (пунктир).

Эквивалентом ПП у хвойных древесных пород служит “линейная плотность”, ЛП – сухая масса, приходящаяся на единицу длины хвоинки. Обычно ее определяют не отдельно для каждой хвоинки, но партиями. Измеряется суммарная длина 10 хвоинок, и устанавливается их сухая масса (масса 10 хвоинок), которую затем можно поделить на общую длину. Таким образом, в отличие от ПП, первичные замеры ЛП не служат индивидуальной характеристикой структурного элемента - одной хвоинки. Конечно, и поверхность, и длина, и сухая масса хвоинок, расположенных на одном побеге в непосредственной близости одна от другой, достаточно однородны. У деревьев ели корреляция сухой массы 10 хвоинок с длиной светового побега очень высока ( $\eta = 0,94$ ), что говорит об однородности выборки. Значительно меньше корреляционное отношение длины побега и сухой массы 10 хвоинок для теневых побегов ели ( $\eta =$

0,64). У сосны корреляционные отношения длины побега с сухой массой 10 хвоинок меньше: 0,70 для световых и 0,47 для теневых побегов [207]. В определении массы хвои на побегах, в особенности на теневых побегах, участвуют дискретные перестройки (рис. 2.1.6), которые еще предстоит изучить.

Значения ЛП достаточно тесно коррелируют с интенсивностью фотосинтеза хвои  $r \geq 0,6$  (рис. 2.1.7) [207]. Однако при внешнем сходстве зависимостей интенсивности фотосинтеза от ЛП у лиственных и ЛП у хвойных пород, зависимости эти противоположны. У лиственных пород максимальные значения ЛП, так же как и интенсивности фотосинтеза, свойственны световым листьям, имеющим толстый многослойный мезофилл. У хвойных - максимальная ЛП, наоборот, отмечена у теневой хвои.

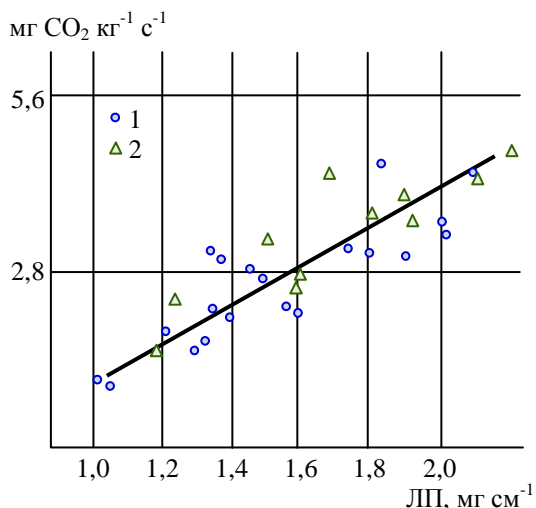


Рис. 2.1.7. Интенсивность фотосинтеза единичной массы хвои *Picea abies* (L.) Karst. в зависимости от линейной плотности (ЛП,  $\text{мг см}^{-1}$ ) двухлетних (1) и трехлетних (2) хвоинок [207].

Центральная, нефотосинтезирующая часть хвоинки, ограниченная эндодермой, содержит проводящие пучки и занимает от 30% до 50% объема хвоинки [207]. Плотность ( $\text{г м}^{-3}$ ) центральной части хвоинки примерно в 2 раза выше, чем плотность окружающего мезофилла. Менее плотный мезофилл, в купе со смоляными каналами, иногда занимает в теневой хвое относительно меньший объем и, соответственно, ЛП теневой хвои может оказаться выше, чем световой. Различия в интенсивности фотосинтеза ( $\text{мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ с}^{-1}$ ) световой и теневой хвои, в особенности при расчете на единицу массы, далеко не всегда удается обнаружить. Так, у 90-летнего дерева *Pinus sylvestris* L. величины как наблюдаемого, так и потенциального фотосинтеза у световой и теневой хвои оказались одинаковы [207].

Упаковка хлорофилла у хвойных в несколько раз плотнее, чем у лиственных древесных пород. На единичную площадку перпендикулярную световому потоку у ели приходится в среднем в 2–3 раза больше хлоропластов, чем у березы. Неизбежно больше выражено взаимозатенение хлоропластов. Возможно поэтому, интенсивность фотосинтеза ( $\text{г С см}^{-2} \text{ час}^{-1}$ )

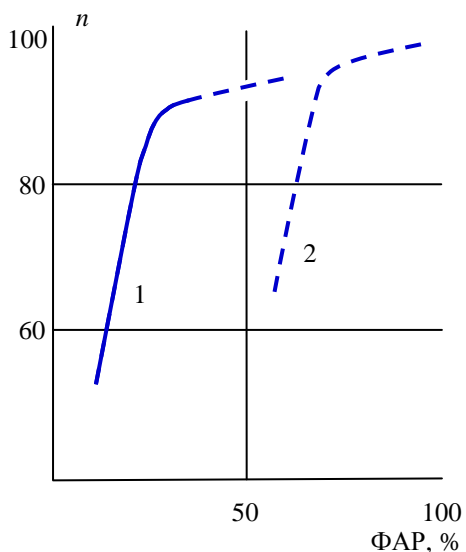


Рис. 2.1.8. Плотность размещения устьиц на поверхности хвои *Pinus sylvestris* L. на  $\text{мм}^2$  в зависимости от освещенности побега в кроне дерева (ФАР, % полной освещенности). По [207]. При ФАР ~60% теневую хвою (1), сменяет световая (2).

вечнозеленых хвойных примерно вдвое ниже, чем у лиственных деревьев.

Световую листву и хвою отличает от теневой более высокая плотность устьиц на поверхности эпидермиса. Причем у лиственных пород (береза, осина, клен, дуб) плотность размещения устьиц на листьях, собранных в южной периферической части кроны, примерно в 2 раза выше, чем у собранных в глубине кроны (у *Acer platanoides* L. - почти в 3 раза). У хвойных четкой зависимости плотности размещения устьиц ( $n \text{ мм}^{-2}$ ) от светового статуса хвои не отмечено. Так, у *Pinus sylvestris* L., по данным [207], с увеличением освещенности от 25% до 100% плотность устьиц на адаксиальной поверхности

хвои  $n \sim 84 \div 101 \text{ мм}^{-2}$ . При уровне освещенности в кроне  $\sim 60\%$  ФАР хвою теневого типа, вероятно, полностью сменяет световая хвоя (рис. 2.1.8).

Среди лиственных древесных растений наиболее интересен для исследования эффектов приспособления листьев к разным условиям освещения - дуб черешчатый. Световая специализация малоподвижных короткочерешковых, почти сидячих, листьев дуба отражается не только в ПП, но и в пространственном расположении листьев [200, 201, 202, 278]. Листовые пластинки выбирают экспозиции, отвечающие своему световому типу и режиму освещения в заданной точке кроны (рис. 2.1.9). У древесных пород с гибко закрепленными листьями (береза, осина, клены и др.) такого жесткого, как у дуба, определения ориентации листовых пластинок не существует.

У открыто стоящих деревьев дуба световые листья в южном секторе кроны смотрят на юг (рис. 2.1.9, в), промежуточные - на юго-восток и юго-запад, теньевые - на северо-восток и северо-запад. Обычно преобладают 5 экспозиций листовых пластинок [200]. У отдельных деревьев, по-видимому, с повышенной светочувствительностью листья светового типа могут несколько "отворачиваться" от строго южного направления. Группа световых листьев как бы раздваивается, образуется шесть преобладающих ориентаций листовых пластинок. У некоторых деревьев две ориентации, свойственные теньевым листьям, смотрящим на север, сливаются и заменяются одной, строго северной модальной ориентацией.

С помощью двух угломеров на карданном подвесе и плексигласовой площадки, закрепленной перпендикулярно оси телескопической штанги, мы описали разнообразие ориентаций листы дуба более подробно. Плексигласовую площадку подводили в касание к листу и измеряли одновременно вертикальный угол наклона штанги и ее азимутальное направление. Результаты этих измерений представлены в виде распределения общей сухой массы листовых пластинок по классам  $15^\circ$  по азимуту и  $10^\circ$  по углу наклона листовой пластинки к горизонту (рис. 2.1.10).

Листья в кроне стремятся расположиться так, чтобы в течение дня свет солнца хотя бы раз падал на них примерно перпендикулярно. На рис. 2.1.10 траектория суточного перемещения площадки перпендикулярной солнечным лучам в координатах наклон листа и азимут

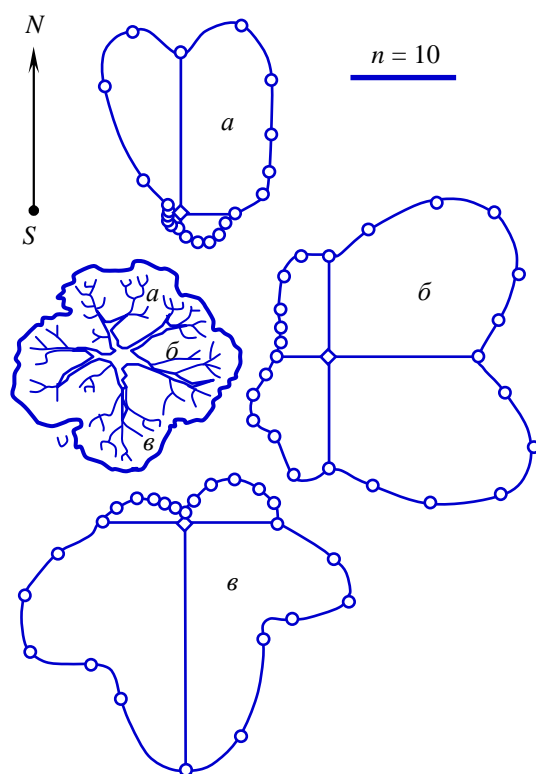


Рис. 2.1.9. Распределение листовых пластинок из разных частей кроны 200-летнего дерева *Quercus robur* L. по их ориентации по странам света в полярных координатах. Шаг  $15^\circ$ . Бар справа сверху соответствует длине вектора - 10 листовых пластинок. Места измерений экспозиции листьев (а, б, в) обозначены на схематическом сечении кроны [278].

нормали к листовой пластинке задана пунктирной синусоидой. Вблизи нее группируются ~40% листьев. Еще ~30% листовых пластинок отвернуты от прямого освещения вниз на  $35^\circ \div 40^\circ$ . Относительно немногочисленны листовые пластинки, обращенные к северу.

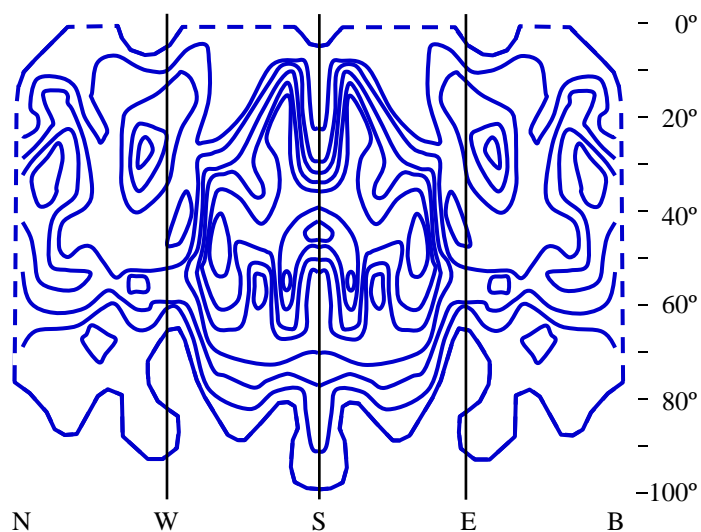


Рис.2.1.10 Распределение листовой массы дерева дуба по экспозиции листовых пластинок и углу их наклона относительно горизонтальной плоскости [278].

Классы  $15^\circ$  по азимуту и  $10^\circ$  по углу наклона. Шаг сечений  $5 \text{ кг га}^{-1}$ .

Распределение симметризовано относительно плоскости N-S.

Световая специализация листы дуба проявляется также и в выборе преобладающего азимута для побегов: побеги растут предпочтительно в определенных направлениях, и проекции крон деревьев систематически отклоняются от эллиптической формы. Крона приобретает чаще всего форму семиугольника. Идеальную форму кроны искажает затенение от соседних деревьев, однако в разреженных, например, редкостойных пойменных насаждениях, усреднение по выборкам из нескольких деревьев позволяет обнаружить модальные направления роста кроны. “Проявить” лучевое строение кроны можно даже у одиночных деревьев, симметризовав выборку относительно оси север-юг (табл. 4).

В табл. 4 представлены результаты измерения радиусов кроны ( $R$ ) по 16 направлениям (шаг азимута  $22,5^\circ$ ) у трех деревьев дуба, выросших при заселении первичного пойменного сегмента. Современная сомкнутость первого яруса фитоценоза  $\sim 0,4$ . Просуммировав прямые ряды  $R$  с обратными рядами, перевернутыми относительно азимута  $180^\circ$  ( $R'$ ), и усреднив их совпавшие варианты, мы получили смметризованный ряд радиусов кроны ( $MeR$ ) по 16 азимутам.

У дерева 1 крона вытянута на юг, и азимуту  $180^\circ$  соответствует максимальный радиус ее проекции. Деревья 2 и 3, вероятно, не образуют листву четвертой “суперсветовой” группы (рис. 2.1.5), в южном направлении у них, наоборот, отмечен минимум радиуса крон.

Усредненные проекции крон в выборках по 3–5 деревьев имеют обычно форму 5-и или 7-угольника (рис. 2.1.11). Статистически корректное описание формы кроны затрудняет высокая индивидуальная изменчивость ее строения у деревьев [198]. Различия средних радиусов кроны по отдельным азимутам нередко превышают 2 м, но статистически недостоверны: радиусы крон свободностоящих деревьев по фиксированным направлениям варьируют на очень высоком уровне  $CV \geq 50\%$ .

Таблица 4

Радиусы проекций крон трех деревьев *Quercus robur* L. var. *praecox* Czern. возрастом ~60 лет в редкостойной пойменной дубраве. 31 кв. Теллермановского опытного лесничества ИЛАН.

Азимут-	Дерево 1			Дерево 2			Дерево 3		
	<i>R</i>	<i>R'</i>	<i>MeR</i>	<i>R</i>	<i>R'</i>	<i>MeR</i>	<i>R</i>	<i>R'</i>	<i>MeR</i>
0 (N)	2,1	2,1	<b>2,10</b>	5,9	5,9	<b>5,90</b>	6,2	6,2	<b>6,20</b>
22,5	1,9	1,5	1,70	5,7	6,1	<b>5,90</b>	6,4	4,6	5,50
45,0	3,2	2,9	3,05	5,3	5,3	5,30	6,6	5,4	<b>6,00</b>
67,5	4,5	5,3	<b>4,90</b>	4,2	6,7	5,45	5,6	4,1	4,35
90,0	3,6	5,8	4,70	5,5	6,4	<b>5,95</b>	5,3	3,2	4,25
112,5	2,9	4,9	3,90	6,4	5,3	5,85	4,9	3,4	4,15
135,0	4,4	5,4	4,90	5,0	5,9	5,45	6,0	4,5	<b>5,25</b>
157,5	5,2	5,3	5,10	4,3	5,7	5,00	4,1	4,2	4,15
180,0	5,5	5,5	<b>5,50</b>	4,1	4,1	4,10	2,7	2,7	2,70
202,5	5,3		5,10	5,7		5,00	4,2		4,15
225,0	5,4		4,90	5,9		5,45	4,5		<b>5,25</b>
247,5	4,9		3,90	5,3		5,85	3,4		4,15
270,0	5,8		4,70	6,4		<b>5,95</b>	3,2		4,25
292,5	5,3		<b>4,90</b>	6,7		5,45	4,1		4,35
315,0	2,9		3,05	5,3		5,30	5,4		<b>6,00</b>
337,5	1,5		1,70	6,1		<b>5,90</b>	4,6		5,50
360,0	2,1		<b>2,10</b>	5,9		<b>5,90</b>	6,2		<b>6,20</b>

Примечание. Исходные измерения радиусов проекции кроны *R*. Ряд зеркально обращенных радиусов *R'*. Полу-жирным курсивом выделены азимутальные максимумы в рядах симметризованных радиусов кроны *MeR*.

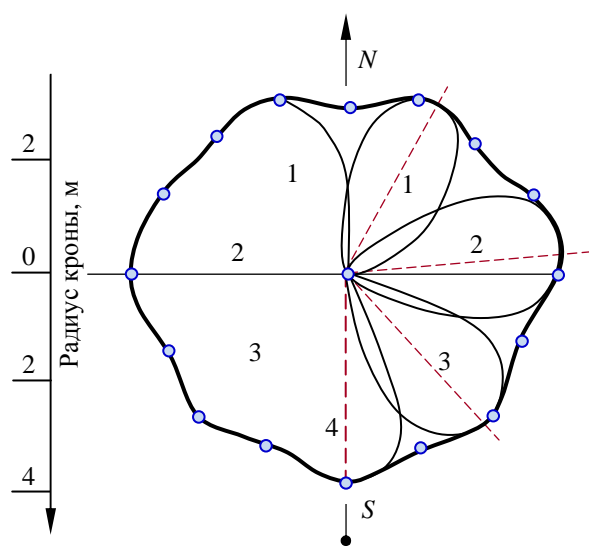


Рис. 2.1.11. Усредненная проекция кроны 5 деревьев *Quercus robur* var. *praecox* Czern. на постоянной пробной площади в 47 кв. Теллермановского опытного лесничества ИЛАН, симметризованная относительно оси *N-S*.

Выделены 7 доминирующих направлений (азимуты) роста, соответствующих четырем группам побегов. В правой половине рисунка – модели “мономорфных” 1–4 распределений побегов по азимутам, в сумме дающие очертания проекции кроны.

Преимущественный рост побегов в ограниченном числе направлений, избранных по странам света, вероятно, можно будет зафиксировать и у хвойных растений. Так, в докладах научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава и аспирантов ГОУ ВПО МГУЛ (февраль 2010г.) старший преподаватель Т.Г. Махрова и профессор С.П. Погиба демонстрировали фотографии формы ели с крестообразной кроной, обнаруженной в г. Струнино (Владимирская обл.).

Листовой полог леса - подвижная структура, обладающая возможностями регуляции первичной *BPP* - продукции фотосинтеза путем изменений структуры метамерных органов



(листа, хвои, побегов), частоты популяционных групп-форм деревьев одного вида, видового состава сообществ. Пластичность листового полога в широких пределах гарантирует устойчивость продукционного процесса лесов, поддерживая «продукционную инвариантность» фитоценозов [191]. При снижении *LAI* (*LAI*, *leaf area index*, га га<sup>-1</sup> или м<sup>2</sup> м<sup>-2</sup> - площадь листовой, приходящаяся на единицу площади подстилающей поверхности) увеличивается светопроницаемость листового полога древостоя, но одновременно по его всей его глубине шире распространяется наиболее продуктивная световая листва. Меняя соотношение световой и теневой листвы, фитоценоз стабилизирует фотосинтетическое производство за счет возможно более полного использования света в кроновом пространстве. Однако изменяя структуру листового полога насаждение может компенсировать потери продуктивности только до определенного предела; при снижениях *LAI* < 50% от «нормы», потери возмещает интенсификация фотосинтеза, особенно заметная в утренние часы при невысоких температурах воздуха [88, 278].

Регистрация листового опада на постоянных пробных площадях, где длительно наблюдается одна и та же группа деревьев, обнаруживает 2–3 повторяющихся значения плотности листового полога. Анализируя 35-летние наблюдения за опадом в лесной опытной даче Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева [277], мы видим, что листового полог сосняка проходит серию устойчивых состояний длительностью 3–6 лет (рис.2.1.12). Резкость переходов от одного состояния к другому отчасти сглажена длительностью жизни и разновозрастностью (1–4 года) хвои. Воздушно-сухая масса хвои, собираемой в опадомеры, изменяется от 2,7÷3,0 до 5,0 т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>.

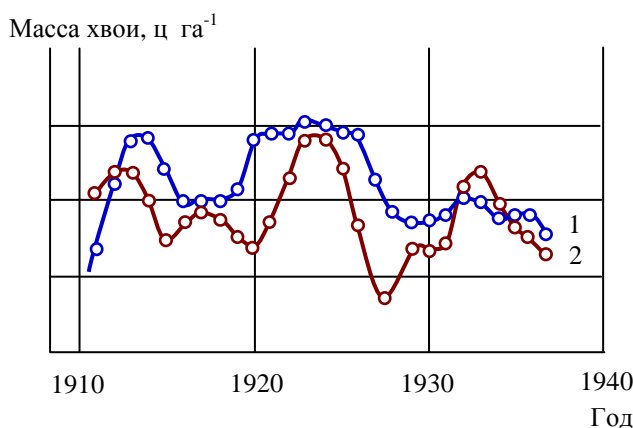


Рис. 2.1.12. Воздушно-сухая масса опада сосновой хвои на постоянных пробных площадях Тимирязевской сельскохозяйственной академии; насаждения возрастом 85–113 (1) и 40–68 (2) лет [277].

Аналогичные по амплитуде, примерно двукратные колебания листовой массы описаны в березняках и дубравах [26, 196, 278, 300]. Двух - трехкратные колебания массы листвы в пологе древостоя отмечены в разных лесорастительных зонах и у разных древесных пород нашей страны и зарубежья [277, 278, 300]. В Теллермановском опытном лесничестве О.С. Ватковский и П.И. Быстрянец [25, 26] описали достоверную корреляцию ( $r = 0,68$ ) плотности листового полога с количеством осадков в летние месяцы предыдущих 2–3 лет. В перио-



ды многолетних засух  $LAI$  и масса листвы автоморфных широколиственных лесов сокращаются почти в 2 раза.

Элементарная продуктивность хлоропластов у представителей разных систематических групп [37] примерно постоянна, поэтому видовой состав лесного сообщества не так уж важен для обеспечения продукционного гомеостаза [37, 38, 190, 258]. Важна стабильность листового полога, его  $LAI$ . Потенциальный листовой индекс  $LAI_{Max}$  древостоя отражает его возможную фотосинтетическую  $BPP$ -продуктивность, так же как класс бонитета лесообразующих растений - потенциальную “биомассовую”  $NPP$ -продуктивность древостоев [278]. Значения  $LAI_{Max}$  достаточно тесно коррелируют с классами бонитета насаждений  $r \approx 0,9$ .

Сочетание в композиции листового полога фитоценоза листьев разных световых типов, деревьев с разными индивидуальными значениями  $LAI$ , с разными формами проекций крон, разной фенологией, - позволяет лесному фитоценозу компактно заполнить кроновое пространство и с максимальной эффективностью использовать солнечную радиацию, приходящую в полог леса в течении вегетации [93].

### 2.1.2. Побеги. Формирование кроны.

Формирование кроны дерева начинается со строительства годичных побегов, образующих линейные приросты, несущие листовую массу, пропорциональную длине побега (рис. 2.1.13). Многие виды древесных растений бореальной зоны за год дают один прирост. Однако некоторые - (например, дуб черешчатый) могут сформировать за вегетацию два или более (до пяти) приростов. Годичный прирост (облиственный побег) состоит при этом из ряда элементарных побегов.

Между длиной побега ( $L$ ) и числом ( $n$ ) ассимилирующих органов, которые он вынес из почки, между общей массой метамеров  $M$  и  $L$  существует достаточно строгая согласованность. Средний шаг, разделяющий фотосинтезирующие метамеры (длина междоузлия), примерно постоянен, масса же определяется после световой специализации листьев или хвоинок. При постоянной длине междоузлия  $dl$ , ПП (ЛП) и массе одного метамера  $m_i$ , общая масса листьев (хвои) на побеге  $M$  линейно зависит от длины побега  $M = m_i * (L/dl)$ . Наши рассуждения упрощают ситуацию:  $m_i$ , полагаемая постоянной, меняется по длине побега (в особенности у лиственных пород) [105, 118, 162]. Не остается постоянной и длина междоузлий. Ближе всего предложенной схеме соответствуют удлиненные побеги хвойных видов. Но и у них масса метамеров на одном побеге не постоянна. В разные годы прироста происходят заметные изменения параметров побега: после неблагоприятных лет длина и

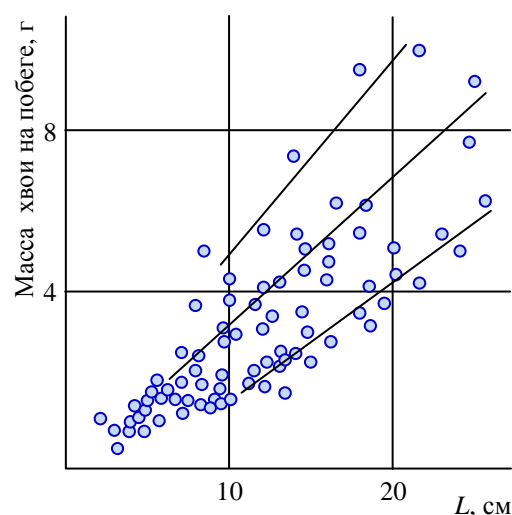


Рис. 2.1.13. Общая масса хвои на побеге *Pinus sylvestris* L. в зависимости от его длины [2007].

длина междоузлий. Ближе всего предложенной схеме соответствуют удлиненные побеги хвойных видов. Но и у них масса метамеров на одном побеге не постоянна. В разные годы прироста происходят заметные изменения параметров побега: после неблагоприятных лет длина и

масса хвои, преформированной в почке хвойных, могут резко сократиться [295]. После пересадки, сопровождавшейся обрезкой корней, саженцы кедра *Pinus sibirica* Du Tour. уменьшили длину междоузлий побегов, заложенных в почках, так что на второй год, когда корневая система уже прошла акклимацию, появились густо охвоенные побеги с короткими междоузлиями. На третий год верхушечный побег имел длинные междоузлия с редкими длинными хвоинками [23].

Рассматривая годичный побег (прирост) дуба как составной из серии элементарных побегов, мы обнаруживаем у разных видов (*Quercus rubrum*, *Q. imeretica*, *Q. robur*) квантованность числа метамеров (“фитомеров”), приходящихся на элементарный побег [150] (рис. 2.1.14). Элементарные побеги дубов строятся путем добавления от 0 до 5 квантов по 5 метамеров к наиболее короткому побегу.

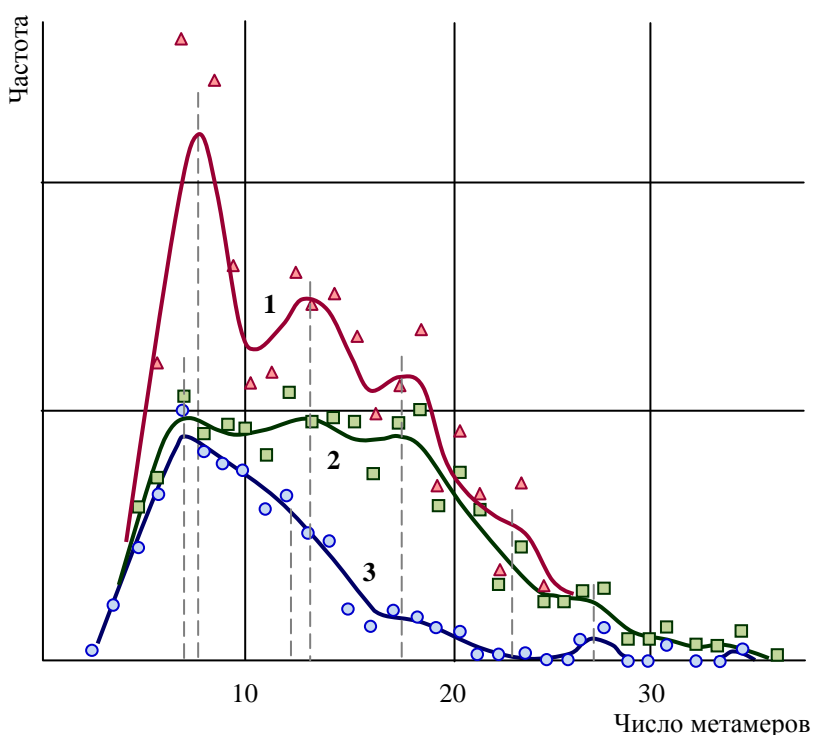


Рис. 2.1.14. Частота элементарных побегов, несущих определенное число метамеров, у трех видов дуба:  
1 - *Quercus rubra* L.  
2 - *Q. imeretina* Stev.;  
3 - *Q. robur* L. [150].

Элементарные побеги у *Quercus* можно описать как результат амплификации 5 метамеров, добавляемых к элементарному побегу, несущему 7,5 метамеров. Модальные классы соответствуют числам метамеров  $7,5 + 5,0i$ , где  $i = 0, 1, \dots, 5$ .

У сосны обыкновенной (рис. 2.1.15) побеги ветвей первого порядка распределяются по длине ( $L$ ) на 5  $S$ -групп. В высшей 5-й группе, побеги достигают 60 см длины (рис. 2.1.15, а). К этой группе принадлежат верхушечные побеги наиболее быстро растущих сосен. Верхушечные побеги медленно растущих сосен (рис. 2.1.15, б, в) относятся к первой и второй (б) или только к первой (в) группам.

Кроме побегов “нормальной” длины, входящих в одну из 5  $S$ -групп основного ряда изменчивости  $L$ , у всех деревьев на ветвях, завершивших осевой рост, присутствует “аварийная” (сенильная) группа побегов, отличающаяся от  $S$ -групп 1–5 примерно вдвое меньшим варьированием  $L$ . У быстрорастущих сеянцев (рис. 2.1.15, а) она встречается на нижних ветвях, угнетенные же особи (рис. 2.1.15, г), формируют побеги только такого типа. Средняя длина “аварийных” побегов ~4 см.

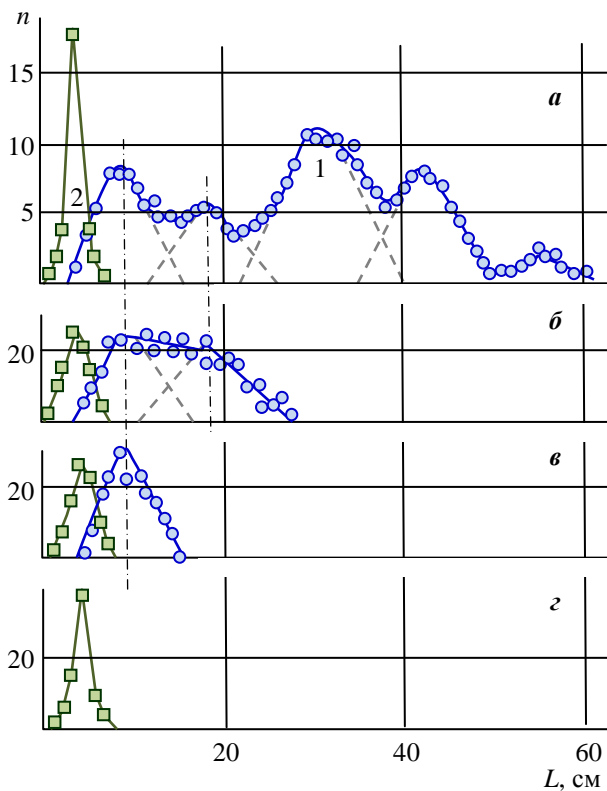


Рис. 2.1.15. Распределение по длине  $L$  верхушечных побегов и побегов ветвей первого порядка у 10-летних сосен *Pinus sylvestris* L. [196].

а - быстро растущие сеянцы, продуцирующие все 5 S-групп побегов до 60 см длиной;  
 б-в - отстающие сеянцы, продуцирующие ростовые побеги I и II групп (б) до 37 см длиной или только I группы (в) до 26 см;  
 г - сеянцы, утратившие осевые лидирующие побеги.

1 - побеги активно растущих ветвей;  
 2 - побеги ветвей, утративших осевое доминирование.

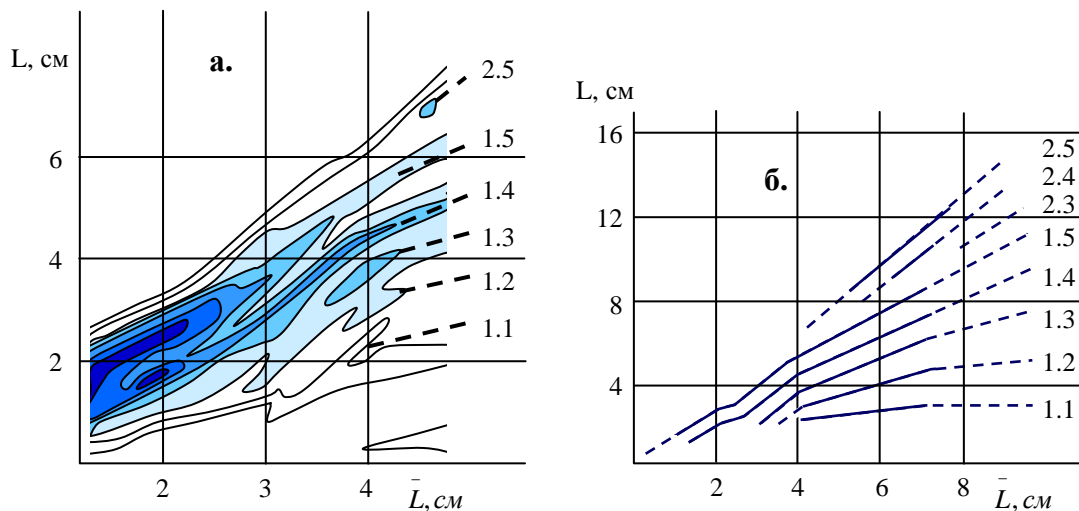


Рис. 2.1.16. Групповая изменчивость длины побегов ветвей первого порядка ( $L$ ) в кроне дерева *Pinus sylvestris* L. в насаждении V класса бонитета в зависимости от величины среднего прироста ( $L_{cp}$ ).

а - плотность распределения побегов по классам  $L$  - 3 мм. Сечение поверхности распределения через 2,5%. Первая изолиния 2,5%.

б - схема траекторий максимумов плотности распределения. 1.1 ÷ 1.5 - индексы подгрупп первой S-группы побегов; 2.1 ÷ 2.5 - индексы подгрупп второй S-группы. Группы 2.1 и 2.2 в годы наблюдения не представлены в выборке побегов.

В ответ на изменения условий роста дерево может сокращать или развертывать более широкий ассортимент длины побегов. На рисунке 2.1.16 показано, как сосна ~140 лет, способная образовывать в комфортных условиях побеги двух групп (рис 2.1.15 б), вводит в действие с увеличением средней  $L$  побеги все новых и новых подгрупп сначала первой (рис. 2.1.16, подгруппы 1.1- 1.5), а затем второй группы  $L$  (рис. 2.1.16, подгруппы 2.3-2-5). В не-

благоприятных условиях (при малых средних  $L$ ) побеги второй группы не формируются. При дальнейшем улучшении условий роста ожидается появление полного спектра побегов, относящихся к первой и второй  $S$ -группам.

На рис. 2.1.17 показаны распределения по  $L$  побегов того же самого дерева, образованных в годы с контрастными условиями. В год низкого прироста дерево формирует побеги только двух подгрупп первой группы (подгруппы 1.4 и 1.5). В год благоприятный, все подгруппы первой группы побегов представлены полностью, и кроме них появляются побеги двух подгрупп второй  $S$ -группы (подгруппы 2.4 и 2.5). По мере улучшения условий (о чем мы судим по увеличению средней  $L$ ) дерево все более полно раскрывает свои возможности (рис. 2.1.15 и 2.1.16).

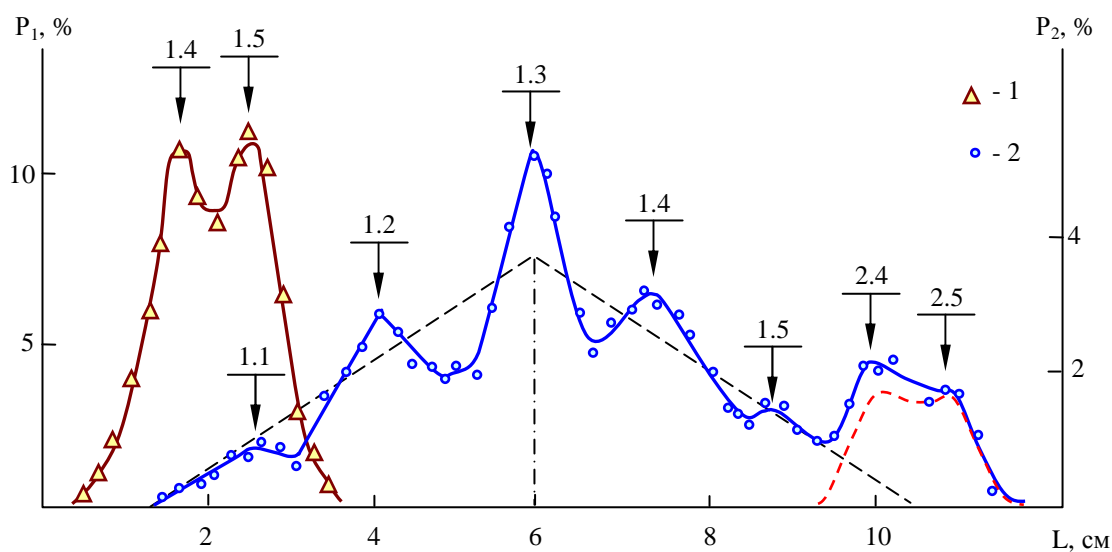


Рис.2.2.17. Размерные группы побегов образуемых деревом сосны в древостое V класса бонитета при разных метеорологических условиях.

В наименее благоприятные для прироста годы (1920–1972) дерево ~140 лет образует побеги двух подгрупп (1.4 и 1.5) первой группы. В относительно благоприятных условиях роста развиваются побеги 5-и групп (1.1÷1.5) первой группы. Кроме того, образуются побеги двух групп следующей  $S$ -группы (2.4 и 2.5).

Начиная с определенного возраста длина приростов боковых ветвей закономерно сокращается. Так, по данным Ю.Л. Цельникер [256], годовые приросты ветвей первого порядка *Picea abies* (L.) Karst., выраженные в % от длины побега первого года, начиная с возраста ветви 6 лет линейно теряют по 10% в год. Не смотря на представление исходных измерений в % первого прироста боковой ветви, можно видеть групповую неоднородность боковых ветвей. Часть из них начинает равномерное падение годового прироста после того, как к 6 годам жизни осевой побег ветви составит в среднем 90% от величины прироста первого года. Часть - после достижения приростами 6 летних ветвей 150% первого прироста (рис. 2.1.18).

Более или менее равномерное падение приростов боковых ветвей с возрастом - общая закономерность развития кроны древесных растений. О.Н. Виноградова, доцент кафедры селекции и дендрологии МГУЛ, предлагала создать галерею портретов кроны культиваров

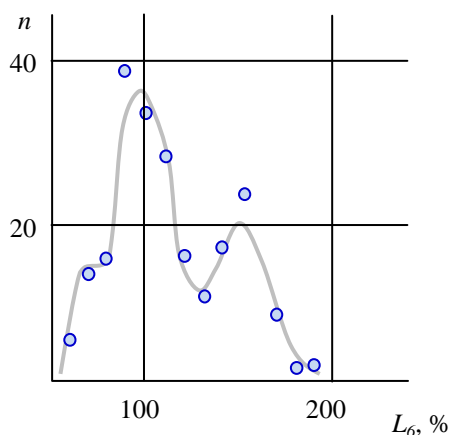


Рис. 2.1.18. Распределение ( $n$ ) годовых побегов ветвей  $N = 212$  первого порядка *Picea abies* (L.) Karst. 6 лет и старше по длине, ожидаемой в 6-летнем возрасте  $L_6 = L + (a - 6) 10\%$ ; где:  
 $L$  - длина побега на ветви первого порядка в % от величины первого прироста ветви;  
 $L_6$  - прирост ветви в 6 лет;  
 $a$  - возраст ветви во время прироста  $L$ .

нисходящий ток продуктов ассимиляции, в основном, олигосахаров, сотворенных кроной дерева. Стройность корреляции ( $M$  vs  $D$ ) нарушают защитные ткани ствола, кора и корка, по мере их нарастания. Наиболее высокие значения коэффициентов корреляции ( $M$  vs  $D$ ) отмечены при измерении диаметра стебля без коры.

По суммарному периметру ветвей первого порядка в месте их прикрепления к стволу мы можем проследить формирование кроны дерева, его листовой массы в естественном молодом корнеотпрысковом клоне осины. Примерно 2-кратное варьирование параметров кроны отдельных деревьев (рамет) позволяет клону приспосабливаться к сложной ценотической обстановке. Неоднозначность путей развития рамет иллюстрируют модельные деревья *Populus tremula* L. [35], отобранные на 0,02 га в относительно компактной группе, представляющей собой корнеотпрысковый клон осины (в реестре клонов Б.Н. Владимирова - М184). Принадлежность деревьев к одному клону подтверждена общностью их размещения, единством пола, сходством морфологии листовых пластинок, фенологии листораспускания и цветения, окраски и характера трещиноватости коры, рисун-

тополей городского ассортимента, которая покажет, как каждый сорт-клон в процессе онтогенеза “вырабатывает” свою форму, своё специфическое кроновое пространство, теряя при этом энергию роста побегов.

Листовая масса ( $M$ ), несомая древесным стеблем (побегом, ветвью, стволом), тесно коррелирует с его диаметром ( $D$ ). Зависимости  $M(D)$  обнаруживают серию онтогенетических переломов, сопровождающих развитие ветви (рис. 2.1.19, а) и в целом кроны дерева (рис. 2.1.19, б).

Обеспечивает корреляцию  $M$  и  $D$  тонкий цилиндр проводящей флоэмы, периметр поперечного сечения которого ( $L$ ), пропорционален диаметру стебля ( $L = \pi * D$ ). Проводящая флоэма состоит из нескольких слоев клеток, общей толщиной которых 0,1 - 0,3 мм [12] можно пренебречь. По флоэме к корням направлен

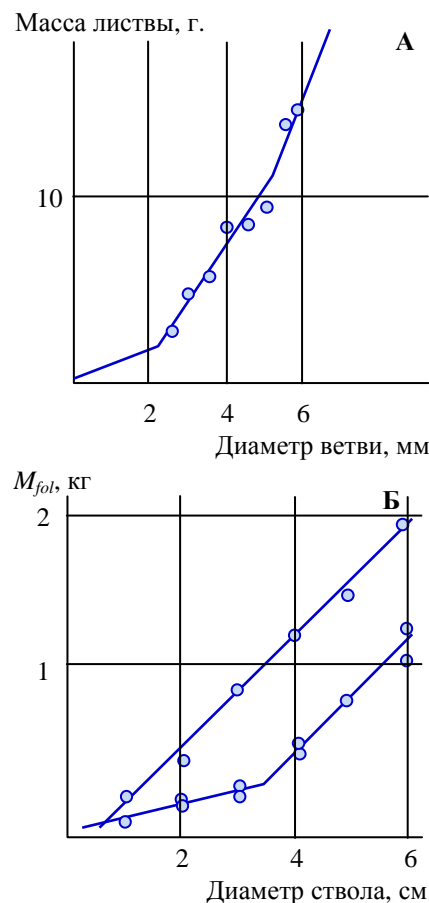


Рис. 2.1.19. Зависимость листовой массы  
 А. - от диаметра ветви *Padus racemosa* Gilib., [232]);  
 Б. - от диаметра ствола *Quercus robur* L. в не сомкнувшейся лесной культуре 15 лет [278].

ка чечевичек и другими признаками; общим числом 15. Многочисленные специальные исследования говорят о высокой, у тополей близкой к 100%, надежности определения принадлежности деревьев к одному клону по комплексу морфологических признаков, [35].

Десять деревьев из клона М184 срублены в Радовицком лесничестве Коробовского леспромхоза Егорьевского района (37 квартал, урочище “У Пахома”) в 1970 г. Тип леса - осинник злаково-разнотравный Ia класса бонитета, 0,2 га. Состав: 7Ос3Лп + Кл, ед. Б, Ив. Средняя высота древостоя 16 м, средний диаметр 10 см, полнота 1,0. Все модельные деревья представляли второй класс роста и имели возраст 25 лет. Высота 15,8 - 17,95 м, диаметр ствола 10,0 - 13,5 см. Протяженность кроны 4,3 - 7,4 м. Площадь проекции кроны 3,6 - 8,9 м<sup>2</sup>.

Модельные раметы раскряжевали на отрезки так, чтобы не повреждать заросшие сучья; следы их зарастания поверхность ствола, особенно у тонкокорых клонов, сохраняет до 30 и более лет. Последовательно радиальными сколами отрезки ствола раскалывали на поленья, добиваясь чтобы скол проходил по сердцевине сука и сердцевине ствола. На выколотых из ствола, выпиленных и зачищенных сучьях подсчитывали их возраст, время зарастания и время существования в заросшем состоянии, измеряли диаметр. В результате мы получили обычные наборы данных по стволам модельных деревьев, дополненные информацией о возникновении и отмирании побегов первого порядка, а также о диаметре ветвей без коры в месте их прикрепления к стволу.

Развитие кроны у рамет проходит ступенчато. За границы этапов онтогенеза можно принять периоды максимального развития временных крон, последовательно сменяющих друг друга. Ювенильный этап завершается формированием первой кроны на высоте от 1 до 5 м. Ее ветви живут 3,5 - 4,0 года. С 5 м до 9 м высоты следует имматурный этап развития кроны; срок функционирования ветвей возрастает до 5 - 6 лет. По достижении высоты 9,0 - 11,0 м; раметы клона М184 переходят в виргинильное, а затем, генеративное состояние [225, 274].

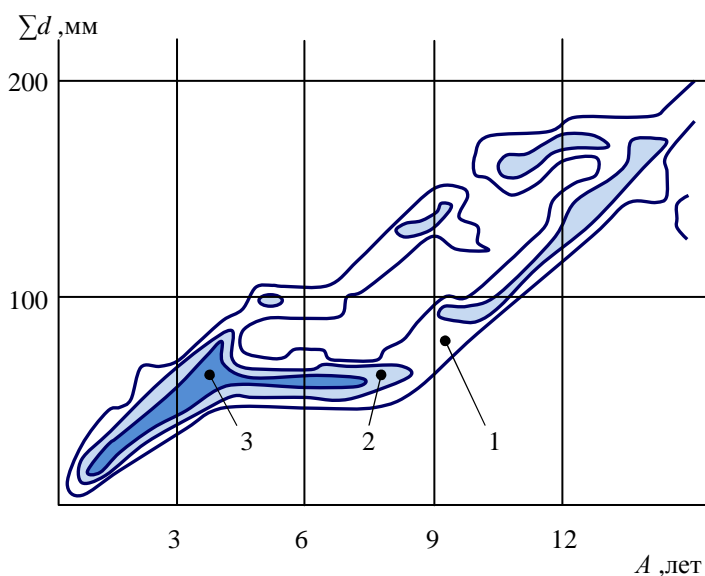


Рис.2.1.20. Распределение рамет естественного клона *Populus tremula* L. по величине суммы диаметров ветвей первого порядка без коры  $\Sigma d$  в месте их прикрепления к стволу [35].

Плотность распределения: 1 - 1,0–1,5 экз. на класс 10 мм  $\Sigma d$  (~31 мм периметра проводящей флоэмы); 2 - 1,5–2,0 экз. на класс; 3 - 2,0–3,0 экз. на класс.

Изолинии выделяют области наиболее вероятных значений  $\Sigma d$ , соответствующие двум возможным путям развития проводящей флоэмы и листовой массы кроны.  $\Sigma d$  - пропорциональна периметру проводящей флоэмы  $\pi \Sigma d$ .

Сумма диаметров без коры в основании ветвей первого порядка ( $\Sigma d$ ) позволяет оценить величину нисходящего флоэмного транспорта, пропорциональную суммарному периметру

ветвей  $L = \pi \Sigma d$  [57, 144]. Протяженность  $L$  проводящей флоэмы говорит об объеме листы в кроне дерева и о потоке пластических веществ из кроны в ствол и корни (рис. 2.1.20). Индивидуальные траектории разворачивания мощностей проводящей флоэмы  $\sim \Sigma d$  у модельных деревьев группируются. Раметам свойственны два основных пути формирования артерий нисходящего транспорта, что отражает два пути развития листового аппарата кроны (рис. 2.1.20). Возможность широкого (примерно 2-кратного) варьирования листовой массы и иных параметров, позволяет раметам приспособиться к сложной ценотической обстановке, изменяя в соответствии с окружением объем ассимиляции, транспорта ассимилятов и морфофизиологические показатели дерева.

Вероятно, внутри организменная лабильность, - способность играть разные роли по нескольким программам поведения, - общее свойство растений. На точечных диаграммах (диаметр ствола - листовая масса), как правило, вырисовывается несколько параллельных последовательностей точек (две или более) [196]. Вклад в кластеризацию точек, характеризующих множество случайно выбранных деревьев, вносит не только модификационная (реализационная) групповая изменчивость, но и генетические групповые особенности развития индивидумов.

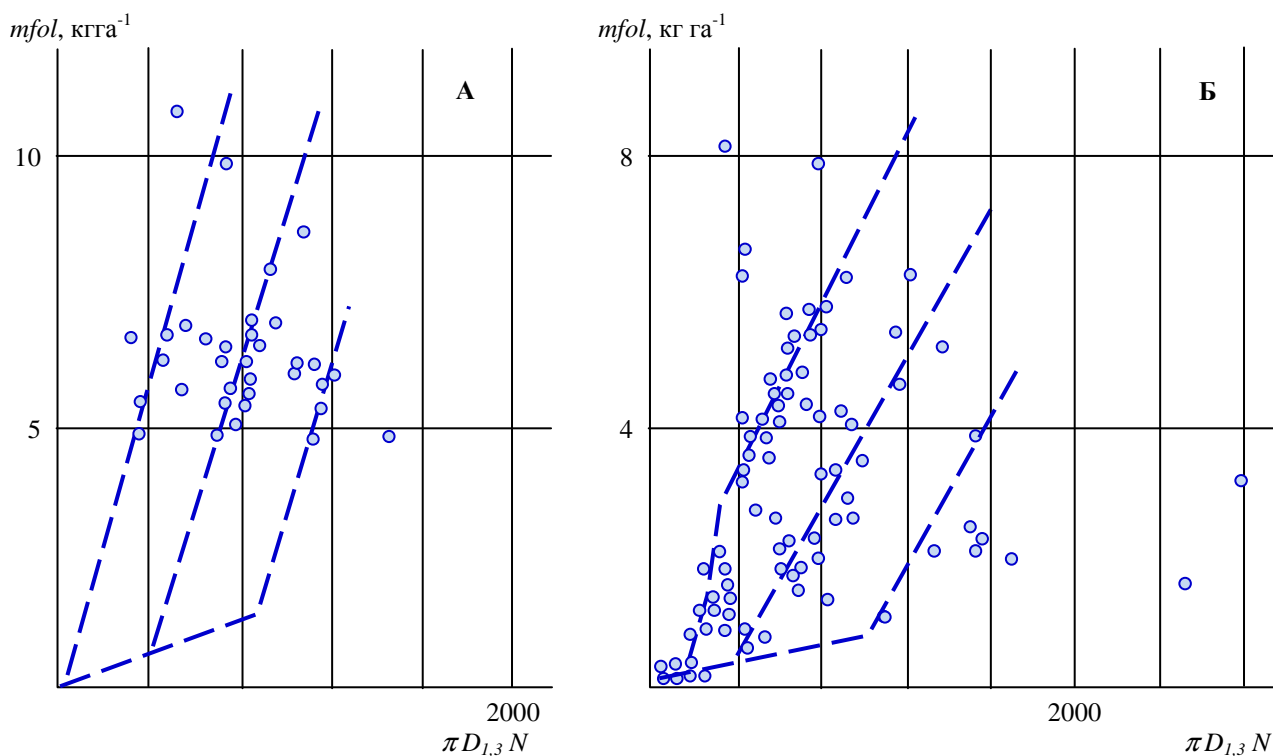


Рис. 2.1.21. Листовая масса чистых одновозрастных насаждений ( $mfol$ , кг га<sup>-1</sup>) в зависимости от суммарного периметра стволов ( $\pi D_{1,3} N$ , м га<sup>-1</sup>) [242].

А - сосняки, на рис. не представлены 2 сосняка с  $mfol = 14 \div 17$  кг га<sup>-1</sup>;

Б - лиственничники, на рис. не представлены 3 насаждения с  $mfol = 14 \div 15$  кг\*га<sup>-1</sup> и 2 насаждения с  $\pi D_{1,3} N$ , больше 5000 кг га<sup>-1</sup>.

Подобно листовой массе единичного побега, дерева (рис. 2.1.20), - плотность листовой массы насаждений скачкообразно меняется в зависимости от сомкнутости древостоя, усло-



вий года и т.д. Плотность листового полога древостоев многозначна даже у хвойных, многолетняя листва которых, в значительной мере гасит колебания, возбуждаемые условиями среды. Все та же зависимость листовой массы от периметра стебля [57, 144] позволяет нам проанализировать изменчивость плотности ( $\text{кг га}^{-1}$ ) листового полога (рис. 2.1.21).

Плотность хвойного полога ( $\text{кг га}^{-1}$ ) в зависимости от суммарного периметра древесных стволов ( $\text{м га}^{-1}$ ) характеризуется по крайней мере тремя параллельными прямыми. Поскольку, суммарный периметр деревьев ( $\text{м га}^{-1}$ ) определен нами по среднему диаметру ствола на высоте 1,3 м ( $D_{1,3}$ ), он лишь приближенно соответствует фактической сумме  $\pi \sum di$  стволов. Из базы данных В.А. Усольцева [242] использована лишь часть данных по соснякам и лиственничникам, относящихся к чистым, одновозрастным древостоям. И все-таки, картина, приведенная рис. 2.1.21 достаточно убедительно свидетельствует о неоднозначности зависимости  $m_{fol} (\pi D_{1,3} N)$ . Объект (насаждение) неоднороден и, вероятно, может менять величину нисходящего к корням транспорта ассимилятов, как в соответствии с сомкнутостью древостоя, так и по годам.

### 2.1.3. Габитуальные формы. Онтогенез. Конкуренция.

Итогом развития дерева является его форма, которая, с одной стороны, определяет конкурентные возможности особи в биогеоценозе, с другой, и сама не остается застывшей, но претерпевает изменения и скачкообразные и постепенные (деформационные), в процессе конкуренции, адаптации и онтогенеза. Габитус (габитуальная форма) дерева, его общие очертания, хотя и меняются в зависимости от ценотической обстановки, но остаются неотъемлемой чертой особи. Кардинально же габитус могут изменить только онтогенетические преобразования облика дерева и почечные мутации - “спорты”. Как иллюстрацию индивидуальности личности, “портрета” дерева, приводим ниже прорисовку контуров сосен, одиночно стоящих на грядово-мочажинном болоте, выполненную по фотографиям Г.П. Морозова (рис. 2.1.22).

Деревья сосны обыкновенной, представленные на рис. 2.1.22, выросли вне ценотического взаимодействия с соседями и сформировали кроны только в соответствии со своими внутренними пристрастиями. Не смотря на это, габитус каждого дерева своеобразен. Это позволило В.Н. Сукачеву описывать изменчивость болотной сосны как формовую [39, 104, 231]. Формообразование у болотной сосны не является результатом разной скорости нарастания мохового покрова и погребения нижних частей растения [39, 104]. Разрастание сфагнома лишь накладывается на индивидуальные особенности роста и ветвления. Так, *Pinus sylvestris* L. f. *pumila* Abolin возникает при погребении мхом самой низкой из форм сосны, приведенных на рис. 2.1.22 (справа); но и в отсутствии догоняющего сфагнома f. *pumila* развивает свою индивидуальную и легко узнаваемую крону.

Если на болотах, заселенных сосняками V–IV класса бонитета, осушение способно вызвать резкий подъем продуктивности у большей части деревьев и, в конце концов, привести к формированию насаждений III–II классов бонитета, то внебонитетные сосновые редины



при мелиорации не способны отреагировать на осушение и достичь “нормальной” производительности, пока на их месте не вырастет новое поколение [104]. При пересадке сеянцев 1–3 лет с грядово-мочажинного болота в тучные условия суходольного лесного питомника (эксперимент М.П. Абатуровой) саженцы сосны сохранили замедленный рост. В 10 лет самые высокие из выживших растений (21 экз.) имели высоту 110 см, большинство же достигло лишь 25–50 см. Рядом, в посевах, удаленных на 20–30 м, 6–7 летние сосны прирастали по 50–60 см в год [203].

Существует некоторый нижний предел продуктивности места произрастания, ниже которого производительные особи, даже те, которые умеют сокращать свою продуктивность в соответствии с условиями роста, полностью выпадают из посевов. Габитуальные формы, наблюдаемые нами, представляют собой совокупности жестко наследуемых форм и обратимых модификаций (“экад”) [104]. Их пропорция в посевах зависит и от структуры родительской популяции, и от длительности ее истории, и от пыльцевой миграции, и от почвенных условий места высева, и пр. В понятие “структуры популяции” следует включить частоту особей способных и не способных изменять свою габитуальную форму.

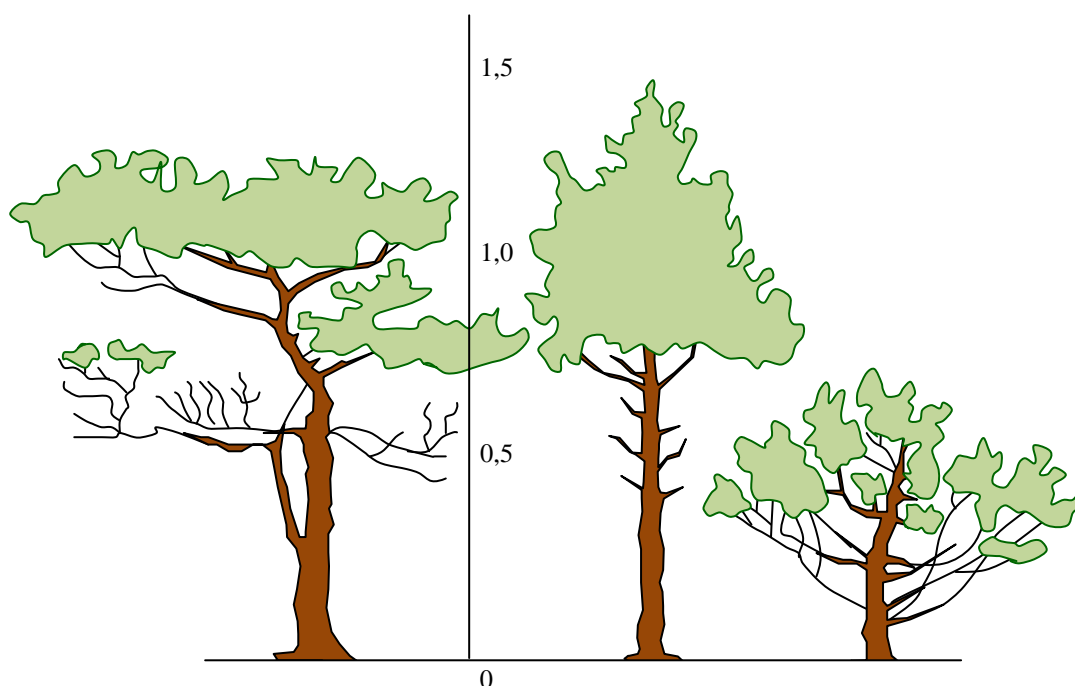


Рис. 2.1.22. Одиночно стоящие на грядово-мочажинном болоте деревья *Pinus sylvestris* L. 50–60 лет демонстрируют разнообразие габитуальных форм у сосны. Прорисовка по фотографиям Г.П. Морозова [196].

Обследуя естественную популяцию *Juniperus communis* L. в Каунасском районе Литвы, О.Н. Виногорова по коэффициенту формы кроны  $H/Dc$  ( $Dc$  - диаметр кроны;  $H$  - высота растения) выделила стелющиеся, шаровидные, пирамидальные и узко пирамидальные формы. Остальная часть популяции была отнесена к видовой “норме”. Аппроксимация распределения особей можжевельника по  $H/Dc$  ассиметричной Пирсоновской кривой статистически вполне корректна (рис. 1.2). Но с таким же успехом ряд изменчивости  $H/Dc$  можно пред-

ставить, состоящим из 4 габитуальных групп-форм. Формы, выделенные О.Н. Виногородовой, при этом соответствуют подгруппам крайних S-групп популяционного ряда изменчивости (рис. 2.1.23). Хотя “коэффициент формы кроны” представляет собой признак – отношение  $H/Dc$ , однако благодаря согласованным изменениям высоты растений и диаметра крон распределение по  $H/Dc$  почти не деформировано.

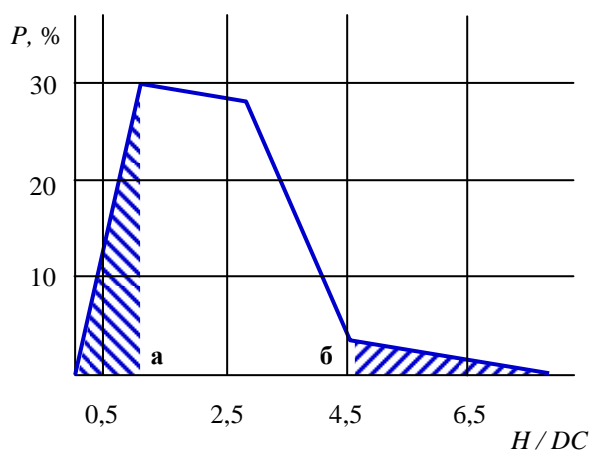


Рис 2.1.23. Групповая модель изменчивости коэффициента формы кроны  $H/Dc$  в Каунасской популяции *Juniperus communis* L. Ряд изменчивости представлен четырьмя S-группами, подгруппы которых соответствуют выделенным формам (а, б).

При определении габитуальной формы дерева можно использовать также отношение диаметра кроны ( $Dc$ ) к диаметру ствола на высоте груди ( $DBH$ ). В книге “Леса ...1999” приведены следующие придержки: у деревьев узкокромной формы *Pinus sylvestris* L. в насаждениях IV класса возраста  $Dc/DBH = 12-15$ . У ширококромных деревьев  $Dc/DBH = 22-25$ . Н.П. Мишуков для сомкнутых культур сосны 32 лет приводит значения  $Dc/DBH \sim 12$  для узкокромных особей и  $\sim 16$  для ширококромных [151]. Количественные параметры габитуальных форм зависят от сомкнутости и возраста насаждения.

В европейской северной тайге, в бассейнах рек Северная Двина, Вычегда и Печора преобладает узкокромная форма сосны; ширококромные деревья составляют  $< 10\%$ , особенно в сомкнутых сосняках зеленомошной группы на водораздельных подзолах. При сомкнутости крон  $0,6-0,7$  ширококромная форма придерживается “окон”. Тенденция снижения встречаемости узкокромной формы сосны отмечена только в условиях техногенного загрязнения воздуха. При сочетании избыточного увлажнения и интенсивного техногенного воздействия участие в насаждениях ширококромной формы увеличивается.

Узкокромная форма сосны безраздельно господствует ( $> 85\%$ ) и в средней тайге в разнообразных лесотипологических условиях (Вельский район Архангельской области, Верховажский район Вологодской обл.). Ширококромная сосна встречается редко (в бассейне р. Вага  $< 5\%$ ). Лишь в отдельных насаждениях травяного и кустарничково-сфагнового типов леса ее участие доходит до  $11\%$ .

Диаметр кроны ( $DC$ ) дерева тесно коррелирует с листовой массой и диаметром ствола ( $D$ ) [157]. Чем большую листовую массу несет дерево, тем больше ассимилятов производит его крона, и тем больший периметр проводящей флоэмы (следовательно и  $D$ ) требуется для их отсылки корневым системам. На рис. 2.1.24 приведены данные А.П. Рябокonia [211] о со-

отношении  $D$  и  $DC$  в культурах *Pinus sylvestris* L. 20–30 лет. При дальнейшем росте диаметра кроны популяция распадается на деревья продолжающие рост кроны в соответствии с рис. 2.1.24 и деревья ускоряющие рост  $DC$  примерно вдвое (производная  $DC$  по  $D$ ).

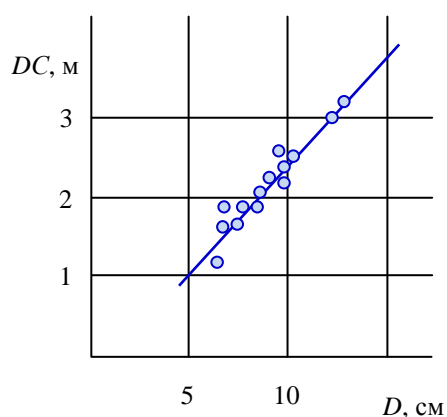


Рис. 2.1.24. Корреляция диаметров ствола ( $D$ ) и кроны ( $DC$ ) в лесных культурах сосны обыкновенной. По [211]. При утолщении ствола на 1 см диаметр кроны в молодняках прирастает на 0,5 м. После достижения  $D = 17-18$  см производная  $DC$  по  $D$  возрастает у части деревьев вдвое: 1 м  $DC$  на 1 см  $D$ . Максимум  $DC$  оценочно  $\sim 10$  м.

У *Picea abies* (L.) Karst. соотношения диаметров кроны  $DC$  и ствола  $D$  можно проследить по измерениям А.В. Абатурова. Массовые данные о площади проекции кроны и диаметре ствола елей приведены в его совместной публикации с В.В. Галицким и др. [2] (рис. 2.1.25). Регрессионные параболические зависимости, рассчитанные авторами для разных пробных площадей и деревьев из разных ярусов насаждений, распадаются на две серии кривых. Справа на рис. 2.1.25 пунктирными линиями показаны наши оценки модальных значений ( $S_{кр}$ ;  $D_{1,3}$ ) у елей с наиболее широкой и наиболее узкой кроной.

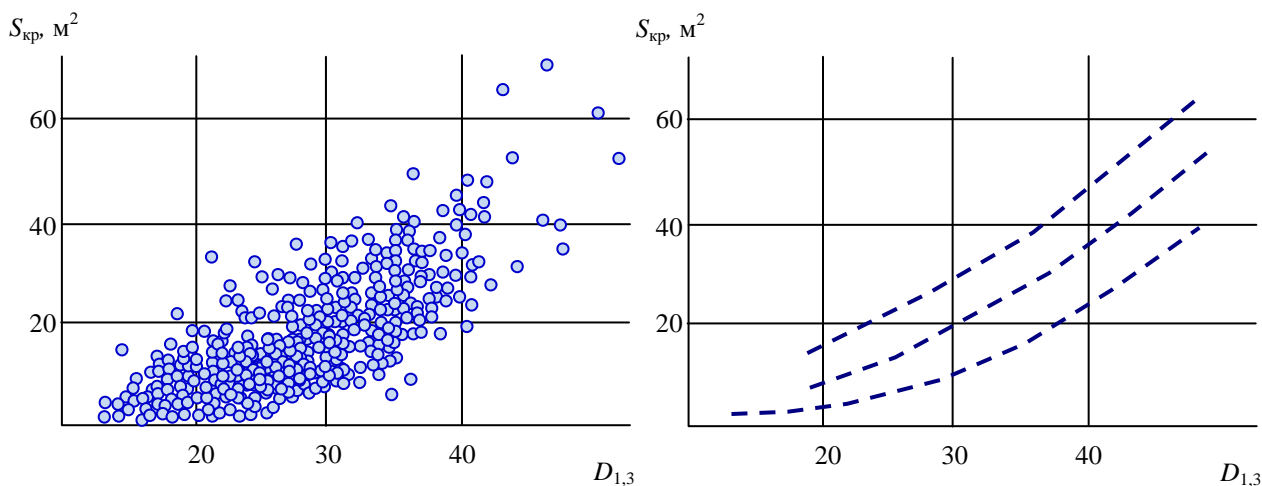


Рис. 2.1.25. Площадь кроны ( $S_{кр}$ ) деревьев *Picea abies* (L.) Karst. в зависимости от диаметра ствола ( $D_{1,3}$ ). Слева точечная диаграмма; справа аппроксимации для выборок из разных насаждений и их ярусов [2, 3], пунктир - наши оценки ( $S_{кр}$ ;  $D_{1,3}$ ) для разных групп деревьев.

Между крайними уровнями ( $S_{кр}$ ;  $D_{1,3}$ ) деревья распределены более или менее равномерно, как и должно быть в коридорах, перекрывающихся на  $1/2$ . Определив по площади кроны ( $S_{кр} = \pi D^2/4$ ) ее диаметр ( $DC$ ), мы получим для ели три линейных зависимости  $DC$  от  $DBH$  (рис. 2.1.26).

В процессе дифференциации в древостое происходит как отбор форм, соответствующих сложившейся ценотической обстановке, так и закрепление вынужденных вариаций. В зависимости от ширины коридоров, прорубаемых для рубок ухода, от густоты размещения лесных культур, сомкнутости крон, - деревья приобретают разную форму. На рис. 2.1.27 показаны изменения соотношений высоты и диаметра ствола в зависимости от сомкнутости 15-летних культур дуба черешчатого.

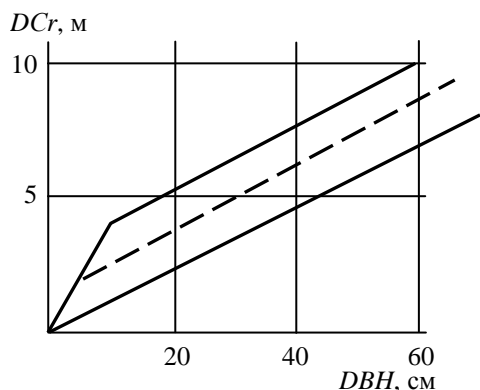


Рис. 2.1.26. Корреляция диаметров ствола (DBH) и кроны (DC) у *Picea abies* (L.) Karst. Рассчитано по [2].

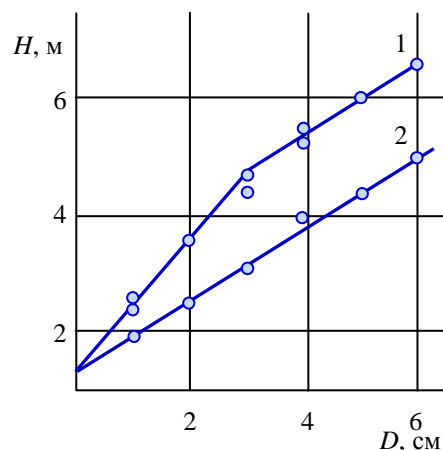


Рис. 2.1.27. Диаметры ( $D$ , см) и высоты ( $H$ , м) деревьев дуба *Quercus robur* L. ( $A = 15$  лет) при разной густоте лесных культур: 1 - полнота 0,7–0,9; 2 - полнота 0,2 [278].

Скачкообразные изменения в лесных культурах габитуса деревьев, их высоты, диаметра кроны, в зависимости от густоты размещения саженцев, напряженности конкуренции, а также от исходной формовой структуры посадочного материала отмечены у многих древесных пород, например, у ели и сосны (рис. 2.1.28) [229]. При естественном возобновлении габитус семянцев зависит от полноты фитоценоза. Так, при высокой ( $\geq 0,6$ ) и низкой ( $\leq 0,5$ ) сомкнутости материнского древостоя возобновлению *Picea orientalis* Link. свойственны разные формы [143].

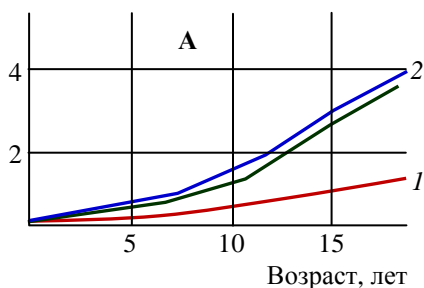
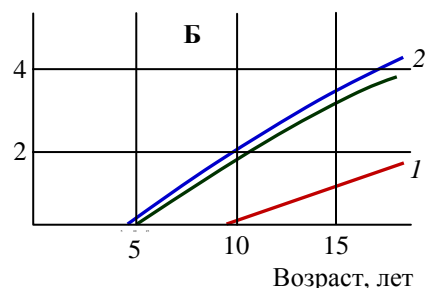


Рис. 2.1.28. Ход роста культур ели в высоту (А) и по диаметру на высоте 0,5 м (Б) в условиях черничника влажного при ширине коридоров: 1 – 3 м и 2 – 6–9 м [229].



В густых посадках (посевах) габитуальная форма деревьев скачкообразно изменяется. Наблюдаемые при этом величины отпада посадочного материала, позволяют принять чисто отборную (селекционную) модель процесса. “Селекционное” объяснение предполагает, что в густых культурах после превышения определенной густоты все ширококромные экземпляры

выпадают из исходного состава популяции. При “модификационном” объяснении - параметры кроны, соотношения высоты и диаметра растений полностью определяются ценотической обстановкой. И та, и другая модели имеют экспериментальные основания. Зафиксирован зависимый от плотности дифференцированный отпад форм (например, в культурах карельской березы [135, 196, 200]). В то же время, описаны и внутриклоновые модификации габитуса [125]. В случае модификационной модели следует признать существование ряда дискретных модификаций, образующих *S*-группы, подобные (идентичные) группам природным, и устойчивость сохранения в онтогенезе приобретенных форм роста.

Исследуя рост деревьев в насаждении, лесоводы, таксаторы, биологи часто говорят о постоянстве (изменениях) рангов высоты и диаметра особей [109]. Как показывают наши материалы и те литературные данные, по которым можно построить индивидуальные кривые хода роста, суждения о постоянстве рангов высоты или диаметра во многом зависят от масштаба измерений и сложившейся групповой структуры древостоя. В пределах одного коридора изменчивости (одного “креода” [317]) ранговые подвижки любого количественного параметра не имеют значения. Так, сеянцы сосны обыкновенной (потомки болотных и суходольных сосен) на супесчаных почвах лесного питомника Серебряноборского опытного лесничества ИЛАН до 13 лет в ходе увеличения высоты неизменно сохраняли приверженность своему каналу роста (рис. 2.1.29). В насаждениях, все особи которых растут в пределах одного креода, ранговые подвижки не существенны: групповая структура древостоя не меняется.

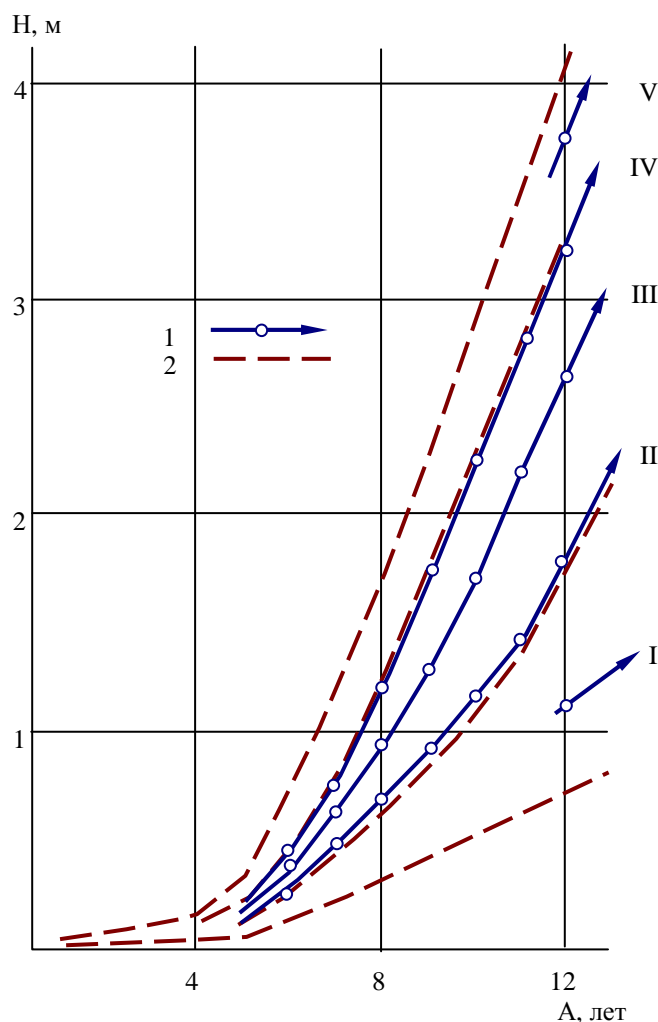


Рис. 2.1.29. Ход роста в высоту  $H(A)$  сеянцев сосны *Pinus sylvestris* L., ростовые группы I-V [196, 203].

1 - ход групповых мод I-V;

2 - границы “креодов”, коридоров роста (заштрихованы) I и V групп сеянцев.

По ходу роста сеянцев сосны в высоту в разреженных экспериментальных посевах можно выделить 5 каналов, “креодов” [173, 317]. Ломанные линии I-V отмечают (рис. 2.1.29) модальные осевые направления роста пяти *S*-групп. Для каждой группы сеянцев креод ограничен модами соседних *S*-групп. Так, креод I группы сверху ограничен ломанной II, характеризующей осевое (модальное) направление роста II группы. Креод второй группы проходит между модальными значениями высот I и

III групп. Креод третьей группы проходит между модальными значениями высот II и IV групп. Креод четвертой группы проходит между модальными значениями высот III и V групп. Креод пятой группы проходит между модальными значениями высот IV и V групп.

III групп. Для третьей группы коридор роста лежит между осями II и IV групп. Для четвертой - III и V. Креод V группы расположен выше линии модальных значений H для IV S-группы. С точки зрения формовой (групповой) структуры выборки блуждания деревьев в пределах одного креода не существенны. Так же как S-группы в ряду изменчивости имеют перекрывающиеся на 1/2 области изменения признака, так же на 1/2 перекрываются их креоды в онтогенезе.

При росте в обычных сомкнутых посевах (не штучных и не разреженных) сеянцы конкурируют между собой и обычно к трем годам, а то и к концу первой вегетации, остаются представители только двух - трех высших групп. Остальные особи выпадают. Растения, прекратившие рост в высоту, покидают свой креод.

Рассматривая ход роста модельных деревьев Г.Е. Комина [109] по диаметру ствола на высоте 0,5 м, мы обнаруживаем три основных коридора возрастных изменений  $D(A)$ , стабильно существующих в течении ~90 лет (рис. 2.1.30, I-III). Неустойчивость положения в ранжированном ряду сосен, относящихся к среднему, наиболее населенному креоду (рис. 2.1.30, II), для нас не существенна, поскольку меняющиеся ранги лежат внутри одного креода. Нарастивая диаметр ствола то быстрее, то медленнее, сосны, входящие в креод II приближаются то к верхней, то к нижней его границе.

Пять деревьев *Pinus sylvestris* L. из 200 моделей имеют нестандартные пути развития и переходят из I во II, или из II в III креод (рис. 2.1.30). На фоне сравнительно небольшой полноты насаждения 0,55 эти деревья сохранили и реализовали в онтогенезе свои способности к более быстрому росту по D и к развитию более широкой кроны.

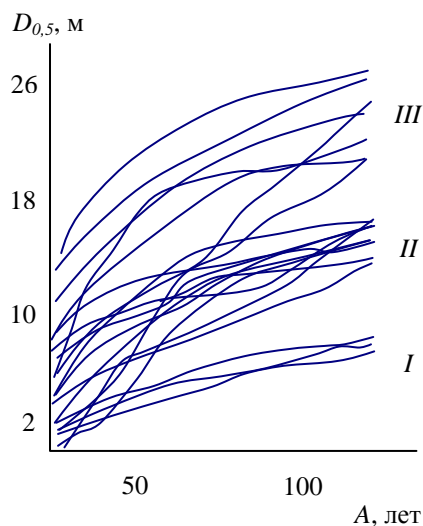


Рис. 2.1.30. Типичные кривые хода роста по диаметру на высоте 0,5 м модельных деревьев из сосняка лишайникового 122 лет Va класса бонитета в Сосьвинском лесничестве Березовского леспромхоза Тюменской области [109].

Выделяются 3 группы траекторий  $D(A)$ , соответствующие трем креодам I-III; к ним тяготеют траектории роста остальных деревьев, кроме отдельных особей, демонстрирующих нестандартные пути развития.

Деревья *Quercus robur* L. из одновозрастного насаждения в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН хотя и меняют свое ранговое положение по диаметру на высоте 1,3 м (рис. 2.1.31 а), однако на протяжении 35 лет наблюдения не покидают своих перекрывающихся креодов. Даже при отмирании они не успевают выйти из них (рис. 2.1.31 б).

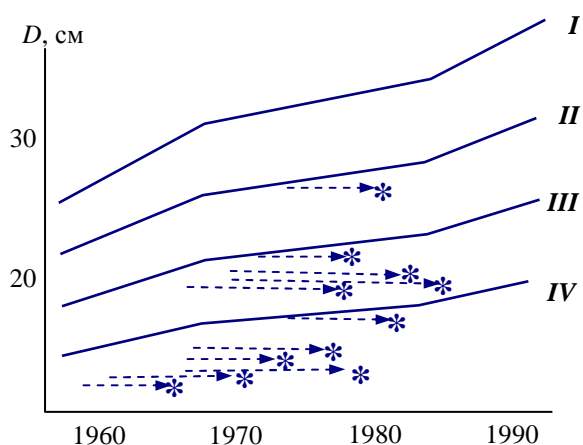


Рис. 2.1.31. Средне-групповые траектории роста деревьев дуба черешчатого по диаметру ствола на высоте 1,3 м  $D$  с 1957 г. (возраст 47 лет) по 1992 г. (возраст 82 года).

I–IV - группы деревьев по  $D$ , занимающие в пологе дубняка разное положение. Пунктирные стрелки - траектории роста деревьев, погибших во время массового усыхания. Год гибели дерева отмечен астериском.

При массовом размножении филофагов более всего повреждалась листва деревьев III и IV групп. Среди них отмечен наибольший отпад.

Почти 60-летние наблюдения за ходом роста по диаметру ствола ( $D$ ) деревьев *Pinus sylvestris* L. на постоянной пробной площади в лесной опытной даче ТСХА (рис. 2.1.32) позволяют выделить три последовательности  $D(A)$ . Участие в древостое наиболее крупных деревьев (креод  $a$ ) увеличивается от 5% в 43 года до 20% к 100 годам. Группа сосен, отстающих в росте по  $D$  (креод  $c$ ), сокращается от 55% до 30%. Переходы деревьев из одного креода в другой происходят на порядок реже, чем изменения в пределах одного креода рангов по диаметру или другому количественному показателю.

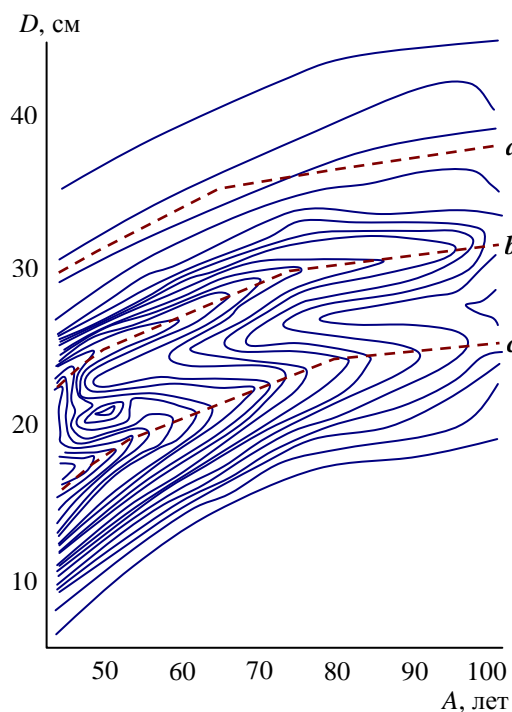


Рис. 2.1.32. Возрастные ( $A$ , лет) изменения распределения деревьев по диаметру ствола ( $D$ , см) и соотношение групп роста ( $a$ ,  $b$ ,  $c$ ) в сосняке на опытной лесной даче ТСХА за 1888–1946 гг. [277].

Горизонтالي задают плотность распределения с шагом 1 особь на 1 см  $D$ . Поверхность распределения сглажена скользящим осреднением.

Групповая изменчивость диаметров ствола отмечена в одновозрастных насаждениях многих древесных пород. Это позволило В.С. Ипатову рассмотреть появление трех групп де-



ревьев разной толщины, как всеобщую закономерность дифференциации особей в одновозрастных древостоях [89].

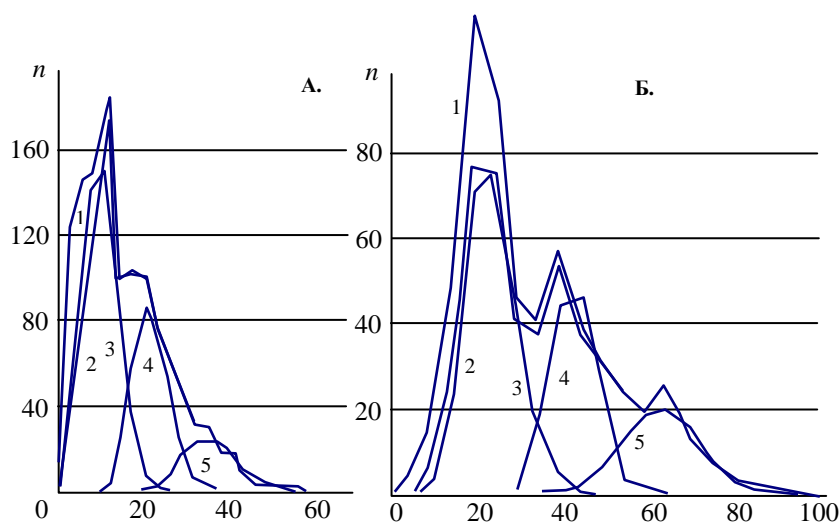


Рис. 2.1.33. Распределение деревьев (частота,  $n$ ) по периметру ствола на высоте 1,3 м в сосняках 30–35 лет (А) и 60 лет (Б). [89].

1 - все деревья;  
2 - живые деревья;

Теоретические распределения деревьев:

3 - угнетенных;  
4 - индетерминантных;  
5 - господствующих.

В серии публикаций в "Вестнике ЛГУ" (1967–1970) В.С. Ипатов (рис. 2.1.33) на примере одновозрастных ельников и сосняков показал тримодальность распределений деревьев по диаметру ствола и дал рецепты для разбиения общего вариационного ряда на группы и оценки групповых частот. Возможно, это одно из наиболее крупных открытий в области лесоведения второй половины XX века, которое осталось не замеченным, поскольку выходило за рамки привычных представлений.

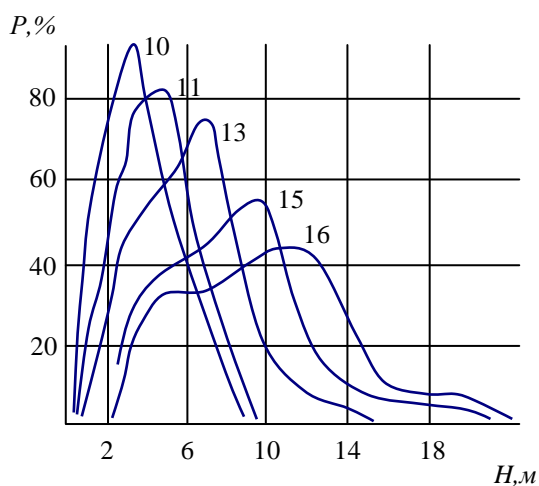


Рис. 2.1.34. Распределение по высоте ( $H$ ) деревьев *Pinus sylvestris* L. в сосняках Приангарья в 10, 11, 13, 15 и 16 лет [147].

Распределения по  $H$  сглажены, цифры над кривыми - возраст древостоя.

В процессе дифференциации древостоя центральная группа не определившихся "индетерминантных" деревьев, по В.С. Ипатову, постоянно пополняет крайние группы господствующих и угнетенных деревьев. Трех-групповая изменчивость диаметра ствола, начиная с "жердняковой" стадии формирования древостоя, отмечена в южной тайге, в смешанных и широколиственных лесах. С точки зрения структуры популяций лесных пород 3-групповая изменчивость - этап трансформации исходного 5-группового ряда варьирования диаметра ствола, высоты и общего габитуса деревьев при не очень жестком отборе габитуальных форм. В южнотаежных лесах и южнее в Европейской России это конечный, климаксовый

этап дифференциации древостоя. В избыточно густых насаждениях к возрасту спелости из 5 габитуальных групп-форм сохраняются только 1–2.

В высокополнотных сосновых молодняках в Приангарье [147] к 10 годам отпад полностью убирает из исходного 5-группового ряда две низшие группы роста по высоте (рис.



2.1.29, I и II). Уже в начале дифференциации древостоя зафиксированы только три группы деревьев.

Приангарские сосняки, полнота которых достигает небывалых для европейской тайги величин, демонстрирую нам еще одно, сравнительно редкое в Европе, явление - “отпад сверху”. Наиболее высокая V группа роста за 5 лет “жерднякового” этапа развития (с 10 до 16 лет) сокращает участие в составе поколения с ~20% до ~10% (рис. 2.1.34). Численность IV и III групп почти не изменяется.

Возрастные перестройки организма, переломы, стадии онтогенеза, воспринимавшиеся сторонниками “творческого дарвинизма”, как неоспоримое доказательство несостоятельности менделевской генетики [181], ныне спокойно укладываются в систему взглядов молекулярной биологии, генетики развития, генетики популяций [54, 61, 221, 253, 267, 294]. Многозначность траекторий развития индивидов из состава одной популяции, одного вида мы воспринимаем, как естественное и необходимое проявление популяционного полиморфизма. Линейно-отрезочные последовательности высот и диаметров стволов позволяют воочию наблюдать онтогенетические перестройки работы деревьев и естественным путем подразделять их развитие на отдельные этапы [196].

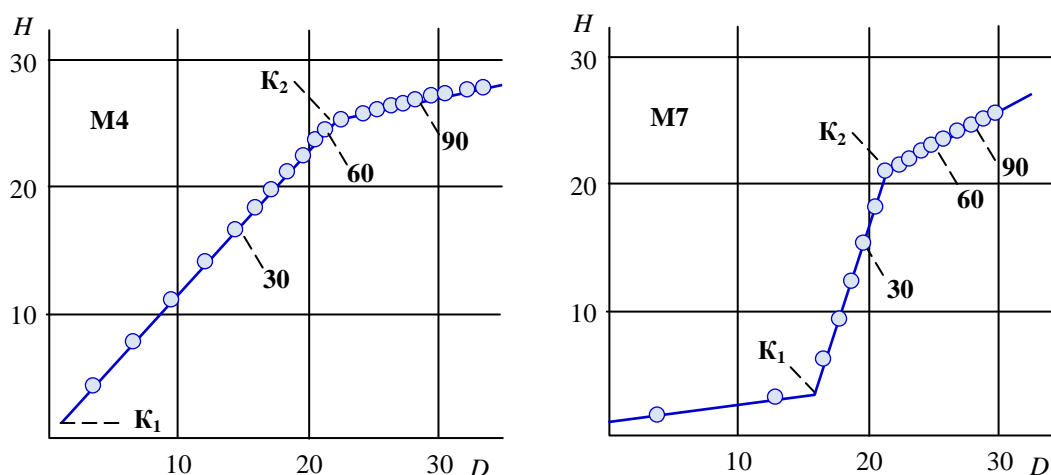


Рис. 2.1.35. Индивидуальные последовательности диаметров без коры и высот ( $D;H$ ) ствола двух деревьев М4 и М7 *Pinus sylvestris* L. (Московская обл. Национальный парк Лосинный остров, данные А.В. Абатурова).

Последовательности ( $D;H$ ) естественным образом подразделяются на серию линейных участков, разделенных критическими точками ( $K$ ). Цифрами обозначено число годичных колец на нижнем срезе ствола. Точки ( $D;H$ ) отмечают интервалы в 5 лет, либо в старших возрастах, - 10 лет.

Последовательности диаметров ( $D$ ) и высот ( $H$ ) двух модельных деревьев сосны в Национальном парке “Лосинный остров” содержат критические точки  $K$ , соответствующие переломным моментам в ходе онтогенеза (рис. 2.1.35). На отрезке  $K_1K_2$  дерево М4 линейно наращивает ( $D;H$ ), постепенно замедляя прирост. В точке  $K_2$  в возрасте ~60 лет М4 сокращает приросты  $H$  и перемещение точки ( $D;H$ ) меняет направление (рис. 2.1.35, М4). Дерево М7 имеет два перелома относительной скорости роста по ( $D;H$ ) в точках  $K_1$  в 12 лет и  $K_2$  в 40 лет (рис. 2.1.35, М7).

Модельные деревья ели М6 и М17, срубленные в том же Национальном парке “Лосинный остров” (рис.2.1.36), могут служить иллюстрацией относительной независимости критических событий онтогенеза и ценогенеза. Периодам линейных изменений ( $D;H$ ) в онтогенезе соответствуют в норме равномерные или замедляющиеся приросты (отрезки между точками, разделяющими 5-летки, более или менее постоянны). Дерево М6, наоборот, до критической точки  $K_1$  растет все быстрее. Дерево М17 после 45 лет в 2–3 раза замедляет рост, но после 95 лет, достигнув высоты ~12 м, вновь ускоряет его; все эти события происходят на отрезке  $AK_1$ , относящемся к одному этапу онтогенеза. Очевидно, ускорения и замедления роста на отрезке  $AK_1$  обусловлены изменениями фитоценотической обстановки.

Широкий набор тактик онтогенеза, присущих особям одной популяции, позволяет представителям древесного вида сохраниться в самых разнообразных условиях конкуренции за жизненное пространство. Так, *Picea orientalis* Link., располагая широким набором типов роста, выживает и в подпологовых, почти что мертвопокровных, пространствах и в световых окнах материнского древостоя (рис. 2.1.37).

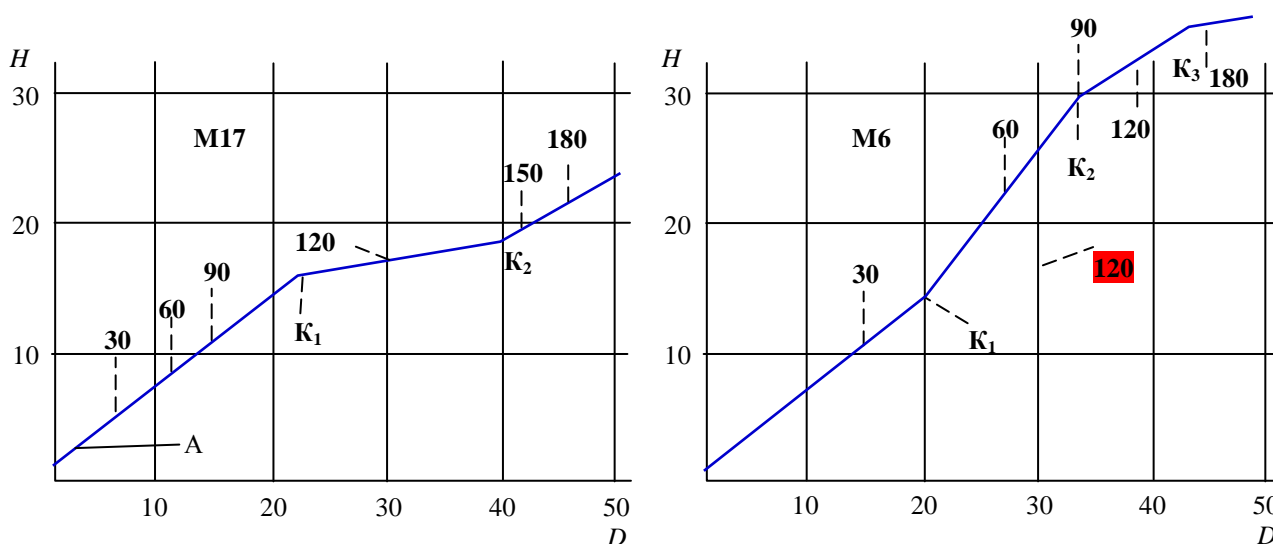


Рис. 2.1.36. Последовательность диаметров-высот ( $D;H$ ) двух деревьев *Picea abies* (L.) Karst.: М17 и М6 (Московская обл., Национальный парк Лосинный остров, данные А.В. Абатурова). Обозначения те же, что на рис. 2.1.35.

Дерево М17 демонстрирует несогласованность изменений скорости роста с прохождением критических точек  $K_1$  и  $K_2$ . (-) Замедление роста в 45 лет, а затем его ускорения в 95 лет совпадают с периодом линейного движения точки ( $D;H$ ) по отрезку  $AK_1$ .

С первых лет жизни плотного посева его групповая структура преобразуется отпадом, дифференцированным по  $S$ -группам. Сравнив два распределения по высоте сеянцев сосны в возрасте полгода: всех растений, высота которых была измерена, и особей, доживших до 2 лет, - мы видим, что низшие I и II группы исчезли (рис. 2.1.38). За счет отпада низших групп роста структура посева за полтора года из 5-групповой преобразовалась в 2-групповую. К двум годам в посеве сохранились только высшие IV и V группы роста (от III группы остались единичные сеянцы).

Одновозрастная нагорная снытево-осоковая дубрава, сформировавшаяся из лесных культур в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН на месте сплошной вырубki 1930

г., пережила интенсивное усыхание в 1972–1982 гг. [226]. За 10 лет отпад уничтожил деревья нижней группы роста по диаметру (по классификации А.Ф. Ильющенко деревья III класса Крафта); на рис. 2.1.39 это группа *d*. В неизменной численности остались лишь самые толстые деревья с наиболее широкими кронами, отнесенные к I классу Крафта (рис. 2.1.39,

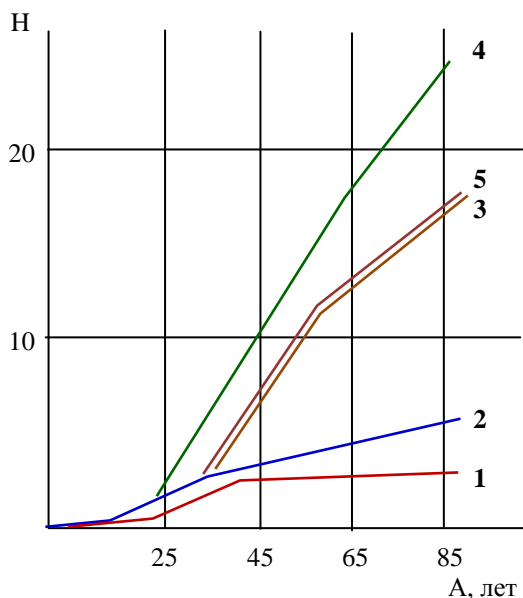


Рис. 2.1.37. Ход роста подроста ели *Picea orientalis* Link. [143] по высоте *H* (А) в зависимости от сомкнутости полога материнского древостоя:

- 1 - 0,7;
- 2 - 0,6;
- 3 - 0,5;
- 4 - 0,4;
- 5 - 0,3.

При высокой сомкнутости полога из возможного разнообразия онтогенетических тактик роста сохраняются только особи типов 1 и 2, способные к длительному замедленному росту.

a).

В *S*-группах *b*, *c* и *d* выпадали преимущественно отстающие деревья: полигон распределения последовательно урезается слева. (На рис. 2.1.39. представлены модели распределений деревьев по диаметру, измеренному в начале усыхания, с шагом 5 лет). Конкурентный отпад со временем преобразует непрерывный ряд *S*-групп в полимодальное распределение с числом мод, соответствующих числу групп-форм, сохранившихся в поколении [196].

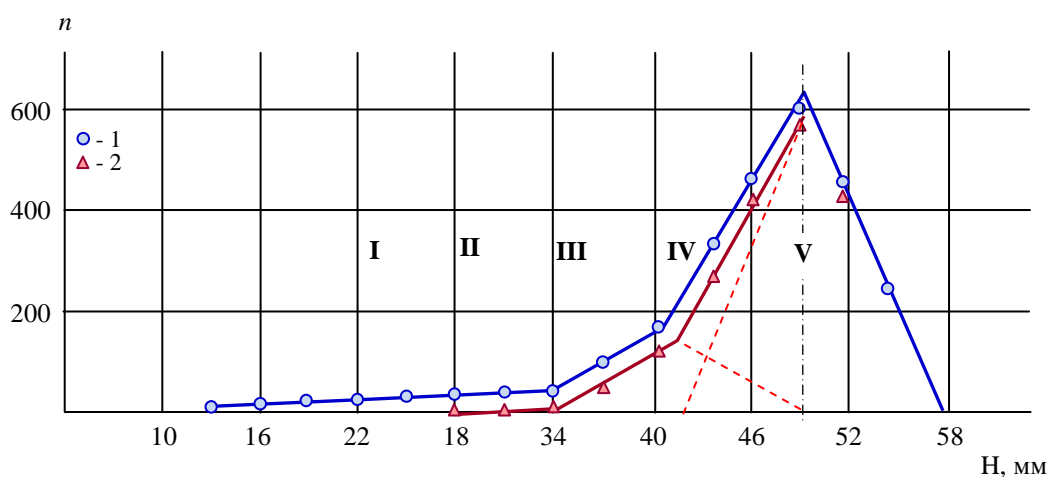


Рис. 2.1.38. Распределение по высоте (*H*, мм) семян в строчном посеве сосны *Pinus sylvestris* L. [72, 196]. Частоты классов *H* семян в 0,5 года: 1 - в июле первой вегетации; 2 - доживших до двух лет.

В дубняке, сформированном из лесных культур 1900 г. (на 30 лет старше предыдущего), дифференцированный отпад преобразовал 3-групповой ряд распределения деревьев по

диаметру ствола в явно полимодальный (рис. 2.1.40). Поскольку в насаждении не проводили рубок ухода, - отстающие, отмирающие деревья и сухостой, накапливаясь, сформировали “хвост” нижней группы из наиболее тонкоствольных и узкокронных деревьев (рис. 2.1.40,  $D < 20$  см).

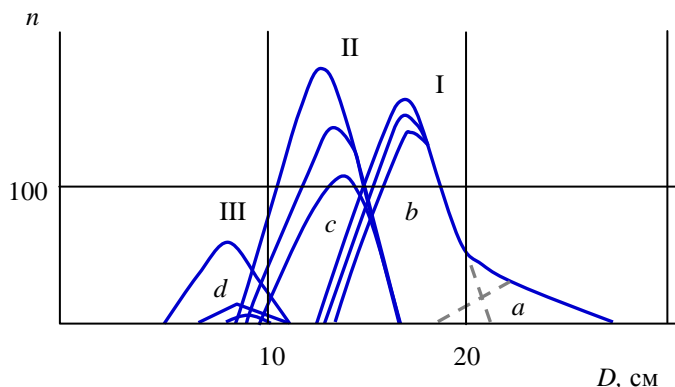


Рис. 2.1.39. Распределение деревьев дуба по диаметру ствола ( $D$ ) на высоте 1,3 м, измеренному в 1972 году, и распределения по  $D$  (1972) деревьев, сохранившихся спустя 5 и 10 лет (в 1977 г. и в 1982 г.) [196]. Классы роста I–III по А.Ф. Ильюшенко. Господствующие деревья I (группы  $a$  и  $b$ ) почти не отмирали. Сосуществоющие - II, с сократили численность примерно на половину. Подчиненные - III,  $d$  к концу периода усыхания практически исчезли из выборки.

В экспериментальных лесных культурах сосны (рис.2.1.41, А) траектории возрастных изменений диаметров и высот деревьев ( $D;H$ ) группируются вокруг трех “креодов”:  $a$ ,  $b$  или  $c$ , в нашей модели сопоставленных ширококронным  $a$ ; средним  $b$  и узкокронным  $c$  соснам. Соотношения ( $D;H$ ) позволяют описать  $a$ ,  $b$ ,  $c$  структуру культур разной исходной ( $d_0$ ) и итоговой плотности. По данным перечетов А.П. Рябоконея [ ] мы оценили участие  $a$ ,  $b$  и  $c$  форм *Pinus sylvestris* L. в культурах 20 и 30 лет (рис. 2.1.39). В зависимости от плотности размещения в культурах посадочного материала  $d_0$ , - частоты  $a$ ,  $b$  и  $c$  форм деревьев меняются (рис. 2.1.41, Б).

Потенциальное разнообразие посева: 45%  $a$ ; 30%  $b$  и 25%  $c$ , - реализуется при штучной “садовой” посадке сосны, когда культуры не смыкаются. При  $d_0 < 0,1$  на  $m^2$  се габитуальные формы, представленные в посадочном материале:  $a$ ,  $b$  и  $c$ , - сохраняются до 30 лет.

Вплоть до плотности посадки  $\sim 0,3$  на  $m^2$  ширококронная форма  $a$  господствует. В культурах с редким размещением 0,1–0,3 на  $m^2$  при смыкании крон преимущественно выпадает узкокронная форма  $c$ , и к 30 годам она полностью пропадает в формовом составе культуры (рис. 2.1.41 Б).

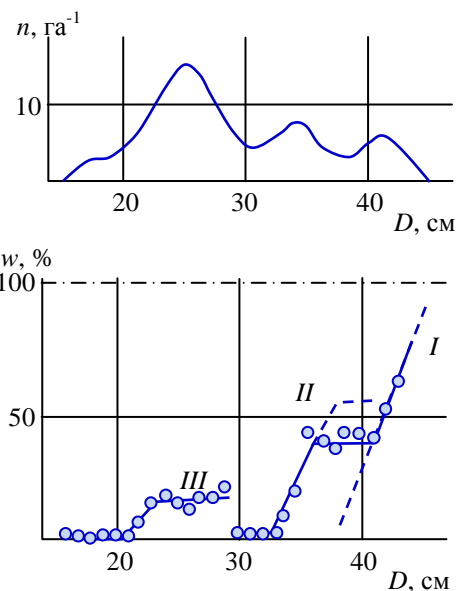


Рис. 2.1.40. Распределение ( $n, га^{-1}$ ) по диаметру ствола ( $D, см$ ) и выживаемость деревьев дуба черешчатого за период 1972–1982 гг. ( $w, \%$ ) в культурах производства 1900 г..

А. Распределение деревьев складывается из трех групп (I–III), содержащих живые деревья, и четвертой группы ( $D = 15–20$  см) “мертвого леса”.

Б. Общая кривая  $w(D)$  образована тремя составляющими кривыми (I–III) с плато  $\sim 80\%$ ,  $\sim 50\%$  и  $\sim 20\%$ . В зоне перекрытия областей изменения  $D$  реконструкции кривых выживаемости I и II даны пунктиром.

В диапазоне  $do = 0,3 \div 1,1$  на  $m^2$  сокращает свою численность ширококронная форма **a**; она исчезает из культур к 30 годам (рис. 2.1.41 Б, а, нижняя кривая). В посадках сосны сохраняются и доминируют формы **b** и **c** (средняя и узкокронная).

В плотных культурах при  $do = 1,1-2,0$  на  $m^2$  узкокронная форма **c** получает максимальное преимущество, ширококронные **a** деревья не сохраняются даже к 20 годам. К 30 годам заметно падает численность средней габитуальной формы **b**.

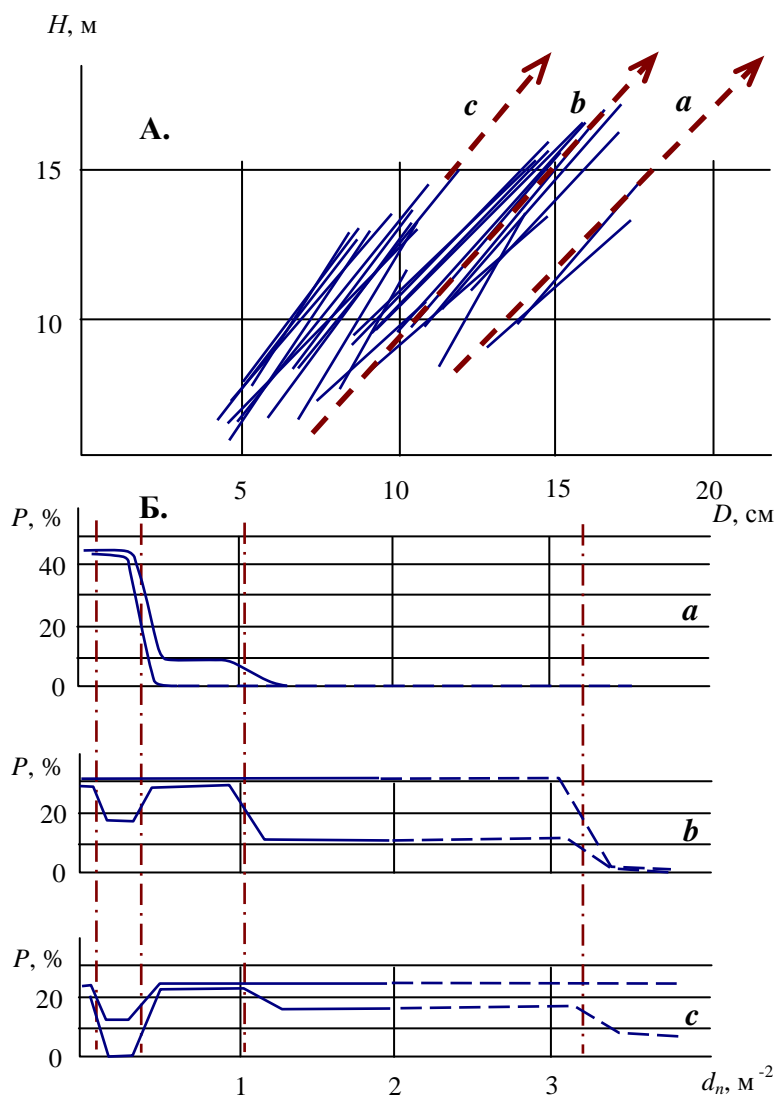


Рис. 2.1.41. Габитуальные формы сосны **a**, **b** и **c**, выделяемые (А) по соотношению диаметра и высоты ствола ( $D;H$ ), и изменения их участия (Б) в культурах различной густоты посадки  $do. = 0,25-2,0$  на  $m^2$  [196, 211].

А - траектории ( $D;H$ ) группируются вблизи модальных последовательностей **a**, **b** и **c**. Отрезки соединяют точки, характеризующие ( $D;H$ ) в 20 и 30 лет.

Б - участие форм ( $P$ , %) в культурах 20 (верхние кривые) и 30 (нижние кривые) лет. Исходные частоты форм **a** - 45%; **b** - 30%; **c** - 25%.

Средних **b** габитуальных форм к 30 годам может совсем не остаться при плотности посадки  $> 3,0$  на  $m^2$ . Экстраполяция данных об **a**, **b**, **c** составе культур сосны на ультра плотные посадки (плотность соответствует наиболее высокополнотным Приангарским послепожар-

ным сосняком) позволяет говорить о том, что из трех габитуальных форм, представленных в исходном посеве, к 30 годам сохранятся только узкокронные сосны. По габитусу культуры превратятся в мономорфные, состоящие из одной *c* формы. На рис. 2.1.41 структура “сверхплотных” лесных культур экстраполируется пунктирными линиями.

На рис. 2.1.41 представлены одни только варианты равномерного размещения саженцев без рубок ухода. Итоговая структура искусственного насаждения определялась *a*, *b*, *c* структурой посадочного материала и плотностью его размещения  $d_0$  при посадке. Неравномерность размещения посадочного материала и рубки ухода дополнительно влияют на итоговый формовой состав культуры (рис. 2.1.42).

При рубках ухода, как показывает моделирование, плотность основного яруса культуры к 20 годам ( $d_{20}$ ) в зависимости от равномерности размещения саженцев (шаг посадки и ширина междурядий) стабилизируется на разных уровнях. Полог древостоя по мере увеличения  $d_{20}$  последовательно заполняют деревья с сокращающимися средними диаметрами кроны:  $a_1 = 2,5$  м и  $a_2 = 3,0$  м;  $b_1 = 1,8$  м и  $b_2 = 2,2$  м;  $c_1 = 1,2$  м и  $c_2 = 1,4$  м. В вариантах культур с рубками и без рубок ухода ( $a_1$ ;  $a_2$ ), ( $b_1$ ;  $b_2$ ), ( $c_1$ ;  $c_2$ ) б`ольшие значения  $d_{20}$  соответствуют рубкам ухода и равномерному (по квадратам) размещению саженцев. Ступеньки стабильных состояний  $d_{20}$  возникают при доминировании в основном пологе культуры ширококронных *a*, средних *b* и узкокронных *c* форм в результате смен направлений селективного отпада.

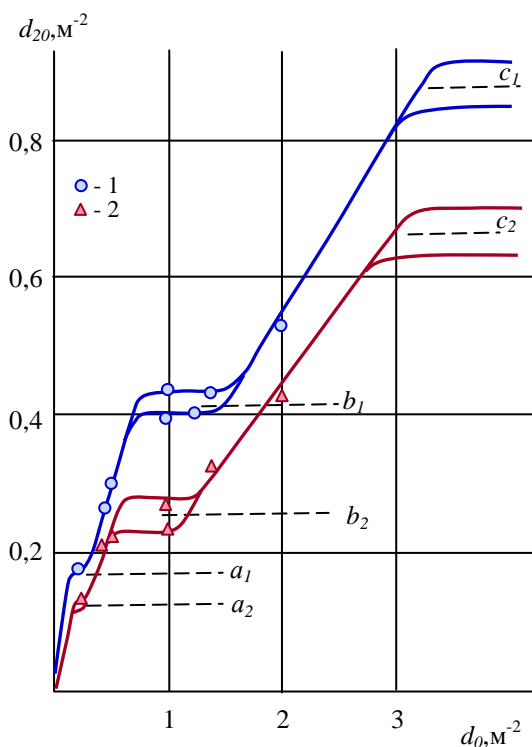


Рис. 2.1.42. Плотность основного полога из деревьев I–III классов роста (50–80% сохранившихся сосен) в 20 лет ( $d_{20}$ , экз. на  $m^2$ ) в зависимости от исходной плотности посадки ( $d_0$ , экз. на  $m^2$ ). Экспериментальные данные ( $d_0$ ;  $d_{20}$ ): 1 - с рубками ухода; 2 - без рубок ухода [211]. По мере роста  $d_0$  основной полог лесной культуры проходит 3 стадии стабилизации плотности  $d_{20}$  (*a*, *b* и *c*). В древостоях с равномерным размещением саженцев уровни стабилизации  $d_{20}$  выше, чем при существенном неравенстве междурядий и шага посадки

Селекционная модель формирования габитуального облика древостоя предполагает, что к возрасту смыкания кроны и началу дифференцированного отпада деревьев в насаждении из исходного 5-группового ряда изменчивости сохраняются 2–4 группы, а к концу жердняковой стадии - 1–3. В европейской южной тайге обычно выживают представители трех высших S-групп, а дифференцированный отпад отстающих особей каждой группы преобразует об-

щее распределение в полимодальное. Этим и обусловлена закономерная тримодальность распределений деревьев в одновозрастных древостоях, отмеченная В.С. Ипатовым [89].

Селекционная модель появления габитуальных форм у древесных растений не исключает возможности модификаций, в том числе дискретных и устойчивых у особей, обладающих способностью к образованию “экад” [105]. У разных видов и семейств древесных растений относительная роль модификаций и естественной селекции среди жестко наследуемых форм, по-видимому, различна. По имеющимся скудным данным можно, например, предполагать, что у бореальных видов *Pinaceae* формообразование диктуется в основном необратимыми индивидуальными генетическими особенностями, тогда как у представителей *Rosaceae* преобладают модификации, то есть обратимые и (или) не обязательные, но также генетические факторы контроля формообразования.

Дополнительную степень свободы в определении габитуса древесных растений создают почечные мутации. К ним следует, вероятно, отнести редкие случаи формирования второй кроны на вершине дерева, завершившего или завершающего развитие своей первичной кроны. Поверх старой кроны вырастает “новое дерево”, как правило, более узкокронное. Сопровождаемые фотографиями примеры формирования кроны над старой кроной сосны можно найти у Г.А. Кравченко и П.Н. Павлова [116, 178].

Однако основной путь появления и ограничения изменчивости габитуса лесных древесных растений - отбор форм из естественного ряда существующих (“преадаптированных”) популяционных вариантов. Дифференцированный отпад (выживание) отдельных групп-форм со сменной направления отбора (“отпад снизу” - “отпад сверху”) мы рассмотрим на примере эксперимента Т.М. Андриевской по выращиванию сеянцев из семян, прошедших влажную термическую обработку [188]. При термической обработке семена накапливают нерепарируемые генетические нарушения пропорционально времени температурно-влажностной экспозиции. Сумма aberrаций имитирует ухудшение условий роста и запускает дифференцированный отпад сеянцев, относящихся к разным группам роста (рис. 2.1.43). Из исходного 5 группового ряда распределения по высоте всходов, вырастающих из обработанных семян, по мере увеличения времени экспозиции по очереди исчезают верхние быст-

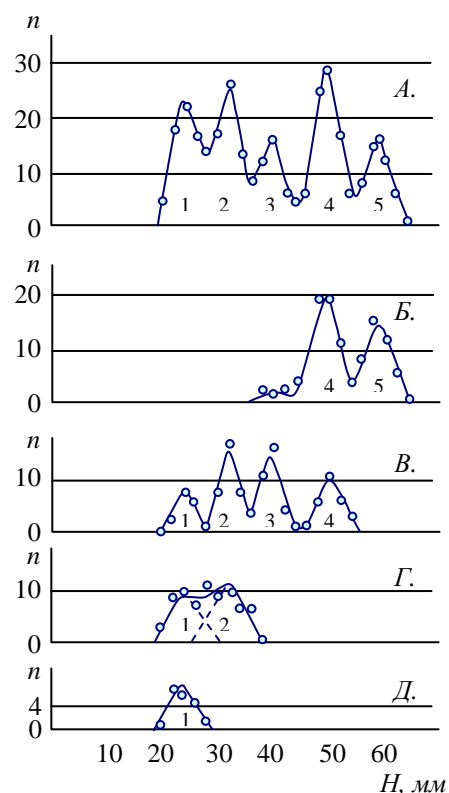


Рис. 2.1.43. Изменения в групповой структуре посева 36 полусибсовых семей *Pinus sylvestris* L. после термической обработки семян [188].

А. - общее распределение сеянцев по высоте ( $H$ , мм) в конце первой вегетации в посевах семенами, экспонировавшимися от 0 до 30 суток,  $N = 300$ ;

Б. - экспозиция до 5 суток;

В. - экспозиция 15 суток;

Г. - экспозиция 25 суток;

Д. - экспозиция 30 суток.



рорастущие группы. В разных полусибсовх семьях (36 семей) для выпадения очередной группы роста требуется неодинаковая временная доза “пропаривания” семян. Но после 25 суток обработки семян в посевах остаются только 2 группы, 1 и 2, а после 30 суток - одна первая, низшая (рис. 2.1.43 в, г). Работает “отпад сверху”. Аналогичная реакция на термическую обработку семян описана у персика. Обработка семян персика вызывает устойчивую карликовость у выросших из них сеянцев [309].

В тех полусибсовых семьях, где “отпад сверху” убрал только одну или 2 высшие группы роста (5 и 4), после высева начинает работать “отпад снизу”, - конкурентный отпад, типичный для густых посевов. На схеме (рис. 2.1.44) показан ход естественного отбора однолетних сеянцев, когда “отпад сверху” сменяется в посеве “отпадом снизу”. В результате термо-влажностной экспозиции из семьи, имевшей потенциально 5 групповую структуру (рис. 2.1.43 а), на 15 сутки полностью исчезла высшая, пятая группа роста; сеянцы, относившиеся к ней, погибли еще на стадии зародышей и семена не проросли (рис. 2.1.44 б). После прорастания обработанных семян, сохранивших жизнеспособные зародыши, “отпад снизу” убрал из посева отстающие первую, вторую и третью группы роста (нумерация от низших к высшим). В результате в полусибсовой семье сохранилась только четвертая ростовая группа с незначительными остатками третьей группы сеянцев (рис. 2.1.44 в).

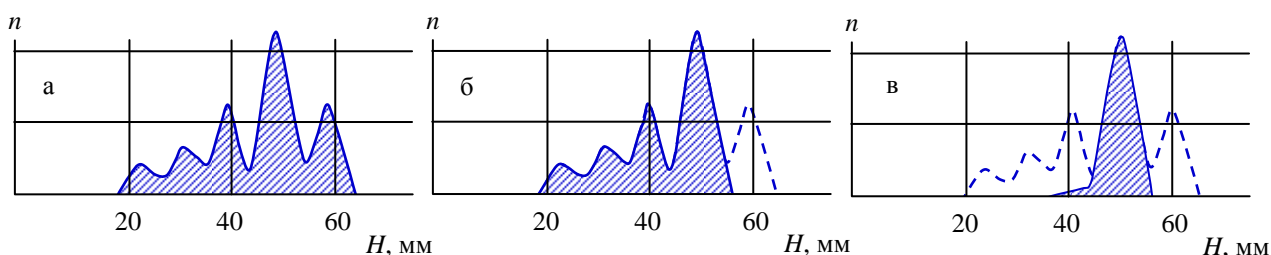


Рис. 2.1.44. Схема, иллюстрирующая ход отбора (отпада) всходов в одной из семей подвергнутых 15 дневной термической обработке.

**а** - исходный групповой состав семьи; **б** - трансформация 5-группового ряда в 4-групповой за счет отпада после термической экспозиции зародышей, способных образовать наиболее высокорослые всходы (“отпад сверху”); **в** - конкурентный “отпад снизу” в густом посеве привел к вымиранию 1–3 групп роста сеянцев.

Вероятно, вопрос о габитуальных формах лесобразующих древесных пород сложнее, чем это представлено в нашем изложении, но и на данной ступени понимания объекта ясно, что габитуальные формы дискретны, образуют упорядоченные ряды, а их существование в популяциях имеет прямое отношение к экологической и фитоценотической специализации древостоев и деревьев. При развитии разновозрастного насаждения отпад и резкие изменения полноты древостоя обычно свершаются волнами [184] и сопровождаются селекцией форм, наиболее приспособленных к новой сомкнутости фитоценоза. Селекционную окраску приобретает и такой фундаментальный для лесоведения процесс [146], как дифференциация деревьев на классы роста.



#### 2.1.4. Ствол (стебель). Годичные слои. Макроструктура.

Строение древесины ярко иллюстрирует проявления шаговых перестроек процесса дифференциации метамерных элементов. У хвойных древесных пород это, прежде всего, контрастные сезонные различия клеток ранней и поздней ксилемы. Тонкостенные оболочки ранних трахеид в поздней ксилеме сменяются вдвое более толстыми клеточными стенками [227, 265 и мн. др.] (рис. 2.1.45).

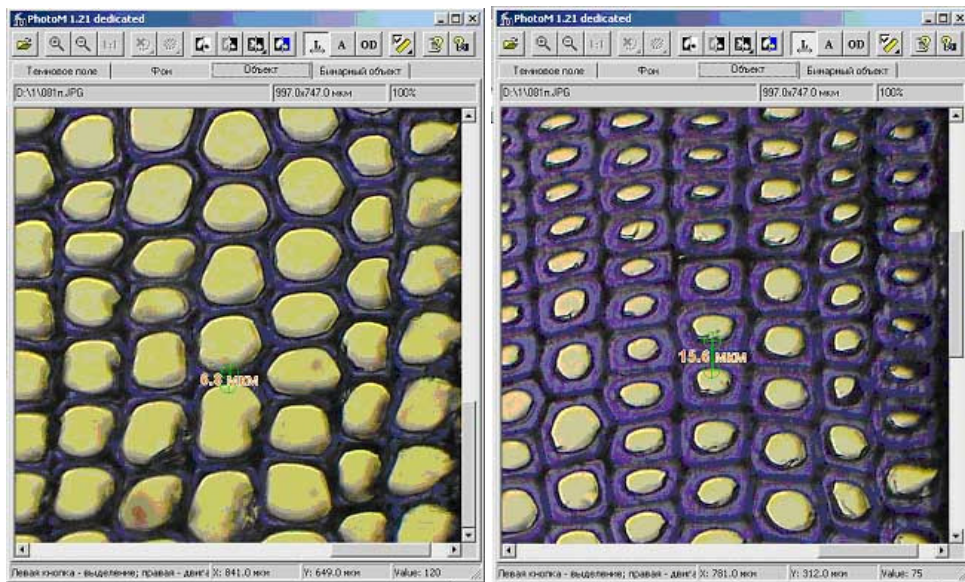


Рис. 2.1.45. Размеры ранних и поздних трахеид у сосны: толщина стенок, радиальный поперечник, величина просвета, - статистически достоверно различаются.

Соотношение поздней и ранней древесины, ее средняя плотность (удельный вес) меняются в зависимости от условий произрастания дерева. На сухих малоплодородных почвах у сосны формируется плотная мелкослойная древесина, называемая кондовой и особенно ценная в строительстве. На плодородных, хорошо увлажненных почвах образуется менее плотная крупнослойная мяндовая древесина с худшими механическими свойствами. Удельный вес сосновой древесины в воздушно сухом состоянии колеблется в пределах от 0,41 до 0,60 т\*м<sup>-3</sup> [275].

От параметров трахеид, их числа в годичном приросте, относительной ширины зон ранней и поздней ксилемы зависят средние объемные и технические характеристики древесины хвойных. Годичная продукция хвойных пород определяется изменчивостью трахеид, как основной структурной единицы ксилемы.

Древесина лиственных пород устроена сложнее, ее осевые веретеновидные элементы, теряющие протоплазму в течении вегетации, дифференцированы на клетки, несущие проводящую (сосудистые, трахеальные элементы) и механическую функции (либриформ). В древесине рассеяно сосудистых деревьев (березы, тополя, клены и др.) комплексы клеток, вытянутых вдоль оси стебля (трахеальные элементы и либриформ) слабо дифференцированы в тангенциальном (по касательной к окружности поперечного сечения стебля) и в радиальном направлениях [33]. Повторения комплекса анатомических элементов древесины размером

~150x150 мкм слагают поперечное сечение годичного слоя, так же как сложный рисунок на обоях можно представить повторениями элементарного узора.

Ксилема кольцесосудистых пород относится к наиболее сложно организованным древесинам. Веретеновидные элементы в годичных слоях кольцесосудистых древесных пород (дуб, вяз, ясень, и др.) дифференцированы как в радиальном (ранняя и поздняя древесина), так и в тангенциальном (сменяющие друг-друга зоны господства проводящих и механических элементов) направлениях (рис. 2.1.46).

Камбий древесных пород производит клетки всего лишь двух типов: однорядные (олигорядные) “сердцевинные” лучи и веретеновидные элементы. Многорядные широкие лучи лиственных пород можно выделить как особый элемент макроструктуры древесины, порождаемый камбием (на срезах они видны невооруженным глазом). Самые широкие, аномальные комплексные лучи являются потенциальными очагами зарождения боковых органов [113]. Широкие сердцевинные лучи встречаются иногда и в древесине хвойных видов, где они также как у лиственных пород выполняют функцию образования придаточных побегов и корней [287].

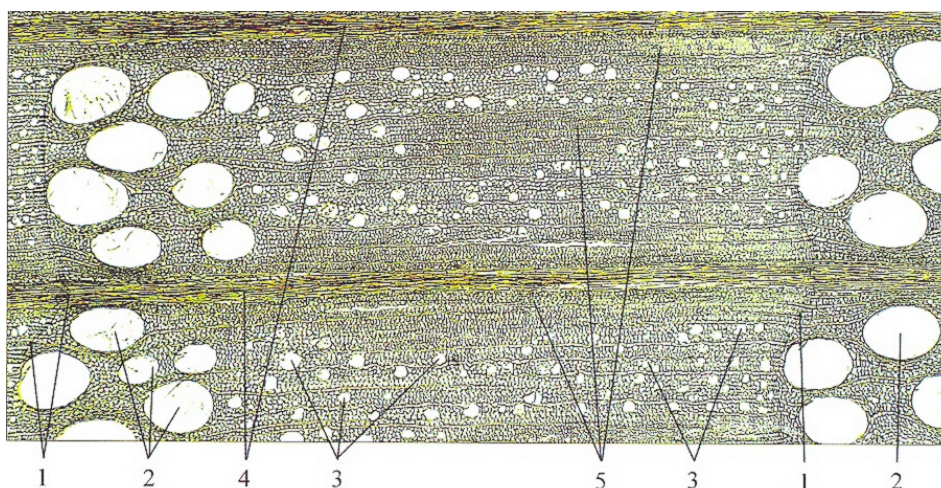


Рис. 2.1.46. Поперечный срез кольцесосудистой древесины *Quercus robur* L. [114].  
1 - граница годичного прироста; 2 - просветы сосудов ранней древесины; 3 - просветы сосудов поздней древесины; 4 - широкие многорядные лучи; 5 - зоны либриформа.

Остальное разнообразие клеточных типов появляется позже, в процессе позиционной дифференциации производных камбия в ксилеме. У хвойных деревьев бореальной России при позиционной дифференциации возникает лишь незначительное количество новых тканей и клеток (древесная паренхима, клетки смоляных каналов). У лиственных их разнообразие гораздо больше. На поперечном разрезе кольцесосудистой древесины дуба черешчатого (рис. 2.1.46), выделяются зоны ранней (весенней) древесины с крупными сосудами и поздней. В поздней древесине дуба дифференцированы радиально вытянутые области, насыщенные трахеальными элементами, и области толстостенного либриформа (аналог поздней древесины хвойных). Только, в отличие от хвойных, у кольцепоровых пород слой поздней древесины не образует сплошного кольца, но разбит на сегменты, разделенные рыхлыми “трахеальными” областями.

Границы годовых приростов (колец) обычно достаточно хорошо различимы на поперечных срезах стеблей. У хвойных пород годичный слой определяется по плотным отложениям поздней древесины, сменяемым весной ранними клетками с иными физико-механическими свойствами и иной отражательной способностью (рис. 2.1.47). У рассеянососудистых пород годичные кольца бывают отмечены одним или несколькими слоями клеток, отложенных камбием в конце годового прироста, с узкими просветами и толстыми стенками. В заболони эти пограничные клетки в течение нескольких лет могут сохранять живой протопласт (терминальная паренхима). У кольцесосудистых пород граница годового прироста древесины определяется переходом к зоне крупных сосудов, диаметр которых в 5–10 раз больше диаметра сосудов поздней древесины (рис. 2.1.46).

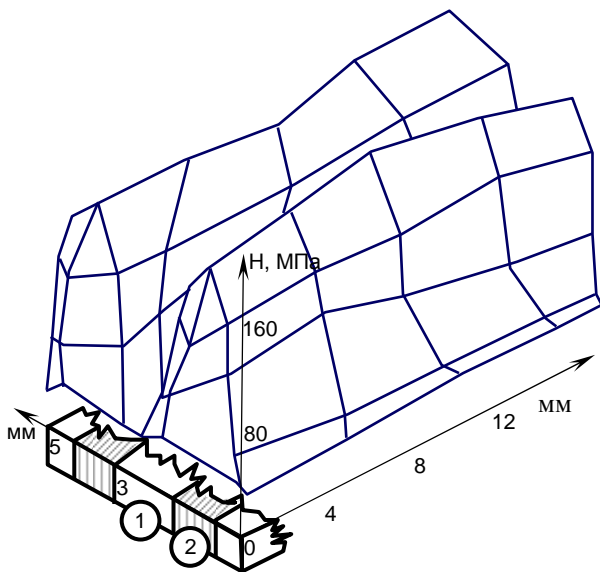


Рис.2.1.48. Микро твердость поверхности радиального среза древесины лиственницы [213].  
1 - ранняя зона; 2 - поздняя зона.

В среднем микротвердость ранней древесины *Larix sibirica* Ledeb.  $H = 20$  МПа, поздней  $H = 134$  МПа. У лиственных пород радиальные ряды клеток не выражены. У кольцесосудистых деревьев, к примеру, подсчет числа клеток радиального ряда

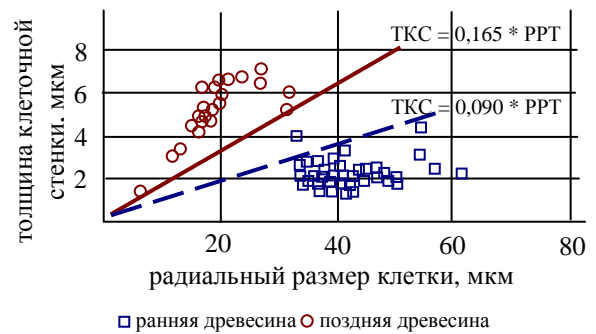


Рис. 2.1.47. Радиальный размер трахеид и толщина клеточных стенок в ранней и поздней древесине *Pinus sylvestris* L. [265].

При переходе границы годового слоя трахеиды изменяют радиальный размер клеток и относительную толщину стенок (стенка / просвет).

Исследования физико-механических микро-свойств древесины позволили перейти от интегральных характеристик образцов к характеристикам отдельных макроструктурных элементов (к макроструктурным элементам относят заболонь, ядро, раннюю и позднюю зоны годовых колец, крупные сердцевинные лучи, - словом, те элементы, которые можно различить глазом) [213]. Обычно физико-механические свойства элементов макроструктуры контрастны. У лиственницы сибирской, например, плотность ранней древесины  $380 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$ , а поздней –  $960 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$ . Интегральная плотность образца древесины ( $700 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$ ) складывается из плотностей ранней и поздней зон как средневзвешенная (рис. 2.1.48).

Ширина годового кольца у хвойных и рассеянососудистых древесных пород определяется в основном числом клеток в радиальном ряду и их средними размерами [121]. У лиственных пород радиальные ряды клеток не выражены. У кольцесосудистых деревьев, к примеру, подсчет числа клеток радиального ряда

превращается в неразрешимую задачу из-за сочетания в дифференцированной древесине клеток, размеры которых различаются на порядок.

Первые шаги дифференциации камбиальных производных в ксилеме и флоэме древесных пород (а у хвойных весь годовой прирост трахеид и клеток флоэмы) – это радиальные ряды клеток, отходящих от камбия наружу и к центру ствола. Камбиальные клетки хвойных древесных пород строят последовательности производных клеток, делясь тангенциально (перегородками параллельными поверхности стебля): к периферии ствола отходят клетки - флоэмы (луба), а внутрь, к центру ствола - ксилемы (древесины). Рисунок 2.1.49 [113] представляет типичное соотношение ксилемных и флоэмных производных камбия хвойных: клеток ксилемы образуется за сезон вдвое больше, чем флоэмы. Число клеток ксилемы и флоэмы в годовом приросте бывает одинаковым только у старых деревьев [12].

Зона дифференциации клеток флоэмы	6	6	6	6	6	Созревающая флоэма
	5	5	5	5	5	
	4	4	4	4	4	Радиально расширяющиеся клетки флоэмы
	3	3	3	3	3	
Камбиальная зона	2	2	2	2	2	Делящиеся клетки флоэмы
	1	1	1	1	1	
	<b>И</b>	<b>И</b>	<b>И</b>	<b>И</b>	<b>И</b>	Камбиальные инициалии
	1	1	1	1	1	Делящиеся клетки ксилемы
	2	2	2	2	2	
	3	3	3	3	3	
	4	4	4	4	4	
Зона дифференциации клеток ксилемы	5	5	5	5	5	Радиально расширяющиеся клетки ксилемы
	6	6	6	6	6	
	7	7	7	7	7	
	8	8	8	8	8	Созревающие клетки ксилемы
	9	9	9	9	9	
	10	10	10	10	10	
	11	11	11	11	11	
12	12	12	12	12		

Рис. 2.1.49. Схема зон формирования флоэмы и ксилемы на поперечном срезе ствола генеративно спелого хвойного дерева [113].

В сезонной динамике новообразования и дифференциации клеток древесины и у хвойных, и у лиственных пород отмечены циклы [227], соответствующие циклам побегообразования [105]. У senilных деревьев [225] два цикла новообразования клеток древесины выявляются особенно четко: они разделены паузой. Так, у 250-летних деревьев дуба (динамику прироста контролировали бурением в стволах подекадных кернов) вслед за образованием



слоя ранней древесины (май - первые 2 декады июня) наступает ~30-дневная пауза, и лишь после нее, в конце июля – начале августа, появляются клетки поздней древесины. Во время перерыва в наращивании числа клеток ксилемы “дозревают” элементы ранней древесины (у хвойных лигнифицируются стенки ранних трахеид) и образуются новые клетки флоэмы [8, 12, 227]. Поздние трахеиды у хвойных и либриформ у лиственных деревьев созревают в середине августа.

Приращение числа клеток во флоэмном и в ксилемном рядах совершается поочередно. Камбиальные инициали синхронно делятся, образуя тангенциальный слой дочерних клеток. Каждая клетка из этого слоя проходит серию делений, создавая радиальный ряд клеток - квант прироста. Дерево вплоть до старости поочередно формирует по несколько ксилемных и флоэмных клеточных квантов за сезон [77, 79].

Ширина годичных колец древесины предпочтительно принимает значения, избранные деревьями из видового ассортимента в соответствии с генотипом, возрастом и условиями местопроизрастания. У деревьев *Acer pseudoplatanus L.* (рис. 2.1.50) на торцовых выпилах из стволов сваленных при рубках ухода Усть-Чорнянском лесничестве Усть-Чорнянского лескомбината (Украина) годовые кольца древесины за последние 25 лет имели модальные значения ширины: 1200, 2300, 3400 и около 4500 мкм. Шаг от одной моды до следующей ~1100 мкм. Это соответствует 64 клеткам с радиальным размером ~17 мкм, характерным для либриформа рассеяно сосудистых пород.

Суммарный годичный прирост (годичное кольцо) формируется у явора порциями (квантами) по 64 клетки. Экстраполяция результата на все рассеяннососудистые лиственные древесные породы ведет к предположению, что их камбий строит годовые кольца квантами по 64 клетки ( $\pm$  полу-квант из 32 клеток).

У дуба черешчатого (рис. 2.1.51) модальные значения приростов ранней древесины образуют ряд с шагом ~400÷450 мкм, что соответствует суммирующимся квантам по 16 клеток диаметром ~25÷29 мкм. Крупные сосуды ранней древесины надуваются как пузыри, лишь деформируя радиальные ряды клеток “нормального” размера (~27 мкм).

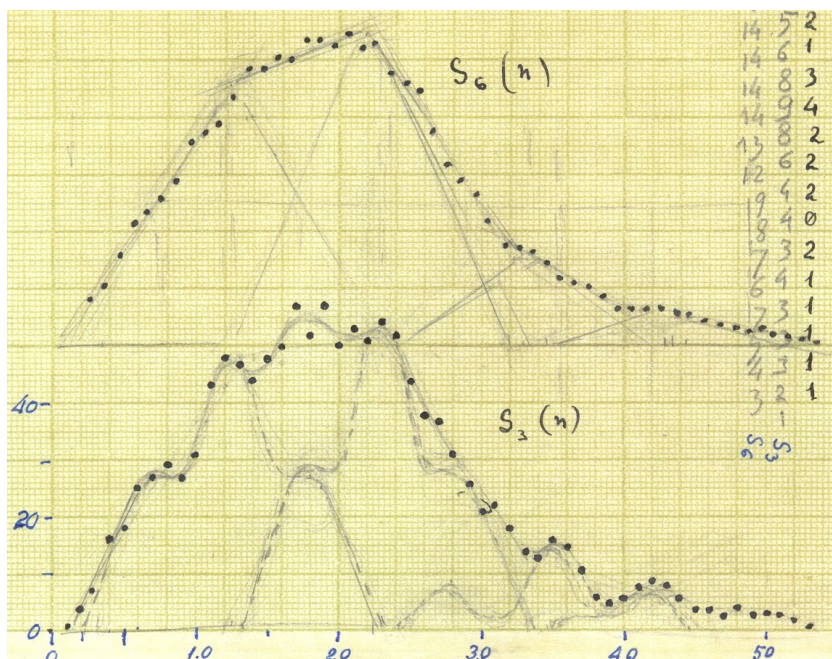


Рис. 2.1.50. Распределение годовых колец рассеяннососудистой древесины явора, 17 деревьев, по ширине ( $\Delta r$ , мм).

Годичные слои у явора образуют ряд из 4÷5 S-групп (вверху, сглаживание по 6 классов  $\Delta r$ ). При более детальном описании (сглаживание по 3 класса, ниже) группы разрешаются на подгруппы. Каждая S-группа соответствует числу  $i$  полных квантов  $\pm$  полу-квант ( $64i \pm 32k$  клеток, где  $k = 0$  или 1).

А.В. Тихомиров [239] показал, что прирост  $\Delta r$  деревьев дуба в год усыхания, примерно соответствует диаметру одного крупного сосуда 160 мкм. Модальный класс ширины годичного кольца, в котором не сформировалась поздняя древесина, – 150 мкм (средняя же ширина  $\Delta r_e = \Delta r = 210 \pm 8$  мкм). На рис. 2.1.51 первый максимум встречаемости годичных колец  $\Delta r_e \sim 0,25$  мм отвечает низким “аварийным” приростам древесины дуба. Как показали измерения ширины годичных колец, выполненные А.Ф. Ильюшенко и С.А. Тарабриным в насаждениях III класса возраста, “аварийный” (сенильный) максимум встречаемости  $\Delta r$  стволовой древесины в молодых дубняках может отсутствовать.

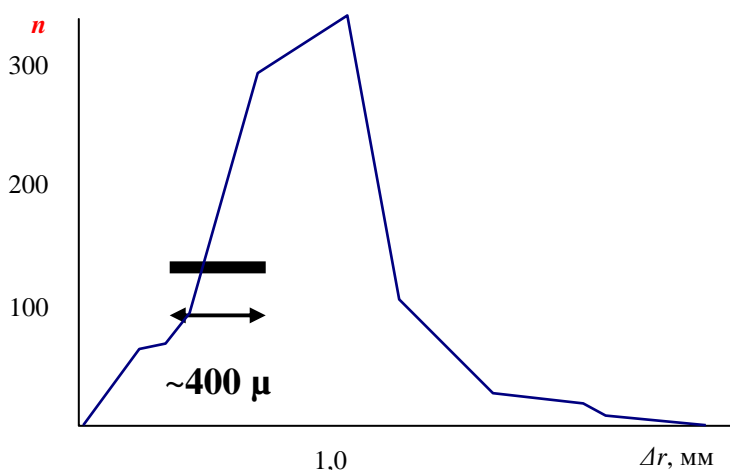
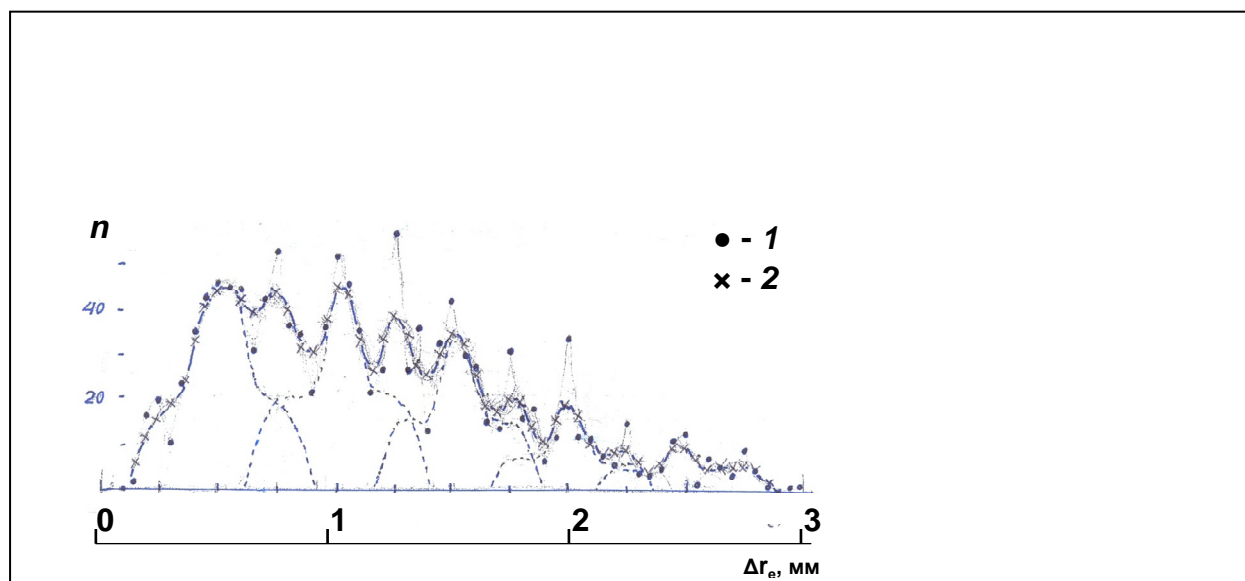


Рис. 2.1.51. Распределение приростов ранней древесины *Quercus robur* L. по радиусу ствола ( $\Delta r_e$ , мм) за последние 40–90 лет (4 дерева, по 9 выпилков на высотах от 1,3 до 21 м, измерения А.В. Тихомирова).



У сосны обыкновенной расстояние между соседними модами ширины годичных колец (шаг в ряду модальных значений  $\Delta r$ ) оценивается в 500–550 мкм. Квант камбиальных производных у сосны обыкновенной, слагающий радиальные ряды трахеид годичного кольца, образован 16 клетками со средним радиальным размером  $31 \div 34$  мкм. На рис. 2.1.52 представлено распределение по ширине слоев ранней древесины на поперечных спилах 40 деревьев из багульниково-сфагнового сосняка V класса бонитета (Московская область). Для прецизионного анализа формы распределения существенно, что данные относятся к одному возрастному периоду, представляя последние 30 лет жизни перестойного низко-производительного насаждения, в котором можно пренебречь возрастными изменениями  $\Delta r$  и сезонными изменениями размера ранних трахеид [121, 132, 295].

Радиальные размеры трахеид в клеточном ряду меняются у разных деревьев и в разные годы (рис. 2.1.47). Особенно сильно варьируют размеры трахеид поздней древесины. Тем не менее, в изменчивости средней ширины годовичных колец хвойных деревьев, представляющих лесорастительные условия одинаковой производительности, проявляется дискретность.

В лесной зоне для распределения годовичных колец  $n(\Delta r)$  сосны обыкновенной по ширине характерен основной максимум встречаемости на  $\Delta r \sim 0,50$  мм, сопровождаемый слева более или менее выраженной модой  $\Delta r \sim 0,25$  мм “аварийных” или сенильных приростов (как правило, в 2–3 раза ниже основного максимума  $n$ ). Справа следует серия максимумов  $\Delta r$  (обычно 3–4), имеющих примерно одинаковую, или убывающую частоту (Архангельская, Костромская, Вологодская, Московская области) и разделенных интервалами 500–600 мкм; чем выше производительность насаждений, тем большими интервалами разделены основные максимумы (рис. 2.1.53).

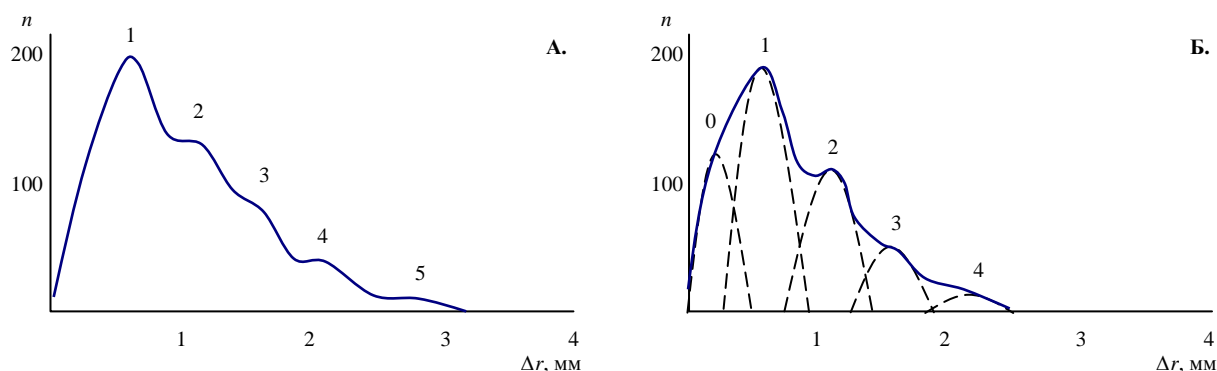


Рис. 2.1.53. Распределение годовичных колец (сглаженные по 3) 16 деревьев *Pinus sylvestris* L. по ширине ( $\Delta r$ , мм) на 0 м и  $\frac{1}{4}H$ ;  $\frac{1}{2}H$ ;  $\frac{3}{4}H$  ( $H$  - высота ствола). Керны из сосняков IV класса бонитета Северодвинского бассейна (измерения Р.В. Щекалева).

А - суммарное распределение ширины годовичных колец на выпилах с высоты 0,  $\frac{1}{4}H$ ;  $\frac{1}{2}H$  и  $\frac{3}{4}H$ .

Б - распределение  $\Delta r$  у комля, на высоте 0 м.

Группы  $\Delta r$ : 0 - “аварийная”, 1–5 группы приростов “нормального” ряда.

Если групповые  $S$ -распределения разрешаются на подгруппы (рис 2.1.50 и 2.1.52), число максимумов  $\Delta r$  возрастает вдвое. Дополнительные максимумы  $n(\Delta r)$ , отстоящие на  $\sim 250$ – $280$  мкм от главных, появляются при сложении частот подгрупп, относящихся к смежным  $S$ -группам.

Индивидуальный ряд из пяти групп ширины годовичных колец, вероятно, свойственен не всем деревьям. Некоторые особи из низкобонитетных древостоев не способны формировать приросты, высших групп (рис. 2.1.53, группы 3-5). Среди деревьев хвойных и лиственных древесных пород присутствуют экземпляры, образующие приросты  $\Delta r$  только одной, двух, ... групп из пяти возможных  $S$ -групп “нормального” ряда. Частота деревьев, способных при благоприятных условиях сформировать годовичные кольца наивысшей 5-й размерной группы, падает вместе с потенциальной продуктивностью насаждений (при снижении класса бонитета). На фиксированном временном интервале, деревья, имеющие одинаковые возможности, варьируют по частоте годовичных колец  $\Delta r$ , построенных из разного числа  $S$ -групп.

Так же как в случае линейных приростов побега, мы сталкиваемся с особями способными и неспособными давать адекватные ответы на лучшие условия существования (рис. 2.1.54). Модельные деревья явора 9Б и 3М по динамике прироста  $\Delta r$  сходны со сравниваемыми парными деревьям 1Б и 2М из тех же древостоев, но не способны формировать годовичные кольца древесины шире  $\sim 3,5$  мм.

За последние 10 лет деревья *Acer platanoides* L., выпилены которых представлены в выборке из кленовников Башкортостана, по уровню варьирования  $CV(\Delta r)$  распределяются в ряд из 5-и перекрывающихся S-групп (рис. 2.1.55). Часть деревьев в течение 10 лет формировала годовичные кольца  $\Delta r$  только одного типа, одной S-группы. Они вошли в первую низшую S-группу  $CV(\Delta r) \approx 27\%$ . Большинство же деревьев за 10-летку образовали годовичные кольца нескольких типов. Чаще всего встречаются деревья, формирующие годовичные кольца из 2÷3-х разных S-групп (средний  $CV \approx 41\%$  и  $55\%$ ).

Четырех-групповую изменчивость варьирования  $\sigma(\Delta r)$  ширины годовичного кольца мы наблюдаем в багульниково-сфагновых сосняках Московской и Тверской областей (рис. 2.1.56). Сосны, формирующие годовичные кольца одного типа (одной S-группы), имеют  $\sigma(\Delta r) \approx 0,20$  мм. Наиболее распространены сосны ( $\sim 60\%$  спелых древостоев), формирующие кольца двух типов:  $\sigma(\Delta r) \approx 0,40$  мм. За последние 33 года четыре типа годовичных колец производили только  $\sim 5\%$  деревьев данного древостоя. Ожидается, что при исследовании приростов  $\Delta r$  в насаждениях более высоких классов бонитета и на более широком временном интервале, ряд индивидуальной изменчивости  $\sigma(\Delta r)$  расширится до 5-группового. В сосняках появятся деревья, формирующие приросты  $\Delta r$  всех пяти S-групп с варьированием ширины годовичных колец  $\sigma(\Delta r) \approx 1,00$  мм.

Дисперсию оценок прироста можно использовать также как показатель индивиду-

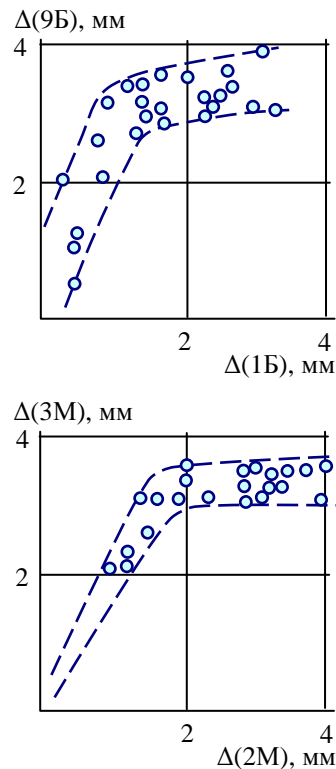


Рис. 2.1.54. Корреляции годовичных приростов двух пар особей *Acer pseudoplatanus* L., отобранных среди 49 модельных деревьев явора из Усть-Чорнянского (1Б; 9Б) и Новодворнянского (2М; 3М) лесокombинатов Украины.

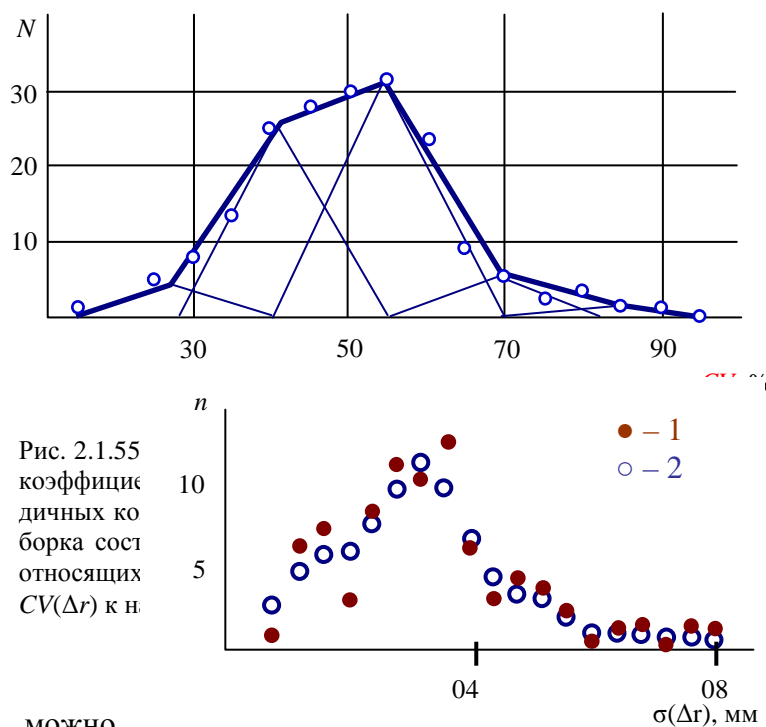


Рис. 2.1.55 коэффициент годовичных колец сосны относительно ширины годовичных колец  $CV(\Delta r)$  к н

Рис. 2.1.56. Распределение 80 деревьев *Pinus sylvestris* L. из сосняков V класса бонитета по варьированию ширины годовичных колец в течение последних 33 лет жизни,  $\sigma(\Delta r)$ , мм.  
1 – исходные частоты, экз.;  
2 – частоты, сглаженные усреднением по 3.



дуальной генетической изменчивости [185, 192, 206]. Очевидно, в разные годы оценки  $\sigma^2(\Delta r)$  будут различны. В годы, когда деревья сворачивают ряды изменчивости  $\Delta r$  до одно- двух- группового состояния, оценки индивидуального варьирования сократятся до минимума (рис. 2.1.56). Соответственно и оценки коэффициента наследуемости  $H(\Delta r)$ , если интерпретировать их, как отношение индивидуальной дисперсии приростов  $\Delta r$  данного  $i$ -того года (“генотипическая составляющая”), к максимальной дисперсии  $\Delta r$  в коллекции разногодичных приростов (“фенотипическая составляющая”), будут меняться по годам: от  $H = 0,25$  до  $H = 1,00$ .

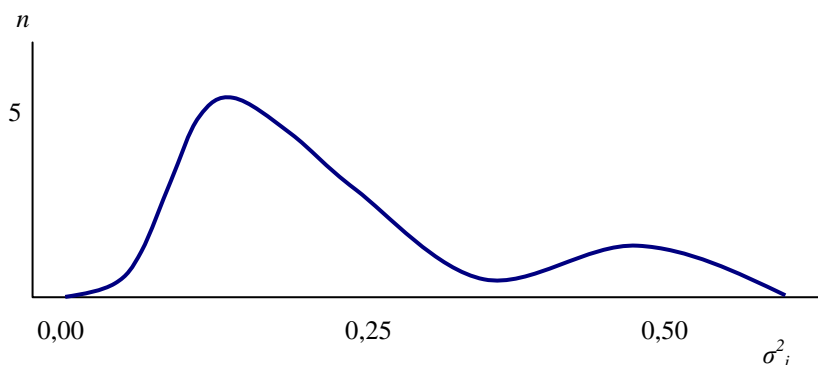
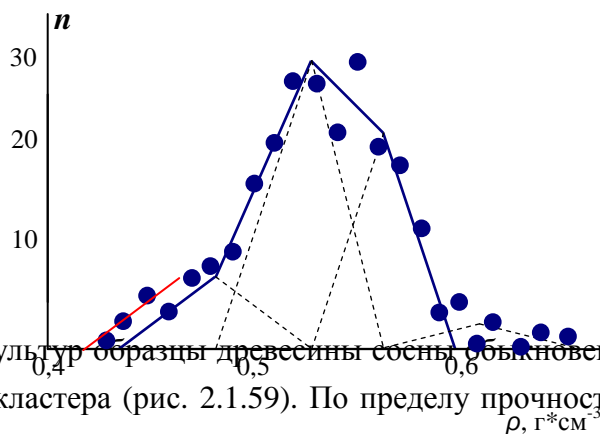


Рис. 2.1.57. Распределение оценок ( $n$ , число лет) индивидуальной изменчивости ширины годичных колец  $\sigma^2_i$ , сделанных в разные годы  $i$  у одних и тех же 40 деревьев *Pinus sylvestris* L. из насаждения V класса бонитета VII класса возраста (сосняк багульниково-сфагновый) за 1942–1972 гг.

Как и средняя ширина годичных колец, средняя плотность древесины изменяется квантами: образцы древесины группируются и образуют привычный уже ряд из перекрывающихся  $S$ -групп (рис. 2.1.58). Основной фактор, определяющий группировку образцов по интегральной плотности древесины, — групповая изменчивость деревьев по соотношению ранней и поздней ксилемы.

Рис. 2.1.58. Модель распределения деревьев ( $n$ , экз.) сосны ладанной (*Pinus taeda* L.) по плотности образцов стволовой древесины ( $\rho$ , г см<sup>-3</sup>) представлена рядом из 4-х  $S$ -групп. [322].



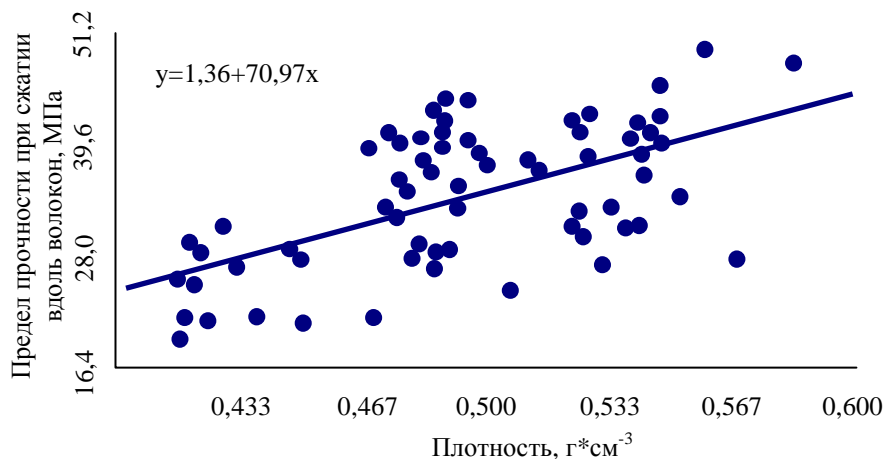
В выборке из средневозрастных лесных культур образцы древесины сосны обыкновенной по интегральной плотности образуют три кластера (рис. 2.1.59). По пределу прочности при сжатии древесины вдоль волокон выделяется два кластера [53].

Плотность древесины изменяется в зависимости от густоты размещения деревьев в культуре, от быстроты роста ствола по толщине, происхождения посадочного материала и др. [121, 212]. Содержательный анализ всех этих зависимостей возможен только на основе представлений о групповой изменчивости плотности древесины.

Встречаемость вариантов «аномального» строения древесины также подчинена закономерностям групповой системной изменчивости (рис. 2.1.60). Особи *Fraxinus excelsior* L. с волнистой древесиной в прикорневом отрезке ствола 2–4 м составляют в спелых ясенниках

на Северном Кавказе до 30% древостоя. По амплитуде тангентальных волн осевых элементов ( $A_\lambda$ ) совокупность деревьев с волнистой текстурой древесины распадается на “слабо волнистые”  $A_\lambda = 1 \div 4$  мм, “волнистые”  $A_\lambda = 5 \div 7$  мм и “сильно волнистые”  $A_\lambda = 8 \div 10$  мм. Остальную часть популяции (~70%) составляют не волнистые “нормальные” особи ( $A_\lambda \leq 1$  мм).

Рис. 2.1.59. Зависимость предела прочности при сжатии вдоль волокон (МПа) от плотности ( $\text{кг} \cdot \text{см}^{-3}$ ) древесины *Pinus sylvestris* L. в лесных культурах Вологодской области [53].



Среди 310 деревьев, обследованных в Карпатских популяциях явора (Усть-Чорнянский лесхоззаг), по плотности лучевых аномалий (“птичий глаз”) на нижнем прикомлевом отрезке ствола длиной ~3 м выделились естественные группы: деревья с редким размещением “глазков” ( $30 - 50 \text{ дм}^{-1}$ ) и с обильным ( $60 - 80 \text{ дм}^{-1}$ ) размещением. Остальная часть популяции, видовая “норма”, состояла из особей с полным отсутствием аномалий (~90% деревьев), или с единичными “глазками”, числом  $1 - 20 \text{ дм}^{-1}$  (у 5% деревьев).

По ширине лучей ( $b$ ) многие древесные породы (например, *Acer pseudoplatanus* L.) образуют распределения с 2 модами: крупные и мелкие лучи объединяются в два кластера [81]. В.К. Ширнин [266] отмечает у дуба черешчатого особое “поведение” в онтогенезе мелких однорядных и крупных лучей. Широкие древесинные и лубяные лучи (в крайнем выражении это комплексные аномальные лучи) с возрастом встречаются то чаще, то реже. Они лабильны и способны в аварийных ситуациях становиться очагами образования латеральных придаточных побегов и корней [81, 113, 287].

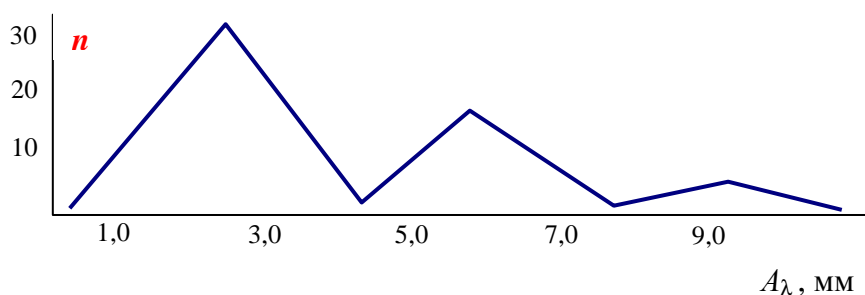


Рис. 2.1.60. Распределение деревьев ( $n$ , экз.) *Fraxinus excelsior* L. по амплитуде тангентальных волн на поверхности древесинного цилиндра ( $A_\lambda$ , мм) [49].

По функциональной специализации лучи *Quercus robur* L. условно можно подразделить на:

- 1) обеспечивающие радиальный транспорт питательных растворов в заболони и лубе однорядные и умеренно многорядные;
- 2) обеспечивающие газообмен ксилемы, луба и эвакуацию питательных веществ от раздела ядро-заболонь широкие многорядные лучи;
- 3) ответственные за образование придаточных побегов и корней комплексные “аномальные” лучи.

При изменении диаметра ствола без коры  $D_x$  от 5 до ~70 см общая плотность размещения лучей  $b \geq 20$  мкм плавно меняется от  $N_r \sim 40$  лучей на 1 дм периметра до 50–60 дм<sup>-1</sup> (табл. 5). Процентное участие лучей в поверхности древесного цилиндра у деревьев  $D_x \geq 50$  см приближается к 10%. Рядность и ширина ( $b$ ) древесинных лучей дуба черешчатого сильно варьируют у деревьев одного насаждения.

У дуба широкими можно назвать те лучи, ширина которых больше средней, или превышает ~160 мкм [33]. Мы, однако, в качестве широких выделили лучи  $b > 300\text{--}350$  мкм, не укладывающиеся в общую картину распределения по  $b$  и выполняющие особую функцию - участие в газообмене древесины [199].

Плотность размещения на боковой поверхности древесного цилиндра лучей  $b \geq 300$  мкм, при утолщении стеблей  $D_x$  от 1 см до 18÷22 см нарастает почти линейно. После достижения древесным цилиндром  $D_x = 19\div 20$  см линейный рост частоты широких лучей ( $b \geq 300$  мкм) в древесине дуба прерывается (рис. 2.1.61). При  $D_x > 20$  см встречаемость широких лучей и их процентное участие во внешней поверхности древесины стебля падают, иногда резко. Параллельно изменяется интенсивность CO<sub>2</sub> газообмена (дыхания ствола): при  $D_x \geq 22\div 24$  см она сокращается [199].

При дальнейшем утолщении ствола и наиболее крупных ветвей  $D_x \geq 20$  см широкие лучи переживают периоды массового появления и деградации (рис. 2.1.61, табл. 5). Плотность размещения широких лучей колеблется около примерно постоянного уровня.

Зависимости  $N_r(D_x)$ , приведенные на рис. 2.1.61, характеризуют некое условное среднее дерево. Индивидуальные зависимости разнообразнее: у одних деревьев в области  $D_x > 24$  см значения  $N_r$  колеблются между максимумом и минимумом, у других устойчиво держатся на определенном уровне. Кроме того, для всех особей дуба черешчатого нельзя установить единый критерий того, какие лучи считать широкими, какие узкими. Верхний предел ширины лучей у отдельных деревьев различается вдвое.

Таблица 5

Плотность лучей разной ширины на единицу длины периметра ( $N_r$ , дм<sup>-1</sup>) в зависимости от диаметра древесного цилиндра без коры ( $D_x$ , см). Теллермановское опытное лесничество ИЛАН [199].

$D_x$ , см	Ширина СЛ
------------	-----------

	$b \geq 0,02 \text{ мм}$	$b \geq 0,25 \text{ мм}$	$b \geq 0,30 \text{ мм}$	$b \geq 0,35 \text{ мм}$	$b \geq 0,40 \text{ мм}$
2	$40,7 \pm 4,0$	$3,3 \pm 1,7$	$1,0 \pm 0,4$	$0,0 \pm 0,4$	0,0
6	$41,6 \pm 1,4$	$6,3 \pm 1,0$	$1,6 \pm 0,3$	$0,8 \pm 0,2$	0,0
10	$41,1 \pm 0,6$	$6,8 \pm 0,7$	$2,6 \pm 0,3$	$1,1 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,1$
14	$39,6 \pm 0,6$	$8,8 \pm 0,6$	$5,0 \pm 0,3$	$1,6 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,2$
18	$41,3 \pm 0,8$	$11,7 \pm 0,6$	$6,6 \pm 0,3$	$3,3 \pm 0,3$	$2,3 \pm 0,2$
22	$43,4 \pm 1,2$	$11,3 \pm 0,6$	$6,3 \pm 0,3$	$3,4 \pm 0,2$	$2,4 \pm 0,2$
26	$45,9 \pm 1,2$	$11,3 \pm 0,6$	$5,7 \pm 0,4$	$1,9 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,2$
30	$54,4 \pm 1,2$	$11,1 \pm 0,7$	$5,1 \pm 0,5$	$1,8 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,2$
34	$54,9 \pm 1,2$	$7,0 \pm 0,7$	$2,1 \pm 0,5$	$1,0 \pm 0,2$	$0,6 \pm 0,1$
38	$52,0 \pm 1,2$	$6,7 \pm 0,8$	$2,7 \pm 0,5$	$1,1 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,1$
42	$58,9 \pm 1,6$	$5,6 \pm 0,8$	$1,8 \pm 0,4$	$0,7 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,1$
46	$60,8 \pm 2,0$	$11,7 \pm 0,8$	$5,0 \pm 0,5$	$1,6 \pm 0,1$	$1,5 \pm 0,1$
50	$55,8 \pm 1,8$	$12,3 \pm 0,8$	$4,7 \pm 0,5$	$2,0 \pm 0,1$	$1,7 \pm 0,1$
54	$56,8 \pm 1,8$	$11,8 \pm 0,8$	$4,7 \pm 0,5$	$1,5 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,1$
58	$54,1 \pm 1,7$	$11,3 \pm 0,8$	$3,9 \pm 0,5$	$1,0 \pm 0,1$	$0,5 \pm 0,1$
62	$55,8 \pm 2,0$	$6,8 \pm 1,1$	$3,8 \pm 0,6$	$1,6 \pm 0,2$	$0,7 \pm 0,2$

Примечание. Средние показатели по 6 деревьям возрастом 120 лет из снытево-осоковой нагорной дубравы  $\pm$  ошибки средних величин.

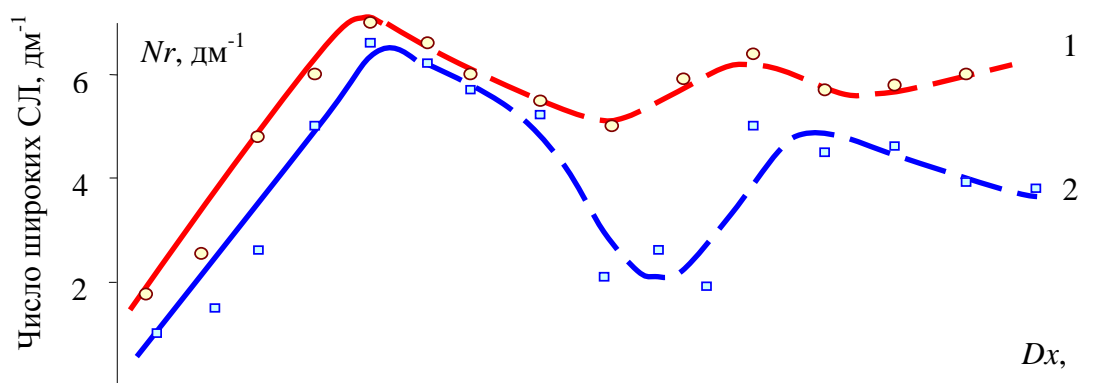
В онтогенезе деревьев меристемы переключаются с одного режима работы на другой. Смены “стиля работы” меристем происходят после достижения критического размера дерева или изучаемым метамерным образованием (1). Для макроструктуры стебля дуба черешчатого переломный момент развития - достижение  $D_x \approx 17 \div 20$  см (рис. 2.1.62) [199].

До этого предела изменения ширины заболони  $S_w$  (см) можно описать как сумму экспоненты и параболы (1):

$$S_w = \{2,66 - \exp(0,978 - 0,031D_x)\} + \{0,90 - 0,011(D_x - 7)^2\} \quad (1)$$

При утолщении стебля  $D_x \geq 17$  см процесс, описываемый параболической компонентой уравнения (1), прекращается. Дальнейшее развитие заболони при  $D_x \geq 17$  см соответствует экспоненте (2):

$$S_w = 2,66 - \exp(0,978 - 0,031D_x) \quad (2)$$



Аналогичная перестройка происходит при утолщении флоэмы. До диаметра стебля  $D_x \approx 18$  см развитие флоэмы можно описать уравнением (3):

$$F = \{0,63 - \exp(-0,462 - 0,031D_x)\} + \{0,2 - 0,002(D_x - 8)^2\} \quad (3)$$

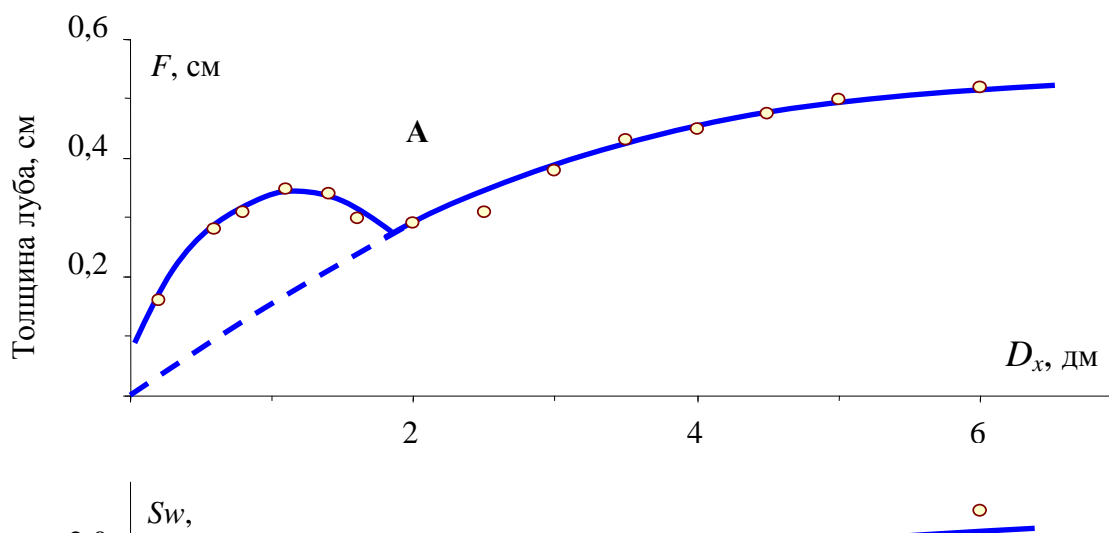
После утолщения стебля  $D_x \geq 18$  см – уравнением (4):

$$F = 0,63 - \exp(-0,462 - 0,031D_x) \quad (4)$$

Критическое событие в онтогенезе ствола или скелетной ветви дуба – достижение толщины  $D_x \sim 17 \div 20$  см отражается прежде всего в изменении толщины заболони, затем флоэмы, последними реагируют широкие лучи (рис. 2.1.61 и 2.1.62).

Средние значения  $F$  и  $S_w$  по ступеням толщины стеблей тесно коррелируют с их аппроксимациями по уравнениям (1)-(4):  $R = 0,9$ .

В нижней прикомлевой части ствола дерева, завершившего жердняковую стадию развития, формируется особая ткань – корка, состоящая из слоев пробки и мертвого луба. У березы пушистой, например, корка обычно мелкочешуйчатая (рис. 2.1.63). Отдельные деревья “пробковых” форм березы пушистой вообще не образуют корки, откладывая в течение всей жизни дерева ровные слои пробки (рис. 2.1.63, А). В их непроводящем лубе феллоген, - меристема, подстилающая и производящая пробку, не перезакладывается. Участки луба (рис. 2.1.63, Б) после перезакладок феллогена изолируются слоями пробки, отмирают и выносятся наружу [112, 113].



У березы повислой достаточно мощная и грубая корка развивается у большинства деревьев [112, 170]. У отдельных особей перезакладки феллогена совершаются раз в 5 - 10 лет (рис. 2.1.64, А), у других, грубокорых, феллоген перезакладывается в непроводящем лубе через каждые 1 - 3 года (рис. 2.1.64, Б).

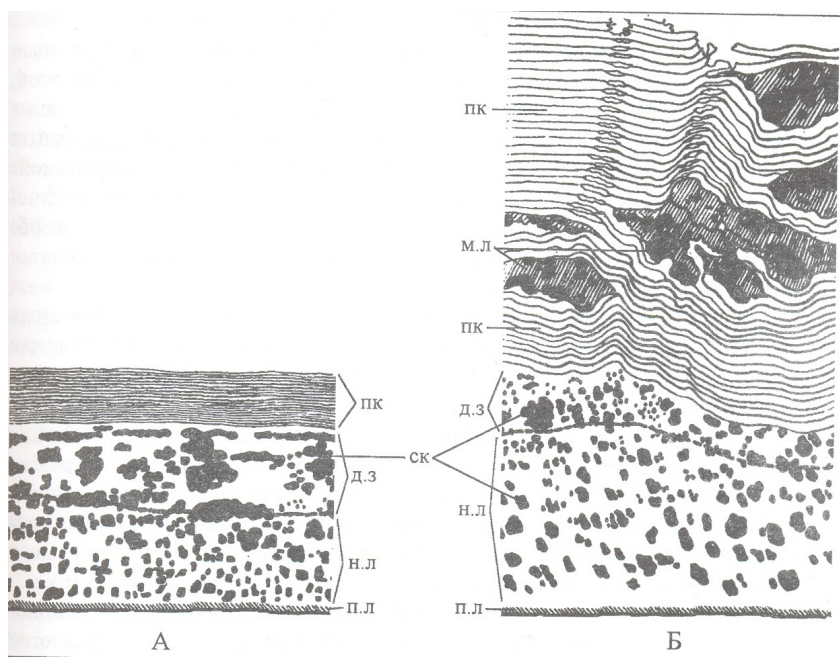
Рисунок пластин корки, характер ее растрескивания послужили основанием для выделения многочисленных форм лесных древесных растений. Гладкокорые, чешуйчатые, пластинчатые формы и их многочисленные подтипы выделены у хвойных пород. Гладкокорые, мелкотрещиноватые и груботрещиноватые с подтипами – у лиственных [135]. Деревья одной популяции отличаются по возрасту начала появления корки, высоте ее поднятия по стволу и другим параметрам [170, 194 ].

Рисунок растрескивания корки и ее рельеф связаны с размещением широких сердцевинных лучей [199, 266] и лучевых аномалий, например, в декоративной древесине явора типа “птичий глаз” [81, 113].

Рис. 2.1.63. Луб и перидерма *Betula pubescens* Ehrh. [112, 113].

А - луб и кольцевая перидерма гладкокорых форм,  
Б - луб и чешуйчатая корка грубокорых форм.

Обозначения: п.л. - проводящий луб; н.л. - непроводящий луб; ск - группы каменных клеток (склерид); д.з. - дилатационная зона; пк - пробка; м.л. - мертвый луб.



Среди деревьев клена остролистного по характеру растрескивания корки в одновозрастном древостое IV класса возраста, образовавшемся на месте концентрированной вырубki военного времени, присутствуют 3-группы деревьев с разным расстоянием  $b$  по периметру ствола между трещинами, делящими корку на пластины. Шаг от модального группового значения  $b$  к соседнему  $\sim 1,1$  см (рис. 2.1.65).

Главный стебель лесных древесных растений - ствол, у большинства лесообразующих пород, приспособленных к конкуренции за свет, отличается прямизной и отсутствием равноценных ответвлений даже в верхней кроновой части. В целом форма такого “типичного” ствола - кумулята частных годовичных приростов. Не даром образующая поверхности ствола успешно аппроксимируется накопительными (кумулятивными) кривыми распределения. Наиболее удачным представляется описание формы ствола спелых деревьев с помощью функции Вейбулла, дифференцированно по высоте для верхней “кроновой” и нижней “деловой” половин дерева [95, 96, 126].

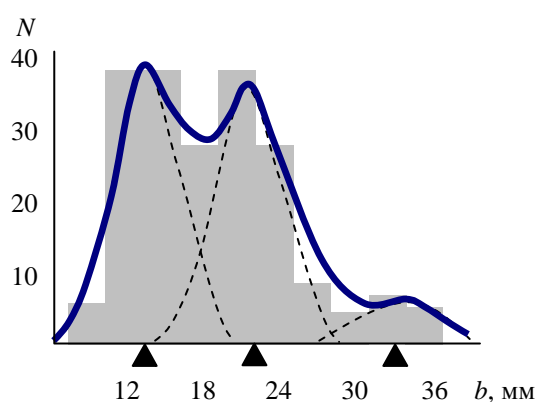


Рис. 2.1.65. Распределение деревьев *Acer platanoides* L. по расстоянию между центрами пластин корки ( $b$ , мм) на высоте 1,3 м. Гафурийский лесхоз Республики Башкортостан. Треугольники на оси  $b$  отмечают  $\sim$  положение групповых мод.

Отголоски шаговых изменений параметров древесного ствола, служившего в течение трех столетий основным объектом лесоэксплуатации и учета, можно увидеть в классических таблицах хода роста основных древесных пород [175]. Так, по высоте в 90 лет ( $H$ , м) и максимальной объемной продукции ствольной древесины ( $Z$ ,  $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$  за 10 лет) сомкнутые сосняки переходят от одного типа зависимости ( $H; Z$ ) к другому. (Максимальный прирост ствольной древесины, который достигается насаждениями в разные декады жизни, может служить показателем бонитета места произрастания). Аналогичный переход от одной прямой ( $H; Z$ ) к другой наблюдается в естественных сосняках и в насаждениях (по преимуществу Западно-Европейских) с ведением интенсивного лесного хозяйства (рис. 2.1.66).

Завершая главу, особо отметим групповой характер изменчивости средних радиальных размеров волокнистых элементов древесины бореальных пород: 14 - 18 мкм (рассеяннососудистые),  $\sim 24 - 29$  мкм (кольцесосудистые) и 30 - 40 мкм (сосновые).

Годичное кольцо древесины строится из квантов по 16 (или 64 у рассеяннососудистых) клеток в радиальных рядах ксилемы. Происхождение квантов мы связываем с политенией



хромосом камбиальных инициалей. Накопив в хромосомах в виде избыточных нитей ДНК 32 копии диплоидного генома, камбиальная инициаль хвойных и кольцесосудистых лиственных пород делится.

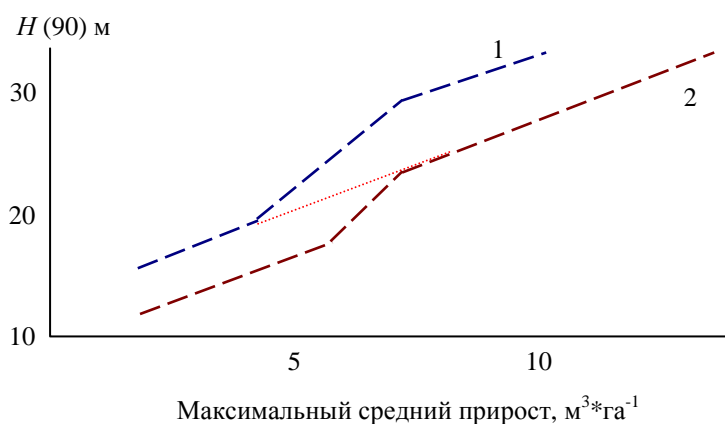


Рис. 2.1.66. Средняя высота ствола сосняков в 90 лет ( $H(90)$ , м) в зависимости от величины максимального прироста объема стволовой древесины ( $Z$ ,  $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$  за 10 лет), соответствующего классам бонитета насаждений [175].

1 - естественное изреживание  
2 - промежуточное пользование

Если принять политенную гипотезу появления камбиальных производных, становится ясна необходимость очередности дополнения флоэмных и ксилемных рядов. Сначала выбирается путь дифференциации: какая из двух дочерних клеток, несущих по 16 нитей ДНК в каждой хромосоме, внутренняя или наружная; станет новой инициалью и остается в камбии удваивать копии ДНК в политенных хромосомах, какая будет порождать производные элементы, распределяя по дочерним клеткам наработанные загодя копии генома.

Делящаяся “полу-инициаль” у хвойных пород образует в конечном итоге квант из 16 радиальных клеток древесины или 8 клеток луба. Клетки флоэмы завершают деления и начинают дифференциацию, имея двойной политенный набор ДНК (тетраплоидный набор информации). Поэтому флоэмные кванты вдвое короче.

Аналогичное политенное образование отмечено у хвойных в эмбриогенезе: хромосомы яйцеклетки содержат 32 копии гаплоидного набора ДНК [14, 68].

У рассеяннососудистых лиственных пород политенные хромосомы камбиальных инициалей содержат по 128 копий диплоидного ДНК-набора. Дочерней клетке “полу-инициали” достаются 64 копии и способность образовать квант из 64 клеток ксилемы с диплоидным набором ДНК.

Особенно крупные клетки сосудов в древесине лиственных пород возникают, вероятно, как клетки, с нередуцированными политенными хромосомами различной ploidy.

Новые элементы ксилемы и флоэмы появляются тангенциальными клеточными слоями, связанными воедино плазмодесменными каналами на боковых радиальных стенках. В древесине хвойных эти каналы превращаются по мере развития вторичной оболочки в окаймленные поры. Отметим, что W. Wolch [320] отвергает возможность существования подобных тангенциальных слоев в камбиальной зоне. Однако в дифференцированной древесине тангенциальные системы трахеид, объединенные порами на радиальных перегородках, реально существуют.



Цепочка делений радиального 16-клеточного ксилемного кванта начинается с образования двух полу-инициалей и заканчивается у хвойных тетрадами клеток выходящих из камбиальной зоны и начинающих дифференциацию. С каждым делением клетки вдвое сокращают уровень политенности хромосом. Для хвойных и кольцепоровых пород по числу копий  $t$  хроматидных нитей ДНК получим ряд:

$$32 \rightarrow 16 \rightarrow 8 \rightarrow 4 \rightarrow 1$$

Последний шаг  $4 \rightarrow 1$  с образованием 4 клеток с однокопийными диплоидными наборами ДНК проходит по непонятным пока причинам сразу, без промежуточных клеток, содержащих  $2t$  наборы (см. рис. 2.1.49).

В серии производных клеток ксилемного радиального кванта при их делении последовательно стоят: одна клетка с  $8t$ ; одна клетка с  $4t$ ; 4 клетки с нормальным  $t$  комплектом ДНК. Последние 4 клетки, выйдя из камбиальной зоны, у хвойных сразу начинают дифференцироваться в трахеиды [85]. В это время следующая, подстилающая политенная клетка  $4t$  делится на 4 “нормальные” клетки, удлиняющиеся в радиальном направлении. И только после этого делится следующая клетка, содержащая  $8t$  - копийный набор ДНК (в конечном итоге на 8 клеток). Производные 16 клеток в радиальной цепочке образуют квант – продукт каскадных делений одной инициали.

Годовой прирост, годовое кольцо древесины строится из  $l$  радиальных квантов и содержит  $16 l$  клеток. Отложенное деление клеток, содержащих 8 копий клеточного набора ДНК (“полу-квант”), при переходе от ранней древесины к поздней или при завершении прироста в конце вегетации, уменьшает величину прироста (раннего или годового) на 8 клеток. Использование клетки, содержащей 8 копий ДНК, не поделившейся ранее (во время предыдущей вегетации или в предыдущей фазы развития ксилемы) удлиняет радиальный ряд  $16 l$  на 8 клеток (см. рис. 2.1.52). В результате появляются подгруппы ( $16 l \pm 8$  клеток).

У рассеяннососудистых пород образование подгрупп связано с аналогичным дополнением или отставанием “полу-кванта” из 32 клеток (см. рис. 2.1.50).

### **2.1.5. Корневые системы.**

Каркас корневой системы дерева составляют скелетные корни: стержневой, горизонтальные, вытянутые вдоль поверхности почвы, якорные корни, уходящие от горизонтальных вглубь. Основу корневой системы образуют корневые лапы, распространяющиеся от комлевой части ствола спелого дерева и в поперечном сечении более или менее вытянутые по вертикали (в крайнем выражении, дощатые корни). На расстоянии около одного метра от ствола они теряют эллиптическую форму сечения и становятся округлыми. На глубине ~1м утрачивает свое особенное положение и стержневой корень. Его главенство, можно предполагать, сохраняется в онтогенезе до виргинильной стадии развития [224].

Второй эшелон корней представляют “мочки” - обильно ветвящиеся тонкие корни диаметром менее 1мм, собранные у взрослых деревьев в компактные группы. Корневые мочки несут активно работающие, поглощающие корни, которые представляют собой нитевидные прозрачные, гифоподобные образования, завершающие опробковевшие корни мочек, или ответвляющиеся от них.

У дуба черешчатого стержневой корень прекращает рост, достигнув длины 1,0–1,2 м. Зато якорные корни, в виде шнуровидных ответвлений диаметром 0,5–2,0см, в нагорных лесостепных дубравах уходят в суглинки на глубину 9–11 м. Горизонтальные корни, расходящиеся от ствола по радиусам, на расстояние до ~15 м, выходя за пределы кроны. Площадь корневого питания дерева в ~4 раза больше площади проекции кроны.

Горизонтальные корни дуба сосредоточены под «пахотным» горизонтом на глубине 30 – 40 см. Они дают не только якорные ответвления вниз, но и ответвления вверх (отрицательный геотропизм), заканчивающиеся корневыми мочками под лесной подстилкой в верхних почвенных горизонтах. Примерно 90% корневой массы в темно-серых лесных почвах приурочено к слою 0 - 40 см [142].

Общая протяженность тонких корней диаметром < 1 мм достигает фантастических величин: В осоково-снытевой дубраве под 1м<sup>2</sup> поверхности почвы в слое мощностью 0,5 м лежит 127 км тонких корней. В бересклетовой дубраве – 547 км. По расчетам О.С. Ватковского поверхность тонких корней в 4 раза превышает величину листового индекса (или в два раза двухстороннюю листовую поверхность), при этом 70% корневой поверхности приходится на корни тоньше 0,1 мм [25].

Неопробковевшие поглощающие корни деревьев обычно микоризированы, - покрыты грибными гифами. Микоризные грибы, регулярно сожительствующие с древесными растениями, образуют не только наружные чехлы гиф (эктомикоризы), но у многих древесных видов существуют в тканях корневых окончаний (эндомикоризы) [18].

От глубины корневой системы, от глубины осевого корня, если он выражен, зависит, по крайней мере, в первые годы жизни высота дерева. На рис. 2.1.67 приведены данные для 3-летних сеянцев дуба из посевов Е.И. Еньковой [70]. Основной ряд изменчивости характеризуют 3 - 4 последовательные группы с примерно параболическим увеличением высоты надземной части растения ( $H$ ) в ответ на удлинение корневой системы ( $L_r$ ).

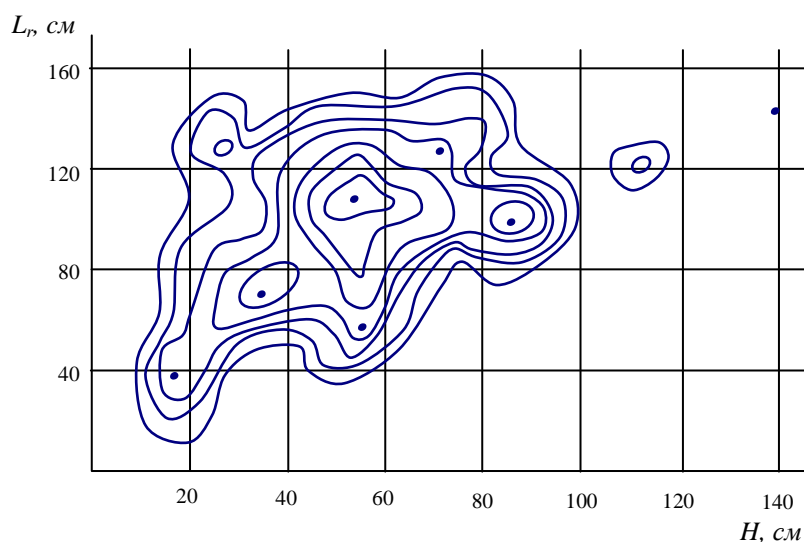


Рис. 2.1.67. Высота надземной части ( $H$ , см) и длина корневой системы ( $L_r$ , см) у сеянцев 3-леток дуба *Quercus robur* L. в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН ( $N = 170$ ). Измерения Е.И. Еньковой в экспериментальных посевах [70]. Распределение сглажено по скользящим прямоугольникам  $10 H$  см x  $20 L_r$ . Сечения по горизонталям:  $n = 0, 1, 3, \dots, 10$ .

Аналогичные ряды изменчивости, состоящие из последовательных групп ( $L_r; H$ ), мы видим в распределении однолетних сеянцев сосны (рис.2.1.68). Выделяются две последовательности ( $L_r; H$ ): а и b.

Наблюдаемая картина ( $L_r; H$ ) представляет собой лишь фрагмент общих рядов изменчивости. Распределение (рис. 2.1.68) построено по данным работы Т.М. Андриевской, связанным с усиленным отпадом однолетних сеянцев. Группы ряда а отличаются от соответствующих групп ряда b относительно меньшими размерами корневой системы. При одинаковой H у сеянцев 4b-группы корни на 25% длиннее, чем у сеянцев 4a-группы. При интенсивном отпаде сеянцы из а ряда выпадают первыми. В результате в семьях, содержащих группы а, изменяется среднее соотношение надземной и подземной масс.

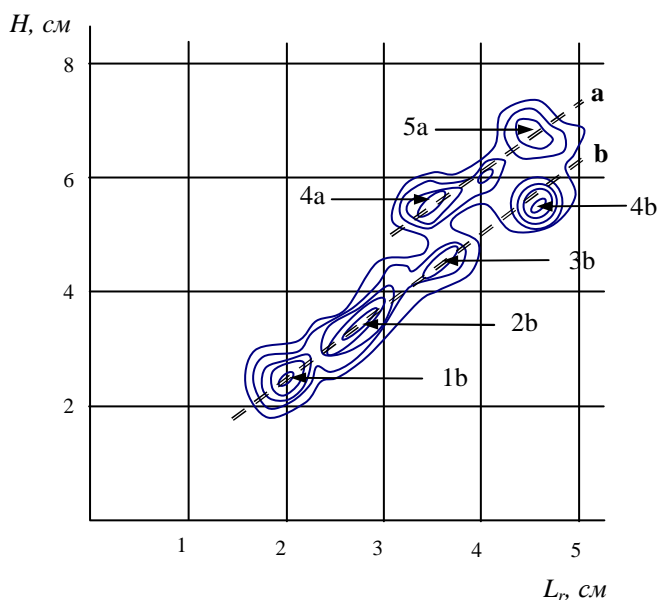


Рис. 2.1.68. Плотность распределения однолетних сеянцев *Pinus sylvestris* L. по длине корневой системы ( $L_r$ ) и высоте ( $H$ ). Выделяются две последовательности ( $L_r; H$ ): а и b. [196].

Приведенные примеры касаются ювенильной стадии развития сеянцев. Более поздние этапы онтогенеза трудно проиллюстрировать массовыми индивидуальными замерами параметров корневых систем. Однако сведения о средних соотношениях стволовой и корневой масс сосняков из базы данных В.А. Усольцева [242] позволяют предполагать, что при массовом анализе индивидуальных определений и во взрослых насаждениях групповая изменчивость будет достаточно четко просматриваться (рис. 2.1.69).

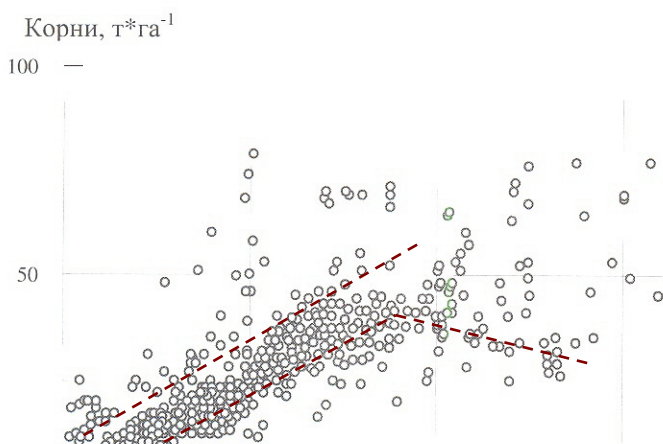


Рис. 2.1.69. Соотношение масс стволов и корней на пробных площадях в чистых сосняках *Pinus sylvestris* L. по базе данных В.А. Усольцева [242]. Пунктирными линиями выделены предполагаемые модальные варианты индивидуальных соотношений корневой и стволовой масс.

У сосны обыкновенной корневая система пластична и способна меняться в зависимости от эдафических условий. На глубоких свежих песчаных почвах сосна развивает стержневой и множество вертикальных якорных корней длиной до 1,5 метров. В верхних горизонтах почвы, на глубине 20–30 см, залегают горизонтальные корни, уходящие далеко за пределы проекции кроны. На очень бедных песчаных почвах для сосны характерно сочетание короткого стержневого корня с длинными шнуровидными горизонтальными корнями, вытянутыми вдоль поверхности почвы. На корнях сосны обычно хорошо развита микориза.

На болотах сосна образует поверхностную корневую систему и поэтому становится ветровальной [170]. Болотным соснам свойственны плоские корневые системы, суходольным - объемные. Эти особенности архитектуры корневой системы наследственно обусловлены. Полусибсовские потомки болотных и суходольных сосен в однородных условиях зеленомошного бруснично-черничного сосняка в экспериментальных посевах на песчаной почве сохраняют специфическую архитектуру корневых систем (рис. 2.1.70).

В 18 лет у ~80% сеянцев сосны болотного происхождения главный корень продолжает стелиться вдоль поверхности земли, отклоняясь от горизонтали не более чем на 30°. Потомки смежной суходольной популяции углубили главный корень в почву. У ~90% сеянцев суходольного происхождения главный корень образовал с горизонтальной поверхностью угол 60–90° [214].

Наследственный характер особенностей корневых систем связан с высокой степенью пыльцевой изоляции болотных популяций в Западной Сибири от смежных суходольных. Если в Европе полусибсовские поколения болотной сосны получают ~30% чужеродной суходольной пыльцы [3, 201], то в Западной Сибири пыльцевая миграция сокращена до ~5% [214].

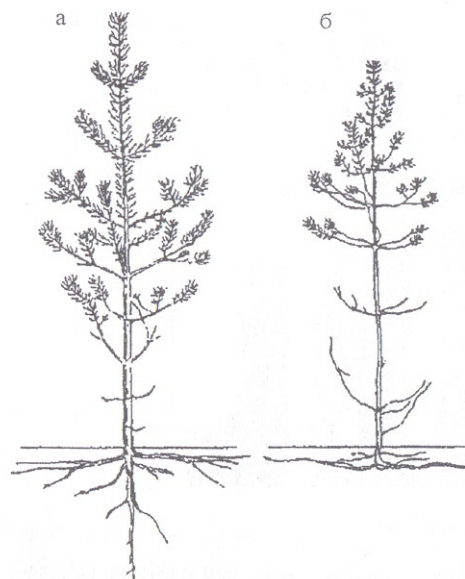


Рис. 2.1.70. Альтернативная архитектура корневых систем у 13-летних сеянцев *Pinus sylvestris* L. потомков смежных суходольной (а) и болотной (б) популяций в экспериментальных посевах на одинаковой песчаной почве в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном [214].

Таким образом, несмотря на отрывочность сведений, можно считать, что параметры корневых систем подчиняются тем же закономерностям групповой изменчивости, что и надземные органы лесных древесных растений.

#### **2.1.6. Генеративная сфера.**

Древесные растения начинают регулярно плодоносить (семеносить) только достигнув генеративной зрелости ( $G_{1.3}$ ). В  $G$ -фазе онтогенеза развитие урожая плодов и семян становится необходимым свойством дерева [224]. Затраты на формирование урожая идут в режиме зарядки-разрядки конденсатора в противофазе с вегетативной продуктивностью и забирают на себя изрядную часть первичной продукции фотосинтеза. В семенные годы по имеющимся оценкам около 30% нетто-продукции  $NPP$  расходуется на генеративную сферу [199].

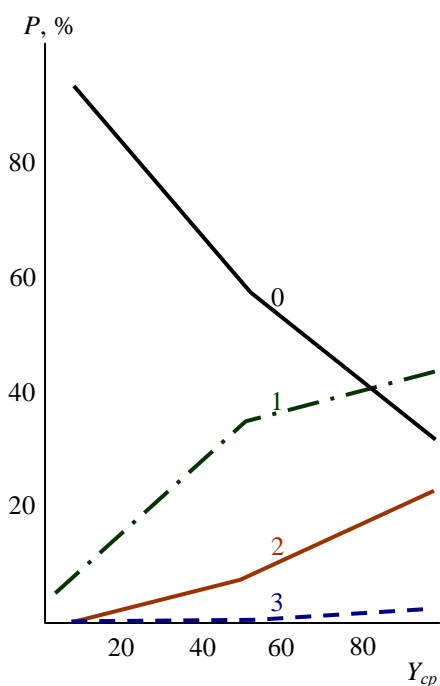


Рис. 2.1.71. Частотная структура ( $P, \%$ ) побегов первого порядка *Pinus sylvestris* L., несущих 0, 1, 2, 3 шишки при увеличении средней величины урожая ( $Y_{cp}$ , шишек на 100 побегов) в 12 сосняках Московской и Тверской областей III-V классов бонитета [197].

После достижения средней величины урожая  $\sim 50$  шишек на 100 побегов скорости изменения  $dP/dY_{cp}$  частот  $P(0)$ ,  $P(1)$ ,  $P(2)$ ,  $P(3)$  резко меняются. Генеративные побеги, несущие четыре шишки  $P(4)$  встречаются редко и не регулярно.

В урожайные годы у хвойных в массе появляются побеги, увенчанные макростробилами (шишечками). После превышения среднего уровня нагрузки кроны урожаем шишек частотная структура побегов, несущих макростробила, меняется. При нагрузке  $>50$  макростробилов на 100 побегов дерево сосны обыкновенной в ответ на увеличение урожая сокращает частоту вегетативных побегов с меньшей скоростью, зато появляются побеги несущие по 3 макростробила (единично по 4) и резко возрастает вероятность образования побегов с двумя шишками (рис. 2.1.71).

Макростробила (шишечки) голосеменных деревьев, разрастающиеся в “озимь”, а затем в шишки, представляют собой метаморфоз побега. Семенные чешуи шишек соответствуют метамерам (брахибластам) удлиненного побега. Число семенных чешуй ( $n_{sc}$ ), несущих у сосновых по 2 семяпочки, и длина макростробила ( $L$ ) коррелируют. Выделяется несколько модальных последовательностей  $L(n_{sc})$ . На рис. 2.1.72 представлены наиболее распространенные модальные зависимости  $L(n_{sc})$ : I-IV. Дерево образует три варианта макростробилов (I-III или II-IV). Отдельные деревья, могут формировать шишки, у которых соотношение ( $L; n_{sc}$ ) выходит за рамки основного набора модальных форм: типа Ia-II или III-V.

Рост макростробила от опыления и до созревания шишки сосны обыкновенной занимает  $\sim 2$  года (рис. 2.1.73), до высыпания семян из шишки почти 3 года. После опыления (A) макростробилов быстро увеличивается в размере и затем, до следующей весны почти не растет. В период дифференциации макрогаметофита, перед оплодотворением яйцеклетки, макростробилов (рис. 2.1.73, C) и содержащиеся в нем семяпочки (S) увеличиваются в размерах более чем в 2 раза, но останавливают рост, дожидаясь опыления макростробилов следующего урожая (B). В короткий промежуток времени, менее декады, между пунктами B и B (рис. 2.1.73), семяпочки и макростробила завершают свой рост. Семяпочки покрываются склерифицированной семенной кожурой, на которую остается только наложить после оплодотворения тонкий слой окрашенных клеток. Оплодотворение яйцеклеток (B) у сосны обыкновенной происходит синхронно с завершением роста шишки и роста жизнеспособных семяпочек. Далее до конца вегетации идет вызревание семян, которое в северных районах ареала сосны часто не заканчивается вплоть до следующего лета [107, 312].

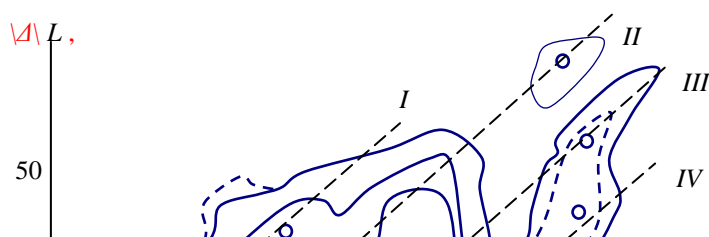


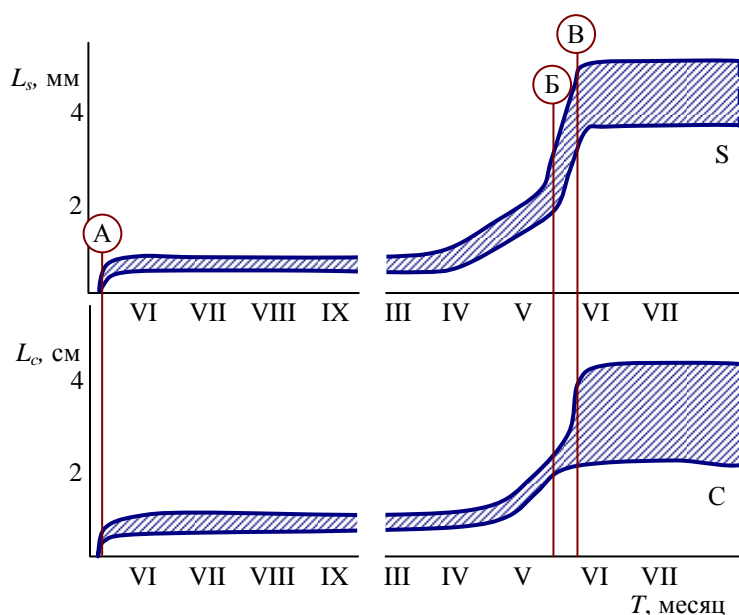
Рис. 2.1.72. Длина шишек ( $L$ ) *Pinus sylvestris* L. в зависимости от числа фертильных семенных чешуй ( $n_{sc}$ ). По измерениям Л.А. Князевой в Западном Казахстане [103].

Рис. 2.1.73. Рост и развитие семян (S) и макростробил (шишек (C)) *Pinus sylvestris* L.. Пунктиром обозначены размеры макростробил прекративших свое развитие на разных стадиях [197].

А - опыление макростробила весной  $i$  года;

Б - опыление макростробил следующего урожая;

В - оплодотворение семян в  $i+1$  году.



Развитие макростробила можно описать в духе Э. Синнота [221] как многоступенчатый процесс, в течение которого последовательно включаются и выключаются разные области генома. Интересный пример – сопряженная изменчивость размера и формы листовничных шишек (рис. 2.1.74). Наиболее короткие шишки – шаровидные (1). При удлинении оси макростробила их сменяют эллиптические шишки (2). Затем включается команда на разрастание семенных чешуй, и появляются усеченно-конические шишки (3). Последний этап развития шишки – второй период роста верхушечных семенных чешуй макростробила и удлинения оси шишки (4). На этом этапе макростробилы листовницы нередко пролиферируют и образуют короткий охвоенный побег, завершающий шишку. Одно и то же дерево может нести шишки 1–3 или 2–4 типов. В то же время существуют деревья с ограниченной изменчивостью формы шишек: 1–2; 2–3 или 3–4 [279].



Совокупности шишек сосны обыкновенной укладываются в последовательности диаметра закрытой шишки и ее длины ( $D$ ;  $L$ ) с двумя переломами (рис. 2.1.75). Форма шишки в каждом из трех рядов ( $D$ ;  $L$ ) проходит этапы усиленного роста по диаметру, по длине и снова - по диаметру.

Гораздо меньше накоплено количественной информации о росте и развитии плодов и семян покрытосеменных лесных деревьев. Из древесных пород равнинных лесов России наибольшее число измерений касается самых крупных семян – желудей дуба. И здесь мы видим проявления индивидуальной дискретной изменчивости (рис. 2.1.76). Если относительную длину желудя охарактеризовать параметром:

$$K = D:(L+11)$$

где:

$D$  - диаметр желудя;

$L$  – его длина.

Каждое дерево приобретает свой индивидуальный диапазон  $K$ , свой угловой канал развития ( $D$ ;  $L$ ) желудей. Популяционный ряд изменчивости состоит из 5 групп с областями определения  $K$ , перекрывающимися на  $1/2$ . Групповые средние  $K_{\text{ср}} \approx 0,28; 0,33; 0,39; 0,44; 0,49$ .

Данные, приведенные на рис. 2.1.76, характеризуют изменчивость размера желудей в урожайные годы, когда зависимость  $L(D)$  примерно линейна. В годы средних и низких урожаев зависимость  $L(D)$  не укладывается в сектор  $K = K_{\text{ср}} \pm 0,15$ . При низких урожаях в областях малых размеров желудей индивидуальные зависимости  $L(D)$  испытывают переломы, подобные наблюдавшимся у шишек сосны (рис. 2.1.75).

Морфологическое многообразие генеративных органов хвойных деревьев: макростробил, шишек (“плодов”), семяпочек, семян, микростробил, пыльцевых зерен, а также траекторий их роста и развития описано подробнее, чем лиственных [107, 180, 196, 312]. Особенно выделяется среди хвойных лесообразующих видов сосна обыкновенная.

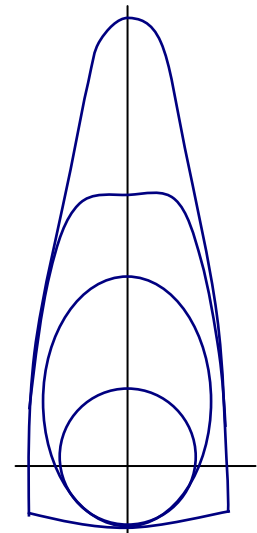


Рис. 2.1.74. Изменчивость формы шишек лиственницы *Larix sibirica* Ledeb. по данным [279].

Шишки:

1 – шаровидные;

2 – эллиптические;

3 – усеченно-конические;

4 – конические.



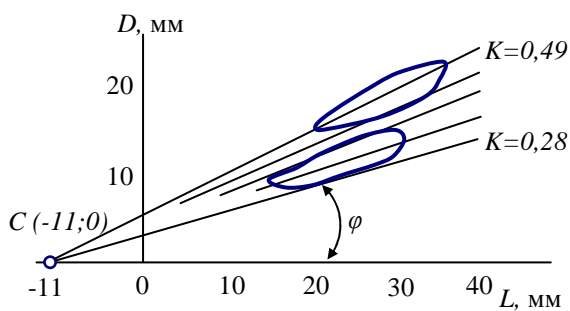
Рис. 2.1.75. Диаметр ( $D$ ) и длина ( $L$ ) закрытых шишек *Pinus sylvestris* L. По измерениям Л.А Князевой в лесных полосах Уральской и Актыобинской областей Казахстана.

$N=1950$  шишек от 72 деревьев [103].

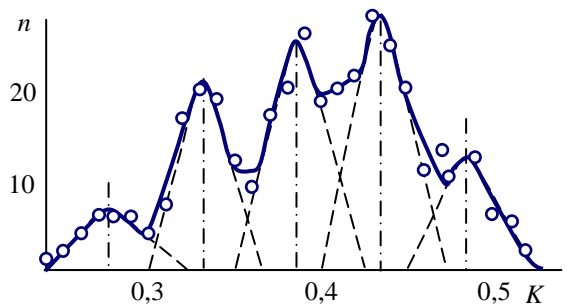
○ 1 - локальные максимумы ( $D$ ;  $L$ );

2 - изолинии плотности распределения – число шишек





Оконтурены области изменения  $(L; D)$  у двух деревьев, относящихся к группам с  $K_{cp} \approx 0,33$  и  $0,49$ .



Однопараметрическое распределение по  $K$  желудей 85 деревьев, по данным авторов и [71, 87].

Рис. 2.1.76. Изменчивость длины  $(L)$ , диаметра  $(D)$  желудей, собранных с индивидуальных деревьев *Quercus robur* L. в годы высоких урожаев (А) и отношения (Б)  $K = D : (L+11)$

Макрогаметофиты и вмещающие их семяпочки сосны по многим параметрам демонстрируют многообразное поведение даже в пределах одной кроны, одного материнского дерева, одной шишки. На рис. 2.1.77 показана сезонная динамика развития семяпочек одного дерева сосны. В каждой шишке этого дерева весной перед оплодотворением большая половина семяпочек прекращает рост. По аналогии с зерновыми культурами такие особи названы “высокочереззерными”. Основную часть популяции составляют низкочереззерные деревья; у которых число пустых и полных семян в шишке  $(n_s)$  в среднем равно удвоенному числу фертильных семенных чешуй  $(n_o = 2 n_{sc})$  минус девять позиций:  $n_s = n_o - 9$ .

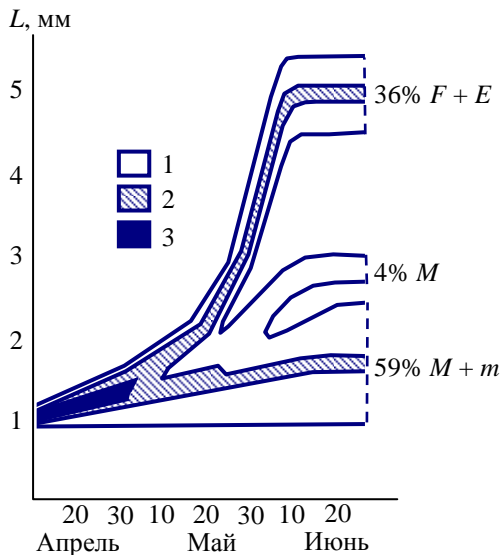


Рис. 2.1.77. Динамика роста семян *Pinus sylvestris* L. по длине ( $L$ ) перед оплодотворением яйцеклеток (в год наблюдения 10 июня) у дерева с регулярным обилием недоразвитых семян. [197]

Плотность распределения:  
 1 - не более 10% семян на 0,1 мм  $L$ ;  
 2 - 10–20% семян на 0,1 мм;  
 3 - более 20%.

Семяпочки:  
 $t$  - с макрогаметофитом, погибшим на втором году в апреле;  
 $M$  - недоразвитые семена;  
 $E$  - пустые семена;  
 $F$  - полные семена

По параметру  $k = n : (n_o - 9)$ , где  $n$  – число семян пустых и полных в шишке;  $n_o$  – число фертильных семян на семенных чешуях шишки, – деревья сосны обыкновенной делятся на 2 группы: высокочереззерные деревья (ВЧ, обычно 10–30% размножающейся части популяции), среднее значение  $k = 0,4$  и низкочереззерные (НЧ, 70–90%), – среднее значение  $k = 1,0$  (рис. 2.1.78). В отдельных районах, например, в Люберецком районе Московской области встречаемость высокочереззерных сосен превышает **до** 80%. В онтогенезе признак ВЧ-НЧ устойчиво сохраняется деревьями [197].

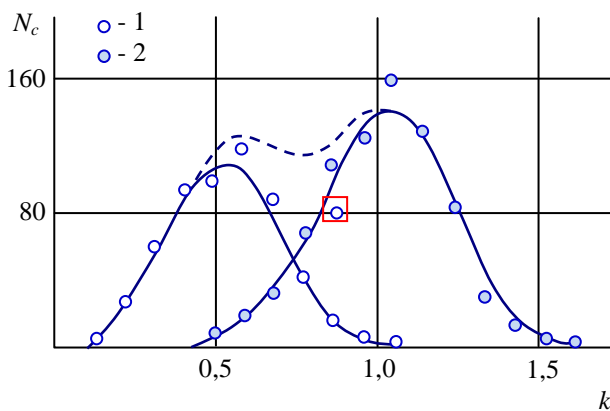


Рис. 2.1.78. Распределение шишек ( $N_c$ ), снятых с 2-х разных групп деревьев *Pinus sylvestris* L.: высокочереззерных (1) и низкочереззерных (2) по параметру  $k = n_s : (n_o - 9)$ , где  $n_s$  - число семян пустых и полных в шишке;  $n_o$  – число фертильных семян на семенных чешуях шишки.

По числу семян ( $n$ ), сформировавшихся в шишках сосны, шишки НЧ- деревьев ( $n_s$ ) группируются в 7–8 групп. ВЧ- сосны образуют группы шишек с ~ вдвое меньшей внутригрупповой дисперсией  $n_s$  (рис. 2.1.79).

Очень интересный признак, определяемый у сосны обыкновенной материнским генотипом – окраска семян. Одновременно с оплодотворением семечки и началом развития зародыша семена сосны окрашиваются. Пустые семена, в которых по тем или иным причинам не произошло оплодотворение яйцеклетки, - не завершают развитие семечек аппликацией на семенную кожуру окрашенных клеток, продолжающих, вероятно, семенное крыло. Пустые семена, хотя и одеты у *Pinus sylvestris* L. склерифицированной семенной кожурой, остаются светлыми, белыми [234].

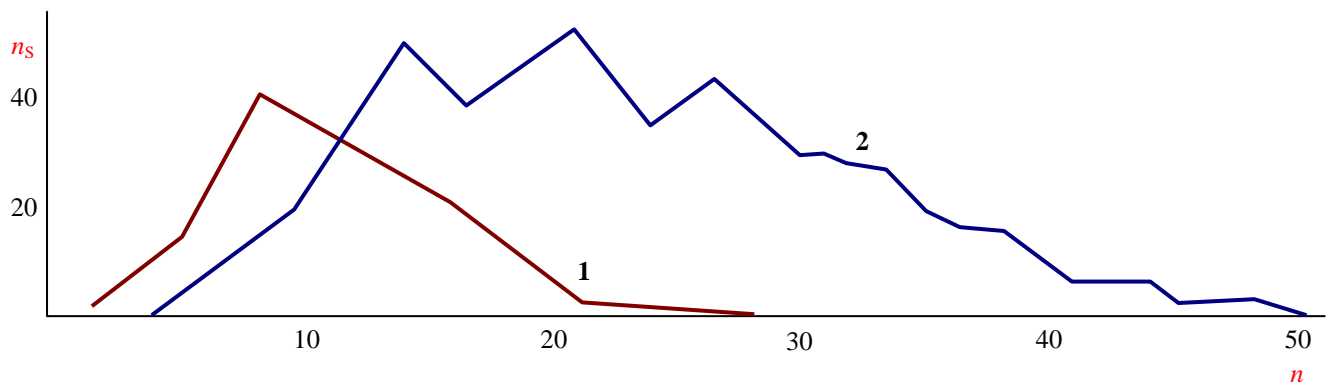


Рис. 2.1.79. Распределение шишек ( $n_s$ ) по числу семян ( $n$ ), сформировавших склерифицированную семенную кожуру, (пустых и полных) у низкочереззерных (1) и высокочереззерных (2) материнских деревьев *Pinus sylvestris* L.

По цвету микростробиллов дерева сосны обыкновенной можно подразделить на две альтернативные вариации – желтопыльниковую и краснопыльниковую [107, 236, 275]. Форма сосны с красной окраской стробиллов (*P. sylvestris* L. var. *erythranthera* Sanio) выделена в конце XIX века, а в середине XX латинское наименование получила и наиболее распространенная форма с желтой окраской стробиллов (*P. sylvestris* L. f. *sulfuranthera* Kozubov). В ряде случаев описаны переходные формы: оранжевая, розовая. Нет сомнения, исходя из опыта вегетативного размножения сосны на лесосеменных плантациях, что окраска пыльников обусловлена генотипом отцовского дерева и устойчиво сохраняется в процессе онтогенеза. Как показали наши исследования [275] встречаемость в популяции форм с красными и желтыми микростробилами различна в разных типах леса или, по крайней мере, в группах типов леса. По сведениям Л.Ф. Правдина [180] доля краснопыльниковой формы в насаждениях сосны составляет менее 5% деревьев. Однако в отдельных типах леса, особенно в сосняках сфагновой группы, ее встречаемость ( $P_e$ , %) сопоставима с встречаемостью желтопыльниковой формы ( $P_s$ , %). В куртинах деревьев, расположенных компактно,  $P_e$  иногда близка к  $P_s$ , а в редких случаях  $P_e > P_s$ .

С улучшением условий произрастания доля участия в насаждениях краснопыльниковой формы сосны снижается до  $P_e = 15 \div 20\%$  общего числа опылителей, а  $P_s$  соответственно увеличивается. По мнению Г.М. Козубова [107], участие особей с красными микростробилами в популяции растет и при продвижении на север, достигая максимума вблизи северных и горных границ. Аналогичные результаты получены Т.В. Филипповой с соавторами при изучении популяции сосны обыкновенной на Урале. “Доля микростробиллов красного цвета на Северном Урале достаточно высока и изменяется от 24,0 до 32,7% (в среднем  $29,5 \pm 1,45\%$ ), на Южном Урале она примерно в два раза ниже”.

Высокая встречаемость краснопыльниковой формы отмечается в хорошо освещенных местопроизрастаниях, в древостоях с малой сомкнутостью крон, редирах сфагнового типа, на верховых болотах [3]. Желтопыльниковая форма превалирует в более густых насаждениях черничного типа с лучшими почвенными условиями.

Наши наблюдения (сезон 2002 года) подтвердили выводы Т.П. Некрасовой о более раннем “цветении” краснопыльничковой формы в молодых и средневозрастных насаждениях. Биологические особенности форм с разным цветом микростробилов и технические свойства их древесины до сих пор не изучены.

В научной печати прошлого века не однократно отмечалось, что морфологические признаки зрелых генеративных органов хвойных (окраска, линейные размеры и масса шишек и семян) характеризуются низкими уровнями экологической и географической изменчивости [118, 142, 188, 197, 234, 235]. Однако в последнее время появляются работы, указывающие на наличие **значительной** экологической составляющей в изменчивости данных признаков. Увеличивающийся прессинг со стороны промышленных объектов на леса вносит дополнительный вклад в индивидуальную изменчивость генеративных органов древесных растений в окрестностях промышленных центров [236]. Амплитуда их варьирования в неблагоприятных условиях увеличивается. Параметры семян варьируют на более высоком уровне, чем плодов и шишек. По мере усиления угнетенности деревьев размеры шишек уменьшаются.

Завершая изложение материалов раздела 2.1, посвященного изменчивости морфометрических показателей древесных растений, хочется еще раз продекларировать: вся изменчивость количественных характеристик древесных растений пронизана “групповщиной”. Эндогенные параметры метамеров, ростовые функции в онтогенезе, индивидуальные внутривидовые различия, – образуют стройные ряды групп, серии форм и корреляционных последовательностей.

Не учитывая системно-групповой характер изменчивости всех признаков, мы не в состоянии подняться на более высокий уровень понимания живой природы. Системы метамерной, популяционной, географической изменчивости биологических объектов открывают нам новые необъятные области исследования.

## Глава 2.2. Поливариантность ответов на раздражение.

В предыдущей главе мы говорили о неоднозначности, поливариантности морфологических структур лесных деревьев. В этой главе мы постараемся показать неоднозначность реакций долго живущего растительного организма - дерева на раздражения. Полиморфизм метамерных структур и разнообразие ответов на внешние условия определяют политипические (полиреактивные) свойства растений и дают право выбора того или иного ответа на раздражитель из набора доступных индивидууму. Там где существует выбор одного из серии альтернативных вариантов, можно начинать разговор о поведении живого объекта. По существу мы уже сталкивались с поведенческими реакциями, когда предполагали возможность выбора типа строения для того или иного органа. Однако морфологические структуры единожды избрав путь развития долго не сворачивают с него, сохраняя созданную форму (по крайней мере, в течение одного строительного цикла). Рассматривая же физиологические реакции, мы сталкиваемся иногда с очень кратковременными и обратимыми состояниями объекта.

Один из возможных ответов растения на внешние раздражения – рост, ускорение или замедление делений соматических клеток, образование клеток «зародышевого пути». Рост и дифференциация клеток – это сборка тех морфологических структур, поведение которых мы собираемся обсуждать. О возрастных, индивидуальных аспектах роста и формообразования мы уже говорили в разделе 2.1, и здесь рассмотрим только те вопросы, которые непосредственно связаны с реакцией меристем на внешние условия, например, с выбором меристематической тканью того или иного варианта строения производной структуры. К кругу вопросов, рассматриваемых в разделе 2.2, относится также поведение растений и их меристем при репарации генома в ответ на изменения частоты его повреждений.

Физиологические и генетические функции организма определяют по существу саму необходимость существования и построения морфологических структур и неотделимы от них. Основные физиологические процессы, на которых мы сможем остановиться: фотосинтез, дыхание, транспирация, - и то, что связано с ними. Из генетических процессов мы рассмотрим только репарационные процессы и их эффекты.

### 2.2.1. Фотосинтез.

Обычно считают, что фотосинтез  $Ph$  плавно реагирует на изменения внешних условий. При постоянстве прочих факторов, величина  $Ph$  определяется как однозначная функция освещения, заданная световой кривой  $Ph = f(L)$ , где  $L$  – интенсивность освещения [54]. Предполагается, что дисперсия экспериментальных точек вокруг этой кривой обусловлена флуктуациями неучтенных и нерегулируемых в эксперименте параметров. Примеры классических световых кривых фотосинтеза приведены в разделе 1.1 (рис. 1.1.4).

Исследования изменчивости светового плато фотосинтеза  $MaxPh$  побегов ели *Picea abies* (L.) Karst. [183] послужили предпосылкой для поиска шаговых изменений интенсивно-

сти  $Ph$  у других древесных пород. У завершившей рост однолетней хвой ели  $MaxPh$  можно рассматривать как величину, имеющую три уровня (см. рис. 1.1.4). Значения  $MaxPh$  отдельного побега лежат на одном из них. У теневых побегов на первом или втором (в порядке увеличения  $MaxPh$ ), у световых – на втором или третьем уровне.

Сводки массовых данных по отдельным листьям, побегам, индивидуумам, говорят о том, что групповая изменчивость  $Ph$  у лесных древесных растений - общая закономерность. Многие параметры интенсивности  $Ph$  допускают объединение данных, относящихся к разным видам. Так, у мелколиственных пород зависимость  $Ph$  от плотности листовой поверхности ПП можно задать единой серией из нескольких кривых (рис. 2.2.1).

Схема фотосинтеза консервативна. В среднем производительность единичного хлоропласта примерно постоянна у самых разных С3 растений, к которым относятся все деревья бореальной зоны [37, 207]. Фотосинтез С3 и С4 растений, их ферментные системы и суточная динамика контрастны лишь относительно [55]. И те и другие могут экспрессировать оба ключевых фермента фотосинтеза: рибулезобифосфаткарбоксилазу (РБФК), свойственную С3 видам, и фосфоенолпируваткарбоксилазу (ФЕПК), свойственную С4 видам. Разница в соотношении активностей РБФК и ФЕПК [207].

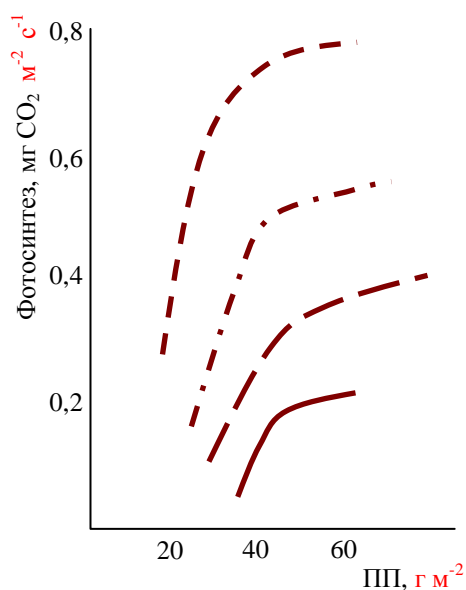


Рис. 2.2.1. Фотосинтез березы и осины (мг  $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot c^{-1}$ ) в зависимости от поверхностной плотности (ПП,  $г \cdot m^{-2}$ ) их листовых пластинок можно описать системой четырех кривых. По [207].

В морфогенезе листьев С3 видов происходит переключение путей метаболизма углерода от преобладания ФЕПК активности с синтезом аминокислот и других органических кислот к преимущественному синтезу углеводов. В разворачивающемся растущем листе 70-80%  $CO_2$  фиксируется с участием ФЕПК и образованием четырехуглеродных кислот [154, 155, 207]. В конце дифференциации клеток мезофилла благодаря росту активности РБФК (рис. 2.2.2) 80% продукции фотосинтеза приходится уже на сахарозу. Возможно, с сохранением ювенильной пластичности фотосинтеза связаны особенности  $Ph$  у сильно затененных побегов елового подроста (см. рис. 1.1.5 д).

Основная “кухня” преобразования энергии света в энергию химических связей органических молекул – хлоропласт. Считается, что хлоропласты, возникли в процессе эволюции эукариотических растений из эндобионтных сине-зеленых водорослей. Размер хлоропластов 3 - 10 мкм коррелирует с размерами прокариот [54]. Эти линзообразные тела, имеют собственную ДНК, не организующуюся в хромосомы перед делениями. Хлоропласты, как и бактериальные клетки, делятся амитозом. Клоны недифференцированных пропластид, предшественников хлоропластов, передаются у большинства покрытосеменных с материнской цитоплазмой, определяя цитоплазматическое наследование пестролистности, ювенильного отсутствия хлорофилла и др. У хвойных пропластиды привносятся цитоплазмой пыль-

цевой трубки, материнские же в яйцеклетке изолируются в тельцах Гофмейстера и уничтожаются. На свету пропластиды дифференцируются в хлоропласты [248]. Всходы с бесхлорофилльными семядолями встречаются в отдельных полусибсовых семьях лесных деревьев: елей, кленов и др. [282].

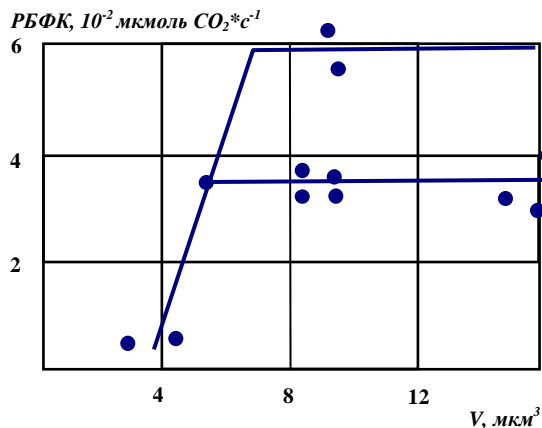


Рис. 2.2.2. Содержание рибулесобифосфат карбоксилазы (фиксируется по активности РБФК), - ключевого фермента фотосинтеза С3 растений ( $10^{-2}$  мкмоль  $\text{CO}_2 \text{ c}^{-1}$  в расчете на 1 хлоропласт), - в зависимости от объема  $V$  хлоропласта ( $\text{мкм}^3$ ). Листья порослевой осины [207].

Фотохимические реакции в хлоропласте проходят между параллельными мембранами, отграничивающими внутренние плоские емкости (тилакоиды), организованные местами в стопки - граны. Темновые реакции осуществляются в строме (пластидный аналог цитоплазмы) [55, 248].

При росте листа (хвои) пропластиды, распределяемые меристемой по зачаткам побегов, дифференцируются в хлоропласты. После распускания почки число работающих хлоропластов увеличивается буквально по дням. У лиственных пород оно достигает максимума через 2,0-2,5 недели от начала листораспускания. Дифференцированная клетка листового мезофилла содержит у лиственных деревьев на ювенильной фазе развития (до 5-7 лет) меньше хлоропластов, чем на более поздних стадиях онтогенеза [207]. У березы, например, от 20 до 22 хлоропластов приходится на клетку мезофилла ювенильного растения и 31-37 – после 10 лет. У дуба – 27-28 и 42-49, соответственно. У сосны, как, вероятно, и у прочих хвойных, клетки мезофилла ювенильных деревьев, напротив, содержат больше хлоропластов, чем взрослых: 91 хлоропласт на клетку в 5 лет и 72-80 - у деревьев 25-100 лет [207]. Зрелый хлоропласт фиксирует  $\sim 30 \cdot 10^6$  молекул углекислоты за секунду. Различия средней продуктивности единичного хлоропласта у растений разных систематических групп малы, что позволяет приближенно считать продуктивность хлоропласта постоянной [37, 258].

Размеры хлоропластов в клетках мезофилла сосновой хвои, завершившей рост, были измерены А.Г. Ковалевым непосредственно на экране монитора [207]. Увеличенные изображения хлоропластов 10 сосен на лесоболотном стационаре ИЛАН в Тверской области измерены линейкой с приближением 0,5 см (рис. 2.2.3). Максимальный размер изображений 27 см ( $l$ , длина) соответствует  $\sim 9$  мкм; минимальный - 6 см ( $b$ , ширина)  $\sim 2$  мкм. У всех сосен два основных максимума ширины хлоропластов приходится на 3,3 мкм и 4,0 мкм. Шаг от одного модального значения  $b$  хлоропласта до следующего  $\sim 0,7$  мкм. Вероятно, ширина хлоропла-



стов отвечает мощности внутренних структур - числу тилакоидов и гран. Шаг  $b$  примерно соответствует средней высоте грани. Выделяется 5 уровней  $b$  хлоропластов (рис. 2.2.3).

Изменчивость  $l$  и  $b$  хлоропластов - итог роста пластид до одного из пяти размерных уровней ширины:  $b = 3,3; 4,0; 4,7; 5,4; 6,2$  мкм. Случаи утолщения хлоропласта без изменений его длины следует отнести на счет новообразования гран тилакоидов.

Модальная ширина хлоропластов у болотных сосен связана с продуктивностью места произрастания. У деревьев из низко производительного насаждения чаще встречаются хлоропласты с модой  $b = 4,3$  мкм. Среди остальных деревьев -  $b = 3,6$  мкм.

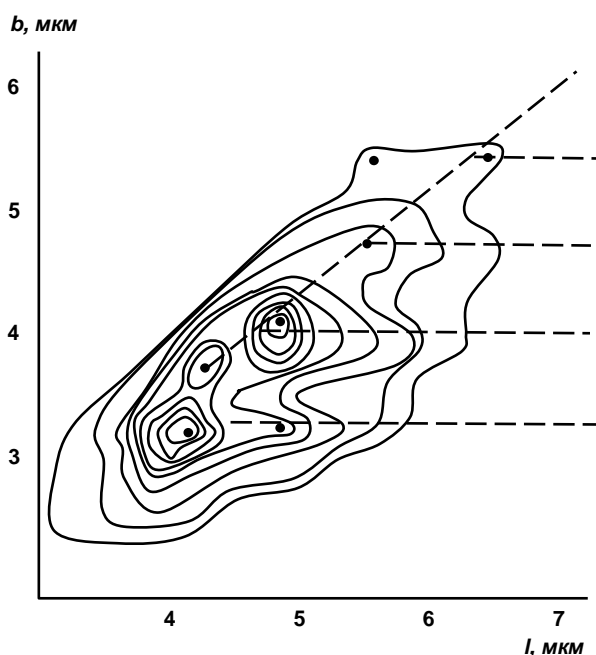


Рис. 2.2.3. Распределение 2199 хлоропластов болотных сосен *Pinus sylvestris* L. по длине ( $l$ , мкм) и ширине ( $b$ , мкм). Изолинии плотности: 10, 20, ..., 90 хлоропластов на  $0,11 \text{ мкм}^2$ . Пунктиром показаны 5 уровней  $b$ , соответствующих, предположительно мощности стопок (гран) тилакоидов. Последний 5 уровень  $b$  уходит в зону единичной встречаемости хлоропластов. Измерения А.Г. Ковалева [207].

Фотосинтетическая активность хлоропластов контролируется ядерным геномом. Пластидный геном, участвующий в контроле фотосинтеза, вряд ли способен обеспечить дружное, синхронное поведение листового мезофилла. Квантовые явления в динамике фотосинтеза отражают, вероятно, его регуляцию ядерными генами. В ядерном геноме сосредоточены светозависимые генетические элементы, включающие обеспечение фотосинтеза, экспрессия которых начинается после предъявления определенного уровня освещенности [153, 294, 310].

Мы попытались выявить квантованность  $MaxPh$  у листьев *Quercus robur* L. и проследить динамику переходов от одного уровня к другому в процессе суточных изменений  $Ph$ , основываясь на наблюдениях за фотосинтезом отдельных листьев дуба, выполненных А.Г. Молчановым [164]. В этом случае, как и у ели, ожидалось обнаружить

три уровня светового плато фотосинтеза  $MaxPh$  с тремя подуровнями в каждом из них [201].

Основной объект исследования - видимый фотосинтез горизонтально ориентированных листовых пластинок дуба черешчатого в экспозиционных камерах. Камеры с помощью штативов устанавливали с вышки в кроне дерева на высоте 21-23 м. Поглощение  $CO_2$  определяли сравнением концентраций  $CO_2$  в потоках воздуха: прошедшего через листовую камеру и пропущенного мимо нее. Расход воздуха менялся в диапазоне  $180-240 \text{ л час}^{-1}$ , что внутри листовой камеры соответствует скорости воздушного потока не более  $0,2 \text{ м с}^{-1}$  (скорости слабого ветра). Видимый фотосинтез  $Ph$  каждого листа А.Г. Молчанов регистрировал непрерывно в течение 2-5 суток инфракрасным газоанализатором ГИП-10. Более подробно методика измерения фотосинтеза представлена в публикациях [159, 246, 313].



Мы проанализировали наблюдения за 5 световыми и 2 теневыми листьями 240-летнего дерева в полево-кленовой дубраве Теллермановского опытного лесничества ИЛАН (Воронежская обл.). Описано 25 суточных ходов  $Ph$  в период 15.07-15.09 в ясные дни с отдельными редкими облаками. Данные с лент самописцев сняты нами с шагом 5 мин (5 листьев) и 10 мин (2 листа). Получено около 4 тысяч оценок интенсивности фотосинтеза [201].

Параллельно с интенсивностью фотосинтеза люксметром Ю-16 была измерена интегральная освещенность горизонтальной поверхности с последующим пересчетом в единицы фотосинтетически активной радиации ФАР (10 тыс. лк =  $189,5 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ ) [246].

Данные наблюдений группировали в матрицы  $\{L; Ph\}$ , чтобы отыскать в области светового насыщения фотосинтеза преимущественно повторяющихся (модальные) значения  $Ph$ . Первичные цифровые оценки частот сгладили скользящим усреднением по трем смежным классам  $Ph$ . Полученная таким образом сглаженная поверхность распределения  $(L; Ph)$  представлена на рисунке 2.2.4.

Выделив на этой поверхности локальные максимумы (модальные значения  $Ph$ ) по градиентам освещенности  $L$  (рис. 2.2.4 А), можно проследить перемещения мод в течение первой половины ясного светового дня на фоне увеличения  $L$ . Дневной ход  $L$  с утра до астрономического полдня соответствует течению времени, исключая редкие эпизоды набегания облаков. Модальные значения  $Ph$  характеризуют серии последовательностей  $(L; Ph)$ : прямые  $a_{1-3}$ ,  $b_{1-3}$ ,  $c_{1-3}$  на рисунке 2.2.4 Б.

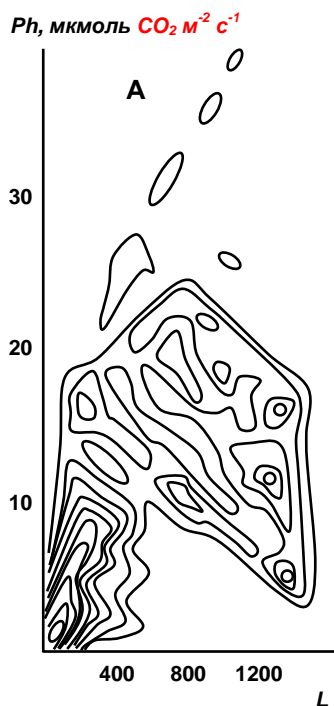
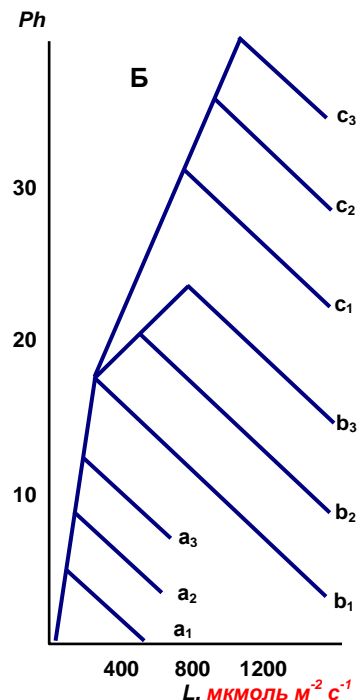


Рис. 2.2.4. Распределение синхронных оценок  $(L; Ph)$ : фотосинтеза ( $Ph$ ) и фотосинтетически активной радиации ( $L$ ). Непрерывные измерения с 5-ти минутным интервалом хода  $(L; Ph)$  у пяти горизонтально ориентированных световых листьев дуба черешчатого. Теллермановское опытное лесничество ИЛАН, 20 дней в июле-августе [201].

А - плотность распределения  $(L; Ph)$ , число наблюдений, попадающих в прямоугольник  $3 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$  на  $200 \text{ мкмоль фотонов } \text{м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Нижняя изолиния - 5, шаг сечений через 5 (до 30 наблюдений, далее сечения через 10).

Б - схема модальных траекторий  $(L; Ph)$ , в ходе суточных изменений  $L$  до астрономического полдня: прямые  $a_i$ ,  $b_i$ ,  $c_i$ .



Световая кривая фотосинтеза описывает линейный рост  $Ph$  при увеличении освещенности ( $L$ ) до некоторой насыщающей величины  $LS$  и затем стагнацию  $Ph$  на плато  $MaxPh$  при  $L > LS$  [55]. Этот образ световой кривой  $Ph$  использован нами при анализе интенсивности фотосинтеза у ели, когда измерения были выполнены на сравнительно коротком временном

промежутке (до 10-11 часов летнего времени). Но, если рассматривать  $Ph$  как функцию  $L$ , изменяющейся в естественной суточной динамике солнечной радиации, классическая форма световой кривой не соблюдается, так как в течение суток параметры световых кривых существенно преобразуются [161, 165]. В безоблачные и малооблачные дни июля-августа  $Ph$  возрастает до  $9^{00} - 9^{30}$  утра (по солнечному времени), достигает  $MaxPh$ , и затем  $MaxPh$  начинает снижаться до минимума, достигаемого ко времени полуденной депрессии  $Ph$ .

В области насыщающей радиации ( $L > LS$ ) световые листья имеют 3 основные моды  $Ph(L)$ , которые снижаются по мере роста  $L$  и приближения полдня, образуя 3 последовательности (рис. 2.2.4 Б), описываемые системой параллельных прямых ( $b_1-b_3$ ). Значения ( $L; Ph$ ), полученные от 10 до 14 часов летнего времени (астрономический полдень  $13^{50}$ ) группируются вокруг этих прямых. Значительно реже точки ( $L; Ph$ ) ложатся выше или ниже  $b_1-b_3$ .

Рассматривая частоты отклонений точек ( $L; Ph$ ) от системы прямых  $b_1-b_3$ , можно проанализировать сравнительно малочисленные данные по отдельным листьям и исследовать повторяемость у разных листьев концентрации точек ( $L; Ph$ ) вблизи  $b_1-b_3$ . На рис.2.2.5 представлены данные по двум световым листьям (рис. 2.2.5 А, Б), одному теневому (рис. 2.2.5 В) и суммарные данные по остальным трем световым и одному теневому листьям (рис. 2.2.5 Г). Видно, что помимо основных максимумов плотности распределения  $Ph$ , тяготеющих к серии параллельных прямых  $b_1-b_3$ , выделяются еще три максимума плотности распределения выше основной серии –  $a_1-c_3$ , и три максимума ниже нее –  $a_1-a_3$  (рис.2.2.4 ББ и рис. 2.2.5 Б). Расположение максимумов основной  $b$ -серии совпадает у всех листовых пластинок, их нет лишь у одного из двух теневых листьев: у него представлены одни только максимумы  $a$ -серии (рис.2.2.5 В). У второго теневого листа (включен в общее распределение рис.2.2.5 Г), в полуденное время встречаются состояния, соответствующие  $b_1$  и  $b_2$ . Максимумы  $c$ -серии отмечены у трех из 5-и световых листьев (один из них представлен на рис.2.2.5 А) и отсутствуют у всех теневых.

По аналогии с елью [183] мы рассматриваем принадлежность значений  $Ph$  к одной из трех серий:  $a$ ,  $b$  или  $c$ , – как выбор уровня; а близость к одной из трех мод:  $a_1-a_3$  или  $b_1-b_3$  или  $c_1-c_3$ , – как выбор подуровня. Теневые листья работают на уровне  $a$ , или на уровнях  $a$  и  $b$ . Световые, – на уровнях  $a$  и  $b$ , или  $a$ ,  $b$  и  $c$ .

На рис.2.2.6 представлены траектории перемещения точки ( $L; Ph$ ) в ходе изменений освещенности  $L$  листовой пластинки в первой половине дня: с  $5^{30}$  до  $13^{00}$  летнего времени. При ясной погоде после утреннего роста и достижения максимума, величина  $Ph$  варьирует вблизи одной из прямых серии  $a$  (теневые листья), серии  $b$  (теневые и световые листья), или  $c$  (световые листья). Амплитуда колебаний  $Ph$  в окрестности серийной прямой составляет  $1,9-2,5$  мкмоль  $CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$  (рис. 2.2.4 и 2.2.5), а отклонения от прямой  $Ph(L)$  не превышают  $1,2$  мкмоль  $CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Изредка перемещения вдоль прямой прерываются переходом к другой прямой (другому состоянию) с шагом кратным  $\sim 6$  ( $6, 12, \dots$ ) мкмоль  $CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$  (рис. 2.2.6).

При затенении листа набегающими облаками точка ( $L; Ph$ ) перемещается влево параллельно оси абсцисс ( $Ph = const$ ), а затем, после прохождения облака, возвращается в исходное положение (см. перемещение в точку  $c$  и обратно на рис. 2.2.6 А, и аналогичные переме-

щения точки ( $L; Ph$ ) на рис. 2.2.6 Б). Тот же эффект наблюдается при искусственном затенении побегов: точка ( $L; Ph$ ) смещается параллельно оси  $X$  влево, рисуя область плато классической световой кривой [54, 161, 201].

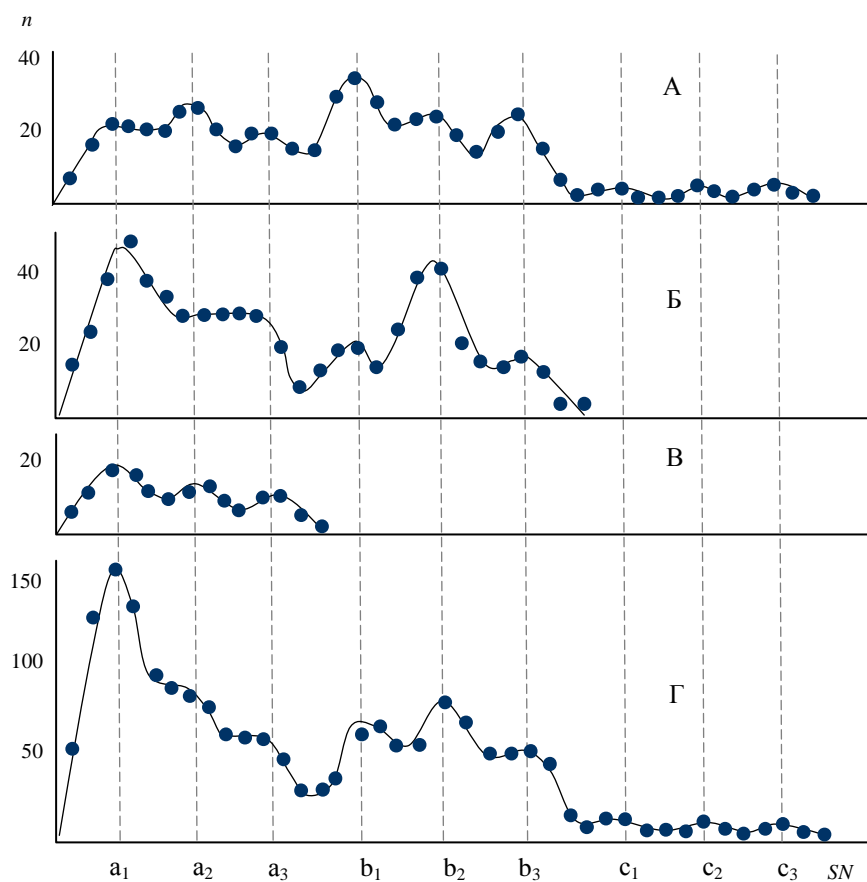


Рис. 2.2.5. Распределение значений ( $L; Ph$ ) в системе равношироких полос ( $SN$  – номер, индекс полосы), параллельных модальным траекториям ( $L; Ph$ ): прямым  $a_i$ ,  $b_i$  и  $c_i$  (см. рис. 2.2.4 Б) [201].  
 А - световой лист площадью  $33,8 \text{ см}^2$ ;  
 Б - световой лист  $53,1 \text{ см}^2$ ;  
 В - теневой лист  $85,5 \text{ см}^2$ ;  
 Г - общее распределение остальных листьев (3 световых и 1 теневой).

Таким образом, прямые  $a$ ,  $b$  и  $c$  серий (рис. 2.2.4-2.2.6) характеризуют падение величины плато фотосинтеза  $MaxPh$  в течение первой половины светового дня, при условии отсутствия шаговых переходов от одного состояния  $MaxPh$  к другому. Если остановить время (или сузить временной интервал), тогда перемещением  $MaxPh$  можно будет пренебречь, и для прямых  $b_1$ - $b_3$  получим такой же, как у ели (рис. 1.1.5) [183], набор состояний листа (подуровней  $Ph$ ).

В районе полдня (12-14 часов летнего времени) шаговые переходы с подуровня на подуровень становятся особенно частыми и происходят примерно раз в 10 мин. В целом, околополуденное распределение по “подуровням” одной серии  $b_1$ - $b_3$  (рис. 2.2.4 и 2.2.5 Б) близко к тому, чего можно ждать при случайном и независимом включении-выключении двух тумб-

леров, управляющих шаговыми переходами [196]. Соотношение частот ( $P$ ) близко к 1:2:1;  $P(b_1) = 0,25$ ;  $P(b_2) = 0,50$ ;  $P(b_3) = 0,25$ .

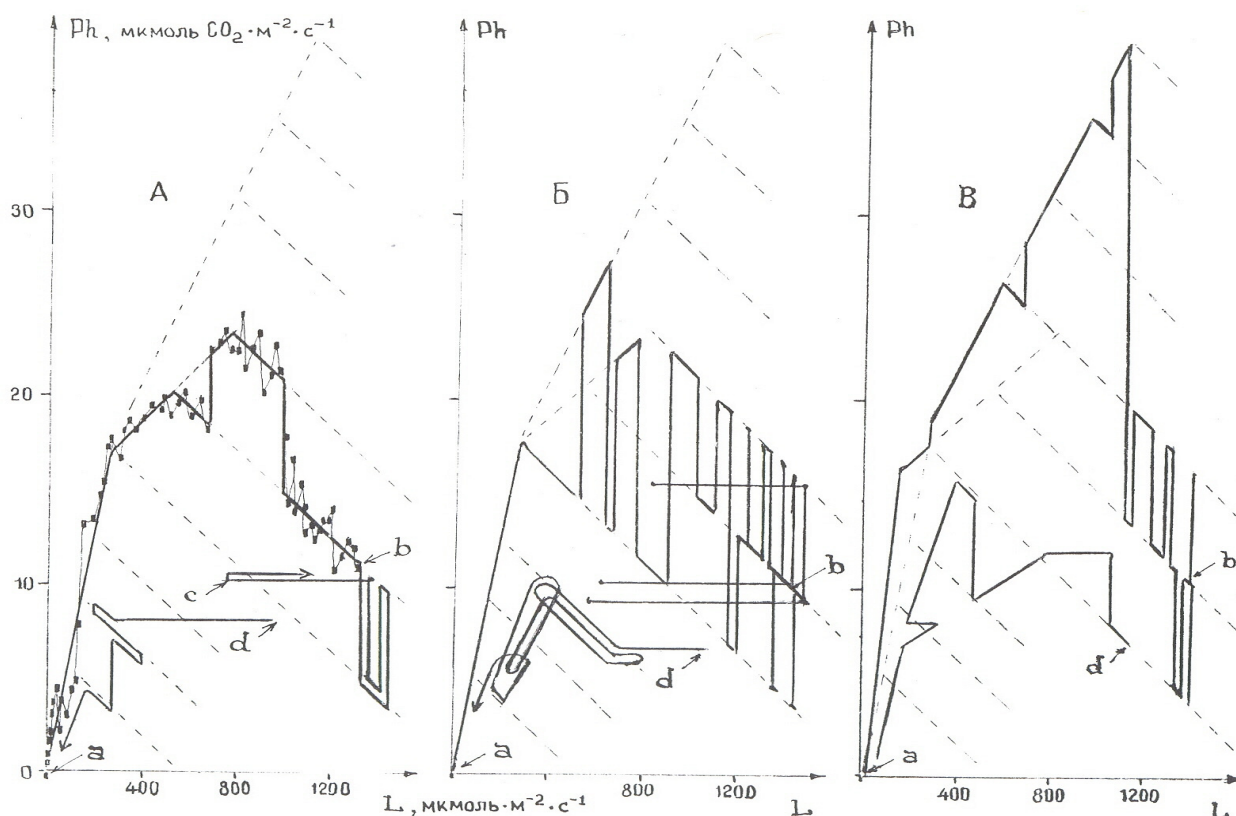


Рис. 2.2.6. Дневной ход изменений ( $L$ ;  $Ph$ ) фотосинтетически активной радиации ( $L$ ) и фотосинтеза ( $Ph$ ) [201].

А - световой лист площадью  $53,1 \text{ см}^2$ , 10 июля, точки - измеренные значения  $Ph$  с шагом 5 мин.

Б, В - световой лист  $33,8 \text{ см}^2$ , 15 июля (Б) и 23 июля (В).

Местное летнее время: а -  $5^{30}$ ; б -  $12^{00}$ ; в -  $12^{35}$ ; д -  $16^{00}$  (астрономический полдень -  $13^{50}$ ).

После 16 часов, с началом заметного падения освещенности, точка ( $L$ ;  $Ph$ ) смещается влево, и затем выходит на нисходящую часть световой кривой, замыкая суточный ход ( $L$ ;  $Ph$ ) к 21 часу 30 мин летнего времени (рис. 2.2.6).

На горизонтально ориентированных световых листьях 10 сеянцев дуба (по листу у сеянца) А.Г. Молчановым проведены дополнительные измерения, использованные нами как контрольные. Возраст сеянцев 6 лет. На время отбора проб газа (~5 мин.) лист помещали в полиэтиленовую экспозиционную камеру. Воздух, пропущенный через камеру и мимо нее (контроль), собирали в переносные полиэтиленовые емкости объемом ~20 л. Концентрации  $\text{CO}_2$  в пробах определяли в стационарных условиях инфракрасным газоанализатором ГИП-10. Такая методика практически полностью исключила перегрев листовых пластинок в экспозиционной камере. Расходы воздуха в системе и скорости его потока в камере соответствовали предыдущему опыту. Этот вариант методики полевого исследования  $Ph$  подробно описан А.Г. Молчановым [161]. Для каждого листа в течение августа получено по 5 - 7 повторных оценок интенсивности  $Ph$  между 10 и 12 часами летнего времени. Всего выполнено 61 измерение.

Дополуденные оценки *MaxPh* сеянцев дуба группируются вокруг тех же модальных значений, что и у листьев перестойного дерева 240 лет. Поскольку во время регистрации *MaxPh* сеянцев небо часто было облачным, для сопоставимости с предыдущим опытом определения  $L_1$ , полученные при затенении облаками, мы заменили на соответствующие значения  $L$ , ожидаемые при полном освещении на время регистрации *Ph*. Плоскость ( $L$ ;  $Ph$ ) была разбита на серию равношироких полос, параллельных модальным траекториям суточного хода *MaxPh* (рис. 2.2.5 Б). В пяти полосах, включающих модальные последовательности, накоплено 38 оценок *Ph*. В четырех полосах, лежащих между ними - только 17 (табл. 6). Отклонение от распределения, ожидаемого при равенстве частот (30,6 замеров *Ph* в пяти полосах и 24,4 - в четырех), существенно при уровне значимости 0,95 ( $\chi^2 = 4,1$  при  $k = 1$ ).

Таблица 6

Распределение оценок ( $L$ ;  $Ph$ ) сеянцев дуба по серии равношироких полос, включающих модальные последовательности  $a_i$ ,  $b_i$  и  $c_i$  (рис. 2.2.6 Б) и интервалы между ними  $I_i$ .

Частота	Индекс полосы значений ( $L$ ; $Ph$ )											Сумма
	$I_1$	$a_3$	$I_2$	$b_1$	$I_3$	$b_2$	$I_4$	$b_3$	$I_5$	$c_1$	$I_6$	
число	3	5	6	10	7	14	1	6	3	3	3	61
%	5	8	10	16	11	23	2	10	5	5	5	100

Итак, в ходе суточных изменений *Ph* листовых пластинок дуба черешчатого мы отмечаем три уровня *MaxPh* ( $a_i$ ,  $b_i$  и  $c_i$ ) с тремя подуровнями в каждом ( $i = 1, 2, 3$ ). У теневых листьев *MaxPh* принимает значения уровня  $a_i$  или уровней  $a_i$  и  $b_i$  (рис.2.2.5). Из пяти световых листьев два фотосинтезируют на уровнях  $a_i$  и  $b_i$ . Три остальные листа работают на всех  $a_i$ ,  $b_i$  и  $c_i$  уровнях.

В отличие от ели, у которой световая специализация побегов однозначно определяет уровень *MaxPh*: или  $a$ , или  $b$ , или  $c$  (исключение составляют побеги ювенильных растений), - световая специализация листьев дуба выражается в полноте ассортимента *MaxPh*. По спектру «разрешенных» уровней *MaxPh* листовые пластинки дуба подразделяются на три группы: ( $a$ ), ( $a$  и  $b$ ), ( $a$ ,  $b$  и  $c$ ).

Трехуровневая изменчивость *MaxPh* отмечается и у других видов древесных и травяных растений. Для иллюстрации (рис.2.2.7) отобраны известные нам публикации с оценками *MaxPh*, полученными по единой методике в количестве нескольких десятков. Это наивысшие значения *Ph* у трех видов хвойных деревьев, определенные в ходе непрерывных наблюдений в полевых условиях [276] и средние оценки *MaxPh* у инцухт линий и межлинейных гибридов свеклы, измеренные на листовых высечках в экспозиционных камерах при фиксированных условиях [133]. Кроме того, на рис. 2.2.7 Г представлены значения *Ph* горизонтально ориентированных листьев дуба черешчатого, полученные А.Г. Молчановым в околополуденное время (13 - 14 часов летнего времени).

По данным публикаций А.Г. Молчанова 1980-х гг., в которых приведены не обработанные первичные наблюдения [160], фотосинтез хвои сосны обыкновенной, также как у ели

имеет три уровня плато с интенсивностью: 0,4; 1,2 и ~2,0 мг  $\text{CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ . Три уровня интенсивности фотосинтеза мы обнаруживаем и у световых листьев березы [160].

Три группы значений *MaxPh* отмечены при анализе внутрикروновой, индивидуальной [183] и межсортной [133] (рис. 2.2.6 Д) изменчивости интенсивности фотосинтеза. Все распределения *MaxPh* соответствуют модели: три уровня с тремя подуровнями.

Наиболее вероятная причина изменчивости процессов с тремя состояниями (в том числе *Ph*) – их регуляция ядерными генами. Наблюдаемые фазовые переходы связываются при этом с включением-выключением блоков генетической информации в двух хромосомах-гомологах ядерного генома [196, 201]. Постоянство шага в изменениях *MaxPh* объясняется зависимостью интенсивности процесса от числа работающих (экспрессируемых) блоков: 0, 1, 2. Иерархия повторов: блоки и домены в блоках контролирует большинство процессов с тремя уровнями и тремя подуровнями (см. рис. 1.1.6).

Мы предлагаем следующую модель генной регуляции *MaxPh*. Генератор шаговых изменений *MaxPh* состоит из тандемных блоков-повторов *B*, включение-выключение которых определяет выбор уровня: *a*, *b* или *c*. В состав каждого блока *B*, из числа имеющихся в хромосомах-гомологах, входит несколько более мелких повторяющихся элементов – доменов *d*. Включение-выключение доменов в терминальном блоке (первом или последнем) определяет выбор подуровня: 1, 2 или 3. Величина *MaxPh* - линейная функция общего числа работающих доменов.

Символически модель генетической системы, контролирующей величину *MaxPh* у ели [183] можно записать следующим образом:

$$\frac{B_1(d_1, d_2^*), B_2^*(d_1, d_2^{**})}{B_1(d_1, d_2^*), B_2^*(d_1, d_2^{**})}$$

Здесь  $B_1$  и  $B_2$  – блоки-повторы в составе хромосом-гомологов, разделенных двойной чертой;  $d_1$  и  $d_2$  два домена в каждом из блоков. При световой специализации побегов в зависимости от освещенности выключаются (вырезаются) 0, 1 или 2 блока  $B_2$ , отмеченных звездочкой. Двумя звездочками отмечены “мигающие” (вкл / выкл) домены в концевых  $B_2$ -блоках у световых и полутеневых листьев (считывание последовательности идет от  $B_1$  к  $B_2$ ). Отмеченные одной звездочкой домены  $B_1$ -блоков становятся терминальными и “мигающими” после отключения или вырезания  $B_2$ .

“Мигание” доменов  $d_2^*$ ,  $d_2^{**}$  определяет переходы с подуровня на подуровень в суточной динамике *Ph*. При этом число работающих доменов в хвое побегов теневого типа  $B_1//B_1$  может принимать значения 2, 3 и 4 (уровень *a*); в хвое полутеневых побегов  $B_1B_2//B_1$  – 4, 5 и 6 (уровень *b*); и, наконец, у световых побегов  $B_1B_2//B_1B_2$  – 6, 7 и 8 (уровень *c*).



У листьев дуба ближайшие модальные значения  $MaxPh$  (подуровни) смежных уровней разделены одним шагом. Следуя логике модели, блоки в этом случае должны состоять из трех доменов каждый:

$$\frac{B1(d1,d2,d3^*), B2^*(d1,d2,d3^{**})}{B1(d1,d2,d3^*), B2^*(d1,d2,d3^{**})}$$

Вырезание  $B_2$ -блоков и включения-выключения  $d_3^*$ ,  $d_3^{**}$  доменов, оказавшихся крайними, породят следующие ряды состояний по числу работающих доменов: теневая серия (уровень  $a$ ) – 4, 5, 6; полутеневая – 7, 8, 9; световая – 10, 11, 12.

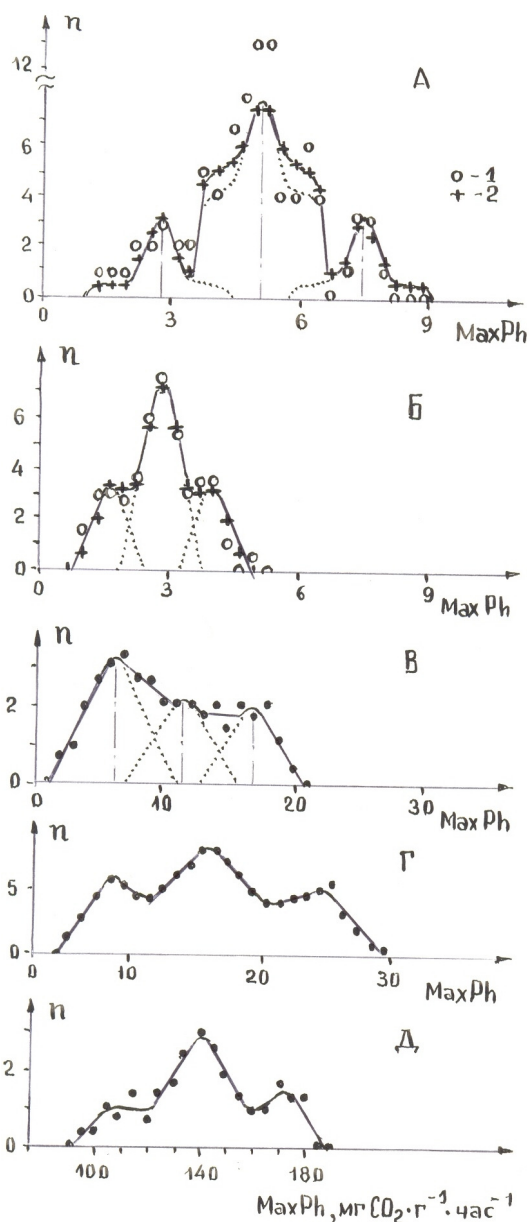


Рис.2.2.7. Распределения оценок максимальной интенсивности фотосинтеза  $MaxPh$  у некоторых видов растений.

А - сосна обыкновенная, 44 побега, май-сентябрь, мг  $CO_2$  на г сухой массы хвои в час [276]. 1- частоты, сглаженные по два; 2 - средние частоты прямого и обратного, повернутого относительно оси симметрии, рядов. Пунктиром выделены три компоненты общего распределения.

Б - ель сибирская, 45 побегов, май-сентябрь, мг  $CO_2$  на г сухой массы хвои в час [276]. Обозначения те же, что в А.

В - лиственница сибирская, 36 побегов, середина мая - сентябрь, мг  $CO_2$  на г сухой массы хвои в час [276]. Точки - частоты, сглаженные по три.

Г - дуб черешчатый, 120 горизонтальных световых листьев в околополуденное время, июль-август, мг  $CO_2$  на  $dm^2$  в час, данные А.Г. Молчанова. Точки - частоты, сглаженные по три.

Д - сахарная свекла, 25 линий и межлинейных гибридов, мг  $CO_2$  на г сухой массы высечки в час [133]. точки - частота линий и гибридов в скользящем интервале 15 мг  $CO_2 \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$ .

Общее, примерно линейное, падение  $MaxPh$  любого из уровней и подуровней с  $9^{00}$ - $9^{30}$  до 14 часов летнего времени при полном световом довольствии листьев и отсутствии заметного их перегрева, связано, вероятно, с угнетением  $Ph$  его продуктами, по мере их накопле-



ния в хлоропластах [154]. В начале лета, на фоне активного роста дерева и потребления продукции фотосинтеза, полуденной депрессии не отмечается и, соответственно, траектории модальных значений  $MaxPh$  у листовых пластинок могут выглядеть как серии прямых, параллельных оси абсцисс. По мере притупления ростовых процессов начало линейного падения величины  $MaxPh$  будет все более приближаться к началу светового дня.

Единое межклетное пространство мезофилла листа, высокая однородность светового режима на всей площади листовой пластинки – предпосылки коллективных реакций клеток мезофилла и эпидермиса. Интенсивность фотосинтеза модулируют коллективные движения устьиц, размещенных на поверхности листового эпидермиса. При замкнутых устьицах диффузия  $CO_2$  из атмосферы в мезофилл резко сокращается. Рост концентрации абсцизиновой кислоты включает ее адресные генов, и специфические белки инициируют замыкание устьиц. Рост концентрации кининов прекращает работу этих генов и обеспечивает открытие устьиц [122]. Возможно, именно устьичные движения осуществляют контроль ядерного генома клеток листа над фотосинтезом.

В период роста и дифференциации листа освещенность, наряду с запасами пластических веществ, доступных несущему побегу, определяет дальнейшую световую специализацию листа: площадь, толщину мезофилла, плотность устьиц на поверхности эпидермиса, удельную поверхностную плотность листовой пластинки и др. [207, 314]. При малой освещенности один или два блока в управляющих  $MaxPh$  тандемах-гомологах выключаются (или вырезаются). После этого способность теневого листа отвечать на рост освещения увеличением  $Ph$  ограничивается уровнями  $a$  и  $b$ , или только одним уровнем  $a$ .

Итак, исследования подтвердили квантованность интенсивности фотосинтеза при световом насыщении (в области светового плато) у разных древесных пород. Дневной ход фотосинтеза сопровождается не только плавными изменениями величины светового плато, но и шаговыми переходами от одного подуровня (уровня)  $MaxPh$  к другому.

В соответствии с развиваемой моделью суточная динамика  $MaxPh$  определяется двумя основными процессами: регуляцией фотосинтеза ядерными генами и его подавлением конечными продуктами  $Ph$ , накапливающимися в течении светового дня в хлоропластах (балансом производства и потребления) [155].

Ювенильный тип фотосинтеза, судя по сеянцам *Picea abies* Karst., обладает необычной пластичностью и способен обеспечивать максимальную производительность открытой, недифференцированной безъярусной кроны сеянца. У прочих древесных растений завершение ювенильной фазы развития также отмечено переопределением параметров листьев, например, числа хлоропластов на одну клетку мезофилла. Это дает основания считать, что  $Ph$  ювенильных деревьев всех видов существенно отличается от  $Ph$  старших возрастных этапов.

Дифференциация клеток листового мезофилла происходит с образованием политенных хромосом. По-существу, каждый цикл деления эукариотической клетки начинается с фазы политенных хромосом. В синтетической фазе, подготавливающей клетку к делению, происходит синтез ДНК и удвоение хроматид. Перед делением клетка существует в политенном  $2t$  состоянии и только после митоза или после первого деления мейоза ее геном нормализуется:

$2t \rightarrow (1t + 1t)$ . Пропуск деления и повтор дупликации хроматид приведет к образованию клетки  $4t$ . В следующих циклах удвоения нитей ДНК появятся клетки  $4t \rightarrow 8t \rightarrow 16t, \dots$  и т.д. При делении клетки, содержащей политенные хромосомы, нет необходимости заново синтезировать копии набора ДНК, остается только распределить имеющиеся копии по дочерним клеткам. Политения с накоплением в хромосомах копий ДНК свойственна, вероятно, многим инициальным клеткам меристем. Мы уже обращались к политенной модели при описании работы камбия. В случае дифференциации листовых пластинок политения палисадной паренхимы подтверждена экспериментально, измерениями содержания ДНК в клетках мезофилла [303].

Накопление копий в материнских клетках мезофилла до уровня  $2t, 4t$  или  $8t$  набора ДНК связано с освещенностью растущей листовой пластинки. При низкой освещенности инициальные клетки создают перед делением в каждой хромосоме набор из  $2t$  молекул ДНК. Набор ДНК клеток-инициалей редуцируются:  $2t \rightarrow (1t + 1t)$ , – до клеток губчатой паренхимы. Материнская клетка, накопившая в хромосомах по 4 копии молекул ДНК проходит серию делений  $4t \rightarrow (2t + 2t) \rightarrow (2t + 1t + 1t)$  с образованием одного слоя  $2t$  клеток палисадной паренхимы. И, наконец, клетка, накопившая  $8t$  нитей ДНК, проходит путь делений  $8t \rightarrow (4t + 4t) \rightarrow (4t + 2t + 2t) \rightarrow (4t + 2t + 1t + 1t)$ . В результате образуются 2 слоя палисадной паренхимы с  $4t$  и  $2t$  политенными наборами ДНК.

Освещение листа во время его роста и дифференциации мезофилла вызывает образование в ядрах клеток столбчатой (палисадной) листовой паренхимы политенных молекул, сперва  $2t$ , а при более интенсивном свете, –  $4t$ . Одновременно освещение листа вызывает и дифференциацию тилакоидов в хлоропластах [248]. В итоге мы получаем ряд световых и тепловых листьев (хвоинок) сочетающих функциональные особенности (интенсивность фотосинтеза) с особенностями структуры фотосинтезирующих органов.

### ***Глава 2.2.2. Восходящий и нисходящий транспорт. Запасы.***

Рассматривая транспортные и запасающие функции ствола деревьев, мы выделяем два основных пути: восходящий (движение пасоки вверх по ксилеме) и нисходящий (движение продукции фотосинтеза вниз по флоэме). В стволах, хвое и корнях деревьев вещества, отбираемые паренхимными клетками из восходящего и нисходящего транспортного пути, формируют запасы для следующего прироста. В период зимнего покоя у деревьев бореальной зоны ток пасоки практически прекращается, прекращается и транспорт продукции по флоэме. В этом разделе мы обсудим лишь некоторые аспекты работы сложнейшей системы почва-растение-атмосфера, открытой летом и замкнутой зимой (не считая заторможенный прирост глубоких ярусов корневых систем, зимнее испарение и фотосинтез хвойных). На восходящем отрезке тока его двигатели – корневые окончания, поглощающие воду (нижний концевой двигатель) и листья, испаряющие воду в атмосферу (верхний концевой двигатель). На нисходящем отрезке транспортной цепи – клетки мезофилла, закачивающие продукты фото-

синтеза во флоэму листовых жилок, затрачивая при этом часть связанной энергии, и нефотосинтезирующие паренхимные клетки стеблей и корней, потребляющие продукты фотосинтеза и создающие градиент концентраций пластических веществ [43, 55, 85, 117, 130, 170, 301].

Ворота из мезофилла в атмосферу - устьица. Полностью открытые устьичные щели превращаются в округлые отверстия и делают эпидермис листа дырчатым, похожим на дуршлаг. Хотя суммарная площадь устьичных щелей составляет всего лишь 4% листовой поверхности, но в открытом состоянии они обеспечивают свободный газообмен между атмосферой и мезофиллом. Испаряемость с водной поверхности примерно равна величине транспирации листа через открытые устьичные щели [54, 55, 117, 301].

Ширину устьичного отверстия меняют замыкающие клетки устьиц [85]. Они – основные регуляторы поступления  $\text{CO}_2$  в мезофилл путем диффузии из атмосферы по градиенту концентраций углекислоты. Изменяя апертуру устьичной щели замыкающие клетки – регулируют интенсивность фотосинтеза, транспирации и тока пасоки по стволу (табл. 7). Поведение замыкающих клеток устьиц, не связанных плазмодесмами с клетками листового эпидермиса и изолированных подустьичной полостью от паренхимы мезофилла, обусловлено падающим светом.

Устьичная щель имеет три метастабильных состояния: открыта, приоткрыта и закрыта. Наблюдаемые шаговые изменения фотосинтеза, когда лист реагирует как целостная система, свидетельствуют о синхронных “фазовых переходах” устьичного аппарата из одного состояния в другое. Единое межклеточное пространство мезофилла листа и высокая однородность светового режима на площади листовой пластинки – основные предпосылки коллективного поведения устьиц.

Устьичные движения контролируют кинины и абсцизиновая кислота. Экспрессия абсцизиновой кислоты (АБК) в стрессовых ситуациях включает ее адресные гены. Вырабатываются специфические белки, и устьичные щели замыкаются. Кинины, поступающие с током пасоки из корневых окончаний, блокируют работу адресных генов АБК и инициируют открытие устьиц [122]. Обзор альтернативных объяснений механизма устьичных движений дан в [55].

Таблица 7

Интенсивность фотосинтеза ( $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ) световых листьев *Quercus robur* L. при насыщенном освещении ( $\geq 30\%$  полного), транспирация ( $\text{г H}_2\text{O дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ) и скорость тока пасоки ( $\text{м ч}^{-1}$ ) при средних метеорологических параметрах в 10 - 11 часов солнечного времени в зависимости от состояния устьиц в ясный день [73, 226, 278]

Состояние устьиц	Фотосинтез, $\text{мг CO}_2 \text{ ч}^{-1}$	Транспирация, $\text{г H}_2\text{O дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$	Скорость тока пасоки, $\text{м ч}^{-1}$
Открыты	25 - 32	1,2 - 1,3	0,8
Полуоткрыты	13 - 20	0,6 - 0,7	0,4
Замкнуты	1 - 7	0,3 - 0,4	0,2

Состояние устьиц (открыты – полуоткрыты - замкнуты) резко меняет водный потенциал  $\psi$ , МПа, листа *Quercus robur* L. (рис. 2.2.8). В конце июня с 6 до 10 часов летнего времени (4 - 8 ч по солнцу) устьица приоткрыты, освещение листовой пластинки нарастает до насыщающего уровня,  $\psi$  плавно снижается до -1,7 МПа. После 10 (8) часов утра устьица открываются во всю ширь и  $\psi$  резко, в течение получаса, падает до  $\psi = -2,8$  МПа. С открытыми устьицами лист успешно функционирует до 15 часов (13 ч по солнцу). Низкий водный потенциал мезофилла  $\psi$ , МПа [230] сигнализирует о водном стрессе. В ответ на иссушение мезофилла и падение освещенности, устьица переходят из открытого в полуоткрытое состояние,  $\psi$  возвращается к величине  $\psi = -1,7$  МПа (рис. 2.2.8). Вечером, в 20 (18) часов устьица закрываются окончательно, и  $\psi$  начинает постепенно повышаться, достигая к 22 (20) часам  $\psi = -0,7$  МПа [83, 182].

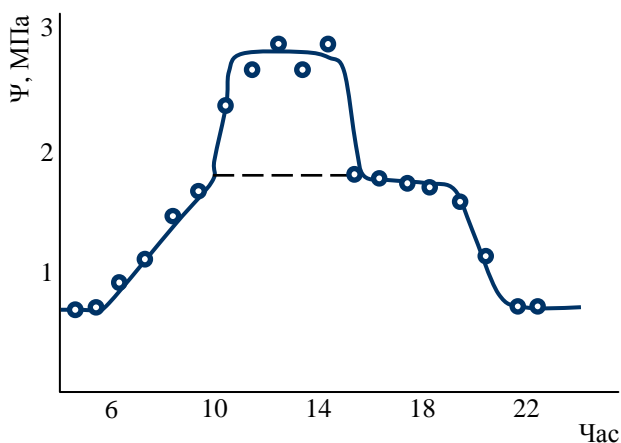


Рис. 2.2.8. Дневной ход водного потенциала ( $\psi$ , МПа) листовой пластинки *Quercus robur* L. Третья декада июня. Теллермановское опытное лесничество ИЛАН. Определения В.В. Иванова [84]. Часы летнего времени (солнечное поясное плюс 2 часа).

Основным сигналом для движения устьиц служит, вероятно, освещенность (рис. 2.2.9). В условиях нормального водообеспечения дуба устьица с рассветом приоткрываются. При световом потоке, падающем на горизонтальную поверхность,  $Q \geq 0,4$  кал  $\text{см}^{-2}$   $\text{мин}^{-1}$  устьичные щели начинают переходить из состояния “приоткрыты” в состояние “открыты”. При  $Q \geq \sim 8$  кал  $\text{см}^{-2}$   $\text{мин}^{-1}$  все устьица открыты. При  $Q < 8$  кал  $\text{см}^{-2}$   $\text{мин}^{-1}$  устьица снова прикрываются на половину и водный потенциал листьев ( $\psi$ ) резко возрастает с  $\psi = -2,7 \div -2,9$  МПа до  $\psi = -1,7 \div -1,8$ . При нехватке влаги устьица остаются в дневное время закрытыми, на рис. 2.2.9 закрытым на день устьицам соответствует все поле значений ( $Q$ ;  $\psi$ ).

Водный потенциал  $\psi$  служит универсальным показателем состояния системы “почва-растение-атмосфера” и характеризуется давлением в МПа (1 МПа = 10 бар  $\approx$  10 атм). Вода в этой системе перемещается по градиентам  $\psi$  [55, 223, 230]. В почве и не фотосинтезирующих тканях растения  $\psi$  определяли криоскопическим методом [30], в листьях с помощью камеры давления [226]. Для определения  $\psi$  листьев, свежесобранные листовые пластинки помещали в камеру. Черешок листа выводился наружу через пробковую или резиновую муфту. За срезом черешка следили под бинокулярной лупой. Фиксировали давление газа в камере  $\psi$ , при котором на срезе черешка появится капля влаги, выжатой из мезофилла [20]. На Строянов-

ском кордоне Теллермановского опытного лесничества ИЛАН стационарная камера давления для измерения  $\psi$  листьев была создана А.Г. Молчановым [226].

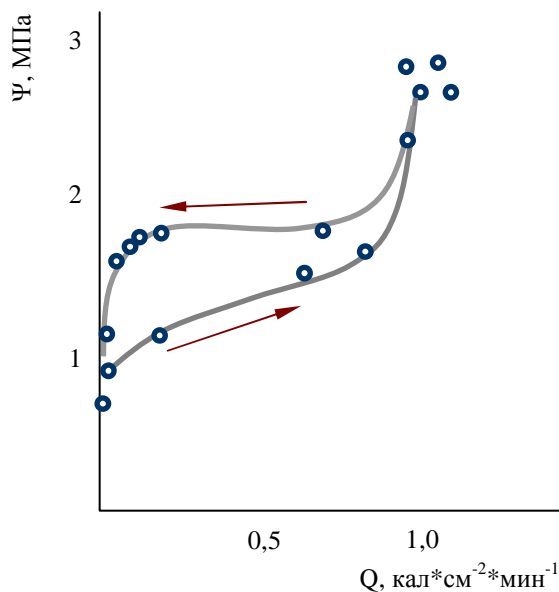


Рис. 2.2.9. Зависимость водного потенциала листьев *Quercus robur* L. ( $\psi$ , МПа) от их освещенности ( $Q$ , кал см<sup>-2</sup> мин<sup>-1</sup>). Стрелки указывают направление перемещения точки ( $Q$ ;  $\psi$ ) в ходе светового дня. Теллермановское опытное лесничество ИЛАН. По [84].

Высокие значения вечернего (ночного) и предрасветного ( $\psi PD$ ) водного потенциала листьев (рис. 2.2.8  $\psi = -0,7$  МПа) свидетельствует о достаточном водном обеспечении дерева. При дефиците влаги в корнеобитаемых горизонтах почвы низкие значения  $\psi$  листья ( $\psi < -0,9$  МПа) сохраняются до вечера, нормальное влагосостояние листьев лишь постепенно восстанавливается к утру ( $\psi PD = -0,5 \div -0,7$ ). Если водный потенциал листьев за ночь не успевает восстановиться  $\psi PD = -1,0 \div -2,0$ , то интенсивность дыхания надземных нефотосинтезирующих частей растения возрастает в  $2,0 \div 2,5$  раза, дыхание корней, наоборот, в ходе засухи сокращается за неделю почти до нуля [164, 207]. При  $\psi PD \leq -2,0 \div -2,2$  МПа устьица остаются закрытыми весь световой день. Стволовое дыхание падает. Газообмен и транспирация листьев идут замедленно, только за счет кутикулярной диффузии воды и газов.

Интенсивность транспирации побегов сосны обыкновенной с помощью электропсихрометра определила Т.Г. Молчанова. Разность температур сухой и смоченной термопар фиксировал многоканальный потенциометр КСП-4. Из экспозиционной камеры в кроне сосны (полиэтиленовый мешок с двумя отверстиями), закрепленной на побеге, через одно отверстие насосом отбирали воздух, через второе в камеру поступал свежий, со скоростью  $60 \text{ дм}^{-3} \text{ ч}^{-1}$ . Параллельно замеряли влажность наружного воздуха. Показания на ленты самописцев поступали с шагом 2,5 мин. Более подробно методика изложена в [167].

Интенсивность транспирации побегов в 40-летних культурах сосны Ia класса бонитета (Ярославская область [167]) сочетает дискретные (шаговые) и постепенные изменения, зависящие от поступления солнечной радиации (рис. 2.2.10). Хорошо просматривается основная последовательность:

$$Tr_0 \approx Q - 0,2,$$

где:

$Tr$  - средняя за световой день интенсивность транспирации побега сосны, г  $\text{H}_2\text{O г}^{-1}$  (сырого веса хвои)  $\text{ч}^{-1}$ ;

$Q$  - суммарная освещенность за день, кал см<sup>-2</sup> мин<sup>-1</sup>.

Последовательность  $Tr_0$  характеризует стандартную динамику устьичных движений. Если просуммировать данные наблюдений по диагоналям ( $Tr; Q$ ), параллельным основной линейной зависимости  $Tr_0 = I(Q)$ , получим распределение отклонений от  $Tr_0$ , приведенное на выноске справа. Основную последовательность  $Tr_0$  дублируют параллельные ей:  $Tr_{-0,5} = Q - 0,7$ ;  $Tr_{0,5} = Q + 0,3$ ;  $Tr_{1,0} = Q + 0,7$ . Полного замыкания устьиц на весь световой день (чему отвечала бы  $Tr_{-1,0} = Q - 1,2$ ) не происходило: несмотря на жаркое и сухое лето, сохранялся достаточный запас почвенной влаги [167].

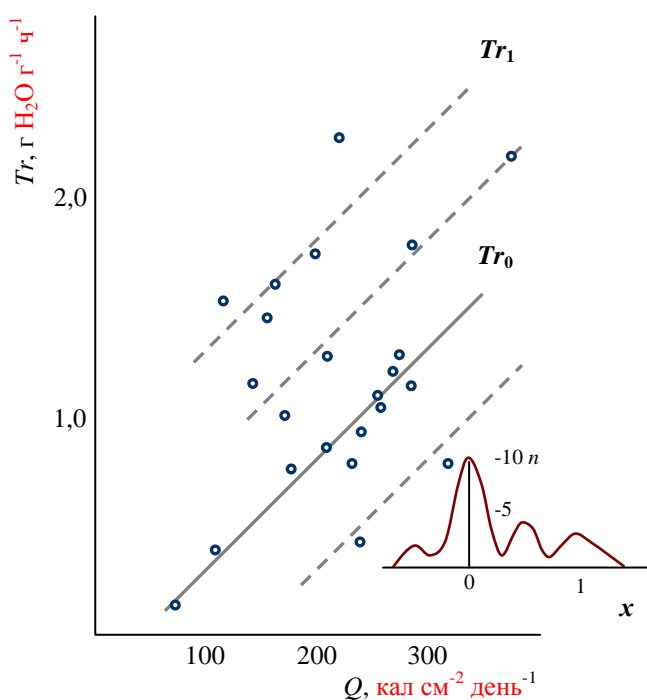


Рис. 2.2.10. Средняя интенсивность транспирации  $Tr$  побегов *Pinus sylvestris* L. в зависимости от их освещенности  $Q$ . Представлены побеги первого и второго года в конце июля - августе.

На выноске справа показано распределение измерений  $Tr$  (день-побег) по  $Tr_0 (Q) + Tr$  диагоналям;  $Tr_0$  поставлено в соответствие  $x = 0$ ;  $Tr_1 \sim x = 1$ . Выделяется серия диагоналей ( $x = -0,5; 0,0; 0,5; 1,0$ ), соответствующих максимумам плотности распределения ( $Tr; Q$ ).

Поскольку верхние и нижние части побега а, возможно, и каждой хвоинки, ведут себя по-разному (см. рис. 1.1.7), - помимо зависимостей  $Tr(Q)$ , характеризующих основные состояния устьиц (на выноске рис. 2.2.10 им соответствуют максимумы плотности распределения  $x = 0$  и  $x = 1$ ), появляются промежуточные состояния  $x = \pm 0,5$  и соответствующие им максимумы частот. При  $x = -0,5$  - половина устьиц закрыта, половина полуоткрыта;  $x = 0$  - устьица полуоткрыты; когда  $x = 0,5$  - половина устьиц полуоткрыта, половина открыта;  $x = 1$  - все устьица открыты.

Регистрация суммарной транспирации побега сосны не позволяет перейти к транспирации отдельных хвоинок (листьев). Кроме того, у сосны побеги текущего года с однолетней хвоей и приросты прошлого года с двухлетней хвоей имеют дополнительную испарительную поверхность стебля. Поэтому ниже мы рассмотрим данные о транспирации единичных листовых пластинок дуба (рис. 2.2.11). При мониторинге транспирации листьев дуба черешчатого в августе 1986 г и в июле-августе 1987 г. в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН (южная лесостепь) Т.Г. Молчанова регистрировала водяной пар, выделяемый листьями, электропсихрометром с записью на ленты самописцев с потенциометра КСП-4.

Экспозиционные камеры установили с вышки в крону 240-летнего дерева. За парами листовых пластинок (световой - теневой лист) наблюдали поочередно или одновременно. Параллельно с транспирацией фиксировали освещенность листовых пластинок, температуру и влажность воздуха. Как и для сосновой хвои, основным фактором, определяющим  $Tr$ , оказалась средняя (суммарная) освещенность листовой пластинки за день. Линейная зависимость  $Tr(Q)$  соответствует типичной динамике устьичных движений во второй половине лета в южной лесостепи (рис. 2.2.11). В ясные дни сухого периода, когда поступающая солнечная радиация превышала критическую сумму ( $\sim 420$  кал  $\text{см}^{-2}$   $\text{сут}^{-1}$ ), дополуденный избыток радиации вызывал преждевременное замыкание устьиц и скачкообразное падение  $Tr$  (рис. 2.2.8; 2.2.9).

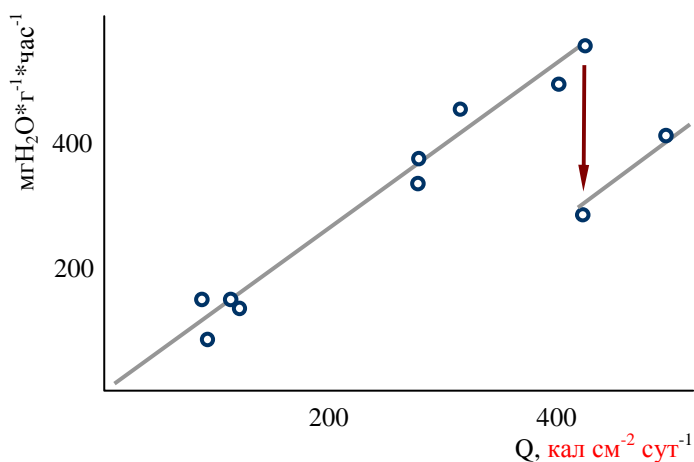


Рис. 2.2.11. Интенсивность транспирации единичных листьев дуба *Quercus robur* L. ( $Tr$ , мг  $\text{H}_2\text{O}$   $\text{г}^{-1}$   $\text{ч}^{-1}$ ) в зависимости от суммарной солнечной радиации, поступившей за световой день на поверхность листа ( $Q$ , кал  $\text{см}^{-2}$   $\text{сут}^{-1}$ ). Измерения Т.Г. Молчановой, июль-август.

Освещенность фотосинтезирующих органов, - энергия, приносимая светом в мезофилл, влияет на транспирацию двойко: как непосредственный нагреватель (испаритель) и как регулятор устьичных движений. Ответы хвои или листовой пластинки на изменения  $Q$  нельзя описать единой зависимостью, - только серией линейных последовательностей  $Tr(Q)$  (рис. 2.2.10; 2.2.11), каждая из последовательностей соответствует определенному состоянию или определенному суточному ритму движений устьиц.

Коллективные движения устьиц отражаются в поведении всей кроны дерева. Они изменяют среднюю интенсивность фотосинтеза и транспирации кроны, величину тока пасоки по стволу от корней дерева и сток продукции от кроны к корням [73, 117]. Рассматривая данные, полученные на дубе скальном [297], мы видим, что интенсивность тока пасоки  $f$  (а следовательно, и транспирации) имеет три модальных уровня (шаг  $\sim 0,1$  м  $\text{ч}^{-1}$ ), соответствующих преобладающему состоянию устьиц (рис. 2.2.12).

Квантовые явления в движении пасоки отмечены при  $f > 0,1$  м  $\text{ч}^{-1}$ . Начальный отрезок поливариантной ломаной линии I - III (рис. 2.2.12 а) соответствует замедленному утреннему (ночному) водопотреблению дуба и не сопровождается коллективными изменениями состояния устьиц.



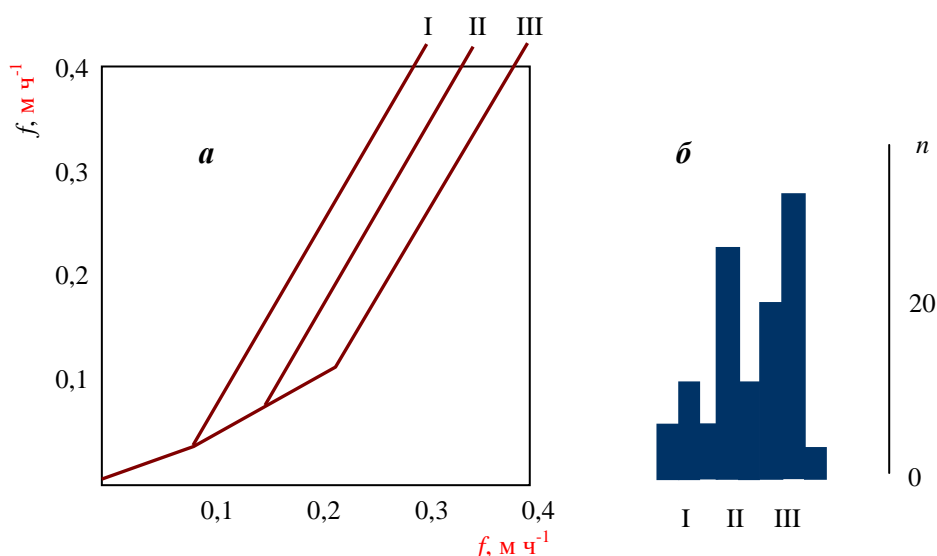
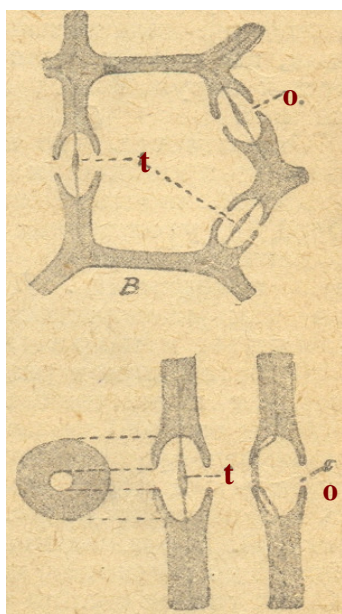


Рис. 2.2.12. Отклонения фактических величин тока пасоки у *Quercus petraea* Liebl. ( $f, \text{м ч}^{-1}$ ) от значений, прогнозируемых на основе монотонных функций внешних факторов ( $f', \text{м ч}^{-1}$ ).

При заданных  $f'$  фактические значения тока пасоки  $f$  распадаются на три варианта I - III (а). Частоты движения тока пасоки по одному из этих трех вариантов (б) определяются доминирующим состоянием устьиц [297].

Помимо устьичных ворот, контролирующих вход атмосферных газов в мезофилл и выход из мезофилла паров воды, проводящая заболонная древесина снабжена своей собственной системой клапанов, регулирующих ток пасоки по стволу и ветвям.



1 2 3

Рис. 2.2.13. Окаймленная пора сосны с торусом. Внутренняя полость поры делится пополам замыкающей пленкой (продолжение срединной пластинки), несущей в центре утолщение - торус [85].

Сверху - поперечное сечение трахеиды с тремя открытыми порами на радиальных стенках: t - торус; o - отверстие внутрь поровой камеры

Внизу - вид окаймленной поры с поверхности (1); сечение поровой камеры с открытыми отверстиями (2) и с торусом, закрывшим одно из отверстий (3).

В древесине отечественных хвойных пород на радиальных стенках трахеид существует такой сложный микрообъект, как окаймленная пора, снабженная торусом (рис. 2.2.13) [32, 85, 248]. Внешне окаймленные поры с утолщениями - торусами, подвешенными на тонких фибриллах соосно двум поровым отверстиям, подозрительно напоминают клапаны. Смещаясь к отверстию окаймленной поры торус его перекрывает (рис. 2.2.13, 3). В открытом состоянии торус не препятствует движению воды, протекающей по

щелям между фибриллами подвески.

Л.И. Джапаридзе и Н.Н. Брегадзе, исследуя древесину *Picea orientalis* Link. и *Abies nordmanniana* Sprach., отметили, что при переходе от заболонной к непроводящей спелой зоне ствола “количество открытых пор оказывается внезапно сниженным, часто даже до долей

процента. Напротив, замкнутые поры теперь составляют огромное большинство” [59]. При высыхании древесины хвойных до воздушно сухого состояния торусы замыкают отверстия практически всех окаймленных пор. На рис. 2.2.14 (ось X) образцы №№ 1 - 3 соответствуют заболонной, а 4 - 7 спелой древесине [250].

Проницаемость древесин хвойных пород для жидкостей и газов многократно исследовалась в связи с противогнилевой пропиткой железнодорожных деревянных шпал креозолом [251]. Эти работы показали отсутствие сколько-нибудь заметной связи между проводимостью древесины хвойных и степенью открытости (закрытости) пор. Однако при принятой методике испытания образцов иного и нельзя было ожидать. В древесине хвойных, служившей сырьем шпалорезного производства, окаймленные поры на радиальных стенках трахеид проводят газы и жидкости только в тангенциальном направлении. В соответствии же с ГОСТ образцы испытывали на радиальную проницаемость, то есть поперек естественного течения пасоки. Замеры проводимости древесинных шайб диаметром 4 см характеризовали при этом перемещение растворов и газов по радиальным стенкам трахеид и не зависели от состояния поровых отверстий.

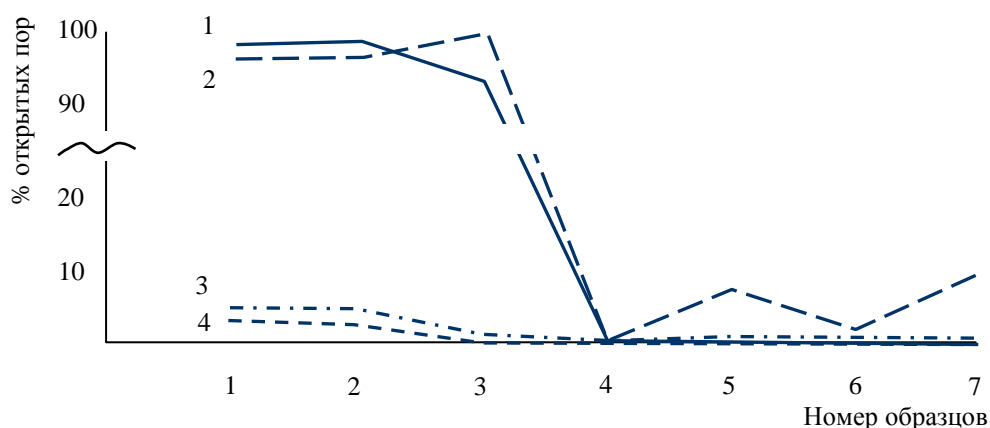


Рис. 2.2.14. Изменение по радиусу ствола *Picea obovata* Ledeb. количества открытых пор в свежесрубленной (1, 2) и воздушно-сухой древесине (3, 4), в ранней (1, 3) и поздней (2, 4) зонах годичного прироста. Номера образцов соответствуют их смещению от периферии ствола к сердцевине [250].

В работе К. Negisy [306] проведение воды свежесрубленными отрезками ствола сосны *Pinus densiflora* L. испытывалось в зависимости от всасывающего давления, создаваемого “подвешенным” столбиком ртути (рис. 2.2.15). Опыт К. Негиси в большей степени имитировал естественные условия перемещения пасоки по стволу дерева: движение жидкости под действием отрицательного давления. В области от -50 до -120 мм Hg скорость тока пасоки увеличивалась в 5 - 10 раз (с 5 см ч<sup>-1</sup> - до 27 - 50 см ч<sup>-1</sup>). Этот скачек скорости легко объяснить открыванием клапанов, – торусов окаймленных пор в трахеидах заболонной ксилемы.

В древесине лиственных кольцепоровых пород, нет окаймленных пор с торусами, но также действует нечто вроде клапанов. При низких скоростях тока пасоки и низких значениях всасывающего давления, крупные сосуды заблокированы и служат скорее емкостями с запасом воды, чем трубопроводами (клапаны закрыты).

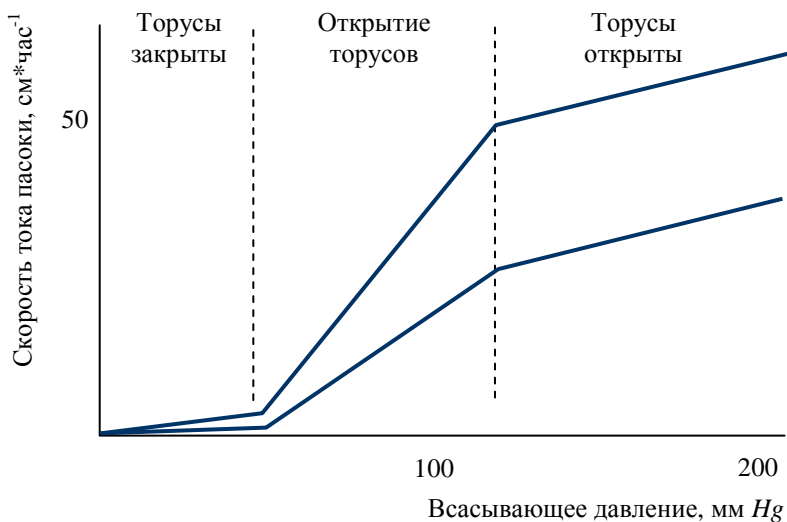


Рис. 2.2.15. Скорость тока воды по отрезку ствола *Pinus densiflora* в зависимости от приложенного всасывающего давления. График построен по результатам серии экспериментов К. Негиси. Барями отмечены пределы изменения скорости тока пасоки в разных опытах.

В кольцесосудистых древесинах крупные сосуды после года эксплуатации перестают проводить воду и затиловываются. (Исключение составляют крупные сосуды якорных корней, уходящих вглубь почвы). Вероятно весной – в начале лета второго года отрицательное давление, достигающее  $-1 \div -3$  МПа ( $-10 \div -30$  бар) затягивает внутрь крупных сосудов через поры пузыри протопласта примыкающих паренхимных (прежде всего лучевых [114]) клеток. Однако при малом водопотреблении скорость перемещения пасоки по периферическому слою древесины дуба, богатому крупными сосудами, не закупоренными тилами, та же что и во втором и в следующих к центру слоях заболони, где способны проводить воду только мелкие сосуды [73]. Только при высоких уровнях водопотребления крупные сосуды начинают работать, как положено при их диаметре [73, 278]. В середине дня при пиковых потоках пасоки скорость ее течения по периферическому слою древесины в  $\sim 10 - 16$  раз выше, чем по внутренним слоям.

Клапанами в этом случае, вероятно, служат контакты на переходах от артерий крупных сосудов ствола к более узким проводящим путям стеблей высших порядков и к трахеальным элементам листовых черешков. В засушливых условиях в лубе кольцесосудистых пород, используемых при лесоразведении, Г.В. Линдеман отметил скачки  $\psi$  на  $0,1 \div 0,4$  МПа на переходе от ствола к ветвям первого порядка и к древесине корней (везде  $\psi$  луба на  $0,0 \div 0,3$  МПа выше  $\psi$  заболонной древесины) [129]. Неоднократно скачок  $\psi$  луба и заболони выявлялся у корневой шейки деревьев *Ulmus pumila* L., *Quercus robur* L., *Fraxinus pennsylvanica* (Marsh.) G. Miller генеративных стадий развития [129]. Поэтому мы предполагаем наличие дополнительных пунктов “контроля” на пути восходящего тока пасоки и нисходящего транспорта сахарозы в местах сочленения ветвей высшего порядка с ветвями низшего порядка и в сочленении корневой системы с надземными частями растения.

При пересыхании поверхностных слоев 0 - 2 м почвы до  $\psi \approx -2$  МПа, в проводящих корнях позднего дуба в нагорных лесостепных дубравах создается градиент  $\Delta\psi < -0,1$  МПа м<sup>-1</sup> (от  $\psi \approx 0$  МПа в капиллярной кайме грунтовых вод на глубине 9 - 11 м до  $\psi \approx -1,4$  у поверхности почвы). В якорных корнях клапаны крупных сосудов открываются. Начинается

интенсивный водозабор влаги грунтовых вод с глубины ~10 м, обнаруживаемый по импульсному (импульс - сутки) понижению их уровня [202, 216].

Поглощающие корни деревьев, активно перекачивая воду во внутренний проводящий цилиндр корня, отделенный от экзодермы и коры корня слоем клеток эндодермы с поясками Каспари, блокирующими апопластный транспорт воды [55], вероятно, действуют как помпы. Плазмодесменные каналы сокращаясь с частотой около 1 Гц нагнетают влагу из коры поглощающих корней внутрь проводящего цилиндра, совершая при этом работу вопреки градиенту  $\psi$  [120, 123]. Работа плазмодесменных насосов определяет весеннее сокотечение, начинающееся у многих бореальных деревьев, еще до распускания листьев и ввода верхнего концевого двигателя.

По мере утолщения и опробкования тонких корней, и удаления от кончика корня, клетки корневой эндодермы утрачивают способность к симпластному транспорту воды. “Пропускных”, не опробкованных клеток становится все меньше, и радиальный транспорт воды из коры в проводящий цилиндр корня прекращается [55, 142].

Два противотока: вверх по древесине (пасока  $v_x \approx 1 \text{ м ч}^{-1}$ ) и вниз по флоэме (сахароза  $v_F \approx 1 \text{ м ч}^{-1}$ ) быстро распределяют по стволу вещества, поглощенные корневыми окончаниями и вещества образованные в листьях при фотосинтезе. Движение молекул сахарозы по ситовидным трубкам (более 90% нисходящего транспорта) не сопровождается течением растворов. Градиенты  $\psi$  стволового луба, определенные Г.В. Линдеманом (рис. 2.2.16), соответствуют градиентам  $\psi$  заболони [129]. По мере продвижения вверх по стволу значения  $\psi$  луба в среднем падают, также как  $\psi$  заболони. В соответствии с градиентами  $\psi$ , жидкости по флоэме могут течь только акропетально или радиально.

На схеме (рис. 2.2.16) длинные вертикальные полосы соответствуют стволам. Параллельные им – скелетные ветви. Справа указана высота от поверхности почвы (черная горизонталь).

Луб ветвей, как правило, имеет  $\psi$  на несколько бар ниже, чем луб ствола. Только у самых нижних ветвей, -  $\psi$  луба в месте прикрепления ветви к стволу выше  $\psi$  ствола (возможен отток пластических веществ из ветвей, готовящихся к усыханию). Аномальные градиенты  $\psi$  луба отмечены и в поверхностных корнях: в иссушенных почвенных горизонтах окончания корней, которым следует иметь более высокий  $\psi$  луба, оказываются суше, чем их основания. Поверхностные корни превращаются из поставщиков в потребителей влаги.

По гипотезе Мюнха [55] вниз по ситовидным элементам перемещается жидкость с растворенными в ней веществами [129]. Однако базипетальные градиенты  $\psi$  в стволе отсутствуют. Случаи истечения пасоки при подсочке сахарной пальмы *Arenga pinnata* (5 - 8 л) или купировании стилетов тлей, приводимые в доказательство существования массового потока по ситовидным трубкам, относятся к флоэме листьев и соцветий (у *Arenga pinnata* подсачивают мужские соцветия). Выделяющийся сок перемещается акропетально.

Истечение живицы при подсочке сосны обусловлено высоким тургорным давлением клеточных стенок заболонной паренхимы. Водный потенциал  $\psi$  паренхимных клеток забо-

лонной древесины, в этом случае отрицателен и достигает на высоте нанесения кары ~ -1 МПа, что, однако, не мешает истечению живицы.

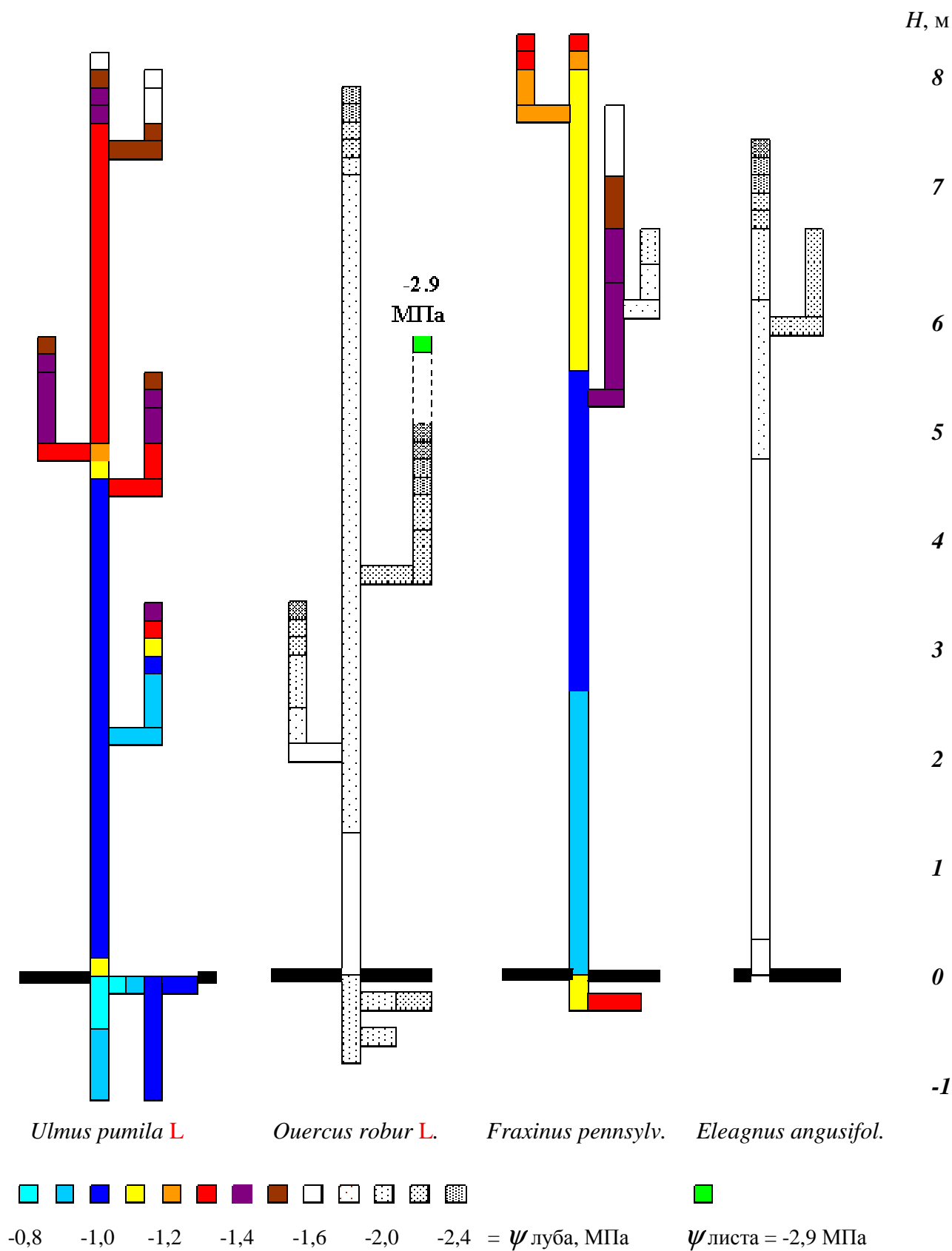


Рис. 2.2.16. Водный потенциал  $\psi$  полосок луба из стволов, ветвей и корней деревьев в лесополосах и массивных посадках Джаныбекского стационара ИЛАН.  $\psi_{\text{луба}} = \psi_{\text{заболони}} + (0,0 \div 0,3) \text{ МПа}$  [129].

При весенней подпочке северных видов деревьев (*Acer*, *Betula* и пр.) сокотечение начинается до листораспускания и определяется корневым давлением, создаваемым сократительными движениями плазмодесм. Оно не связано с флоэмным транспортом.

Флоэма работает как транспортер отдельных органических соединений и очевидно способна перемещать молекулы сахарозы и без массового нисходящего потока растворов. По [55] за сезон по флоэме большого дерева к корням спускается до 250 кг сахарозы. Возможно за транспорт веществ по флоэме отвечает “облегченная диффузия” [54], связанная с каналами специализированных мембранных белков. Их работу не нарушают ингибиторы дыхания (следовательно, для прохождения “допущенных” молекул не требуется дыхательных затрат). Таким путем сквозь клеточную мембрану внутрь эритроцитов у животных проходит глюкоза. Однако, у растений более вероятен нисходящий транспорт сахарозы сопряженный с дыхательными затратами. Иначе трудно объяснить пропорциональную зависимость между сезонными (май-сентябрь) изменениями баланса  $\text{CO}_2$  кроны дерева (вывозимая из кроны продукция фотосинтеза) и интенсивностью дыхания ствола [207]. Необъяснимой станет и высокая интенсивность стволового дыхания после завершения роста, в начале пожелтения листы [199]. Вероятно, дыхательные затраты связаны только с отдельными узловыми точкам транспортного пути [170, 278].

Изменения давления (энергии)  $\psi$  мгновенно распространяются по столбам ксилемной жидкости, заключенной в сосудах, влияя на  $\psi$  паренхимных клеток заболонной древесины, и по симпласту достигая флоэмы. Паренхимные клетки флоэмы и ксилемы стеблей постоянно сообщаются по каналам древесинно-лубяных лучей и плазмодесмам. О коммуникациях луба и заболонной древесины свидетельствует подъем  $\psi$  луба в суточной динамике, синхронный подъему  $\psi$  листы. Г.В. Линдеман, как типичную для ясного, теплого и сравнительно влажного дня, приводит динамику изменений  $\psi$  луба (рис. 2.2.17 А) 17 июля 1974 г. [129].

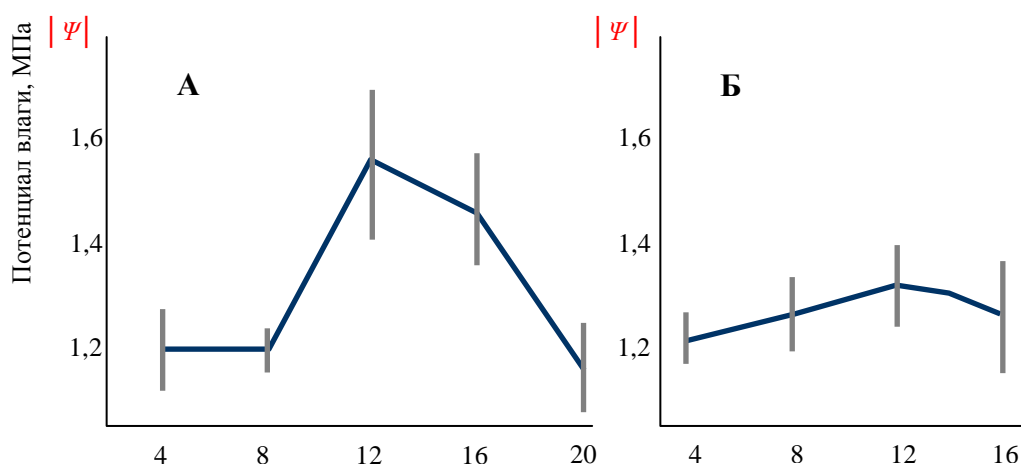


Рис. 2.2.17. Суточная динамика  $\psi$  луба *Ulmus pumila* L. [129].

А. Падение  $\psi$  луба в середине ясного дня 17.07.1974 на 3,5 бара (от -1,20 МПа до -1,55 МПа) отражает типичную суточную динамику  $\psi$  листьев, связанную с отмыканием устьичных щелей. Температура воздуха в области полдня 26 °С.

Б. На следующий день 18.07.74 при температуре воздуха 26 °С к 12ч небо было закрыто сплошными облаками. В 16ч пошел дождь. Устьица не открывались.

Падение  $\psi$  (подъем  $|\psi|$ ) стволового луба совпадает по времени с раскрытием устьиц (рис. 2.2.17 А). При открытых устьицах усиливается транспирация, увеличивается скорость тока пасоки, возрастает  $\psi$  заболони, а затем  $\psi$  луба. В жаркие пасмурные дни и во время суховея околополуденного падения  $\psi$  луба не отмечено [129]. В такие дни и устьица остаются закрытыми на весь день (рис. 2.2.17 Б).

Многие детали организации и функционирования луба деревьев выясняются только в последние годы, и долго еще останутся для нас непонятными, но, думается, что именно в особенностях флоэмного нисходящего транспорта сахарозы кроются объяснения специфики онтогенеза габитуальных форм древесных растений [12, 37, 44, 55, 170]. В одновозрастном насаждении характер распределения сырья и продукции фотосинтетического производства неодинаков у форм деревьев, отнесенных к разным классам роста. Особенности поведения и роста деревьев обусловлены характером транспорта и запасаения питательных веществ.

В зоне аварии на Чернобыльской АЭС (26 апреля 1986г.) в лесных культурах сосны можно с высокой точностью описать удельную радиоактивность коры деревьев одного класса роста как функцию загрязнения почвы  $\text{Cs}^{137}$  (рис. 2.2.18). Однако точное описание не возможно, если использовать совместно данные по всем габитуальным формам [168].

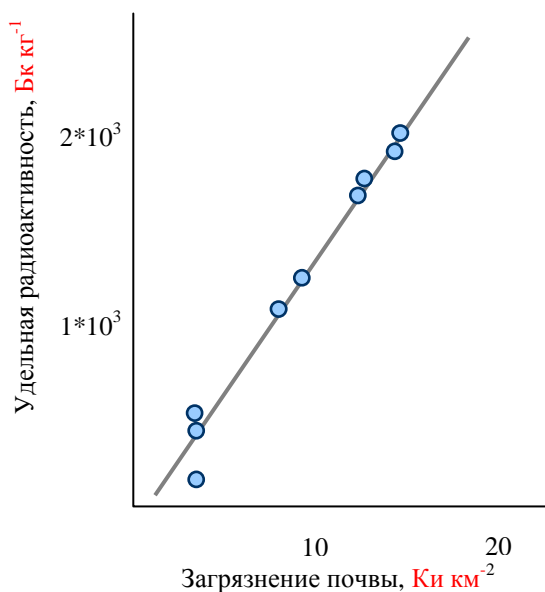


Рис. 2.2.18. Летняя удельная радиоактивность коры *Pinus silvestris* L. на высоте 1,3 м у деревьев I класса роста ( $\gamma(f)$ , Бк кг<sup>-1</sup>) в июле 1992г. в зависимости от загрязнения почвы  $\text{Cs}^{137}$  (Ки км<sup>-2</sup>).

Зона аварии на ЧАЭС, пробные площади ВНИИХим-ЛесХоз (///) [168].

Уравнение  $\gamma(f) = 133 [\text{Cs}^{137}]$  описывает зависимость  $\gamma(f)$  от выпадений  $\text{Cs}^{137}$  с высокой точностью.  $R = 0,95$ .

Чем более загрязненные растворы поглощают корни, тем больше  $\text{Cs}^{137}$  накапливается в непроводящем лубе, который в основном и определяет удельную радиоактивность коры  $\gamma(f)$ . Паренхима луба как губка впитывает из пасоки  $\text{Cs}^{137}$ , - химический аналог **К** - одного из макроэлементов минерального питания растений. В пределах каждого класса роста удельная радиоактивность луба (коры)  $\gamma(f)$  напрямую связана с загрязненностью поверхностных слоев почвы (рис. 2.2.18). При сравнении же  $\gamma(f)$  деревьев разных классов (категорий состояния [168]) выявляются 2-3-х кратные различия  $\gamma(f)$  (табл. 8). Величина  $\gamma(f)$  нарастает в соответствии с изменениями метаболической активности деревьев: от категории IV – “подчиненные” (сюда же включены усыхающие деревья [168]) к категории I – “прегосподствующие” [146].



Удельная радиоактивность  $\text{Бк кг}^{-1}$  ( $\text{Cs}^{137}$ ) коры (луба) и древесины сосны по [168]

Категория дерева	Лето 1,3 м	Зима		
		1,3 м	1/2 Н дерева	3/4 Н дерева
Кора (луб)				
I	1 158 - 1 795	2 859	4 535	5 465
II	835 - 1 813	1 852	1 803	2 504
III	711 - 2 120	2 246	748	679
IV	434 - 635	3 708	872	579
Древесина				
I	58 - 70	571	697	894
II	49 - 54	194	230	380
III	22 - 47	34	66	65
IV	30 - 34	44	37	10

Плотность загрязнения почвы  $9,6 \text{ Ки км}^{-2}$ , радиационно-экологическая пробная площадь ВНИИХЛХ, ПП 4, состав древостоя 10С, возраст 46 лет, средняя высота сосен  $H = 21$  м, диаметр  $D = 17,6$  см, сомкнутость 0,59, сосняк кустарниковый.

Аккумуляция  $\text{Cs}^{137}$  корой сосны связана, практически полностью, с лубом. Внешним пылевым загрязнением пробки и корки  $\text{Cs}^{137}$ , весной актуальным для травяных растений [111], в лесу на пятый год после аварии можно пренебречь. Остаточные выпадения  $\text{Cs}^{137}$  [1], не смытые со стволов дождями, дополняют оценки  $\gamma(f)$  на небольшую и примерно постоянную величину, неизменяемую по сезонам (табл. 8).

Удельная радиоактивность древесины  $\gamma(x)$  на порядок меньше  $\gamma(f)$ . Полисахариды клеточных стенок и углеводороды живицы не включают  $\text{Cs}^{137}$ . Радиоактивность  $\gamma(x)$  отрезков ствола определяют паренхимные клетки заболони и растворы, наполняющие заболонные трахеиды (у лиственных пород сосуды). При валке модельного дерева ионы металла ( $\text{Me}$ ) оседают на стенки трахеид и сохраняются в древесной паренхиме. Поэтому величины  $\gamma(x)$  крупных деревьев, имеющих более широкую заболонь, выше. В согласии с шириной заболони, летняя  $\gamma(x)$  древесины выше у деревьев I класса Крафта.

При среднем диаметре стволов на высоте 1,3 м  $DBH = 17,6$  см, у преобладающих деревьев I категории  $DBH = 31,0$  см; господствующих II категории -  $DBH = 24,0$  см; подчиненных III - 17,0 см; угнетенных IV - 10,0 см (оценки даны по аналогии с Подмосковными сосняками сходного возраста и среднего диаметра). Ширина заболони (~30% радиуса) по категориям: 4,6 см; 3,6 см; 2,6 см; 2,5 см. Угнетенные и усыхающие деревья IV категории (табл. 8) находятся в фазе начального параболического расширения заболони, в связи с чем, оценки ширины заболони у них увеличены (см. раздел 2.1.4, уравнение 1). Ширина заболони и  $\gamma(x)$  ствольной древесины находятся в хорошем соответствии.

В холодный период (до конца марта) накопление  $\text{Cs}^{137}$  в заболони связано с аккумуляцией живыми клетками (древесная и лучевая паренхима) органических веществ, обеспечивающих прирост следующей вегетации. В стволе взрослого дерева (стадии *im - s*) происходит

полный рецикл азота [278] за счет перемещения в паренхиму и сохранения зимой белков и аминокислот из отмерших протопластов дифференцированных (зрелых) клеток ксилемы. Прямое отношение к транспорту и хранению азотсодержащих веществ имеет Cs<sup>137</sup>. Зимнее содержание Cs<sup>137</sup> в древесине сосен высших классов роста превышает летнее десятикратно. Весной белки и аминокислоты выводятся из протопласта паренхимных клеток заболонной древесины и с восходящим током пасоки поступают в крону, распределяясь там по делящимся меристематическим тканям. При этом радиоактивность  $\gamma(x)$  летней древесины падает (табл. 8).

Основные объемы запасных веществ из древесной паренхимы поступают на зимнее хранение в хвою (табл. 9). Удельная радиоактивность хвои  $\gamma(fol)$  в холодный период “драматически” возрастает, каковой и остается до начала весны (март). Причем, если у деревьев угнетенных (IV категории, класса роста) зимняя  $\gamma(fol)$  возрастает в ~2 раза, то у деревьев I - II классов роста на период зимнего покоя  $\gamma(fol)$  увеличивается в 5 - 10 раз. У листопадных деревьев запасы Me, накопленные в листьях, полностью сбрасываются с опадом в лесную подстилку.

Таблица 9

Удельная радиоактивность Бк кг<sup>-1</sup> (Cs<sup>137</sup>) хвои сосны  $\gamma(fol)$  [168]

Категория дерева	Лето	Зима (холодный период года с ноября по март)
I	648 - 659	6927
II	314 - 601	3320
III	251 - 599	4299
IV	292 - 310	707

Зимой (до середины марта)  $\gamma(fol)$  у прегосподствующих деревьев I категории наивысшая ~6 900 Бк кг<sup>-1</sup>. Удельная радиоактивность луба и древесины нарастают к вершине дерева, достигая на ¾ высоты дерева  $\gamma(f) = 5500$  Бк кг<sup>-1</sup> и  $\gamma(x) = 900$  Бк кг<sup>-1</sup>. У угнетенных деревьев импульс концентрации Cs<sup>137</sup> не доходит до кроны. По мере подъема к вершине дерева зимние значения  $\gamma(f)$  и  $\gamma(x)$  сокращаются. На ¾ высоты ствола образцы, взятые у деревьев IV категории, имеют минимальные значения  $\gamma$ : луб  $\gamma(f) = 580$  Бк кг<sup>-1</sup> и древесина  $\gamma(x) = 10$  Бк кг<sup>-1</sup> (табл. 8).

Весной, с началом роста деревьев запасные вещества выводятся из хвои, заболонной паренхимы и луба. Радиоактивность этих фракций фитомассы резко падает. Накопленный в хвое прошлых лет Cs<sup>137</sup> распределяется по новым побегам, частично, с отслужившей хвоей, уходит в опад, но в основном опускается по флоэме вниз к корням.

Сама по себе локализация в тканях дерева Cs<sup>137</sup>, элемента-аналога К, ассоциированного с работой трансмембранных белков-проводников и плазмодесменных насосов, косвенно свидетельствует о существовании у дерева энергозатратных форм транспорта воды и сахарозы.

Луб – основноеместилище  $Cs^{137}$  на время вегетации, и, судя по убыли  $Cs^{137}$  в тканях надземных частей дерева, летом избыток  $Cs^{137}$  отсылается в корни.

Данные ВНИИХимЛесХоза [168] дают нам уникальную возможность увидеть закономерности распределения и миграции пластических веществ в стволах деревьев разных классов роста. Данные других авторов характеризуют лишь среднего представителя древесного вида, среднюю модель [158, 7]. В среднем луб всегда содержит примерно в 2 - 5 раз больше  $Me$ , поглощаемых корнями из почвы, чем древесина [275].

Интересно сопоставить данные ВНИИХимЛесХоза [168] с данными о распределении стабильных изотопов  $Sr$  по фракциям биомассы березы (судя по составу травяного покрова насаждения, – *Betula pubescens* Ehrh.), деревья 20 - 25 лет [6] (табл. 10).

Таблица 10

Летнее распределение стабильных изотопов  $Sr$  (% воздушно сухой массы) и радиоактивного  $Cs^{137}$  (Бк кг<sup>-1</sup>) по фракциям биомассы господствующих березы ( $Sr$ ) и сосны ( $Cs$ ) [7, 168]

Ткани, органы	$Sr$ , % воздушно сухой $m$	$Cs^{137}$ , Бк кг <sup>-1</sup>
Древесина	$64 \cdot 10^{-5}$	58 - 70
Листья, хвоя	$154 - 615 \cdot 10^{-5}$	314 - 659
Луб	$359 \cdot 10^{-5}$	1 158 - 1 795

Летние концентрации ионов  $Sr$  и  $Cs^{137}$  в древесине и фотосинтезирующих органах согласуются. Наиболее яркое отличие – высокая концентрация  $Cs^{137}$  в лубе (коре). Летом удельная радиоактивность тканей сосны и концентрация  $Cs^{137}$  последовательно нарастают к окончанию транспортного пути древесина-лист-флоэма. Содержание стабильных изотопов  $Sr$  в тканях березы увеличивается только до листьев. Различия в основном определены разными ролями  $Sr$  и  $Cs$ , их физико-химическими свойствами. В метаболизме растений  $Sr$  сродни  $Ca$ , а  $Cs$  –  $K$ . Идентичность внешних электронных оболочек  $Cs^{137}$  и  $K$ , определяет прямое участие  $Cs^{137}$  в перемещении сахарозы по ситовидным трубкам [55].

Объем запасующих тканей, хранящих пластические вещества в период вегетационного покоя, тесным образом связан с шириной флоэмы ( $F$ ) и заболони ( $S_w$ ). Оценки  $F$  и  $S_w$  в зависимости от толщины древесного цилиндра  $Dx$  стволов и ветвей деревьев дуба (см. раздел 2.1.4), позволяют анализировать загруженность флоэмы работой по проведению нисходящего потока продукции листового аппарата, а также возможности флоэмы и ксилемы в качестве потребителей и резервуаров продукции у деревьев разного класса роста. Пользуясь многочисленными измерениями листовой массы  $M$ , произведенными в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН у деревьев дуба разного диаметра, – мы рассчитали функциональные характеристики  $F$  и  $S_w$  в зависимости от  $M$  [199] (табл. 11, рис. 2.2.19). Отношение площади сечения флоэмы ( $SF$ ) на высоте груди к листовой массе дерева ( $SF/M$ ) характеризует обеспеченность фотосинтезирующего аппарата флоэмными хранилищами и потребителями асси-

миллионов. Отношение  $SSw/M$ , где  $SSw$  – площадь заболони, говорит об обеспеченности листовой запасными и аттрагирующими тканями в заболонной древесине.

Данные табл. 11 могут служить также моделью изменений макроструктуры стебля при перемещении поперечного сечения по высоте ствола. По мере того, как мы переходим от молодых и тонких ветвей к более толстым, – листовая масса, которую они несут, увеличивается, и макроструктурные параметры их сечений меняются примерно так же, как при росте и старении стебля.

На начальных стадиях роста скелетных стеблей у дерева II класса Крафта (диаметр без коры  $Dx \leq 16$  см) на 1 кг листовой массы приходится  $\sim 7 - 10$  см<sup>2</sup> поперечного сечения флоэмы. После утолщения оси до  $Dx \geq 21$  см 1 кг листовой обслуживают только  $\sim 3 - 4$  см<sup>2</sup> сечения флоэмы. Диаметр  $Dx \sim 16 - 20$  см служит рубежом (рис. 2.2.19, 3).

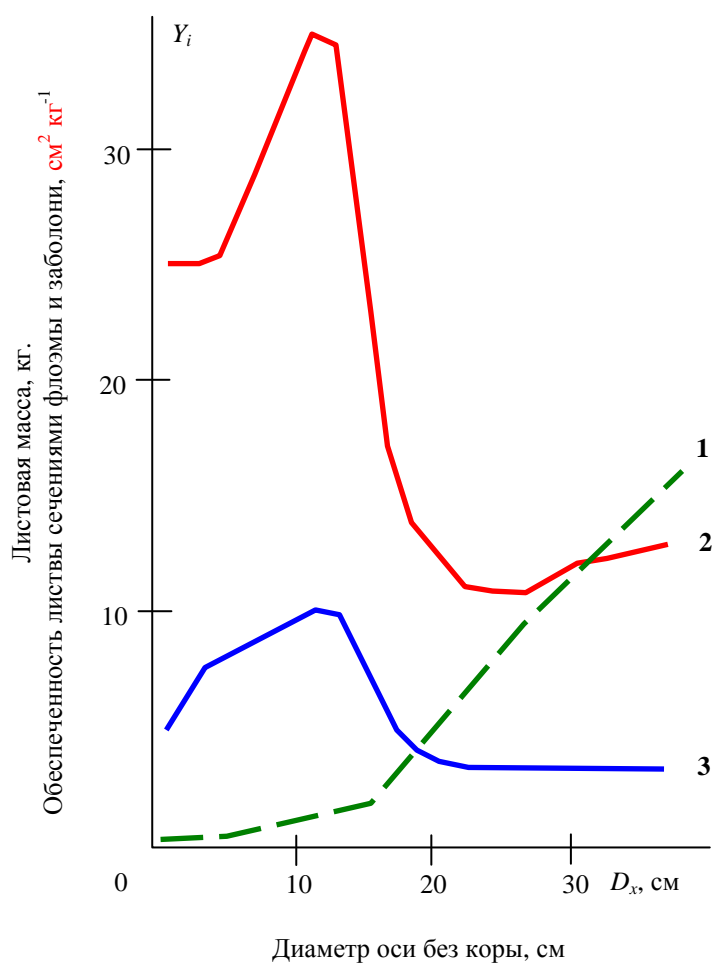


Рис. 2.2.19 Обеспеченность листовой (1 -  $M$ , кг) площадями сечения заболони (2 -  $SSw/M$ , см<sup>2</sup> кг<sup>-1</sup>) и флоэмы (3 -  $SF/M$ , см<sup>2</sup> кг<sup>-1</sup>) в стеблях разной толщины  $D_x$  (диаметр без коры, см), несущих листовую массу  $M$  (кг). Деревья *Quercus robur* L. II класса роста из сомкнутых насаждений I,5 класса бонитета [199].

Обеспеченность листовой тканями заболонной древесины при утолщении скелетно-проводящих осей дерева скачкообразно сокращается. Если в осях до  $D_x \leq 16$  см один кг листовой массы обслуживают 23 - 35 см<sup>2</sup> заболони, то в осях толще  $D_x \geq 21$  см - только  $\sim 11 - 14$  см<sup>2</sup> (рис. 2.2.19, 2). В толстых осях, удаленных от фотосинтезирующих органов, удельные (на

единицу листовой массы) площади сечений и объемы тканей запасяющих и потребляющих продукцию сокращаются примерно вдвое.

В переломный момент онтогенеза дуба ( $Dx \sim 16$  см) резко изменяется также скорость приращения деревом листовой массы кроны на единицу прироста диаметра ствола: с  $(\Delta M/\Delta Dx) \approx 55 \text{ г см}^{-1}$  на  $\sim 500 \text{ г см}^{-1}$  в зрелом возрасте (рис. 2.2.19, 1) [5].

В статике стебли в кроне дерева также демонстрируют перелом в приращении массы листвы на единицу толщины ветви: от десятков листьев на 1 см толщины при диаметрах  $Dx = 1 - 15$  см до сотен листьев см<sup>-1</sup> при  $Dx \geq 20$  см.

В начальный период роста стебля ( $Dx \leq 14 \pm 2$  см) утолщение луба и заболони связано с наращиванием запасов длительного хранения пластических веществ и объемов вмещающих их тканей. Последующее временное истончение луба (на 0,7 мм) и заболони (на 4 мм), при росте  $Dx$  стебля от 14 до 20 см (см. рис. 2.1.62), обусловлено ускоренным воспроизводством побегов и листьев и расходом пластических веществ, запасённых ранее. Перешагнув порог  $Dx \sim 20$  см, ось древесного скелета вступает в новый режим “нулевого” баланса, который более или менее стабильно поддерживается до начала отмирания ветви или дерева.

Динамика возрастных изменений обеспеченности кроны ёмкостями для хранения запасов органики в стволах сильно отличается у господствующих и подчиненных деревьев, благодаря разной скорости увеличения в онтогенезе листовой массы кроны. В таблице 11 приведены оценки обеспеченности единичной массы листвы площадями поперечного сечения заболони и луба у деревьев разных классов роста. Деревья III - IV класса, не смотря на малую листовую массу, создают в стволах в 3 - 4 раза более ёмкие складские помещения, чем деревья I - II классов Крафта.

Тонкий слой проводящей флоэмы осуществляет транспорт продукции фотосинтеза от кроны к корням. Периметр древесного цилиндра ( $\pi Dx/M$ ), отнесенный к листовой массе дуба, дает представление о напряженности нисходящего транспорта сахарозы. Обеспеченность листьев путями оттока ассимилятов возрастет при снижении объема листовой массы кроны и класса роста дерева (табл. 12). В  $it$  и  $g_1$  стадиях онтогенеза дерева [225] разница между высшими и низшими классами роста превышает 60 см на 1 кг сухой листовой массы в пользу низших классов. Деревья подчиненных классов стремятся, как можно больше продукции фотосинтеза закачать из кроны в корни (при  $Dx \leq 20$  см). Крупные деревья господствующих классов реализуют свою первичную продукцию тут же в кроне, ничего не оставляя про запас. Деревья разного класса роста и разного габитуса демонстрируют, в особенности на начальных стадиях онтогенеза, разную жизненную стратегию: господствующие деревья “транжиры”, а подчиненные “скопидомы”. На стадии  $g_2$  и сенильной стадии развития различия между габитуальными формами сглаживаются.

Для правильного восприятия данных таблиц 11 и 12 необходимо помнить, что в одно-возрастном древостое деревья III - IV классов роста по сравнению с деревьями I - II класса имеют почти вдвое меньший диаметр ствола.

Таблица 11

Обеспеченность листвы дуба черешчатого площадями для хранения запасных веществ в не-проводящем лубе ( $SF/M$ ,  $\text{см}^2 \text{кг}^{-1}$ ) и в заболони ( $SSw/M$ ,  $\text{см}^2 \text{кг}^{-1}$ ) в зависимости от крупности дерева, его класса роста. Расчетные величины округлены до целых

Класс роста	Диаметр стебля без коры, см									
	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40
$SF/M$ , $\text{см}^2 \text{кг}^{-1}$										
I-II	7	9	6	3	2	2	2	3	3	3
II-III	12	16	18	7	4	3	3	4	4	4
III-IV	20	31	37	32	9	6	6	6	5	5
$SSw/M$ , $\text{см}^2 \text{кг}^{-1}$										
I-II	34	40	24	11	9	9	10	11	12	13
II-III	61	70	85	26	15	14	14	14	15	16
III-IV	102	134	165	122	37	27	24	22	22	23

Таблица 12

Обеспеченность листвы дуба черешчатого путями оттока ассимилятов (периметром флоэмы,  $\text{дм} \text{кг}^{-1}$ ), в зависимости от крупности дерева, его класса роста. Данные округлены до целых

Класс роста	Диаметр стебля без коры, см											
	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40	60	80
I-II	3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1
II-III	6	6	6	6	2	1	1	1	1	1	1	2
III-IV	10	10	10	10	10	3	2	2	1	1	2	2

Итак, завершая раздел, посвященный транспортным нагрузкам стволов древесных растений и взаимоотношениям луба и заболони, хочется надеяться, что многие вопросы, пока еще недостаточно ясные, будут развиты и разрешены в ближайшие десятилетия. Традиционное внимание к ксилеме, как “хозяйственно-ценному” объекту, смещается к анализу анатомических и физиологических свойств ствола, как функциональной системы, наряду с листвой и корнями занимающей, ведущее положение в жизни дерева [170, 207]. Исследования структурно-функциональной организации стеблей деревьев, дополненные представлениями об индивидуально-групповой изменчивости (полиморфизме), и групповой многозначности онтогенетических этапов их развития позволят сделать следующий шаг в понимании строения и функций деревьев.

### Глава 2.2.3. Дыхание и температура

Дыхание нефотосинтезирующих органов – оборотная сторона фотосинтеза. У древесных растений с их длинными транспортными путями дыхательные затраты существенно выше, чем у трав. На каждый метр нисходящего транспорта сахарозы в среднем за вегетацию тратится ~5% перемещаемого углерода (рис. 2.2.20) [37].

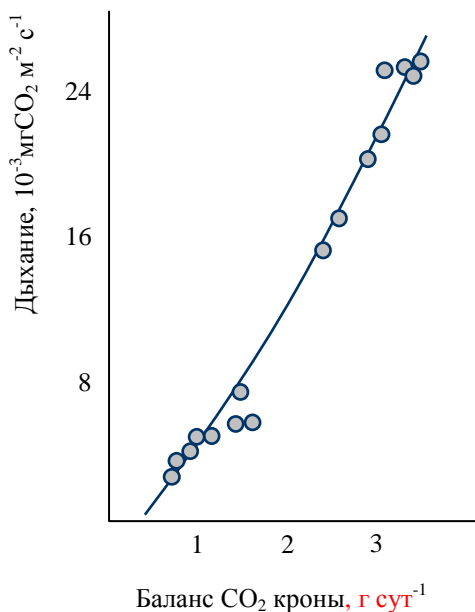


Рис. 2.2.20. Дыхание ствола *Quercus robur* L. возрастом 6 - 7 лет в июне-августе (до 20 августа) в зависимости от CO<sub>2</sub> баланса кроны.

Серебряноборское опытное лесничество ИЛАН. Данные 1986 и 1987 гг. Точки – средние по декадам [207].

CO<sub>2</sub>-баланс (г CO<sub>2</sub> сут<sup>-1</sup>) характеризует объем экспорта ассимилятов из кроны, а дыхание в расчете на 1 м длины ствола (10<sup>-3</sup> мг CO<sub>2</sub> м<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup>) – объем нисходящего транспорта сахарозы [37, 207].

Сахароза – основной субстрат дыхания. Транспорт сахарозы и олигосахаридов (к молекуле сахарозы присоединены 1 - 3 остатка D-галактозы) от фотосинтезирующих тканей-доноров к нефотосинтезирующим тканям - акцепторам контролируется с одной стороны загрузкой продукции из листового мезофилла в ситовидные трубки флоэмы, с другой – ее потреблением клетками аттракторами [124, 170]. Загрузка молекул сахарозы во флоэму листовых жилок сопряжена с затратами энергии, а следовательно, с дыхательными затратами. Ситовидные трубки проводящей флоэмы, цитоплазмы которых объединены в единую систему плазмодесменными каналами, образуют домены. Перевод сахарозы из одного симпластного домена флоэмы в другой также, вероятно, требует дыхательных затрат. Перевалочными пунктами симпластного транспорта служат места сочленения черешков листа со стеблями, а также стеблей разного порядка ветвления. Параллельно, но с меньшей скоростью, молекулы сахарозы диффундируют апопластно, через не лигнифицированные клеточные перегородки по трансмембранным белковым каналам.

Расход сахарозы и галактоз на синтез запасящих (крахмал, липиды, фенолы), структурных (пектиновые вещества, гемицеллюлозы, целлюлоза, лигнин) полисахаридов и на добычу энергии, заключенной в их молекулах – двигатель транспорта сахаров по доменам ситовидных трубок. В тканях - акцепторах митохондрии расщепляют транспортные сахара и фиксируют энергию химических связей их молекул, в макроэргических соединениях, служащих “энергетической валютой” дальнейших метаболических преобразований. Часть энер-



гии из переправляемой по флоэме продукции фотосинтеза изымается для поддержания транспорта, часть для жизнеобеспечения клеток древесинной паренхимы и флоэмы, часть для синтеза строительных материалов, необходимых при росте. Затемнение кроны в период вегетации [207] через 4 (дуб), 6 (ель) дней прекратило экспорт ассимилятов из кроны и вызвало сокращение стволового дыхания у деревьев 8 - 12 лет на 30 - 80%. (Дыхание “приведено” к температуре 15 °С). До начала вегетации и после ее окончания, когда нисходящий транспорт сахаров по флоэме отсутствует, уровень дыхания при затенении кроны почти не меняется. Основной и самый удаленный потребитель сахарозы – тонкие корневые окончания, нагнетающие воду с растворенными в ней веществами в проводящие цилиндры корней [123, 278, 299]. Не менее 50% эмиссии С(СО<sub>2</sub>) из почвы лесного биогеоценоза определяется дыханием корневых систем древостоя (окольцовка стволов в спелом сосняке) [299]. Как отдельную статью расходов можно рассмотреть затраты на создание и мобилизацию более или менее долговременных запасов крахмала, липидов и т.п.

Углекислый газ, образующийся при расщеплении сахаров, липидов, белков, - выводится из растения, формируя поток дыхательной эмиссии СО<sub>2</sub> из ветвей кроны, ствола и корней дерева. Часть СО<sub>2</sub> поступает в пасоку и вновь уносится к листьям ее восходящим потоком, где реутилизируется при фотосинтезе [92, 306, 208].

В фазе генеративной спелости дерево тратит на дыхание корней ~50% продукции фотосинтеза [278]; на дыхание ствола и ветвей – ~30% и еще ~15% на дыхание листы в темное время суток. Остальные 5% идут на поддержание генеративной сферы (табл. 13) [199, 278]. Дыхательные затраты надземной и подземной частей дерева примерно равны. В составе дыхания надземной фитомассы равный вес имеют стебли кроны и ствол. В стеблях дыхательные расходы сахарозы на поддержание нисходящего транспорта, на рост (включая «скрытый рост» при утолщении и инкрустации клеточных оболочек лигнином) и на метаболизм паренхимных клеток (дыхание поддержания) близки. Отметим, что необходимость выделения транспортной составляющей дыхания признается не всеми авторами [12, 207].

Таблица 13

Примерная структура дыхательных затрат генеративно-зрелого дерева II класса Крафта в течение вегетации в % суммарного дыхания (без дыхания листы на свету)

Плоды, цветки, стробилы	Надземная фитомасса 50				Ствол	Корни 50	
	Листья (хвоя) 15*		Крона стебли 15			Ø >0,1 мм	Ø <0,1 мм
	1 года	> 1 года	1 года	> 1 года			
5	5	10	5	10	15	10	40

Примечание: \* у листопадных видов не подразделяется

Температура основной фактор, управляющий дыханием. При температуре < 15 °С интенсивность симпластной загрузки транспортных путей флоэмы уменьшается. В интервале от +6 до +8 °С плазмодесменные каналы полностью замкнуты. Действует лишь апопластный

путь транспорта, исключая перенос олигосахаридов, – только сахароза. При низких температурах меняются интенсивность и субстратная структура дыхания.

Дыхание сопровождается тепловыделением. Интенсивно дышащие ткани заметно нагреваются. В конце 1960-х гг. под руководством А.А. Молчанова в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН был проведен мониторинг суточной динамики градиентов температуры “воздух - ствол” у 30-летнего дуба от комля до 11 м высоты. Наблюдения показали, что в суточном цикле в области кроны ствол дуба раньше всего переходит к режиму теплоотдачи (стебли теплее воздуха). С 18 часов до 21 часа летнего времени (16 - 19 часов по солнцу) в течение 1 - 2-х часов (на разных высотах в разное время) температура ствола в кроне подымается и превышает температуру воздуха на  $\sim 4$  °С [157]. Развитие отрицательного градиента температур воздух – стебли кроны, обусловлено тепловыделением при дыхании, обеспечивающем, вероятно, загрузку сахарозы из луба ветвей в ситовидные трубки стволовой флоэмы для ее скоростного спуска вниз.

При пассивном изменении температуры ствола в камбиальной зоне и прилежащих областях заболони и флоэмы градиенты температуры воздух- ствол ( $T_{ar} - T_{st}$ ) в суточной динамике пропорциональны скорости изменения температуры внешнего воздуха ( $\Delta T$ , °С ч<sup>-1</sup>) с запаздыванием на 2 - 3 часа (петля гистерезиса  $T_{st}$ ). В то же время, существуют режимы активного нагрева и охлаждения ствола (рис. 2.2.21). Так, при скорости нагрева внешнего воздуха 3,0 °С ч<sup>-1</sup> ствол за час прогревается только на 0,9 °С; в результате ствол становится на  $\sim 2,0$  °С холоднее воздуха (точка 0 на рис. 2.2.21). Однако возможен и активный температурный режим, когда при той же скорости подъема внешней температуры, ствол нагревается еще быстрее и оказывается на  $\sim 1,0$  °С теплее воздуха (точка 1 на рис 2.2.21).

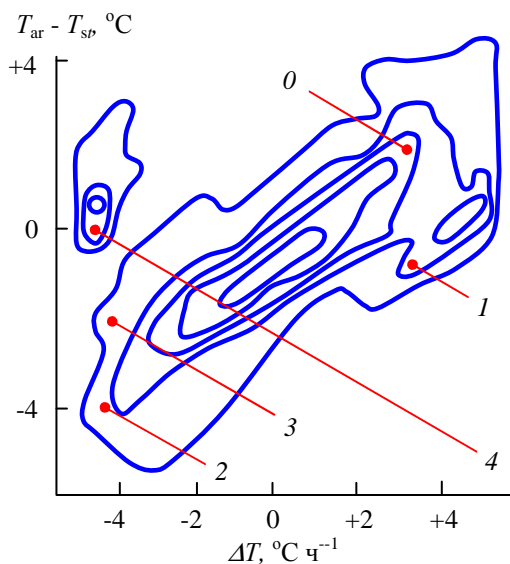


Рис. 2.2.21. Разность температуры воздуха, идущего через экспозиционную камеру ( $T_{ar}$ ), закрепленную на стволе, и ствола ( $T_{st}$ ) в 3 см от камеры, в зависимости от скорости изменения температуры наружного воздуха ( $\Delta T$ , °С\*ч<sup>-1</sup>).  $\Delta T$  - изменение температуры в течение предыдущего часа [205].

Точки:

- 0 - ствол на 2° холоднее воздуха;
- 1 - ствол на 1° теплее воздуха;
- 2 - ствол на 4° теплее;
- 3 - ствол на 2° теплее;
- 4 -  $T$  ствола равна  $T$  воздуха.

При остывании воздуха со скоростью  $\Delta T \sim -4,0$  °С ч<sup>-1</sup> (точки 2, 3 и 4 на рис. 2.2.21) температура ствола может оказаться и на 4,0 °С выше температуры воздуха, идущего через экспозиционную камеру (точка 2), и на 2,0 °С (точка 3), или равна  $T_{ar}$  (точка 4 рис. 2.2.21), или даже холоднее воздуха [199].

Кроме прямого “дыхательного разогрева” ствола колебания температуры заболони генерируются изменениями скорости тока пасоки по ксилеме. Не будучи обусловлены дыханием, эти колебания, однако, влияют на интенсивность дыхания. В.Н. Карасев [99] отметил у сосны обыкновенной (диаметр ствола 15 - 25 см) от высоты 1,3 м до начала кроны изменения температуры ствола ( $T_{st}$ ), обратно пропорциональные скорости тока пасоки ( $V$ ). Коэффициенты корреляции  $T_{st}$  vs  $V$  высоки и достоверны  $r = -0,77 \div -0,95$ . Причина обратной связи ( $T_{st}$ ;  $V$ ) - охлаждающее действие растворов, поглощенных корнями из почвы. При суточной максимальной температуре воздуха  $28,0\text{ }^{\circ}\text{C}$  у деревьев диаметром 25 см  $T_{st} \approx 26,1\text{ }^{\circ}\text{C} - 1,3U$ , где  $T_{st}$  - температура ствола с северной стороны на высоте 1,3 м;  $U$  - расход воды,  $\text{кг ч}^{-1}$  ( $r = -0,95$ ) [100].

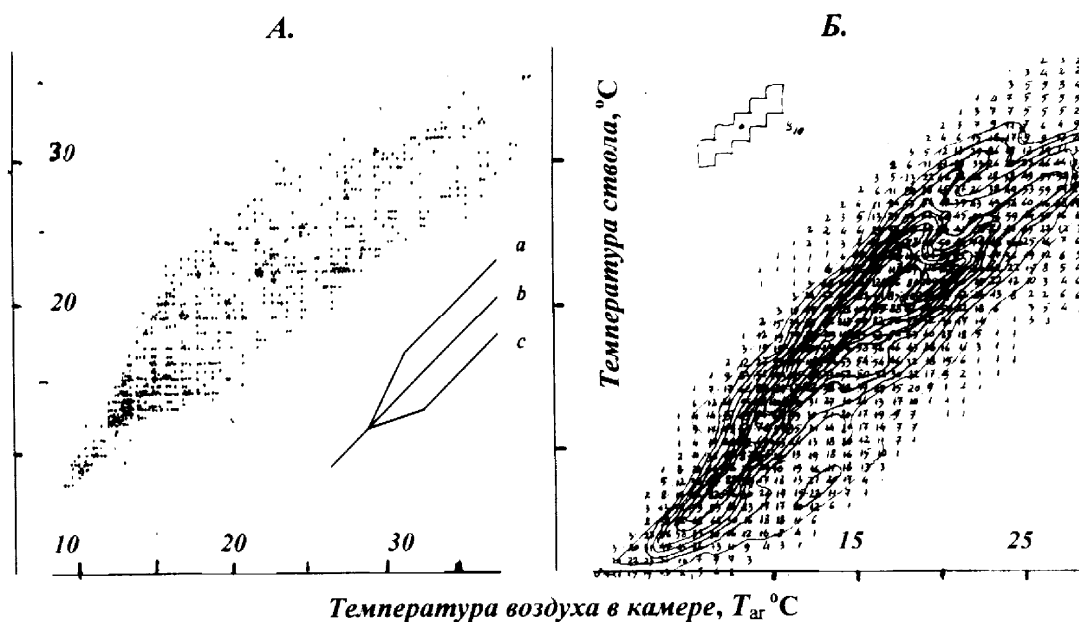


Рис. 2.2.22. Соотношение температуры воздуха ( $T_{ar}$ ), поступающего в экспозиционную камеру, закрепленную на стволе на высоте 1,3 м, и температуры ствола ( $T_{st}$ ) дуба черешчатого, возраст 25 лет [199]. А - дерево А, точечная диаграмма; на выноске выделены последовательности  $a$ ,  $b$  и  $c$ , соответствующие нагреву, нейтральному режиму и охлаждению ствола при разных скоростях движения пасоки. Б - дерево Б, диагональное сглаживание поверхности  $\{T_{ar}; T_{st}\}$  (слева сверху показана область скользящего сглаживания; средние значения температур присваивались центру области, отмеченному точкой). Повторяются 3 варианта ( $a$ ,  $b$ ,  $c$ ) соотношений  $T_{ar}$  и  $T_{st}$ .

Точки экспериментальных наблюдений [199] на диаграмме  $\{T_{ar}; T_{st}\}$  образуют трезубец (рис. 2.2.22). Его “зубцы”  $a - c$  (выноска-схема на рис. 2.2.22 А) соответствуют разным скоростям движения пасоки по стволу дуба. Режиму теплого ствола и отрицательных градиентов температуры на разделе воздух-ствол ( $a$ ) отвечает медленное перемещение пасоки; режиму ( $c$  - охлаждение) – самая высокая скорость тока пасоки. Три возможных соотношения температур ствола и воздуха согласуется с тремя модальными значениями скорости восходящего тока пасоки (рис. 2.2.12). Дирижером колебаний стволовой температуры выступают все те же коллективные движения листовых устьиц в кроне дерева.

В целом активные режимы температуры ствола (холоднее с или теплее а окружающего воздуха) занимают ~50% времени вегетации. Остальные ~50% времени  $T_{st}$  в подкроновой части примерно равна (рис. 2.2.22 *A*, режим *b*) температуре воздуха  $T_{st} \approx T_{ar}$ .

Интенсивность дыхания, как и любого физико-химического процесса, описывается показательной функцией температуры среды (уравнение Михаэлиса):

$$R = QT - T_0 \quad (1),$$

где:

$R$  - интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  или поглощения  $\text{O}_2$  единицей массы или площади поверхности органа (организма, ткани);

$Q$  – постоянное основание, температурный коэффициент;

$T$ , °C – температура среды: окружающего воздуха или температура дышащих клеток, тканей;

$T_0$ , °C – нижняя температурная граница, за которой, данный физико-химический процесс, в нашем случае дыхание, прекращается -  $R \approx 0$ .

Особенность живых систем заключается в возможности выбора реакций, из числа осуществляемых за счет дыхания, в соответствии с условиями среды и фазами состояния организма. Поэтому параметры формулы (1) изменяются во времени и чаще ее записывают в усеченном виде, применительно к конкретному температурному интервалу:

$$R = R_0 Q_{10} \Delta T/10 \quad (2),$$

В диапазоне  $T$ , выбранном для наблюдения, росту температуры на  $\Delta T = 10$  °C соответствует увеличение интенсивности дыхания в  $Q_{10}$  раз ( $R_0$  - интенсивность дыхания в начале исследуемого интервала  $T$ ).

У древесных растений температурная зависимость дыхания (1) практически никогда не выполняется точно. Значения  $Q_{10}$ , определенные для одного и того же объекта на разных температурных интервалах, не совпадают. Так, по **К. Negissy** [306, 307, 308] у растущих деревьев *Quercus mirsinaefolia* в интервале 0 - 10 °C  $Q_{10} = 3,6$ ; а при  $T = 25 - 30$  °C -  $Q_{10} = 2$ . Не совпадают значения  $Q_{10}$  и на разных отрезках времени: в разные сезоны, в годы с разной влагообеспеченностью [77, 78, 207]. Основная причина такого непостоянства – меняющееся соотношение функциональных составляющих дыхания. В конце августа, например, в центральной полосе России ростовая составляющая дыхания сокращается до нуля  $R_g \approx 0$ .

“Нормальный” суточный ход стволового дыхания  $R$  дуба черешчатого в южной лесостепи при постоянной условной температуре состоит из четырех этапов.

1) Ночное плато  $R$  с 22 ч до 6 ч утра длительностью 8 ч, его середина  $R(2)$  приходится на 2 ч солнечного времени.

- 2) Линейное падение интенсивности дыхания с 6 ч до 12 ч длительностью 6 ч.
- 3) Короткое околополуденное плато с 12 ч до 14 ч длительностью 2 ч.
- 4) Линейный подъем  $R$  до ночного  $R(2)$  уровня с 14 ч до 21 часов длительностью 7 ч. (рис. 2.2.23).

Околополуденная депрессия  $R$  (этап 3) обусловлена частичным переносом  $\text{CO}_2$ , выделяемого дышащими тканями ствола [90, 308], в крону дерева. При исследовании  $R(T)$  эту скрытую эмиссию  $\text{CO}_2$  следует учитывать.

Для описания идеализированного суточного хода дыхания мы, прежде всего, устранили возмущения, вносимые колебаниями температуры. В исходные данные  $\{R; t\}$ , где  $t$  - время, час суток, вводили линейные поправки на зарегистрированную при измерении  $R$  температуру воздуха (отклонение от  $T = +20^\circ\text{C}$ ) и на градиент температуры воздух-ствол (в обоих случаях поправки составляли  $1 \text{ мг CO}_2 \text{ град}^{-1}$ ). Сведя скорректированные многодневные оценки  $R$  (около 100 суточных ходов  $R$ ) в единую точечную диаграмму, мы получили модальный суточный ход  $R$ . Выше и ниже модальной кривой видны ее повторы, отстоящие на  $\pm 4$  или  $\pm 8 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ , связанные с реализацией “нестандартных” режимов дыхания (рис. 2.2.23 А).

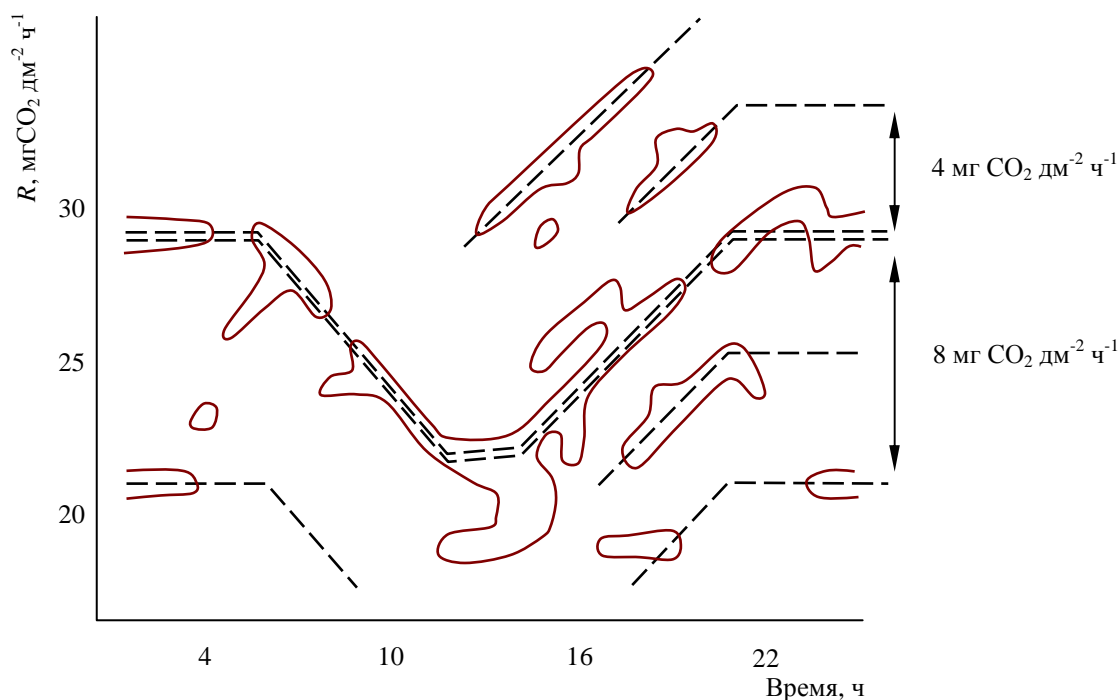


Рис. 2.2.23. Суточный ход дыхания ствола  $R$  дуба черешчатого в июне-августе, приведенный к постоянной температуре  $+20^\circ\text{C}$  и нулевому градиенту температур воздух-ствол [199].

Эмиссия  $\text{CO}_2$  ( $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ) на высоте 0,2 м. Изолинии выделяют классы (классовый интервал 1 час по времени и  $5 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$  по интенсивности эмиссии  $\text{CO}_2$ ), содержащие 7 - 14 определений  $R$ . В остальных классах частоты наблюдений приравнены нулю. Время солнечное поясное.

Теперь температурную зависимость  $R$  можно было исследовать в полном объеме суточного хода, вводя поправки на полуденную депрессию  $R$ , связанную с удалением части выделившегося  $\text{CO}_2$  в крону током пасоки. Для исследования функции  $R(T)$  мы “привели” показатели  $R$  к ночному уровню дыхания  $R(2)$ . К замерам  $R$ , выполненным в периоды паде-

ния и подъема  $R$  с 5 часов до 12 ч и с 14 ч до 21 ч, добавляли по  $1 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$  на каждый час отклонения в сторону околоруденной депрессии дыхания ствола. В 12, 13, 14 часов, когда дыхание сохраняется на примерно постоянном уровне (на  $7 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$  ниже  $R(2)$ ), к измеренным величинам добавили  $7 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ . Ночные замеры  $R$  оставили без изменения.

Оценки интенсивности дыхания  $R'$ , “приведенные” с помощью поправок к уровню ночного плато  $R$  (с 22 ч до 6 ч) и к случаю отсутствия на северных участках ствола температурного градиента ствол-воздух, использовали для описания зависимости  $R(T)$  (рис. 2.2.24). Вертикальными барами на рисунке отмечены интервалы наиболее часто встречаемых значений  $R'(T)$ . Выделяется серия (1 - 6) модальных последовательностей  $R'(T)$ .

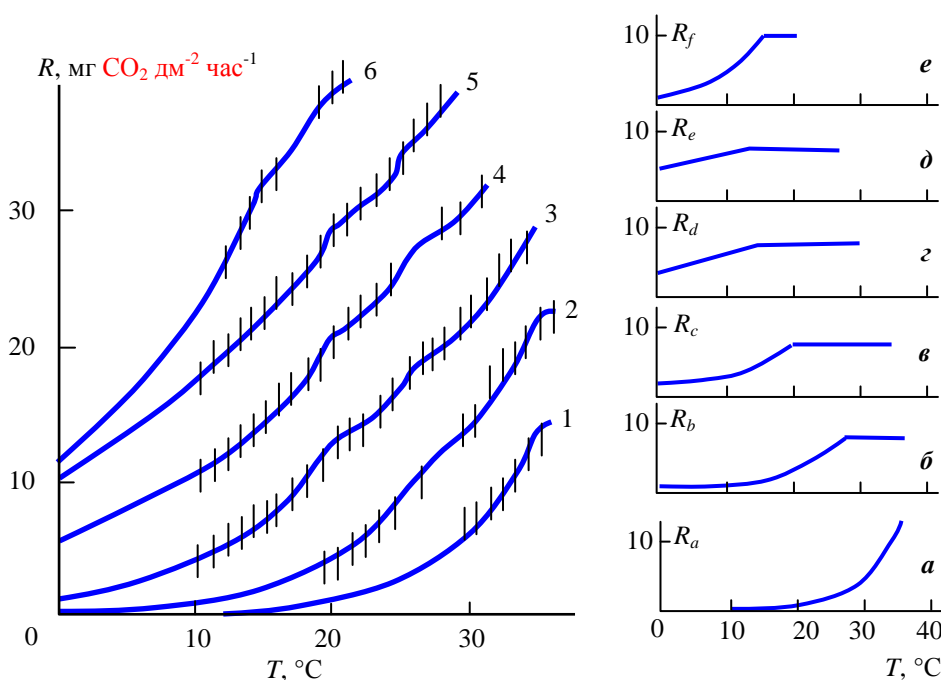


Рис. 2.2.24. Температурная зависимость дыхания ствола дуба черешчатого  $R(T)$ ,  $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ , на высоте 1,3 м [199].

Интенсивность  $R(T)$  приведена к 2 часам ночи и к случаю отсутствия температурного градиента ствол-воздух на северной стороне ствола. Вертикальные бары отмечают области часто встречаемых значений  $R(T)$ . Выделяются 6 модальных  $R(T)$  последовательностей (1 - 6). Элементарные составляющие  $a - f$  суммарных форм дыхания 1 - 6 показаны справа  $a - e$ .

Наблюдаемая картина (рис. 2.2.24) объясняется включением - выключением элементарных типов дыхания  $a - f$  ствола дуба:  $R_a = 0,05 \cdot 4,9^{0,1T}$ ;  $R_b = 0,20 \cdot 3,9^{0,1T}$ ;  $R_c = 1,00 \cdot 2,8^{0,1T}$ ;  $R_d = 4,20 \cdot 1,5^{0,1T}$ ;  $R_e = 5,00 \cdot 1,4^{0,1T}$ ;  $R_f = 1,00 \cdot 4,5^{0,1T}$ . Температурные зависимости 1 - 6 описывают формы дыхания, соответствующие суммам элементарных  $a - f$  типов: кривая 1 –  $R_a$ ; кривая 2 –  $(R_a + R_b)$ ; ...; 6 –  $(R_a + R_b + R_c + R_d + R_e + R_f)$ . При реализации температурной зависимости формы “1” работает только 1 элементарный тип дыхания и осуществляется 1 элементарный процесс  $a$ , при зависимости  $R(T)$  формы “6” – одновременно включены все 6 типов дыхательного процесса  $a - f$ .

Разнообразие комбинаций элементарных типов температурных зависимостей дыхания ствола (рис. 2.2.24, справа  $Ra$ , -  $Rf$ ), вероятно, не исчерпывается кривыми 1-6. Помимо последовательного включения в сумму (выключения из суммы)  $R(T)$  типов дыхания от  $a$  до  $f$ , существуют и иные варианты композиции форм дыхания, осуществляемые реже. Формы  $R$ , описанные нами, отражают лишь наиболее распространенные сочетания элементарных типов  $R_i$  в суммарной эмиссии  $CO_2$ , которую мы фиксируем.

В рамках развиваемой модели сезонную смену форм дыхания можно описать следующим образом. В мае - первой половине июня в подкрановом отрезке ствола преобладает дыхание по третьей форме ( $Ra + Rb + Rc$ ); после 21 часа и до конца суток чаще включается четвертая форма дыхания ( $Ra + Rb + Rc + Rd$ ). Во второй половине июня - начале июля в ночные часы ствол обычно дышит "на пятой скорости" ( $Ra + Rb + Rc + Rd + Re$ ), с рассветом он переходит на четвертую форму дыхания ( $Ra + Rb + Rc + Rd$ ), в конце дня с 18 по 20 часов - дышит по третьей форме ( $Ra + Rb + Rc$ ), а к полуночи - вновь возвращается к пятой. В конце июля - начале августа интенсивность дыхания достигает максимума и ствол дышит по пятой форме ( $Ra + Rb + Rc + Rd + Re$ ) большую часть суток. Кратковременное снижение дыхательных затрат с переходом к четвертой форме температурной зависимости  $R$  происходит после восхода солнца с 6 до 8 - 9 часов и не надолго в конце светового дня в 19 часов. В последней декаде августа - сентябре преобладают третья ( $Ra + Rb + Rc$ ) и вторая ( $Ra + Rb$ ) формы температурной зависимости дыхания.

Чтобы проанализировать распределение режимов стволового дыхания дуба по времени вегетации мы разбили вегетационный период на 4 части в соответствии с динамикой образования годичных колец ксилемы старовозрастных деревьев в лесостепной полевокленовой дубраве (табл. 14).

I) Начало вегетации, до III декады июня. С первых чисел мая идет прирост ранней древесины. Откладывается 1 - 3 слоя крупных клеток весенних сосудов. Происходит цветение, разветвление и рост листвы и побегов.

II) С 21 июня по 21 июля перестойные деревья останавливают утолщение древесного цилиндра.

III) С 22 июля по 20 августа формируется прирост поздней древесины.

IV) После 20 августа прирост прекращается.

У скелетного корня температурная зависимость дыхания проще, чем у ствола (рис 2.2.25). В конце вегетации (август-сентябрь) корни перестойного дуба демонстрируют только три формы температурных кривых: модальные последовательности 3, 4 и 5 (по рис. 2.2.24 и табл. 14) [199]. При этом 5-я наиболее интенсивная форма осеннего дыхания отмечена только однажды, 6 сентября после выпадения осадков. Различие интенсивностей дыхания между вариантами 3 и 4 составляют  $\sim 5 \text{ мг } CO_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ .

Сокращение числа вариантов полифункциональной зависимости  $R(T)$  у скелетного корня, в сравнении со стволом, отчасти обусловлено постоянством температуры почвенной среды [199]. У верхней границы корня, на глубине 5 см, суточные колебания температуры почвы не превышают  $5^\circ C$ , а у нижней поверхности корня, на глубине  $\sim 20$  см, -  $1,5^\circ C$ .



Частоты (% от числа определений) 1 - 6 форм температурной зависимости дыхания  $R(T)$   
(рис. 2.2.24) **ствола** дуба черешчатого [199]

Период	Форма дыхания						Число $R(T)$ определений
	1	2	3	4	5	6	
I - до 20.06	0	14	56	26	3	0	190
II - 21.06-21.07	0	0	28	42	29	1	368
III - 22.07-20.08	0	0	4	32	49	15	465
IV после 20.08	8	35	42	13	2	0	478
Вся вегетация	3	13	28	28	23	5	1501

Дыхание скелетных корней реже, чем дыхание ствола, включает все 6 элементарных составляющих  $a - f$  (см. рис 2.2.24). Основные дыхательные затраты корней связаны с транспортом олигосахаридов по флоэме и поддержанием жизнеспособности клеток. Радиальный прирост скелетного корня невелик и имеет второстепенное значение. Высокие дыхательные затраты, при закачке воды в проводящий цилиндр, производят не скелетные, а тонкие, поглощающие корни. Этим определяется обратная зависимость величины  $R$  от толщины осей дерева в подземной сфере: чем тоньше корень, тем интенсивнее он дышит ( $\text{мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ ) [199, 207].

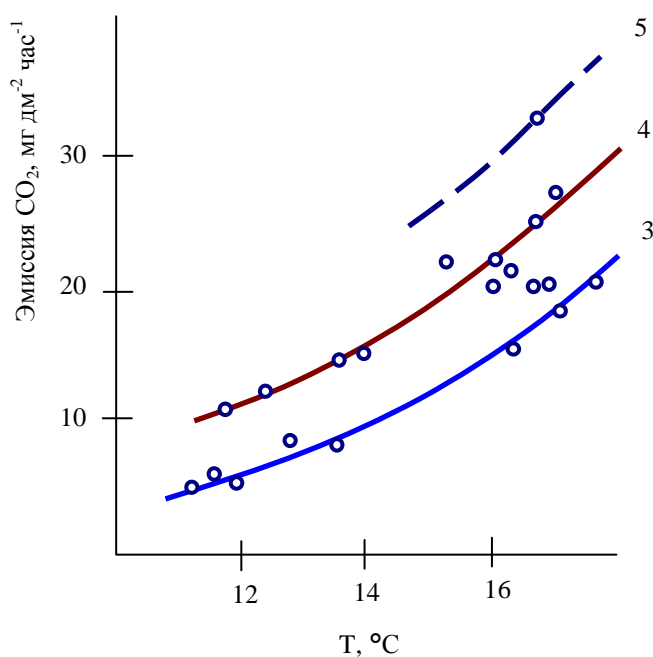


Рис. 2.2.25. Среднесуточные величины интенсивности дыхания  $R$  ( $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ) скелетного корня дуба черешчатого в зависимости от температуры почвы ( $T$ , °C) на глубине 5 см в августе - сентябре. Уровни  $R$  (3 - 5) соответствуют 3 - 5 формам температурной зависимости на рис. 2.2.24 и в табл. 14 [199].

Температурная зависимость интенсивности дыхания (1) характеризует физико-химическую кинетику процесса. Реальная динамика дыхания организма, его метамеров, его отдельных тканей, помимо чисто физико-химических закономерностей дополнительно под-

чинена активному эндогенному управлению. Регуляторные решения организма выражаются в переходах от одной из зависимостей 1 - 6 к другой (рис. 2.2.24; 2.2.25).

Интенсивность стволового дыхания дуба резко меняется в ходе утолщения стебля (см. раздел 2.1.4). До диаметра древесного цилиндра без коры  $Dx \approx 20$  см интенсивность стволовой эмиссии  $CO_2$  возрастает практически линейно  $R \approx I(Dx)$ , затем, в течение нескольких лет, в ходе утолщения  $Dx$  до  $\sim 23$  см, падает в связи с изменениями макроструктуры стебля и режима питания камбиальной зоны [199]. Точечная диаграмма, представленная на рисунке 2.2.26, характеризует совокупность измерений интенсивности дыхания стеблей дуба, выполненных разными авторами (А.Ю. Гопиус, И.С. Малкина, Ю.Л. Цельникер, А.М. Якшина и др.) в летний период, в зависимости от диаметра ствола или ветви в коре.

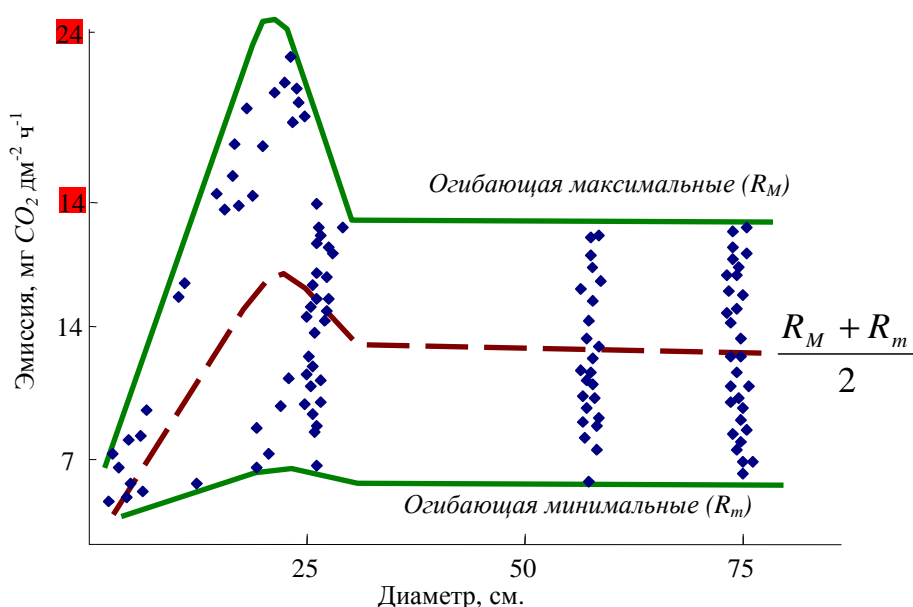


Рис. 2.2.26. Среднесуточная эмиссия  $CO_2$  поверхностью ствола или ветви *Quercus robur* L. ( $mg\ CO_2\ дм^{-2}\ ч^{-1}$ ) в зависимости от толщины (диаметр, см). Данные приведены к температуре  $15^{\circ}C$  [1999]. Огибающие линии ограничивают максимальные и минимальные значения  $R$ . Среднее между ними  $(R_M + R_m)/2$  – пунктир.

Деревья заданного класса роста несут в зависимости от толщины ствола  $Dx$  достаточно строго определенную листовую массу  $Mf(Dx)$ . С помощью параметра  $f = f(Dx) = Mf : \pi Dx$  (отношение листовой массы дерева к периметру древесного цилиндра,  $кг\ дм^{-1}$ ) можно оценить нагрузку тонкого слоя проводящей флоэмы нисходящим транспортом ассимилятов. Каждому  $Dx$  соответствует свой средний прирост  $\Delta Dx$  ( $мм\ год^{-1}$ ). Табулировав  $f(Dx)$  и  $\Delta Dx(Dx)$  мы получим минимальный набор параметров для оценки составляющих дыхания [199]. Считая, что общее дыхание ствола  $R$  складывается из транспортной ( $Rt$ ), ростовой ( $Rg$ ) и поддержания ( $Rm$ ) составляющих, рассмотрим сезонные изменения зависимости  $R(Dx)$  дуба черешчатого, как функцию их суммы (рис. 2.2.27, табл. 15).

Выстраивая ряды  $Ri(Dx)$  и соответствующие им значения  $f$  и  $\Delta Dx$  для каждого месяца  $i$  можно рассчитать уравнение регрессии  $Ri$  на транспортную нагрузку луба и прирост диаметра:  $Ri = ai \cdot f + bi \Delta Dx + ci$ . Величины  $(af)i$  и  $(b \Delta Dx)i$  будут характеризовать изменения  $Rt$  и  $Rg$ , по месяцам. Аддитивное слагаемое уравнений  $(ci)$  – интенсивность дыхания поддержания  $Rm$  (табл. 15).

В таблице 15 представлены результаты расчета компонентной структуры  $R_i$  для деревьев II класса роста в условиях II класса бонитета. Транспортная составляющая дыхания  $R_t$  у деревьев, вступивших в сенильную фазу развития (для них характерны  $f \approx 1 \text{ кг дм}^{-1}$ , а  $\Delta D_x \approx 4 \text{ мм год}^{-1}$ ), не велика – за V - X месяцы среднее  $R_t \sim 0,85 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$  (в конце лета  $1,40 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ , а в начале осени  $0,60 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ). Максимум  $R_t$  дуба приходится на август, на период накопления зимних запасов в паренхиме непроводящего луба и заболони. Осенние величины  $R_t$  постепенно убывают до  $0,1 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ . На жердняковой стадии развития древостоя транспортные дыхательные затраты значительно больше и зависят от класса роста дерева (табл. 12).

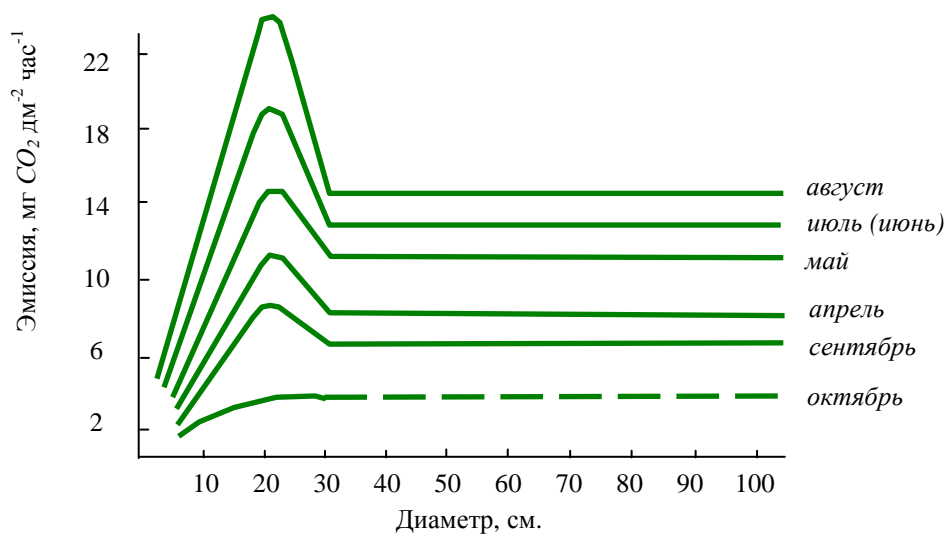


Рис. 2.2.27. Сезонные изменения интенсивность стволового дыхания *Quercus robur* L. ( $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ) в зависимости от диаметра (см) ствола и скелетных ветвей в месте фиксации эмиссии  $\text{CO}_2$  [199].

Ростовая составляющая дыхания сенильных деревьев в среднем за V - X месяцы  $R_g \approx 2,3 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ . Максимальна  $R_g$  в августе во время формирования позднего прироста ксилемы, у дуба на половину примерно состоящего из толстостенных клеток либриформа (у сенильных деревьев  $R_g \approx 8 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ). В осенние месяцы  $R_g = 0$ , - рост окончен (табл. 15). У “молодых” деревьев при  $\Delta D_x \approx 16 \text{ мм год}^{-1}$  максимальная интенсивность ростовой составляющей в августе составит  $R_g \approx 32 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ .

Аддитивная постоянная уравнений, интерпретированная нами как характеристика дыхания поддержания  $R_m$ , имеет максимум в июне-июле в период наибольшей интенсивности текущих метаболических процессов. У сенильных деревьев  $R_m$  основная статья дыхательных затрат ствола ниже кроны. В среднем за V - X месяцы  $R_m \approx 4,4 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ , что примерно вдвое больше  $R_g$  и в пять раз -  $R_t$  составляющих. В модели, приведенной в таблице 15, дыхание поддержания не дифференцировано в зависимости от  $D_x$  по возрастным группам.

Другой подход к вычленению ростовой компоненты дыхания дает квантовая модель работы камбия, изложенная в разделе 2.1.4. Периодические всплески стволовой эмиссии  $\text{CO}_2$  связаны с выходом из камбиальной зоны и дифференциацией радиальных, у “молодых” хвойных деревьев 16-клеточных, квантов. У сенильных деревьев 16-клеточный квант обычно разбит на “полу-кванты” по 8 клеток. Именно такие укороченные радиальные ряды трахеид описаны в ксилеме перестойных сосен и дубов [12, 239].

Таблица 15

Регрессии среднесуточного дыхания ( $R_i$ ) ствола *Quercus robur* L. по месяцам на “транспортную” нагрузку луба ( $\sim f$ ) и прирост ( $\sim \Delta D x$ ) стволовой древесины:  $R_i = a \cdot f + b \Delta D x + c$ , где  $f$  - листовая масса, приходящаяся на ед. длины поперечного сечения проводящего луба в месте измерения  $R_i$ , кг  $\text{дм}^{-1}$ ;  $\Delta D x$  - прирост по диаметру, (мм) [199]

Месяц	Дыхание *, мг $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$	Составляющие $R_i$ , мг $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$			Коэфф. корреляции
		транспортная	ростовая	поддержания	
май	$R_5 = 6,9$	$+ 0,8 \cdot f$	$+ 0,4 \cdot \Delta D$	+4,5	$0,5 \pm 0,1$
июнь	$R_6 = 9,6$	$+ 1,1 \cdot f$	$+ 0,5 \cdot \Delta D$	+ 6,5	$0,6 \pm 0,1$
июль	$R_7 = 9,6$	$+ 1,1 \cdot f$	$+ 0,5 \cdot \Delta D$	+ 6,5	$0,6 \pm 0,1$
август	$R_8 = 13,1$	$+ 1,4 \cdot f$	$+ 2,0 \cdot \Delta D$	+ 3,7	$0,4 \pm 0,2$
сентябрь	$R_9 = 3,8$	$+ 0,6 \cdot f$	$+ 0,0 \cdot \Delta D$	+ 3,2	$0,6 \pm 0,1$
октябрь	$R_{10} = 2,1$	$+ 0,1 \cdot f$	$+ 0,0 \cdot \Delta D$	+ 2,0	$0,8 \pm 0,1$

Примечание: \* численные значения R 7 - 10 приведены для транспортной (листовой) нагрузки луба  $f = 1$  кг  $\cdot \text{дм}^{-1}$  и  $\Delta D = 4$  мм  $\text{год}^{-1}$ , что примерно характеризует сенильную фазу онтогенеза дуба.

При выдаче камбием ксилемного радиального кванта у сосны обыкновенной основные дыхательные затраты связаны с “созреванием” трахеид, формированием у них вторичной клеточной стенки, ее инкрустацией лигнинами (рис. 2.2.28) [8, 12, 227, 248]. Число всплесков интенсивности стволового дыхания согласуется с числом радиальных квантов трахеид, вышедших из камбиальной зоны в зону дифференциации клеток ксилемы.

Между квантами ксилемного прироста следуют вдвое более короткие серии клеток, вводимых в зону дифференциации флоэмы. Естественно, и дыхательные затраты на формирование флоэмных рядов у “молодых” деревьев моделируются вдвое меньшими. У сенильных деревьев они могут быть равны затратам на ксилемные полу-кванты. Флоэмные и ксилемные кванты чередуются. Поделившись и выдав квант в зону дифференциации клеток флоэмного или ксилемного ряда, камбиальная инициаль переходит к синтезу новой политенной хромосомы:  $16n \rightarrow 32n$ .

Исходя из этих представлений, мы оценили ростовую составляющую дыхания ствола сосны обыкновенной. Видимая высота 4-х дыхательных волн (рис. 2.2.28 А), связанных с приростом клеточных рядов ксилемы,  $\sim 1,5$  мг  $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ , но это только часть ксилемных импульсов  $R_g$ , превышающая вдвое меньшие флоэмные импульсы  $R_g$ . Следовательно, полной интенсивности ксилемного импульса отвечает высота  $R_g$  волны  $\sim 3$  мг  $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ , а высота скрытой волны дыхания, связанной с дифференциацией клеток флоэмного кванта –  $\sim 1,5$  мг  $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ .

В год неблагоприятный для прироста сосны камбий формирует только 3 ксилемных и 3 флоэмных кванта роста, им соответствуют 3 волны  $Rg$  затрат (рис. 2.2.28 Б). Высота ксилемных импульсов  $Rg \sim 1 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ , а флоэмных  $\sim 0,5 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ .

В сравнительно (Иркутская обл., 1978 - 1983 гг.) худших и лучших условиях радиального прироста ствола (///) диапазон числа ксилемных квантов, наблюдаемых у “молодых” деревьев расширится до  $1 \div 5$  [77].

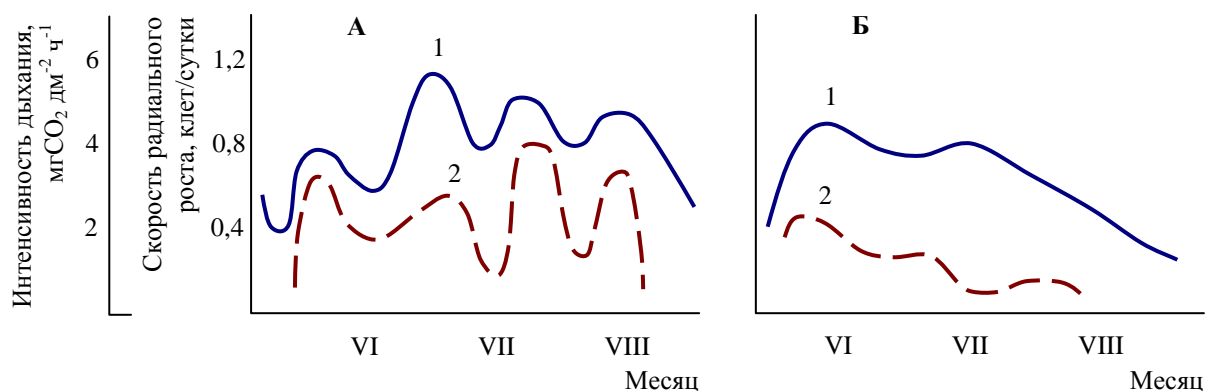


Рис. 2.2.28. Интенсивность дыхания ствола сосны в год наибольшего за 5 лет наблюдения (А, 1982 г.) и наименьшего (Б, 1979 г.) радиального прироста [77].

1 - интенсивность дыхания, мг CO<sub>2</sub>·дм<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>; 2 - скорость новообразования трахеид в радиальном ряду, экз.·сут<sup>-1</sup>.

На следующем рисунке (рис. 2.2.29) представлена модель структуры дыхательных затрат сосны обыкновенной в благоприятный для роста год, построенная по данным Г.А. Забуги [77]. В период радиального прироста ствола камбиальные инициалы формируют 4 ксилемных кванта роста по 16 клеток. Им соответствуют 4 волны стволовой эмиссии CO<sub>2</sub> (рис. 2.2.29 А). За ксилемными квантами, фиксируемыми в течении временного периода I - II по новообразованию трахеид (рис. 2.2.28 А), следуют вдвое более низкие волны дыхания, связанные с выходом в зону дифференциации флоэмы квантов по 8 клеток (рис. 2.2.29 А заштрихованы). Совокупность 4-х перекрывающихся ксилемных и флоэмных волн дыхания в сумме образует ростовую компоненту дыхательных затрат  $Rg$  ствола сосны.

Дыхательные затраты на формирование ксилемных квантов роста вдвое больше, чем флоэмных. Соответственно, треугольники, отвечающие ксилемным квантам роста, в 2 раза выше флоэмных и имеют вдвое большую площадь. Благодаря этому динамика дыхания приобретает волновой вид, число волн соответствует числу квантов роста, реализованных в течение данной вегетации.

Транспортная компонента дыхания  $Rt$  имеет два максимума в периоды заготовки зимних запасов пластических веществ осенью и их востребования весной во время роста побегов. Осенний и весенний максимумы интенсивности дыхания можно интерпретировать и как самостоятельную составляющую дыхания, связанную с формированием и использованием временных запасов. Осенью - перевод транспортных форм сахаров в запасящие вещества

(крахмал, липиды, фенолы); весной мобилизация запасных веществ с их переводом в транспортные формы.

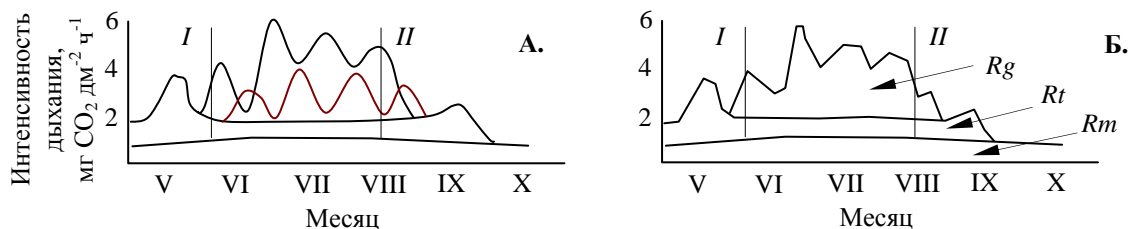


Рис. 2.2.29. Динамика стволового дыхания (мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>) сосны обыкновенной в год благоприятный для радиального прироста

I - II - временные границы периода обнаружения новых клеток в радиальных рядах трахеид [77].

А - модель ростовой составляющей дыхания из 4-х волн, соответствующих дифференциации трахеид, и 4-х - (красным) дифференциации элементов проводящей флоэмы.

Б - 3-компонентная модель стволового дыхания: ростовая составляющая  $R_g$ , транспортная составляющая  $R_t$  с двумя максимумами при заготовке (сентябрь) и востребовании (май) зимних запасов пластических веществ,  $R_m$  дыхание поддержания, на уровне октябрьского  $R$  с подъемом летом.

Рассматривая сезонный ход дыхания ствола березы (рис. 2.2.30, величины  $R$  приведены к температуре 15 °C [207]), мы видим картину, сходную с динамикой дыхания сосны (см. рис 2.2.29): подъемы  $R_t$  в начале (востребование зимних запасов и рост побегов) и в конце вегетации (формирование зимних запасов). Ростовая компонента  $R_g$  березы представлена, вероятно, тремя перекрывающимися импульсами дыхания, соответствующими ксилемно-флоэмным квантам прироста.

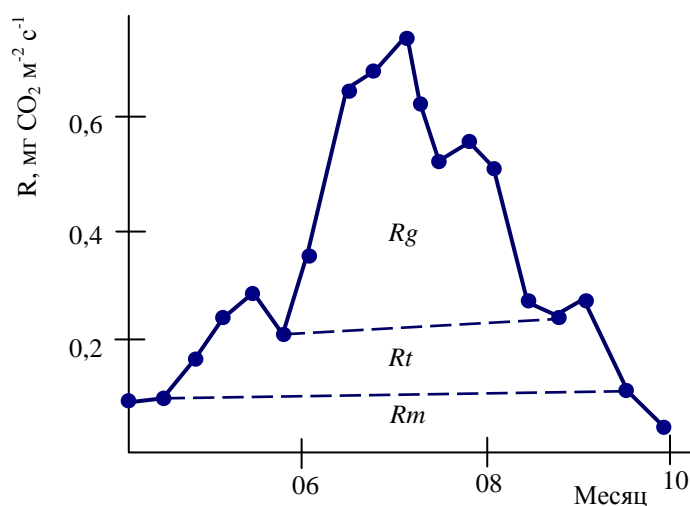


Рис. 2.2.30. Сезонный ход дыхания  $R$ , мг CO<sub>2</sub> м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>, ствола березы (вероятно, *Betula pendula* Roth.) при температуре 15 °C [207].

Выделены (пунктир) примерные границы составляющих суммарного дыхания ствола на высоте 1,3 м: ростовая  $R_g$ , транспортная  $R_t$ , поддержания  $R_m$ .

Возвращаясь к ростовому дыханию перестойных деревьев, отметим, что их прирост можно зафиксировать, только с помощью анатомических препаратов из периодически отбираемых пробных образцов древесины. Обычно для контроля за новообразованием **клеток** производных камбия используют ближайшие соседние деревья того же древостоя, имеющие параметры близкие к наблюдающимся деревьям [8, 12, 199]. Прирост ксилемного ряда у се-

нильных хвойных и кольцесосудистых пород формируется полу-квантами по ~8 клеток, что зафиксировано у сосны и дуба [12, 239].

У дуба 250 - 270 лет из перестойной полевокленовой дубравы (Теллермановский лес, 1990 г.) подъем дыхания в августе во время образования ксилемного ряда клеток поздней древесины (рис. 2.2.31, А - горизонтальный бар *b*, Б - период 3) в 2 раза меньше, чем у деревьев *v* и *g* фаз онтогенеза.

Во время паузы в новообразовании ксилемных элементов в июле (рис. 2.2.31, А - горизонтальный бар *a*, Б - период 2) отмечен подъем интенсивности дыхания, связанный с формированием флоэмного кванта из 8 клеток, **такой же величины как и ксилемный подъем**. Затраты дыхания на полу-квант ксилемы примерно равны затратам на квант флоэмы. Выравнивание чисел клеток в радиальных приростах ксилемы и флоэмы, вероятно, характерно для сенильной фазы онтогенеза всех древесных пород. Непрерывное одноразовое формирование полного ксилемного кванта (16-клеточного у хвойных и кольцесосудистых пород, 8-клеточного у рассеянно сосудистых) требует вдвое больших затрат, **но** доступно только молодым деревьям и отрезкам ствола.

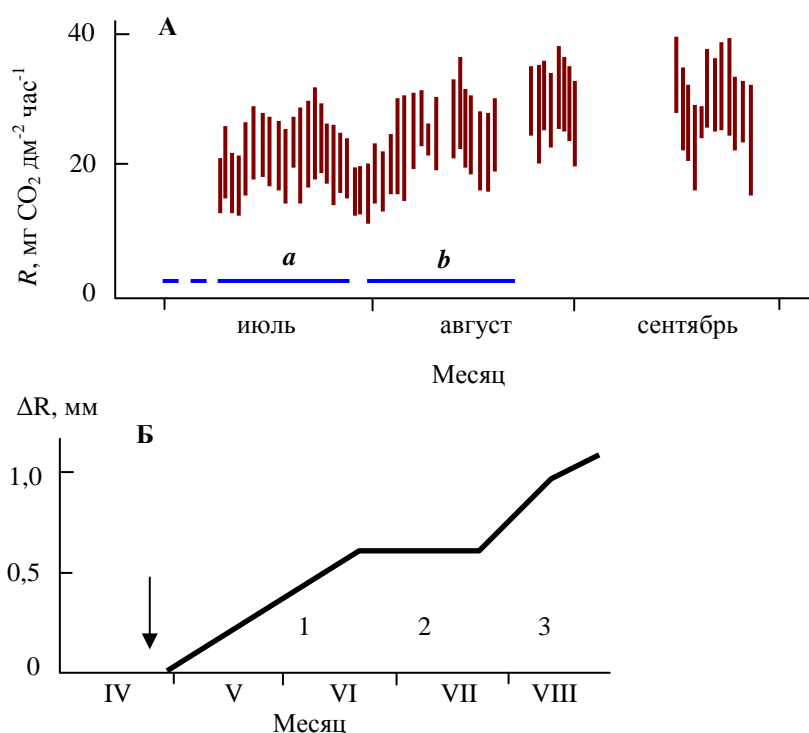


Рис. 2.2.31. Динамика стволового дыхания (А) и прироста годичного кольца древесины (Б) у перестойных деревьев *Quercus robur* L.

А. Горизонтальные отрезки *a* и *b* отмечают периоды остановки роста годичного кольца (*a*) и позднего прироста древесины (*b*). Вертикальными барами отмечены суточные пределы изменения интенсивности дыхания.

Б. Вертикальная стрелка отмечает начало листораспускания поздней формы дуба. Периоды формирования годичного кольца: 1 - ранний прирост; 2 - пауза прироста ксилемы (соответствует интервалу *a* в левой части рисунка); 3 - прирост поздней древесины (соответствует интервалу *b*).

Дополнительную возможность оценки дыхания поддержания дает модель температурной зависимости дыхания ствола (см. рис. 2.2.24). К элементарным типам дыхания, сопровождающим процессы сохранения тканей, следует отнести  $R_a$  и  $R_b$ , входящие во все ( $R_a - R_{1-6}$ ) или почти во все ( $R_b - R_{2-6}$ ) суммарные формы дыхания (рис. 2.2.24, табл. 14), то есть функционирующие постоянно. Дыхание типа  $R_a$  сохраняется во все время **сезонной жизнедеятельности** ствола;  $R_b$  - примерно 97% периода с апреля по сентябрь (табл. 14).



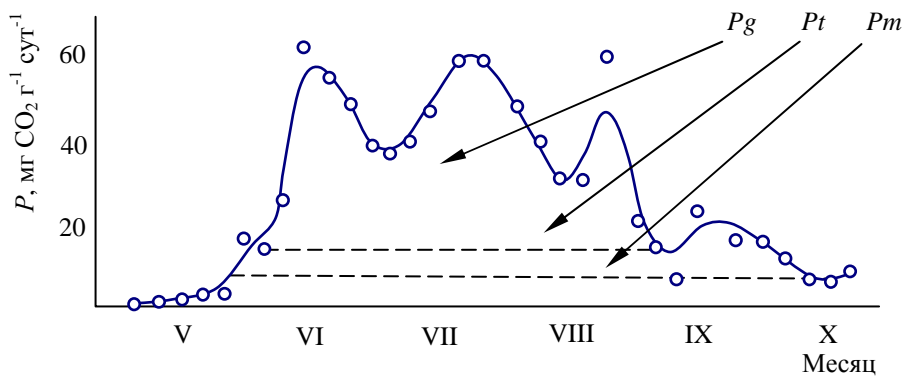


Рис. 2.2.32. Сезонная динамика фотосинтеза (нетто-ассимиляция) стеблей второго года в верхней части кроны сосны обыкновенной ( $P$ , мг  $\text{CO}_2$  г<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>). Дерево 55 лет. Данные за 1978 г. [21].

$P_g$ ,  $P_t$ ,  $P_m$  уровни ассимиляции кроны предназначенные для обеспечения роста  $P_g$ , транспорта  $P_t$  и жизнеобеспечения (поддержания) тканей  $P_m$ .

Квантам прироста ксилемы-флоэмы соответствуют не только волны дыхательных затрат (рис. 2.2.28 - 2.2.31), но и волны интенсификации фотосинтеза  $Ph$ , откликающегося на усиленный отток ассимилятов, аттрагируемых делящимися клетками камбиальной зоны (рис.2.2.32). Три волны нетто-ассимиляции хвои на побегах второго года, наблюдавшиеся В.К. Болондинским в Карелии у сосны обыкновенной [21], соответствуют трем волнам ростовой активности ствола. В колебаниях интенсивности фотосинтетического производства сосны, кроме ростовых “волн”, хорошо просматриваются два максимума (весенний и осенний), связанные с формированием запасов на зиму и с весенним разблокированием складов.

Единая система производства ассимилятов, их транспорта и потребления аттрагирующими тканями определяет согласованные реакции частей дерева от листьев (хвои) кроны до поглощающих корней.

#### Глава 2.2.4. Поглощение почвенной влаги

Работа поглощающих корней по извлечению влаги из почвы требует от деревьев наибольших, в сравнении с иными статьями расхода, дыхательных затрат (см. табл. 13). Опыт сплошной окольцовки сосен, проведенный шведскими экологами, показал, что в 120-летнем сосняке корни, лишенные снабжения сахарозой по флоэме, сокращают общую эмиссию  $\text{CO}_2$  из почвы на 37% в течение первой недели, а в конечном итоге, через месяц, на 54% [299]. В лесостепи автотрофная, корневая компонента эмиссии  $\text{CO}_2$  из темно-серых почв нагорных дубрав I - II класса бонитета составляет не менее 50% общей NPP продукции фитоценоза ( $\sim 5,5 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ ) [278]. Деревья, у которых нисходящий к корням транспорт сахарозы полностью прерван, к следующей вегетации погибают; окольцованные деревья стремятся как можно скорее и полнее восстановить питание корней [118, 170].

Поглощение влаги из почвы клетками экзодермы корней, их внешними выростами – корневыми волосками и затем подъем пасоки вверх по стволу проходят в соответствии с величинами водного потенциала  $\Psi$ . Единственный рубеж, который вода преодолевает, двигаясь против градиентов  $\Psi$  – это слой клеток эндодермы корня, наделенных суберинизированными “поясками Каспари”, блокирующими апопластное перемещение воды по клеточным стенкам. Предполагается, что плазмодесменные каналы в клетках эндодермы, сжимаясь как ручные помпы, способны откачивать воду из коры поглощающего корня внутрь его проводящего цилиндра [120, 123].

Сезонная динамика поступления воды с атмосферными осадками и с притоком почвенно-грунтовых вод, запас почвенной влаги и его распределение по профилю, - определяют основные закономерности эколого-географического распространения лесообразующих растений. В южной лесостепи с неустойчивым и часто недостаточным увлажнением отдельные годы и сезоны богаты контрастами и особенно интересны для изучения отношений дерево - почвенная влага. В 6 квартале Теллермановского опытного лесничества ИЛАН между двух балок в нагорной дубраве на 65 м выше меженного уровня реки Хопер, дренирующей водораздел, В.В. Мамаев с помощником отрыл шурф глубиной 12 м. Из шурфа для определения  $\Psi_s$  отбирали образцы почво-грунтов (2.2.33 в). В лаборатории, в  $\sim 1,2$  км от шурфа, В.В. Иванов и В.П. Жосу криоскопическим методом измерили  $\psi_s$  образцов [278]. Влажность почво-грунта термовесовым методом устанавливали по образцам почвы, извлеченным ручным почвенным буром в 200 м от шурфа на вырубке шириной 50 м (2.2.33 б).

Корни *Quercus robur* L. var *tardiflora* Czern. опускаются на лесостепных водоразделах на глубину 9 – 11 (до 13) м, загружая капиллярную кайму грунтовых вод. Глубже почвенного горизонта А поглощающие корни позднераспускающегося дуба образуют два яруса (рис. 2.2.33 а). Верхний на 6 - 8 м - перехватывает влагу на пути ее миграции к грунтовым водам (ГВ), нижний на 9 - 10 м обеспечивает собственно потребление ГВ из капиллярной каймы. Профиль водного потенциала  $\Psi_s$  темно-серой лесной почвы и подпочвенных моренных суглинков (рис. 2.2.33 в) построен по данным определений  $\Psi_s$  криоскопическим методом [30, 223, 230]. Рис. 2.2.33 б обобщает результаты мониторинга влажности почвы термовесовым

методом (1995 - 2003 гг.) в 200 м от шурфа, на вырубке, поддерживаемой в безлесном состоянии с 1936 г. На этом же месте в 1950-е гг. влажность почвы определял С.В. Зонн, его измерения лежат в тех же пределах.

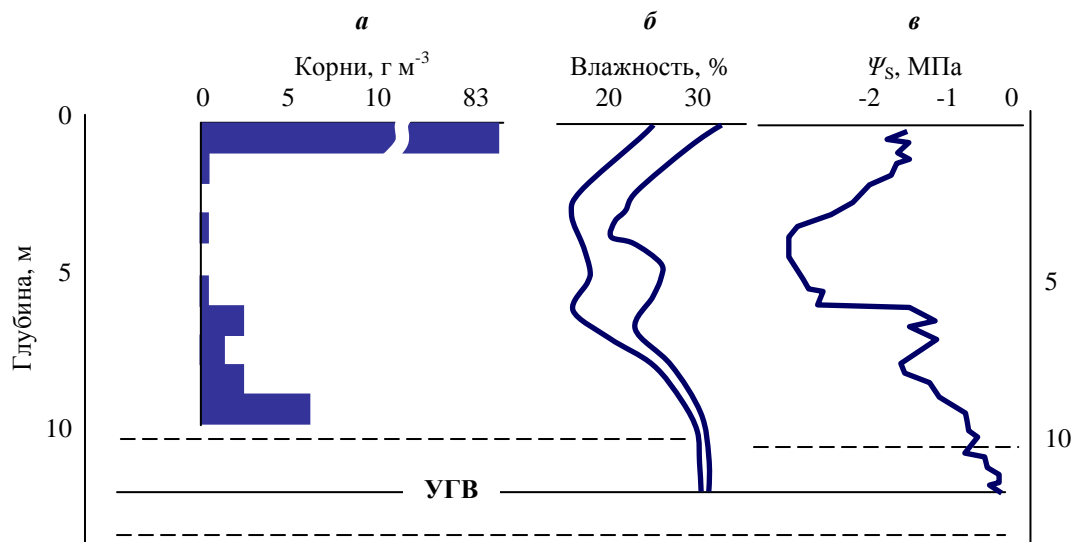


Рис. 2.2.33. Распределение тонких корней дуба (а) и влажностный профиль почв (б, в) в нагорных дубравах Теллермановского леса ИЛАН [278].

а - распределение тонких корней ( $\varnothing < 1$  мм) по 1-метровым горизонтам почвы,  $\text{г м}^{-3}$ ;

б - влажность почвы, %, max (весна) и min (осень) за 6 лет;

в - водный потенциал  $\Psi_s$ , МПа, в конце вегетации.

УГВ - средний уровень грунтовых вод. Пунктир отмечает границы многолетних колебаний уровня ГВ.

а, в - шурфовая раскопка корневых систем под пологом дубравы; б - пункт мониторинга влажности почвы на безлесном пространстве (//) ~200 м от шурфа.

Слои концентрации поглощающих корней соответствуют темноокрашенным горизонтам водораздельных почв (грунтов), обогащенным углеродом до ~1% массы образцов

Глубиной проникновения корней в почво-грунт и ярусностью корневых систем в автоморфных биогеоценозах обусловлен характер поглощения корнями почвенной влаги [152]. Поздно распускающаяся форма *Quercus robur* L. var *tardiflora* Czern. в дубравах европейской лесостепи на суглинистых водораздельных плато образует 2 - 3 ярусную систему корней, опускающуюся до 9 - 13 м [278]. На суглинках Прикаспия в падинах с доступными ГВ на глубине ~6 м вяз мелколистный и дуб черешчатый развивают двухъярусную корневую систему [215]. Тонкие корни глубоких ярусов во влагодефицитных регионах составляют ~10% от общей массы корней не толще 1 мм (рис. 2.2.33 а). Профиль влажности суглинков (рис. 2.2.33 б, в) является одновременно и причиной и продуктом деятельности корневых систем древесных растений, корни опускаются за влагой и, потребляя ее, иссушают почво-грунт.

Основная масса корней древесных растений, загружает поверхностный 0,0 - 0,5 м горизонт почвы. В гумидных регионах поступлений воды в горизонт, занятый верхним ярусом корневых систем, вполне хватает для водообеспечения деревьев в течение всего сезона. На юге европейской лесостепи и южнее – доступная влага в 0 - 2 м почвы, запасенная с весны и

принесенная с летними осадками, обычно исчерпывается во второй половине вегетации, и деревья вынуждены добывать воду из более глубоких слоев.

В аридных и семиаридных регионах глубокие корни, достающие ГВ, при развитии почвенной засухи и высыхании верхних слоев почвы, поддерживают поверхностные части корневых систем. В естественных широколиственных лесах лесостепи и в искусственных посадках в степях и полупустыне поверхностные корни в засуху приобретают обратный градиент водного потенциала. Сосущая сила нарастает от ствола к окончаниям корней (см. рис. 2.2.16). Из поставщиков влаги корни в иссушенных горизонтах почвы превращаются в ее потребители [129, 176].

У кольцесосудистых древесных пород скорость тока пасоки ( $v$ ) в якорных корнях при уменьшении  $\psi$  претерпевает перелом. При ламинарном движении  $v$  должна быть пропорциональна 4-й степени радиуса трубы (формула Пуазейля [247]). Между тем, при низких  $v_1$  в периферическом годичном слое древесины ( $n = 1$ ), где крупные сосуды еще не закупорены, скорость движения пасоки та же, что и  $v_n$  в более глубоких ( $n = 2 \div 5$ ) годичных слоях, где крупные сосуды затиллованы и исключены из системы водоснабжения дерева. При градиентах  $\Delta\psi < -0,1$  МПа м<sup>-1</sup> “клапаны” открываются, и сосуды периферического слоя заболонной древесины начинают проводить воду на порядок быстрее, соответственно своему диаметру. В ксилеме якорных корней дуба, также как и в стволовой ксилеме (см. раздел 2.2.2), клапаны, блокирующие крупные сосуды, расположены, вероятно, в местах сочленения осей разного порядка: вертикальных якорных корней с горизонтальными корнями и у корневой шейки ствола. Интенсивное движение пасоки при падении  $\psi$  открывается после достижения  $\Delta\psi < -0,1$  МПа м<sup>-1</sup>. Необходимые градиенты  $\psi$  в якорных корнях, опускающихся до глубины 6 - 13 м, возникают только при засухе.

Скорость миграции почвенной влаги от ГВ к поглощающим корням составляет в суглинках ~1-2 см сут<sup>-1</sup> в зависимости от механического состава грунта [41]. Но даже в рыхлых песках, при скорости горизонтального перемещения воды до 50 - 100 см сут<sup>-1</sup>, во время засухи вокруг поглощающих корней сосны появляются чехлики иссушенного песка диаметром ~4 см. Скорость поглощения растворов корнями в засуху выше скорости их поступления из окружающих межкорневых пространств почвы [176]. Скорость миграции почвенной влаги ограничивает водозабор корней. Так, в предпойменной полево-кленовой дубраве Теллермановского леса корневые системы перестойных деревьев *Quercus robur* L. var *tardiflora* Czern. уходят в толщу суглинков до уровня напорных ГВ, выклинивающихся в долину реки. В скважине, пробуренной в суглинках до водоносного песчаного горизонта на глубине 10 м, уровень ГВ поднимается на 3 м (через ~6 ч скважина заполняется пульпой до глубины 7 м). Однако из-за малой скорости фильтрации воды через суглинки глубокие ярусы корней не могут взять из капиллярной каймы ГВ более ~1 мм в сутки, даже при предельном иссушении поверхностных горизонтов почвы.

Опускание ГВ в периоды отсутствия атмосферных осадков, дает представление о скорости и объеме водопотребления лесной растительностью (рис. 2.2.34). Исходя из удельной

водоотдачи  $1,1 \text{ мм сут}^{-1}$  [216], дубравы в засуху извлекают из глубоких суглинков от  $1,0$  до  $1,4 \text{ мм сут}^{-1}$ .

Во время засухи уровень ГВ под территориями, под которыми глубокие ярусы корневых систем отсутствуют, не меняется: например, под безлесной солонцовой поляной (18 квартал) или под водораздельным ясенником, сформировавшимся на месте вырубленной перестойной дубравы, соседствующим с вырубкой, занятой лещиной (рис. 2.2.34, кв.59).

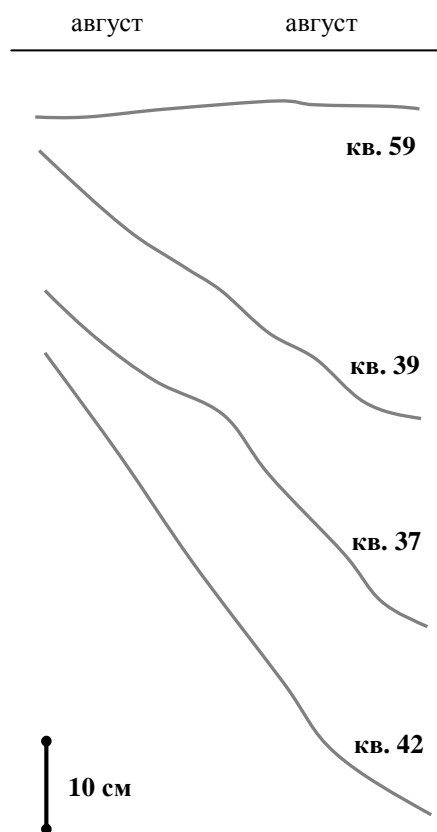


Рис. 2.2.34. Изменение уровня грунтовых вод (ГВ) во время засухи в августе-сентябре 2002 г. под дубравами Теллермановского опытного лесничества ИЛАН на мощных суглинистых отложениях:

кв. 39 конус выноса балки, 250 лет;  
кв. 37 нагорная водораздельная дубрава, 250 лет;  
кв. 42 нагорная дубрава на северном склоне балки, 40 лет;  
кв. 59 водораздельный ясенник, 15 лет

Влагообеспеченность дерева напрямую отражается в водном потенциале листьев кроны  $\psi_L$  (рис. 2.2.35) [20, 84]. При умеренном иссушении поверхностной корнеобитаемой толщи  $\psi_L$  за ночь успевает восстановиться:  $\psi_{PD} \geq -0,8 \text{ МПа}$ , не смотря на то, что полуденные значения  $\psi_L$  приближаются к  $\psi_{MD} = -3,0 \text{ МПа}$ .

В пойме, где верхние 170 см аллювиальных суглинков подстилаются погребенными песками первичных пляжей, прогрессирующее искушение почвы завершается резким падением  $\psi_{PD}$  (рис. 2.2.35, (//) стрелка влево). Исчерпание влагозапаса покровной толщи пойменных суглинков соответствует  $\psi_{PD} \approx -0,8 \text{ МПа}$  и  $\psi_{MD} \approx -3,0 \text{ МПа}$ . Когда влага становится недоступной для корней *Quercus robur* L. var *praecox* Czern.,  $\psi_{PD}$  сокращается с  $-0,8$  до  $\sim -2,0 \text{ МПа}$ . Деревья во время засухи не могут взять воду для восстановления  $\psi_{PD}$  из подстилающих песков (в корнеобитаемой зоне нет ни ГВ, ни их капиллярного шлейфа).

В нагорных дубравах при иссушении поверхностных слоев почвы, вслед за уменьшением  $\psi_{MD}$  до  $-2,5 \div -3,0 \text{ МПа}$ , водный потенциал  $\psi_{MD}$  скачком увеличивается до  $-1,6 \div -1,8 \text{ МПа}$ , в связи с раскрытием “клапанов”, замыкавших ранее крупные сосуды якорных корней, и началом интенсивного дневного потребления ГВ (рис. 2.2.35, (//) стрелка вверх). При этом значения предрассветного  $\psi_{PD}$  продолжают монотонно убывать.

Интенсивное дневное водопотребление кольцесосудистыми породами вызывает колебания уровня ГВ с суточным периодом. На рис. 2.2.36 (верх) зафиксирована пульсация ГВ под дубравой 37 квартала Теллермановского опытного лесничества ИЛАН в конце засухи 1997г. [201].

Второго июля 1997 г. иссушение поверхностных слоев почвы в Теллермановском лесу завершилось полеганием сныти (*Aegopodium podagraria* L.), вслед за которым началось ступенчатое падение уровня ГВ, вызванное ускорением тока пасоки по крупным сосудам якорных корней дуба. Даже незначительных осадков (4 июля –

2 мм; 6 июля – 8 мм и 07 июля 1997 – 4 мм), однако, оказалось достаточно, чтобы уровень ГВ в снова поднялся (рис. 2.2.36, верх). Листья сныти восстановили тургор.

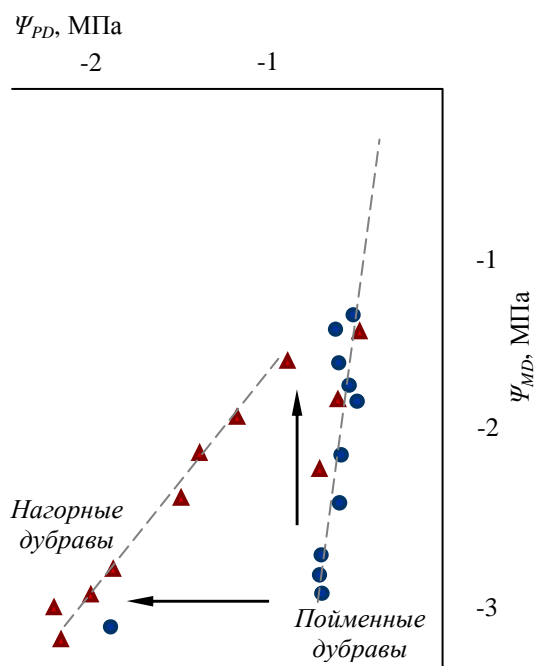


Рис. 2.2.35. Связь водных потенциалов листьев  $\psi_L$ : пред-рассветного  $\psi_{PD}$  и полуденного  $\psi_{MD}$  [84].

При развитии засухи и сокращении  $\psi_{PD}$  от -0,25 до -0,80 МПа,  $\psi_{MD}$  снижается до -3,00 МПа. После исчерпания влаги верхних горизонтов ( $\psi_{PD} < -0,80$  МПа), в пойменных дубравах значения  $\psi_{PD}$  резко падают. В нагорных же, - на фоне прогрессирующего монотонного падения  $\psi_{PD}$ , величина  $\psi_{MD}$  возрастает скачком (стрелки).

В условиях Джаныбекского стационара ИЛАН (глинистая полупустыня Прикаспия) суточная пульсация уровня ГВ во второй половине лета отмечается ежегодно (рис. 2.2.36, низ) [215]. На “падинах” Прикаспийской низменности пресные ГВ на глубине ~6 м доступны корневым системам дуба и вяза мелколистного. Под массивами дуба и вяза импульсное падение уровня ГВ продолжается до конца вегетации, а восстановление уровня ГВ происходит при весенней нерегулярной влагозарядке почвы, а также за счет гидростатического подъема воды и заполнения депрессионной воронки ГВ с боков и снизу. Снижения уровня ГВ в результате их летнего потребления деревьями (максимально – 2,6 м) ограничено скоростью фильтрации влаги через суглинки 1,0 - 1,7 мм сут<sup>-1</sup> [174, 215].

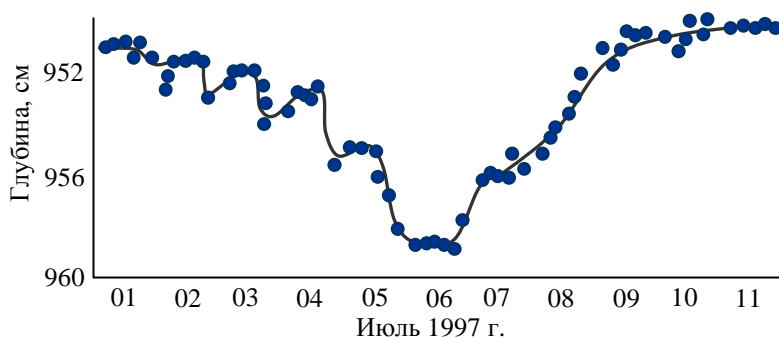
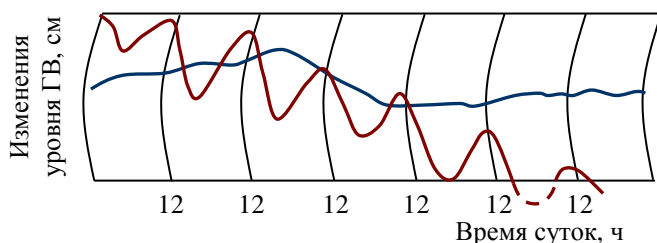


Рис. 2.2.36. Колебания уровня грунтовых вод, связанные с их интенсивным потреблением *Quercus robur* L.

Эпизодическая засуха в лесостепной дубраве (вверху) и пульсация уровня ГВ, регулярно повторяющаяся под массивом искусственного насаждения в полупустыне (внизу) [215, 278].



М.К. Сапанов выделил два сезонных этапа водного питания древесных растений в аридных условиях [215]. Весной, в начале лета (1), за счет весеннего влагозапаса, накопленного верхними горизонтами почвы; и во второй половине вегетации (2), за счет интенсивного потребления грунтовых вод. До исчерпания весенних запасов воды в поверхностных горизонтах крупные сосуды якорных корней закрыты, или работают также как мелкие, потребление ГВ идет в минимальном объеме. Только после нарастания градиентов  $\psi$  до  $\Delta\psi < -0,1$  МПа м<sup>-1</sup> якорные корни начинают усиленный водозабор ГВ.

Отсутствие доступной почвенной влаги и отсутствие работы для корней, поглощающих воду из почвы, сокращает дыхательные затраты корневых систем. В опыте А.Г. Молчанова, почва в вегетационных сосудах высыхала без полива до  $\psi_s = -2,0 \div -3,7$  МПа. Сеянцы дуба постепенно уменьшали корневое дыхание, и параллельно приостанавливали **деятельность** листвы в кроне (рис. 2.2.37). Полив вызывал всплеск корневого дыхания, фотосинтеза и транспирации [207]. Аналогичные реакции на исчерпание почвенной влаги и последующий полив описаны у сосны на легких почвах [176]. (В отличие от корней, интенсивность стволового дыхания, наоборот, возрастает при иссушении верхних слоев почвы до  $\psi_s = -2$  МПа; и только при  $\psi_s < -2$  МПа стволовое дыхание начинает сокращаться [164]).

При высыхании почвы в вегетационных сосудах от  $\psi_s = 0,0$  до  $-1,4$  МПа корни сеянцев дуба еще продолжают закачивать воду в проводящие цилиндры, экспоненциально сокращая интенсивность дыхания. На интервале  $\psi_s = -1,4 \div -2,4$  МПа плазмодесменные насосы останавливаются, интенсивность дыхания падает уже по-иному, - как линейная функция  $\psi_s$ . При  $\psi_s \leq -2,4$  МПа корни переходят в состояние анабиоза [207]. У сосны в таком состоянии, при  $\psi_b = -3,0 \div -6,0$  МПа, поглощающие корни остаются живыми в течение 1 - 2 месяцев; водный потенциал самих поглощающих корней опускается до  $\psi_R = -5,0 \div -9,0$  МПа [176].

В диапазоне  $\psi_s = 0,0 \div -1,4$  МПа интенсивность дыхания и ритм сократительных движений плазмодесм эндодермы тонких поглощающих корней имеют два рабочих режима (рис. 2.2.37, кривые 1 и 2). После второго цикла высыхания и полива почвы в вегетационных сосудах [207] корни перешли к более интенсивному дыханию (режим 2), стремясь ускоренно восстановить оводненность иссушенных тканей.

Двухуровневое варьирование корневого дыхания обнаружено по поглощению  $O_2$  и при гидропонике *Cucurbita pepo* L. [136]. Смена питательного раствора на свежий (постоянное освещение) вызывала падение дыхания корней от  $\sim 1,9$  до  $\sim 1,3$  мл  $O_2$  особь<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>. После затемнения и добавки донорского корневого раствора интенсивность поглощения кислорода восстанавливалась -  $\sim 1,9$  мл  $O_2$  особь<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>. Интенсивность дыхания и ритм сократительных движений плазмодесм в эндодерме корней при поглощении влаги из раствора, предположительно, регулируются гормонально.

В таежных лесах лишь в редкие годы экстремальной засухи корни деревьев не могут извлечь из почвы влагу [4, 176]. В большинстве **же** случаев, несмотря на высокие значения водного потенциала корней,  $\psi_R$  он остается **ниже**  $\psi_s$ . Так, по В.И. Абражко у ели в Тверской области  $\psi_R = -0,4$  МПа, по Л.К. Кайбияйнену и Т.А. Сазоновой  $\psi_R$  сосны в Карелии слабо варьирует и его можно считать постоянным:  $\psi_R = -0,32$  МПа [4, 94].



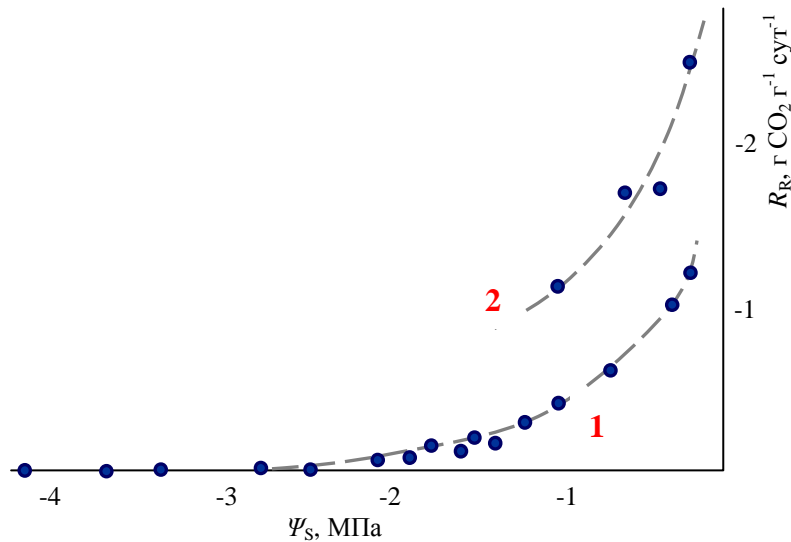


Рис. 2.2.37. Динамика корневого дыхания сеянцев дуба в вегетационных сосудах ( $R_R$ , г  $\text{CO}_2$  г $^{-1}$  сут $^{-1}$ ) в зависимости от водного потенциала почвы ( $\Psi_s$ , МПа) при ее периодическом поливе и высыхании (циклы 1 и 2) [207].

Скорость тока пасоки у хвойных пород моделируется как функция освещенности  $I$ , температуры  $T$  и влажности  $H$  воздуха (все три параметра взаимосвязано меняются в суточной динамике). Уравнения, описывающие суточный ход тока пасоки в зависимости от  $I$ ,  $T$ ,  $H$ , - статистически достоверны (их рациональная эколого-физиологическая интерпретация трудна из-за тесного сцепления предикторов). Отметим лишь то, что все используемые параметры характеризуют состояние устьичного аппарата, но не корней. У сосны обыкновенной, как и у дуба в широколиственных лесах (рис. 2.2.12), выделяются три параллельных последовательности расходов  $U(\Delta\psi)$  пасоки (рис. 2.2.38) [94]. Наличие трех вариантов зависимости  $U$  от градиентов  $\psi$  корни - крона свидетельствует о регуляции водопотребления сосны коллективными устьичными движениями. Хотя поступление влаги из корневой системы в стволовую ксилему обеспечивается работой корней, но скорость ее дальнейшего тока по стволу согласуется с модальным состоянием устьиц в кроне дерева. Вероятно, у корней существует 2 режима поглощения воды из почвы, причем режим ускоренного водозабора осуществляется сравнительно редко; а с ними независимо сочетаются 3 режима передвижения пасоки по стволу, определяемые уже работой не корней, а устьиц листьев или хвои.

Скорости тока пасоки и расходы почвенной влаги ( $U$ , г см $^{-2}$  ч $^{-1}$ ) в зависимости от градиента  $\Delta\psi$  укладываются в три линейные полосы вдоль прямой:

$U(\text{г см}^{-2} \text{ч}^{-1}) \approx 8 (\text{г м см}^{-2} \text{час}^{-1} \text{бар}^{-1}) [\Delta\psi (\text{бар м}^{-1}) - 0,1 (\text{бар м}^{-1})]$  (рис. 2.2.38, 1-3). Авторы этого уравнения [94], определили  $\Delta\psi$ , как разность  $\psi$  корни-побеги, отнесенную к расстоянию до середины кроны. Три полосы соответствуют разным диапазонам влажности ксилемы: 95 - 105%; 105 - 115 %; 115 - 125%. При минимальной влажности **древесины** (95 - 105%) всасывающее давление  $|\psi|$  и водопотребление  $U$  - максимальны.

Избыток увлажнения, так же как недостаток, подавляет ассимиляцию крон деревьев. В болотном пушицево-сфагновом сосняке Va класса бонитета в Ярославской области в периоды опускания зеркала **грунтовых вод** до глубины  $\geq 0,25$  м от поверхности  $A_0$  деревья фото-

синтезируют ( $Ph_{\text{бол}}$ ,  $\text{мгСО}_2 \text{ г}^{-1}$ ) столь же интенсивно, как в суходольном сосняке ( $Ph_{\text{сух}}$ ) кислично-черничном Ia класса бонитета (рис. 2.2.39). Отношение средне суточных объемов фотосинтетической продукции хвои второго года в болотном и суходольном сосняках в среднем равно 1 ( $Ph_{\text{бол}} / Ph_{\text{сух}} = 100\%$ ). При подъеме зеркала ГВ до  $\sim 7$  см от поверхности почвы, продуктивность фотосинтеза болотных сосен на  $\sim 25\%$  меньше суходольных. В условиях затопления корневых систем фотосинтез болотной сосны на  $\sim 55\%$  ниже суходольной. При затоплении корневых систем 7-летних саженцев сосны в вегетационных сосудах в фитотроне, интенсивность поглощения почвенной влаги и скорость тока пасоки непрерывно падали в течении недельного эксперимента [187].

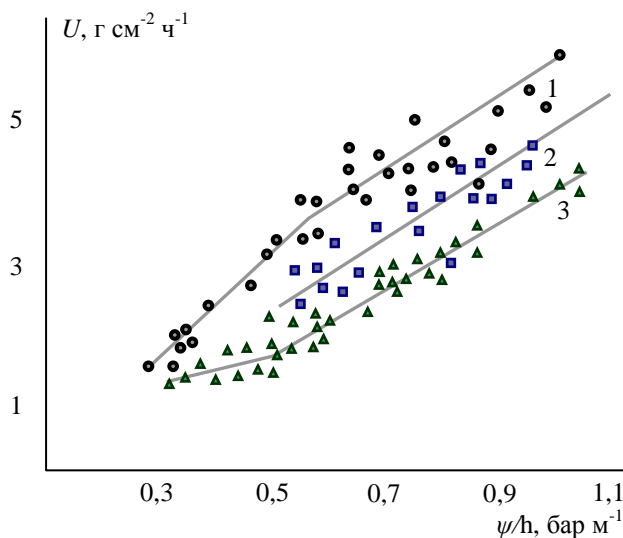


Рис. 2.2.38. Расходы пасоки при разных градиентах  $\Delta\psi \sim \psi/h$ ,  $\text{бар м}^{-1}$ , где  $h$  - высота, м, до середины кроны. Карелия [94]. Влажность ксилемы: 1 - 95 - 105%; 2 - 105 - 115 %; 3 - 115 - 125%.

Водный потенциал почвы  $\psi_S$  определяет условия поглощения почвенной влаги корнями дерева и, в конечном итоге, водный потенциал листьев или хвои  $\psi_L$ , в предрассветное  $\psi_{\text{PD}}$  и в полуденное  $\psi_{\text{MD}}$  время. На рисунке 2.2.40 величины  $\psi_{\text{PD}}$  и  $\psi_{\text{MD}}$  листьев дуба черешчатого (камера давления) представлены в зависимости от средних по почвенному профилю значений  $\psi_S$  в пойменных и в нагорных дубравах (оценки  $\psi_S$  получены криоскопическим методом) [20, 30, 230]. При расчете средних  $\psi_S$ , значениям  $\psi_S$  по горизонтам почвенного профиля 0 - 200 см в нагорной дубраве и 0 - 170 см в пойменной, придали веса, пропорциональные мощности соответствующих слоев почвы. Ниже 200 см (темно-серые почвы водораздела) и 170 см (пойменные суглинки), как предполагалось перед организацией натуральных наблюдений, запасы продуктивной влаги отсутствуют.

При высокой влажности верхних горизонтов почвы  $\psi_S \approx 0$  и замкнутых устьицах водный потенциал  $\psi_L$  зависит только от высоты сбора образцов листвы (по -1 бар на каждые 10 м высоты над землей). На высоте 10 - 20 м -  $\psi_{\text{PD}} \approx -0,1 \div -0,2$  МПа [86]. По мере иссушения почвы в диапазоне  $\psi_S$  от 0,0 до -2,4 МПа величина  $\psi_L$  опускается до  $\psi_{\text{PD}} \approx -0,8$  МПа. При средних  $\psi_S \geq -2,4$  МПа, листья к утру еще успевают восстановить “рабочий” водный потенциал. В нагорных дубравах (*Quercus robur* L. var. *tardiflora* Czern.) и в пойменных (*Q. robur* L. var. *praecox* Czern.)  $\psi_{\text{PD}}$  остаётся в пределах  $-0,2 \div -0,8$  МПа до  $\psi_S = -2,4$  МПа. Только при

дальнейшем высыхания почвы  $\psi_S < -2,4$  МПа,  $\psi_L$  ускоренно сокращается до  $\psi_{PD} \approx -2,2$  МПа и  $\psi_{MD} \approx -3,2$  МПа.

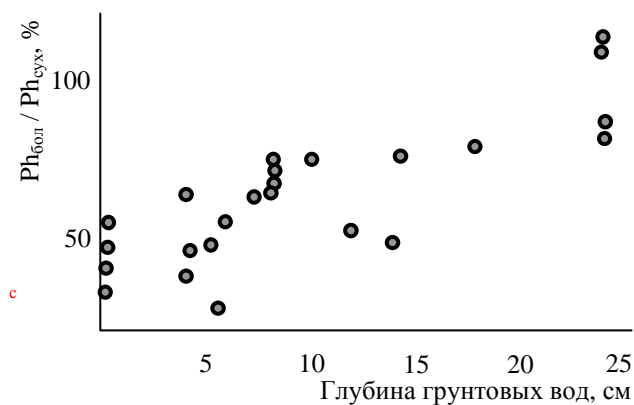


Рис.2.2.39. Суточный фотосинтез хвой второго года (///) в пушицево-сфагновом сосняке Va класса бонитета ( $Ph_{бол}$ ) в % от синхронных определений фотосинтеза в суходольном сосняке Ia класса бонитета ( $Ph_{сух}$ ) в зависимости от глубины стояния грунтовых вод на болоте (см) [164].

Возможность восстановления к утру  $\psi_{PD}$  зависит, однако, не столько от среднего  $\psi_S$  по корнеобитаемой толще, сколько от максимальных значений  $\psi_S$  в горизонтах почвы наиболее богатых запасами влаги [175]. Поэтому, описание  $\psi_L$  в виде функции от  $Max(\psi_S)$  представляется более правильным (рис. 2.2.41). Кроме того, на рис. 2.2.41 показаны определения  $\psi_L$ , выполненные В.В. Ивановым, криоскопическим методом, что в области “рабочих” (-0,1 ÷ -0,8(-1,1) МПа) значений водного потенциала листьев несколько сместило минимальные оценки  $\psi_L$ . Вместо предельного “нормального”  $\psi_{PD} = -0,8$  МПа (по определениям в камере давления), для определения криоскопическим методом мы получили  $\psi_{PD} = -1,1$  МПа [83].

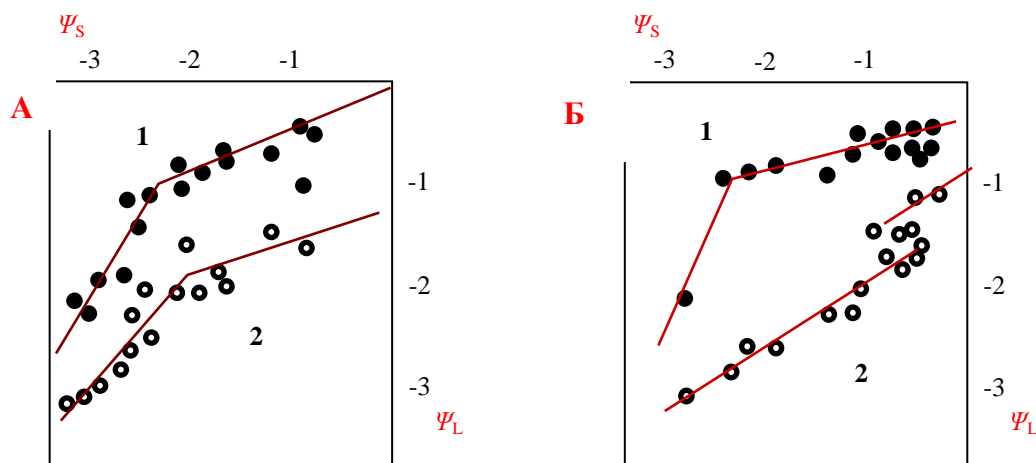


Рис. 2.2.40. Водный потенциал листьев  $\psi_L$  (МПа, камера давления) в зависимости от водного потенциала почвы  $\psi_S$  (МПа, криоскопический метод) среднего по глубине 0 - 200 см в нагорных (А) и 0 - 170 см в пойменных (Б) дубравах Теллермановского леса. По наблюдениям 1986 - 1988 гг. [84].

1 - предрассветный водный потенциал листьев,  $\psi_{PD}$ , МПа;

2 - полуденный водный потенциал листьев,  $\psi_{MD}$ , МПа.

Глубже 2,0 м в нагорных дубравах и 1,7 м в пойменных - почвенные воды недоступны корням. С 2,0 м до 5,0 м глубины в нагорных дубравах следует иссушенный “мертвый” горизонт почвы; в пойменных - глубже 1,7 м лежат пески, пересыхающие в засуху и подтопляемые в паводок.

Нагорные и пойменные дубравы по-разному реагируют на высыхание почвы. Одинаковое критическое значение предрассветного  $\psi_L = \psi_{PD} \approx -1,1$  МПа наблюдается в нагорных дубравах при  $Max(\psi_S) = -1,5$  МПа (рис. 2.2.41 А), тогда как в пойме - при  $Max(\psi_S) = -0,8$  МПа (рис. 2.2.41 Б). Более низкие значения  $Max(\psi_S)$  водораздельных суглинков, обеспечивающие “нормальное” водоснабжение листьев ( $\psi_{PD} \geq -1,1$  МПа), мы связываем со “спокойной” работой глубоких ярусов поглощающих корней нагорного дуба *var tardiflora*. Медленное потребление ГВ оттягивает критическое состояние листовой ( $\psi_{PD} \approx -1,1$  МПа) до иссушения почвы, соответствующего  $Max(\psi_S) \approx -1,5$  МПа (при этом предрассветный водный потенциал листьев  $\psi_{PD}$  на 0,4 МПа выше максимального  $\psi_S$ , зарегистрированного в наиболее влажных слоях почвенного профиля 0 - 2 м).

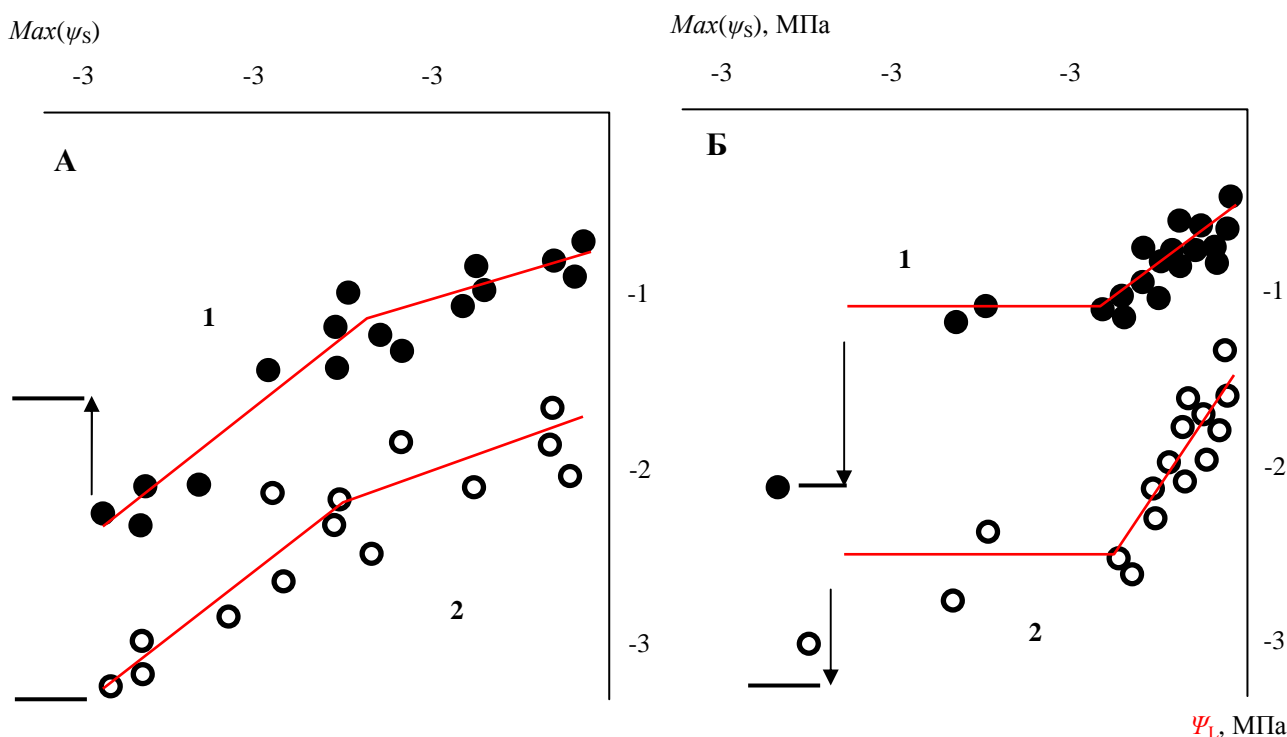


Рис. 2.2.41. Предрассветный (1) и полуденный (2) водный потенциал листовой  $\psi_L$  в зависимости от максимального водного потенциала почвы  $Max(\psi_S)$  в горизонтах 0 - 200 см для нагорных дубрав (А.) и 0 - 170 см для пойменных (Б.).

Контраст динамики  $\psi_L$  в нагорной и пойменной дубравах сохраняется и при дальнейшем иссушении суглинков.

В нагорной дубраве утренней влагозарядки листьев за счет медленного поглощения и подъема ГВ перестает хватать на “нормальное” функционирование листового полога в течение дня. Значения  $\psi_{MD}$  падают до  $\sim -3$  МПа, до предела, за которым начинается ускоренный водозабор ГВ из капиллярной каймы с глубины 10 - 11 м. После чего  $\psi_{PD}$  вновь повышается (рис. 2.2.41 А, стрелка вверх).

В пойменных дубравах после высыхания поверхностных суглинков  $\psi_L$  стабилизируется благодаря использованию остаточных запасов влаги в подстилающих песчаных горизонтах

отдельными корнями, опускающимися в пески на глубину до 20 см (рис. 2.2.41 Б) [83]. Такие корни усиленно ветвятся, в контактах с тонкими суглинистыми прослойками, изредка встречающимися среди песка. Только после окончательного иссушения песчаных отложений следует скачек - сокращение  $\psi_L$  ( $\psi_{PD}$  и  $\psi_{MD}$ ).

Мы изложили основные результаты и гипотезы, полученные при описании поглощения корнями почвенной влаги на темно-серых суглинистых почвах под дубравами. Серия аналогичных обширных исследований, включавших активные эксперименты в вегетационных сосудах и в культурах сосны 10 - 20 лет при их орошении и изоляции от поступления осадков, была проведена в 1970 - 1975 гг. на песчаных почвах в зоне смешанных лесов [176]. После экстремальной засухи 1972 г. выжили и с наименьшими потерями сохранили хвою те сосны, которым якорные корни позволили использовать ГВ. Исследования А.Я. Орлова, Ю.Д. Абатурова и Ю.Г. Богатырева [20] допускают существование у сосны, так же как у дуба, экстремного режима водозабора ГВ с глубины 4 м. Однако на песках ГВ пополняются в 10 - 50 раз быстрее, чем в суглинках, что делает многие проявления деятельности корней трудно уловимыми.

Рассматривая процесс поглощения почвенной влаги, мы находим общие черты поведения корневых систем у всех древесных растений. Механизм работы поглощающих корней деревьев относится к филогенетически древнейшим и мало варьирует. Закачка воды посредством сократительных движений плазмодесм, возможно, пережиток существования предков сосудистых растений в мелких водах высокой солености, когда из гипертонического раствора влагу для обеспечения надводных частей растения можно было поглотить только посредством активного нагнетания опресненной воды через непроницаемые мембраны. В тех же условиях сформировался и слой клеток эндодермы с поясками Каспари, блокирующий осмотические потери воды во внешнюю среду.

В связи с измерениями водного потенциала корней  $\psi_R$  криоскопическим методом, возникает вопрос: что же мы определяем? Измеренная величина, по-видимому, характеризует водный потенциал  $\psi_R$  "коры" в промежутке между эктодермой и эндодермой молодых поглощающих корней. У взрослых суберинизированных относительно тонких проводящих корней, а также в якорных и скелетных корнях, существующие криоскопические определения  $\psi_R$  однозначно относятся к лубу. Так же как в стволе и ветвях они, вероятно, на 1 - 3 бара ниже водного потенциала живых клеток ксилемы [176], что обеспечивает постоянное водоснабжение луба проводящих корней через сердцевинные лучи и камбиальную зону.

### ***2.2.5. Длительность вегетации.***

В популяциях всех древесных видов бореальной зоны присутствуют деревья рано и поздно начинающие и оканчивающие вегетацию. Особи листопадных видов по срокам разворачивания почек и разворачивания листьев различаются нередко на 1 - 2 недели. По срокам осеннего пожелтения листвы и листопада популяции лесных деревьев тоже неоднородны.

Так, А.М. Шутяев сообщает о разнице сроков окончания вегетации у симпатрических групп деревьев из мордовских популяций дуба до двух недель [273].

Многолетняя хвоя вечнозеленых хвойных деревьев в холодный период года прекращает фотосинтетическое производство (по крайней мере, на экспорт); мы не знаем насколько синхронна остановка экспорта ассимилятов у разных особей. Последняя волна фотосинтетической активности хвои второго года связана с формированием зимних запасов в сентябре-октябре (рис. 2.2.32). У хвойных фенологические формы и сроки начала вегетации в основном определяют по срокам формирования побегов и ввода в производство хвои текущего сезона (хвоя первого года).

Не смотря на всеобщность варьирования сроков вегетации у древесных пород, лишь отдельные виды лесообразователей удостоились пристального исследования фенологической изменчивости в связи с явной хозяйственной неравноценностью фенологических групп-форм. В то же время, индивидуальные и посемейные различия фенологии у большинства древесных растений выражены очень ярко.

В пределах одного вида, сорта, формы, - сроки наступления фаз генеративного цикла достаточно жестко увязаны с вегетативным циклом. При сравнении сезонной длительности периодов вегетации и цветения -плодоношения у разных пород и сортов отмечена обратная связь: культивары, имеющие раннее начало и большую длительность вегетации, обладают укороченным генеративным циклом. Сортные группы с поздним началом вегетации и коротким вегетационным периодом обладают, как правило, более длинными генеративными циклами. Кластеризация сортов древесных растений, используемых в садоводстве, с учетом внутрисортной изменчивости, говорит об отсутствии определенной связи вегетативной и генеративной фенологии [273]. Однако сорта, имеющие длительные генеративные фазы сезонного развития, чаще отличаются коротким вегетативным периодом и наоборот (табл. 16).

Таблица 16

Распределение садовых древесных растений (число сортов)  
по фенологическим типам (длительность периода) [273]

Фенологический тип сорта		Генеративный период			Сумма
		длинный	средний	короткий	
Вегетативный период	длинный	0	0	5	5
	средний	0	4	3	7
	короткий	2	8	6	16
Сумма		2	12	14	28

Сроки начала и окончания вегетации мало (или совсем не) связаны между собой [273, 281]. Считая, что сроки окончания вегетации свободно и независимо комбинируются со сроками ее начала (что соответствует действительности лишь с определенными натяжками), мы рассмотрим изменчивость сроков листораспускания (начала роста побегов) на примере двух

наиболее часто обсуждаемых фенологических форм лесобразующих древесных видов: ранних и поздних форм дуба черешчатого и ели. Не менее очевидно наличие ранних и поздних форм по срокам облиствения у ясеня, осины и многих других древесных пород [115], однако по ним накоплено гораздо меньше наблюдений.

Ранняя форма дуба вегетирует почти на месяц дольше поздней. За 9 лет (1955–1963 гг.) наблюдений, проведенных С.Н. Карандиной на Джаныбекском стационаре, средняя длительность вегетации ранней формы дуба черешчатого - 137 суток, а поздней - 109 суток [97]. В географических культурах под городом Курск А.М. Шутяев указывает для раннего дуба длительность вегетации от 144 до 204 дней, если считать от начала набухания почек до пожелтения листьев, и, соответственно, 141 - 188 дней, считая от начала распускания листьев [273].

Сроки окончания вегетации и осеннего пожелтения листвы у дуба варьируют не зависимо от формовой принадлежности по срокам начала вегетации [98]. Склонность некоторых деревьев (семей, происхождений, форм) дуба сохранять на определенных фазах онтогенеза листву, неоппадающую зимой, хорошо воспроизводится в полу-сибсовых потомствах, в популяционно-экологических посевах, но также слабо увязана со сроками начала вегетации, хотя в некоторых испытательных культурах более свойственна позднему дубу [115, 273, 281].

Две разновидности дуба черешчатого: поздноцветущую (позднораспускающуюся, позднюю) *Quercus robur* L. var *tardiflora* Czern., и раноцветущую (ранораспускающуюся, раннюю) *Q. robur* L. var. *praecox* Czern. выделил в 1850-ых гг. В.М. Черняев, профессор Императорского Харьковского университета, в “Слободской Украине” (Харьковская губерния и Земли Войска Донского). Мы будем ниже называть их не поздно- и рано цветущими, а позднораспускающейся и ранораспускающейся фенологическими формами, поскольку сроки цветения и распускания листьев у деревьев дуба близки (цветение опережает листораспускание в среднем на пять дней [97]),.. Для краткости – поздней и ранней.

При семенном полу-сибсовом размножении потомки ранних и поздних деревьев наследуют родительские особенности темпов листораспускания. В опытных экологических семейных посевах, выполненных Е.И Еньковой [71] в Теллермановском лесничестве ИЛАН, сеянцы сохранили фенологические особенности материнских деревьев в возрасте 60 лет.

Елизавета Ивановна Енькова заложила экспериментальные посева дуба в трех экотопах Теллермановского опытного лесничества Института лесоведения РАН в 1945 г. [71]:

- ✓ на типичных темно-серых тяжелосуглинистых почвах водораздела;
- ✓ на окраине солонцовой поляны на солонцовых тяжелосуглинистых почвах присклоновой полосы;
- ✓ в пойме на тяжело-суглинистых - глинистых мощных отложениях, заполняющих старицу реки Хопер.

В каждом из трех экотопов в посевах были представлены потомства материнских деревьев из всех этих трех вариантов лесорастительных условий. Желуди для экспериментальных экологических посевов были собраны на территории Теллермановского лесхоза и Теллермановского опытного лесничества ИЛАН с подробным описанием материнских деревьев



дуба черешчатого и высеяны подервно, семьями полу-сибсов. Основной характеристикой материнских деревьев служила их принадлежность к ранней или поздней феноформе.

Первые этапы роста и развития семейных посевов Е.И. Еньковой отлично документированы. В течение 7 лет состояние, сохранность и рост сеянцев ежегодно определяли студенты ВГЛТА (ВГЛТИ) [71]. Посевы были картированы, а семьи размечены в натуре дубовыми разделительными кольшками-табличками, сохранившимися до 1999г.

Совместные посевы в трех контрастных экотопах желудей из пойменных лесов, из окраинных солонцовых дубрав и из наиболее производительных осоково-снытевых дубрав центра нагорного лесного массива, - показали, что в любых условиях роста семенное потомство воспроизводит и сохраняет фенологические особенности родительских деревьев и субпопуляций. Ранние формы - потомки деревьев солонцовой и пойменной дубравы, попав в чужой экотоп, продолжали распускать листья в ранние сроки, близкие (различия не более 1 - 2 дня) к срокам листораспускания материнской субпопуляции. Потомки поздних форм во всех экотопах и во все годы наблюдения также подтверждали свою формовую специфику. Ко времени ревизии посевов в начале 2000-х гг., включавшей фенологические обследования, повторявшиеся три года, из 278 сохранившихся растений 90% воспроизвели материнскую фенологическую форму (их листораспускание укладывалось в сроки, характерные для одновременно наблюдавшихся материнских субпопуляций) и только 10% вышло за рамки материнского фенотипа [278]. (Результат ожидаемый, учитывая эпизодические перекрытия сроков цветения Теллермановских форм раннего и позднего дуба).

Потомки двух материнских деревьев, отобранных Е.И. Еньковой в результате трехлетних фенологических наблюдений в Теллермановском лесу, (18 сеянцев от раннего и 18 от позднего **дерева**) дружно воспроизвели материнский фенотип в контролируемых лабораторных условиях [71].

Посевы близнецовых пар, созданных из продольно рассеченных зародышей, получивших по одной семядоле, сохранили ранги материнских деревьев по срокам распускания листьев при выращивании разлученных близнецов в контрастных эколого-географических станциях [10].

Таким образом, индивидуальные особенности фенологии листораспускания наследуются. Об том же говорит воспроизводимость формовой структуры материнских насаждений в экологических и географических культурах дуба [273]. Наследуются и многие другие фенологические параметры деревьев дуба (например, склонность сохранять зимнюю листву на определенных фазах развития) [115, 273]. Вопрос в том, как их объективно описать и как описать изменчивость не отдельных индивидуумов, а популяций, субпопуляций, семей. Желательно, чтобы индивидуум получил константную, мало варьирующую характеристику, устойчиво сохраняемую на определенной стадии онтогенеза или в течении всей жизни. Однако все известные нам объективные показатели степени "поздности - ранности" индивидуальной фенологии плавают во времени, будь то листораспускание, цветение или любое другое фенологическое событие.

Две модели характеризуют скрытое от нас почечными чешуями начало фенологических явлений. Обе предполагают в качестве пусковой точки развития пороговую температуру, при достижении которой начинаются преобразования в почечных меристемах, в конечном итоге выражающийся видимой реализацией фенологической фазы.

По модели “часов”, предложенной Ю.Л. Цельникер, пороговая температура запускает процесс, а далее внутренние часы особи отсчитывают время до проявления фенологической фазы [207]. По “классической” модели после преодоления температурного порога, для реализации фенофазы растение должно прогреться, поглотив некоторую сумму температур из внешнего воздуха. Суммы эффективных температур постоянны для данного дерева, сорта, формы [70, 82, 240, 273].

Величину температурного рубежа, запускающего “таймер” листораспускания дуба по Ю.Л. Цельникер [255], можно определить перебором пороговых значений среднесуточной температуры и сроков, отделяющих данный температурный порог от начала распускания листвы: тот порог, после которого исследуемая фенофаза наступает через менее всего варьирующее число дней, и будет искомым температурным рубежом. На рис. 2.2.43 показаны результаты поиска пороговых температур листораспускания для ранней и поздней форм дуба в Теллермановском лесу. В условиях подсолонцовой дубравы [278] ранняя форма чаще всего начинает разворачивать листья спустя 18 суток после перехода среднесуточной температуры через  $8,5^{\circ}\text{C}$ , а в пойме деревья отсчитывают от того же рубежа 20 дней [278]. Поздняя форма распускается через 20 суток после превышения  $10,3^{\circ}\text{C}$  (рис. 2.2.42).

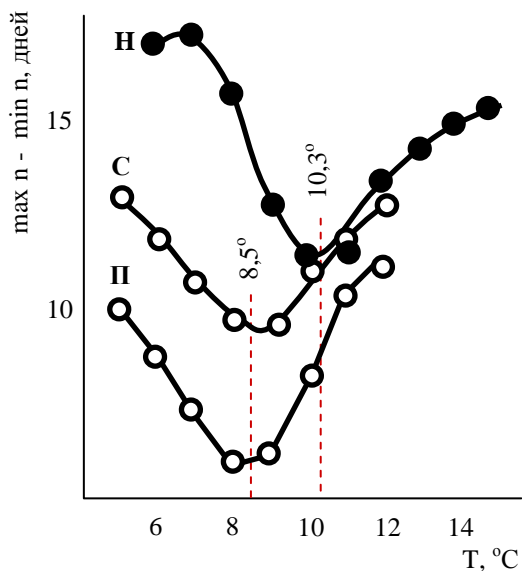


Рис. 2.2.42. Разрыв между минимальным и максимальным числом дней ( $\max n - \min n$ , сут.), отделяющих дату листораспускания дуба черешчатого от даты перехода среднесуточной температуры воздуха через  $T^{\circ}\text{C}$  при весеннем подъеме  $T^{\circ}$ .

В дубравах, заселенных ранней формой, (солонцовая С и пойменная П) минимален разброс времени, после перехода через  $8,5^{\circ}\text{C}$ , в нагорных дубравах (Н), населенных поздней формой дуба, - через  $10,3^{\circ}\text{C}$ .

Модель суммы эффективных температур подразумевает необходимость наработки некоего сигнального вещества до его пороговой концентрации в почках для реализации фенологической фазы (например, “гормона листораспускания” для старта листораспускания). Чтобы достичь этой пороговой концентрации, нужна определенная сумма эффективных температур (обычно суммируются среднесуточные больше  $5^{\circ}\text{C}$ ). Отметим, что эта модель игнорирует экспоненциальный тип температурной зависимости скорости наработки гормона (см.

раздел 2.2.3). При описании фенологического процесса с помощью суммы эффективных температур, допускается что наработка сигнального вещества линейно зависит от среднесуточной  $T^{\circ}C = T^{\circ}_{cp}$  (или от ее превышений над порогом  $T^{\circ}_{cp}$ ). При пороговой температуре  $T^{\circ}_{cp} = 0^{\circ}C$ , один и тот же результат будет достигнут и под действием среднесуточной эффективной температуры  $+20^{\circ}C$  в течение одних суток или  $+10^{\circ}C$  в течении двух суток. Деревья пойменной ранней формы, имеющие одинаковый температурный порог  $T^{\circ}_{cp} = 8,5^{\circ}C$  с ранней формой из солонцовой дубравы, опережающей пойменную в среднем на 2 дня, до листораспускания наберут сумму эффективных температур на  $\sim 40^{\circ}C$  больше солонцовой дубравы (рис. 2.2.42).

Существует несколько разных подходов к расчету суммы “эффективных” температур. Считая за стартовый рубеж переход температуры через  $0^{\circ}C$ , ее заменяют суммой среднесуточных температур,  $\Sigma T^{\circ}_{cp} (>0^{\circ}C)$  [71]. Многие авторы исследуют суммы среднесуточных температур, но уже после превышения определенного порога, обычно  $+5^{\circ}C$ ,  $\Sigma T^{\circ}_{cp >5^{\circ}C}$ ; **суммы эффективных температур  $\Sigma T^{\circ}_{эфф. >5^{\circ}C}$**  [82]. Суммирование не самих среднесуточных температур, а их превышений над неким рубежом, принятым за критический, например, над  $+5^{\circ}C$ , **представляется более рациональным** [70]. Эти показатели связаны между собой следующим образом:

$$\begin{aligned} \Sigma T^{\circ}_{cp >5^{\circ}C} &= \Sigma T^{\circ}_{cp >0^{\circ}C} - \Sigma T^{\circ}_{cp (0 \div 5^{\circ}C)}; \\ \Sigma T^{\circ}_{эфф. >5^{\circ}C} &= \Sigma T^{\circ}_{cp >5^{\circ}C} - 5 N \end{aligned}$$

где:

N - число слагаемых, число суток, отделяющих переход среднесуточной температуры через  $5^{\circ}C$  от даты наступления фенофазы.

Учитывая неравноценность стартовых условий вегетации у рано и познораспускающихся форм, для каждой формы можно рассчитать свою сумму эффективных температур: сумму превышений температуры воздуха над критической температурой  $T^{\circ}$ , установленной в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН: для раннего дуба -  $T^{\circ} = 8,5^{\circ}C$ ; для позднего -  $T^{\circ} = 10,3^{\circ}C$  (рис. 2.2.42). Мы провели такой расчет на примере эксперимента Е.И. Еньковой с перемещением вегетационных сосудов с сеянцами полусибсами от двух материнских деревьев из открытого помещения в контролируемые условия. Результаты расчетов (///) убедительно говорят о неполноте описания формовых особенностей суммами эффективных температур (табл. 17). При разных методиках расчета суммы эффективных температур различаются примерно вдвое, но главное, - они не дают сходных характеристик сеянцам одной формы. Особенно неоднородны суммы температур (среднесуточных и эффективных) для позднего дуба.

Максимальная корреляция предсказанных и реальных сроков листораспускания по модели таймера - 0,30; по модели эффективных температур в “гадусо-сутках” - 0,35 [278]. Показатель ранговой корреляции по Спирману между суммами эффективных температур и сроками зацветания ранней формы дуба - 0,54 [10].

Различия между ранней и поздней формами дуба отражают разную динамику преобразования в их зимующих почках липидов в крахмалы (рис. 2.2.43 А). В январе поздняя форма, опережая раннюю, начинает понижать концентрацию липидов (на рис. 2.2.43 приведены средние данные по верхушечным и пазушным почкам [31]). Накопление крахмала в почках проходит в 2 стадии. Первая «медленная» начинается еще в разгар зимы, в январе, почти одновременно у ранних и поздних деревьев. Стадия линейного накопления крахмала в почках длится 2 месяца и заканчивается в марте. «Медленное» накопление крахмала завершается у ранней формы на вдвое более высокой его концентрации (балл 2, «мало»), в сравнении с поздней формой (балл 1, «очень мало»).

Таблица 17

Длительность периода от переноса семян в лабораторию 19 марта 1951 г.  
до листораспускания и накопленные суммы температур

Т° режим	Потомки ранней формы			Потомки поздней формы		
	дни	$\Sigma T^\circ$	$\Sigma T^\circ \text{эфф}$	Дни	$\Sigma T^\circ$	$\Sigma T^\circ \text{эфф}$
18 - 20 °С	11	209	104	24	456	209
16 - 17 °С	14	231	112	27	446	168
10 - 15 °С	21	262	105	43	538	95
Среднее		234	107		480	157

Примечание:  $\Sigma T^\circ$  - средняя температура, заданная контролируемым режимом, умноженная на число дней, потребовавшихся для распускания листьев.  $\Sigma T^\circ \text{эфф}$  - сумма превышений средних температур над пороговыми: +8,5 °С для ранней и +10,3 °С для поздней формы дуба.

По завершении «медленной холодной» стадии накопления крахмала почки деревьев ранней формы (середина марта), а затем, - поздней (конец марта), переходят ко второй «быстрой параболической» стадии. Достижение максимума концентрации крахмала совпадает со 100% раскрываемостью почек на ветвях, срезанных в этот срок, через 50 дней экспозиции в теплой лаборатории (рис. 2.2.43 Б). Второй (весенний) крахмальный максимум - знак полной готовности побегов к листораспусканию. («Первый крахмальный максимум» наблюдается осенью).

Крахмальный максимум наступает у поздней формы на 2 - 3 недели позже, чем у деревьев ранней формы. В почках, достигших второго крахмального максимума, конкретный срок распускания листьев определится (без учета нелинейности процесса) набором суммы эффективных температур, необходимых для перевода крахмалов в сахарозу и олигосахариды. Крахмал подвергается гидролизу, продукты которого используются на новообразование клеточных структур и ростовое дыхание побегов. Одновременно с падением концентрации крахмала полностью пропадают липиды и открываются плазмодесменные транспортные каналы.

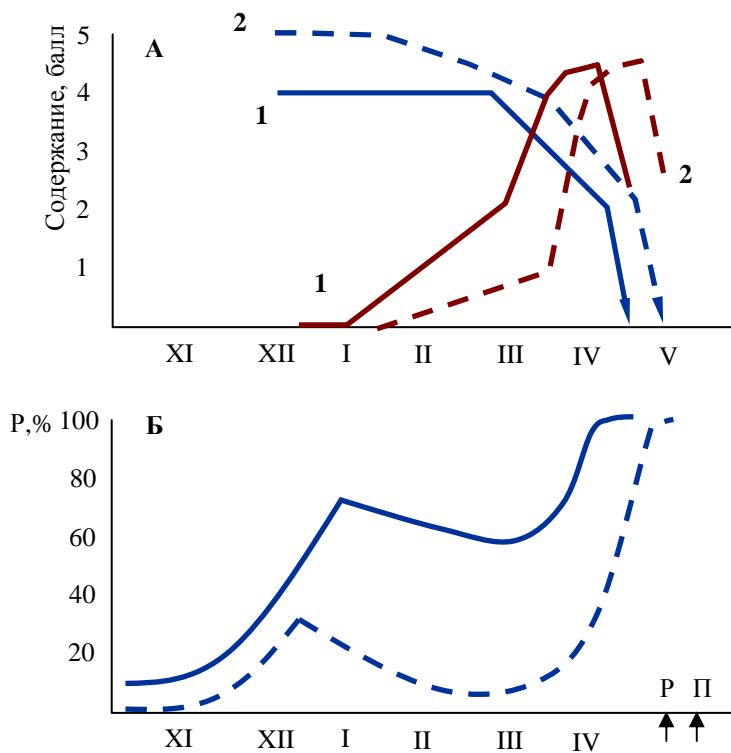


Рис. 2.2.43. Содержание в почках дуба липидов (верхние кривые) и крахмала (нижние кривые) (А) и доля раскрывшихся почек ( $p$ , %), на срезанных ветвях при комнатной температуре (Б), в зависимости от даты срезки ветвей раннего (1) и позднего (2) дуба зимой-весной 1958-1959 гг.[31].

Содержание, балл: 0 - нет; 1 - очень мало; 2 - мало; 3 - средне; 4 - много; 5 - очень много. Стрелками на оси X (Б) отмечены сроки распускания раннего и позднего дуба в Усманском бору, 1959 г. [82].

Как правило, даты перехода температурного рубежа  $T^{\circ}$  при весеннем нарастании среднесуточных температур более или менее точно синхронизированы с датами второго крахмального максимума в почках. Однако изредка (чаще при интродукции инорайонных климатических типов) крахмальный максимум еще не достигается ко времени перехода  $T^{\circ}$ . Если  $T^{\circ}$  наступает раньше, чем почки подготовились к распусканию, почкам требуется дополнительное время для завершения стадии накопления крахмала. В этом случае число суток от даты перехода через  $T^{\circ}$  до распускания почек складывается из двух частей  $N = N_1 + N_2$  (где  $N_1$  - число суток на завершение стадии накопления крахмала,  $N_2$  - число суток в период гидролиза крахмала). Сумму превышений температуры воздуха над  $T^{\circ}$  следует относить не ко всему интервалу в  $N$  суток, а только к его части  $N_2$ . Ситуация опережающего перехода температуры через  $T^{\circ}$  создается обычно и в опытах с лабораторной выгонкой ветвей (см. табл. 17).

В естественных широколиственных лесах и в культурах выделение фенологических форм дуба по срокам листораспускания основано на принципе неперекрываемости фенологических фаз [115, 273]. Ожидается, что потомства ранних и поздних деревьев отселектированных в смешанных симпатрических популяциях по признаку многолетней неперекрываемости фенофаз повторят родительские параметры и при размножении дадут основание генеративно-изолированным ранним и поздним популяциям - культиварам дуба.

Идеалу неперекрываемости отвечают ранняя и поздняя фенологические формы дуба в культурах, созданных на падинах в Джаныбекском стационаре ИЛАН (граница Волгоградской области и Западного Казахстана). Сажены, которыми заложены эти посадки, были получены из Эльтонского лесхоза, из культур дуба в падинах Западного Казахстана (потомки ранней формы) и из Волгоградской агролесомелиоративной и садово-виноградной станции (потомки поздней формы). После прореживания в 1961г. среди деревьев, сохранившихся в

Эльтонской и Волгоградской посадках, отобрали для мониторинга фенологии и пронумеровали по 40 “хорошо развитых” особей. Результаты наблюдений за листораспусканием представлены в таблице 18. Сроки разворачивания листьев и цветения раннего и позднего дуба в искусственных популяциях Джаныбекского стационара ИЛАН, не перекрывались во все 9 лет непрерывных наблюдений, проведенных С.Н. Карандиной [98].

Таблица 18

Даты начала разворачивания листьев у дубов ранней и поздней формы [98]

Год	Ранняя форма	Поздняя форма	Разрыв, число дней
1955	02.05 - 08.05	20.05 - 30.05	12
1956	09.05 - 14.05	30.05 - 06.06	15
1957	23.04 - 27.04	08.05 - 13.05	11
1958	07.05 - 14.05	20.05 - 02.06	6
1959	01.05 - 07.05	18.05 - 27.05	11
1960	29.04 - 08.05	26.05 - 02.06	18
1961	08.05 - 12.05	20.05 - 30.05	8
1962	18.04 - 29.04	15.05 - 24.05	16
1963	01.05 - 08.05	18.05 - 26.05	10

Примечание: указаны даты начала листораспускания у первых и у самых последних из 80 модельных деревьев (40 ранних и 40 поздних)

За 20 лет фенологических наблюдений в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН сроки листораспускания у фенологических форм дуба в отдельные годы и периоды перекрывались на неделю [278]. Между тем, в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН мы, вне всякого сомнения, сталкиваемся с субпопуляциями дуба, в значительной мере обособленными и территориально и генеративно, и населенными по преимуществу разными фенологическими формами. Если в культурах Джаныбекского стационара ИЛАН сроки листораспускания у ранней и поздней форм за годы наблюдения совсем не перекрываются (ранняя начинала разворачивать листья с 18 апреля, а заканчивала не позже 8 мая; поздняя с 8 мая по 6 июня; табл. 18), то в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН сроки распускания листьев, если рассмотреть их за все 20 лет наблюдений, перекрываются примерно на половину. Ранняя форма на солонцах (окраина Теллермановского нагорного плато) начинает листораспускание не ранее 3 апреля, а заканчивает не позднее 16 мая; поздняя на нагорных суглинках с 24 апреля по 30 мая.

Поздняя форма дуба черешчатого, заселяющая нагорные дубравы Теллермановской рощи, не является функцией естественного развития популяции, но, по-видимому, интродуцирована по директивам центральной власти для создания сырьевой базы парусного кораблестроения. В период Азовских походов Теллермановский лес привлекал внимание Петра I. При нем у юго-западного окончания лесного массива строится Хоперская верфь. В царствование Екатерины II на том же месте поставлена Новохоперская верфь. Предположение об интродукционном происхождении согласуется с неудовлетворительным естественным во-

зобновлением Теллермановского позднего дуба и с его вытеснением из нагорных лесов другими древесными породами (в первую очередь ясенем, липой и кленом). Теллермановский поздний дуб обладает особым фенологическим ритмом, определяющим его «блуждания» относительно местной ранней формы.

“Горовой” поздний дуб по свидетельству В.М. Черняева называли “Петровским” [262], и это также наводит на мысль, что его первые посевы в бассейне Дона созданы еще во время Азовских походов Петра Великого. Интродукционное происхождение позднего дуба в Слободской Украине обусловило его выделение В.М. Черняевым в качестве четкой отдельности. Так или иначе, но активнейшее использование дуба как военно-стратегической породы при формировании засек, строительстве крепостей, городков, причалов, верфей и парусных кораблей, - требовало посева желудей [262] и внесло сумятицу в структуру естественных популяций дуба европейской России.

Только при интродукции дуба, как в культурах Джаныбекского стационара ИЛАН, или в Теллермановской роще, или в Слободской Украине, - мы видим раннюю и позднюю формы в качестве более или менее строго обособленных субпопуляций. В естественных автохтонных популяциях фенологические формы дуба входят обычно в ряды из 3-5 перекрывающихся групп-форм (рис. 2.2.44).

Фенологические наблюдения в естественных популяциях однозначно указывают на непрерывность ряда изменчивости деревьев по датам листораспускания (и цветения); ряда, состоящего, однако, из серии групп-форм. Так, по наблюдениям А.Е. Котюкова в Тульских засеках [115] по срокам листораспускания  $T$  можно выделить четыре группы-формы деревьев (рис 2.2.44). Группы деревьев с широкими амплитудами  $T$  имеют области изменения  $T$ , перекрывающиеся примерно на  $\frac{1}{2}$ . Деревья с узкими областями изменения  $T$ , вписаны в широкие примерно по центру. Группа самых ранних дубов при большем объеме выборки и длительности наблюдений расширит область изменения  $T$  до 25 - 26 мая.

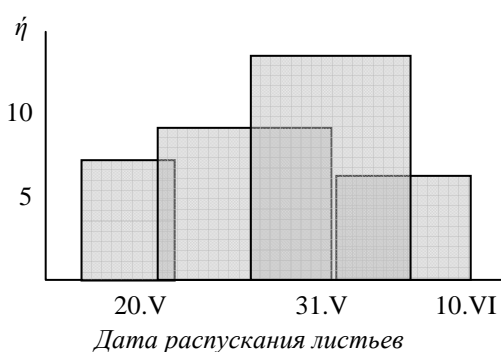


Рис. 2.2.44. Распределение по датам распускания листьев ( $T$ ) 34 деревьев, наблюдавшихся в Тульских засеках в 1937 - 1939 гг. [115].

Группы деревьев с широкими областями изменения  $T$  содержат деревья с малой изменчивостью  $T$ .

Г.А. Анциферов и О.В. Чемарина на стационарах ВНИИЛМа в Тульских засеках, Шиповом лесу и Татарстане в течение 9 лет наблюдали фенологию листораспускания *Quercus robur* L. Построив распределения деревьев по суммам эффективных температур ( $\Sigma T^{\circ}_{cp > 5 \text{ } ^\circ\text{C}}$ ), необходимых для начала листораспускания [9], они надеялись выявить внутривидовые отдельности – фенологические формы дуба. Однако деревья попадали в перекрывающиеся об-



ласти  $\Sigma T^{\circ}$  (рис. 2.2.45). “Характер распределения каждой фенологической фазы в микропопуляциях непрерывен. ... На основе имеющихся данных можно утверждать, что признак этот в популяциях не дискретен, распределения представлены кривыми, близкими к кривым нормального распределения, кривым Пирсона А при смещении максимума влево и кривым Пирсона Б при смещении максимума вправо. Разделение на фенологические формы (ранораспускающиеся, поздне-распускающиеся и переходные) в этом случае проводят лишь условно, опираясь на принцип неперекрываемости фаз цветения”. На рис. 2.2.45 представлены копии авторских полигонов (жирные линии) распределений по  $\Sigma T^{\circ}_{cp > 5^{\circ}C}$  дубов из Шипова леса (А) и Тульских засек (Б) [9, 10]. Пунктиром на их фоне показаны наши модели распределений.

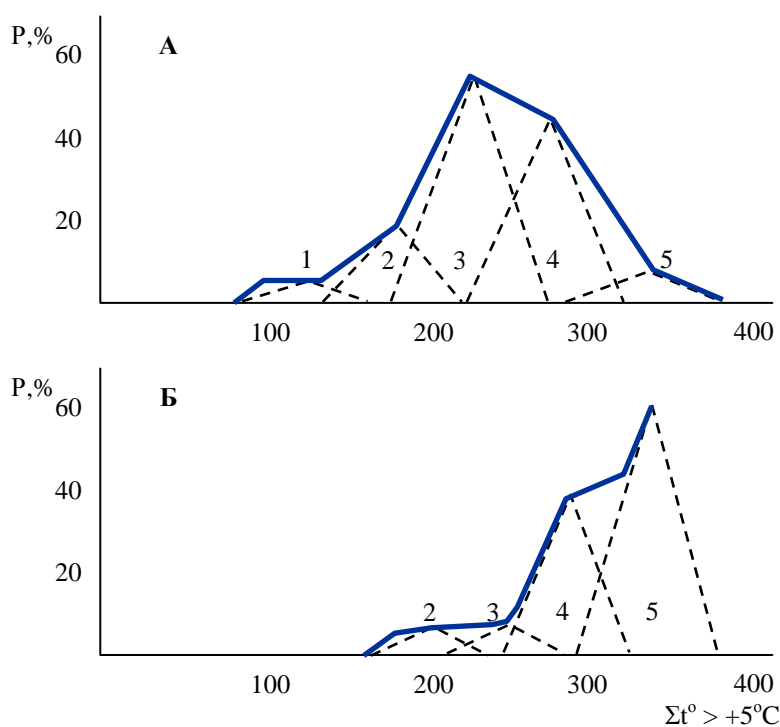


Рис. 2.2.45. Распределение деревьев дуба ( $p$ , %) по суммам эффективных температур ( $\Sigma T^{\circ}_{cp > 5^{\circ}C}$ ), необходимых для листораспускания.

Жирные линии - полигоны авторов [10], пунктир - наши модели.

А. Тульские засеки, вариационный ряд представлен 5-ю фенологическими группами 1 - 5: от ранних 1 до сверх поздних 5.

Б. Шипов лес, 4 группы - формы 2 - 5.

По признаку “сумма эффективных температур”, необходимая для начала листораспускания, популяции дуба действительно образует непрерывный ряд, но ряд этот состоит из перекрывающихся групп-форм (треугольных S-групп, см. раздел 1.2). В Шиповом лесу (Воронежская область) деревья по фенологии листораспускания образуют четыре группы. В Тульских засеках - пять. В Татарстане полигон распределения представлен всего лишь одной группой, вероятно, второй. Каждая фенологическая группа - форма обладает широким люфтом варьирования средней суммы эффективных температур (около 100 градусо-суток). В годы с разной динамикой весеннего подъема температуры сумма, необходимая дереву для прохождения фенологической фазы существенно меняется. В годы с затяжными поздними веснами до начала цветения и листораспускания набирается меньшая сумма эффективных температур, чем в годы с быстрым потеплением. Значения сумм эффективных температур,

соответствующие одноименным группам - формам, в разных лесных массивах и регионах различаются (сравни рис. 2.2.45, А и Б).

Существование рано- и поздно-распускающихся форм в виде групп (популяций [271]), изолированных абсолютно четко (Джаныбекский стационар ИЛАН) или более – менее четко (Теллермановское опытное лесничество ИЛАН), - артефакт, связанный с интродукцией. Генеративная изоляция - результат вырезания отдельных групп из непрерывного ряда изменчивости и посадки (посева) в культуре избранных форм. В культурах Джаныбекского стационара, например, представлены формы 2 и 4. В Теллермановском опытном лесничестве - 2 и 3, форма 3 посеяна (рис. 2.2.45; рис 2.2.46).

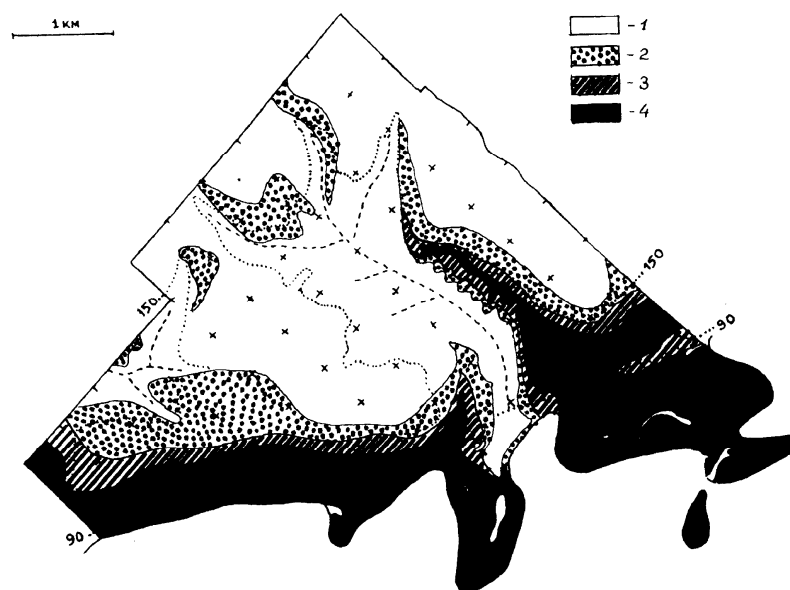


Рис. 2.2.46. Расселение субпопуляций раннего и позднего дуба черешчатого в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН [71, 278].

Субпопуляции: 1 - поздняя *Q. robur* var. *tardiflora* (участие ранних форм  $\leq 10\%$ ); 2 - зона перекрытия с преобладанием поздней формы; 3 - зона перекрытия с преобладанием ранней формы; 4 - ранняя *Q. robur* var. *praecox* (участие поздних форм  $\leq 10\%$ ).

Ранний дуб распространен в пойме, на южных склонах долин реки и балок, в предсклоновом поясе солонцовых дубрав. Поздний занимает наиболее продуктивные нагорные выделы ( $>150$  м над уровнем моря), северные пологие склоны (уклон  $\leq 35^\circ$ ) в долины балок, конусы выноса балок.

Каждая форма неоднородна и имеет свои экологические расы [82, 271]. У позднего дуба преобладают суборевый и дубравный экотипы. У раннего - пойменный и дубравный [82]. Использование при интродукции разных экотипов вносит дополнительную сумятицу в структуру феноформ искусственных и полу-искусственных лесных массивов.

Многочисленные исследования посвящены особенностям эколого-географического распространения фенологических форм дуба [71, 82, 271]. Е.И. Енькова [71] картировала дубравы Теллермановской рощи с использованием аэровизуальных (самолетных) наблюдений в период листораспускания дуба (рис. 2.2.46). Она обнаружила приуроченность поздней формы на ее выходах в пойму исключительно к глубоким (мощностью 6 м и более) толщам

суглинков – в конусах выноса осадков из крупных балок. Распространение позднего дуба по балкам в долины рек определяется в Теллермановском лесном массиве [71] и в Учебно-опытном лесхозе ВГЛТА, возможно, не столько морозостойкостью позднего дуба (в поймах преобладает ранний), сколько распространением желудей тальми водами [71]. До 250 лет поздние дубы, интродуцированные в нагорных массивах, чрезвычайно обильно плодоносили [66].

Фенологические формы ели (комплекс *Picea abies* (L.) Karst., *P. x fennica* Rgl., *P. obovata* Ledeb.) изучены меньше [206, 236], чем ранняя и поздняя формы дуба. Зато естественная структура популяций ели по срокам образования побегов менее нарушена деятельностью человека. Мы рассмотрим только данные В.М. Роне. Правда, в ее представлении, для удобства расчета дисперсий, частоты  $p$  заменены их квадратами, но в целом, сумма  $p^2$  по восьми латвийским происхождениям (корнесобственные клоны) дает представление о числе групп-форм в популяциях ели, и об их встречаемости.

Ряд изменчивости сроков начала роста побегов в Латвии представлен у ели четырьмя фенологическими группами. Величину внутригрупповой области изменения признака,  $lim(T) \approx 28$  дней, задают сроки начала побегообразования (сроки разверзания почек) в корнесобственных клонах [206]. Зоны перекрытия  $T$  в смежных фенологических группах (около двух недель) близки к половине внутригрупповой области определения  $T$ . Период начала роста побегов ели (по общим срокам для всей архивной коллекции клонов) занимает в Латвии ~10 недель (70 дней). Частоты групп-форм от **наиболее** ранней до поздней составляют оценочно: 44%; 17%; 22%; 17%.

У ели системы изменчивости по срокам начала и срокам окончания прироста побегов независимы. Если по началу прироста число фенологических групп-форм 4 и доминирует ранний вариант, то по срокам окончания прироста число феноформ - 3. Группа елей с ранним окончанием прироста составляет 10% от числа клонов, представляющих латвийские популяции. Со средним окончанием прироста - 60%; с поздним - 30%. Внутригрупповая область изменения признака  $lim(T) \approx 12$  дней. В целом, коллекция корнесобственных клонов ели оканчивает прирост побегов в течение 24 суток.

Система групповой изменчивости фенологических форм, сочетающая гибкость и консерватизм, позволяет популяциям оперативно приспосабливаться к погодно-климатическим условиям, отвечая постепенными изменениями формовой структуры эколого-географических рас и быстрыми изменениями структуры посевов (поколений) на требования климата и текущей погоды. Сводка С.Н. Тарханова по структуре фенологических форм ели в географических культурах Республики Коми [235] дает представление об эколого-географическом варьировании структуры популяций ели (таблица 19).

В соответствии с моделью непрерывного ряда групповой изменчивости с областями определения групп, перекрывающимися на половину, исходные частоты феноформ ели ( $p_0$ ) по срокам начала роста побегов в географических культурах Республики Коми [235] следует преобразовать. Исходя из соблюдения при натурном описании фенологии принципа неперекрываемости сроков начала прироста у ранних и поздних феноформ, частоты крайних 1 и 4

форм **следует удвоить**. Из частот переходных форм 2 и 3 вычтена добавленная при коррекции  $p_0$  численность 1 и 2 форм:  $p_1(1) = 2 p_0(1)$ ;  $p_1(2) = p_0(2) - p_0(1)$ ;  $p_1(3) = p_0(3) - p_0(4)$ ;  $p_1(4) = 2 p_0(4)$ ; здесь,  $p_0$  – натурные оценки частоты фенологических форм ели [235];  $p_1$  - преобразованные оценки частоты;  $p_1(i)$  - преобразованные частоты  $i$ -той формы, где  $i = 1 \div 4$ . Оценки частот  $p_1(i)$  фенологических форм ели представлены в таблице 19.

Таблица 19

Оценка структуры популяций ели по срокам начала роста побегов  
в географических культурах Республики Коми [235]

Лесорастительная зона, регион	Формы			
	1 - ранняя	2 - переходная ранняя	3 – переходная поздняя	4 - поздняя
СТ, европейский Север	24	36	11	29
ЮТ, Урал, Предуралье	32	26	13	29
ЮТ, равнины европейской России	33	16	35	16
ТШ, равнины ЕТР	44	4	36	16

Примечание. Лесорастительные зоны обозначены индексами: СТ – северная тайга; ЮТ – южная тайга европейской территории России (ЕТР); ТШ - смешанные хвойно-широколиственные леса. Жирным шрифтом выделены максимальные частоты.

Погода с ее весенними и ранними летними заморозками поощряет дизруптивный отбор фенологических форм сеянцев (саженцев). Оптимальные сроки листораспускания (побегообразования), - либо до весенних заморозков, либо после них. Поскольку ритмика весенней температуры не стабильна, эффективность отбора фенологических форм не высока. Однако в конкретной климатической обстановке существуют многолетние средние оптимальные решения. В разных географических регионах из четырех феноформ по началу прироста побегов ели наилучшей для проскакивания до заморозков оказывается то 1, то 2 форма. В ельниках Латвии - 1 форма. После заморозков, в патентовано безморозное время распускается то 3, то 4 форма. В ельниках Латвии очень слабое преимущество получает 3 форма.

По мере роста континентальности, суровости климата преимущество получают 2 и 4 формы. В атлантическом климате доминируют 1 и 3 фенологические формы (табл. 19).

Изменчивость структуры популяций по срокам начала вегетации у дуба и ели выражена с разной степенью жесткости. У ели это мягкие тенденции. У дуба четкое деление территории, часто в пределах одного лесного массива, на субпопуляции с преобладанием какой-либо одной или немногих феноформ. Рассматривая особенности расселения ранних и поздних форм дуба, в сравнении с елью, следует учитывать малый радиус распространения желудей и более интенсивное вмешательство человека в воспроизводство дуба. По данным изоферментного анализа наблюдаемая гетерозиготность особей в популяциях видов *Quercus* всегда ниже гетерозиготности, рассчитанной в соответствии с законом Харди-Вайнберга, иногда вдвое [281]. В популяциях ели, наоборот, наблюдаемая гетерозиготность обычно равна или

несколько выше расчетной [50]. Подразделенность популяций растений соответствует способу и скорости распространения семян [298].

### 2.2.6. *Воспроизводство и защита генома.*

Клетки соматического и полового рядов при делениях воспроизводят и трансформируют геном чрезвычайно неэкономно. “Редупликация” требует не только прямых затрат энергии на синтез “кирпичиков” из которых монтируется копии молекул ДНК, но и затрат на обеспечение необходимой точности копирования, на контроль правильности копирования и исправление (репарацию) появившихся повреждений и ошибок.

Воспроизведение молекул ДНК - основная задача деления клеток – можно сказать, что это вообще основная задача жизни во всех ее проявлениях. Перед делением (митозом или мейозом) хроматиды, соответствующие одной гигантской спирализованной молекуле ДНК, синтезируют на матрице собственной исходной молекулы копии ДНК. При подготовке митоза в клетках вторичных тканей синтезируется одна копия, а в меристематических клетках-инициалах (в камбии и, предположительно, в почечных верхушечных меристемах) у хвойных и кольцесосудистых пород - 16 копий. Перед митотическим делением клетки камбиальных инициалей удваивают комплект молекул ДНК и приобретает  $32t$  политенную копийность ДНК при диплоидном наборе хромосом. Инициали женских клеток зародышевого ряда (археспоры) идут еще дальше, синтезируя  $64t$  политенные копии генома. В результате последовательных делений образуется линейная цепочка из четырех клеток:  $32t$ ,  $16t$ ,  $8t$  и  $8t$ . Лишь одна из дочерних клеток у хвойных, имеющая политенный  $32t$  набор молекул ДНК [14, 68], сохраняется как яйцеклетка (макроспора, мегаспора) при  $1t$  хромосомном геноме женской “гаметы”. Остальные клетки, обладающие наборами меньшей копийности погибают и деградируют.

У рассеянно сосудистых пород меристематические камбиальные инициали, как мы подозреваем (см. раздел 2.1.4), содержат в политенных хромосомах вдвое меньшее количество копий генома:  $8t$  (перед делением  $16t$ ). Материнская клетка женских макроспор у рассеянно-сосудистых пород несет  $32t$  копии, а порожденные ей яйцеклетки  $16t$ . С этим, вероятно, связана большая, в сравнении с голосеменными породами, эволюционная пластичность рассеянно-сосудистых покрытосеменных деревьев. Скорость видообразования у покрытосеменных резко возрастает, и современное число видов покрытосеменных растений на порядок больше, чем голосеменных.

Истинная женская гамета появляется у хвойных только после серии делений и образования 16 клеток суспензора (будущей подвески, пуповины зародыша) [197]. В четырех тэтрадах клеток, выстроенных в линейную структуру [292], копийность гаплоидного генома снижается от  $4t$  в клетках “розетки”, связанных плазмодесменными каналами с диплоидными тканями архегония, до  $1t$  в последней тэтраде:  $4(4t)$ ;  $4(2t)$ ;  $4(1t)$ ;  $4(1t)$ . В результате уровни копийности ДНК в материнском гаплотипе редуцируются до гаплоидного набора. Отцовский  $1n$  набор оказывается включенным в ядро одной из 4 клеток окончательной тэтрады суспензора

(подвески), несущей материнский  $1t$  набор ДНК. Завершается сингамия, и возникает зигота ( $2t$ ), дающая основание следующему диплоидному организму.

Столь же сложное начало эмбриогенеза, с неравнозначными уровнями копийности генома в материнских и отцовских спорах, мы подозреваем и у листовенных растений. Если политенная плоидность генеративной сферы у листовенных изменяется подобно плоидности камбиальных инициалей, следует ожидать у кольцесосудистых пород, так же как у хвойных, оплодотворения по типу  $32t + 1t$ , а у рассеяннососудистых –  $16t + 1t$ .

Развитие мужского гаметофита хвойных пород проходит, также как и женского, на фоне редукции политенной копийности гаплоидного генома от  $32t$  у микроспороцита до  $1t$  у спермиев. Последовательные деления микроспоры отчленивают две, постепенно отмирающие, проталиальные клетки  $16t$  и  $8t$ . Ядро третьей в ряду  $8t$  клетки делится еще раз на генеративную (антеридиальную) и вегетативную (сифоногенную) клетки  $4t$  и  $4t$ . После прорастания пыльцевой трубки через зону лизиса оболочки пыльцевого зерна в тело нуцеллуса семязпочки, - вегетативное ядро  $4t$  выходит в пыльцевую трубку, и двигается в сторону архегониев, где в конце концов деградирует, а генеративное ядро еще раз делится с образованием базальной  $2t$  и стебельковой  $2t$  клеток. Стебельковая клетка  $2t$  перемещается в пыльцевую трубку к архегониям, теряет цитоплазму и деградирует. Базальная клетка делится на два спермия,  $1t$  и  $1t$ , устремляющиеся к дистальному концу пыльцевой трубки.

Световой дифференциации клеток мезофилла листовенных пород сопутствует “вторичная” политения. В результате клетки губчатой паренхимы и слоев палисадной паренхимы листа получают геномы с  $2t$ ,  $4t$ ,  $8t$  копийностью ДНК в политенных хромосомах диплоидного набора [154, 303]. Кратность копирования возрастает параллельно росту освещенности клеточного слоя и увеличения вероятности мутаций под действием коротковолновых компонент светового потока. Судя по изменчивости поверхностной плотности листьев и светового плато фотосинтеза (см. разделы 2.1.1 и 2.2.1), некоторые деревья образуют клетки палисадной паренхимы с  $16t$  копийным политенным геномом. Некоторые же деревья вообще не способны синтезировать политенные хромосомы в ответ на рост освещенности.

Д. Мэзия цитирует работу японских исследователей, еще в 1955 г. показавших у хлореллы существование крупных “световых” клеток, способных поделиться 4 раза подряд без синтеза ДНК. В результате формируется 16 “темновых” хлорелл. Асимметрия митозов при образовании устьичного аппарата заставляет нас предполагать также светоиндуцируемую политению хромосом в ядрах клеток листового эпидермиса [169].

Мы не имеем информации относительно клеток мезофилла хвойных пород, но поскольку хвоя дифференцирована по световым типам (см. разделы 1.1 и 2.1.1), следует полагать, что в основе специализации клеток мезофилла и определения световых типов хвои у голосеменных, так же как и у покрытосеменных, лежит политения.

Политения - средство защиты яйцеклеток, меристматических инициалей и фотосинтезирующих клеток от давления мутаций. При несоответствии стандарту последовательности нуклеотидов в одной или нескольких нитях ДНК, клетки перед делением вносят исправления



в свой геном согласно преобладающему варианту последовательности аминокислот в цепочках ДНК.

Обычно мы предполагаем, что семенное потомство древесных растений однородно по реакциям на мутагенные факторы. Но, сгруппировав партии семян подеревно, обнаруживаем неоднородность материнских особей и произведенных ими семян, а затем семей проростков и всходов.

Материнские деревья сосны обыкновенной производят семенное потомство различной устойчивости (чувствительности) к воздействиям мутагенных факторов. После экспозиции при высокой температуре (+45 °С) и влажности (95%) партии семян демонстрируют выраженные семейные особенности выживаемости зародышей и динамики их прорастания [188, 197]. В подеревных партиях семян динамика потерь всхожести ( $w$ ) представляет собой композицию из 1 - 3 элементарных кривых “доза-эффект” [197]. Элементарные составляющие кривые выживаемости зародышей напоминают хоккейную клюшку, упертую ручкой в землю. Потеря всхожести семенами (семьями зародышей) при их “пропаривании” проходит в два этапа, замедленный и быстрый (обвальный) разделенные резким переломом. На “медленном” этапе деградации партии семян полу-сибсов различаются и по скорости снижения всхожести и по пороговой экспозиции, соответствующей переходу к обвальной потере жизнеспособности (рис. 2.2.47).

Элементарные кривые  $w$  группируются в 4 кластера (рис. 2.2.47, a-d). Основная характеристика, определяющая группировку элементарных  $w(T)$  - пороговая величина  $T$ , при превышении которой начинаются обвальные потери жизнеспособности.

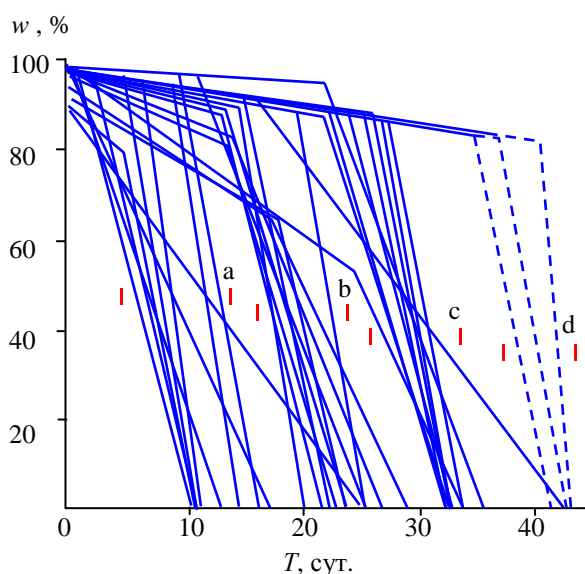


Рис. 2.2.47. Всхожесть ( $w$ ) семян сосны *Pinus sylvestris* L. в зависимости от времени их экспозиции в высокотемпературной влажной среде ( $T$ ). Элементарные динамики потерь  $w$ , в сумме от 1 до 3 составляют семейные кривые “доза-эффект”. Относительная влажность 95% температура 45 °С [188, 189].

Зародыши по динамике потерь жизнеспособности ( $w$ , %) группируются в 4 кластера (a - d) [205] (///).

Кроны деревьев (по-существу, клоны побегов, метамеров) различается по чувствительности (устойчивости) к мутагенным воздействиям [145, 205]. В зоне выпадений радионуклидов в лесах Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) по реакциям на степень загрязнения лесной почвы  $^{90}\text{Sr}$  деревья сосны и березы распадаются на 4 группы. Некоторые сосны утрачивают хвою и погибают при уровне загрязнения почвы  $\sim 450 \text{ Ки км}^{-2}$ , некоторые,



- способны выдержать,  $650 \text{ Ки км}^{-2}$ , теряя в кроне не более 30% хвои, полная потеря хвои наблюдается у них при  $750 \text{ Ки км}^{-2}$  (рис. 2.2.48 А). В уральской популяции березы присутствуют деревья, не переносящие загрязнение почвы  $>1\ 000 \text{ Ки км}^{-2}$ , и деревья, погибающие только при  $\sim 5\ 300 \text{ Ки км}^{-2}$  (рис. 2.2.48 Б).

К сожалению, авторы инвентаризации березняков ВУРС [145] не указали вид березы, предположительно мы определили его как *Betula pubescence* Erch.. Повислая и пушистая березы отличаются плоидностью хромосомного набора ( $2n = 28$  и  $2n = 56$  соответственно), и это еще один уровень защиты генома. Полиплоидные виды, в особенности “молодые”, не утратившие связей с “низшими” членами полиплоидного ряда, имеют возможность компенсировать мутации за счет хромосом не получивших повреждения. На первых этапах возникновения полиплоидов функционирование дополнительных хромосом идет, скорее всего, по типу “геномного импринтинга” [186, 253]. “Лишние” хромосомы у полиплоида, так же как дублирующие половые хромосомы в клетках гомогаметного пола, метилированы и репрессированы.

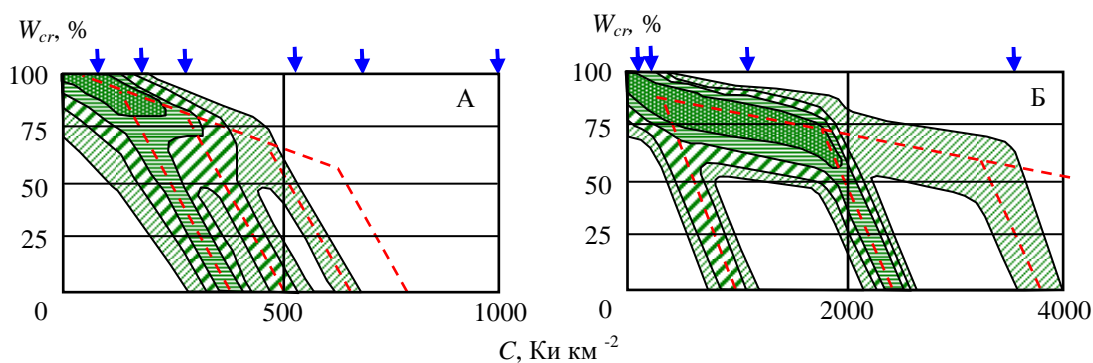


Рис. 2.2.48. Сохранность листьев в кронах деревьев ( $W_{cr}, \%$ ) в зависимости от загрязнения почвы радиоактивным  $\text{Sr}^{90}$  ( $C, \text{Ки км}^{-2}$ ) [145].

А - *Pinus sylvestris* L. Б - *Betula pubescence* Erch.

Стрелки над осью абсцисс указывают экспериментальные сечения зависимости “доза-эффект” ( $W_{cr}; C$ ).

В чем особенности генома материнских деревьев, производящих в результате мейоза более и менее защищенные полу-сибсовыи семьи зародышей или в процессе митозов дочерние листья (побеги)? На первом, замедленном этапе потерь жизнеспособности побегов или зародышей индивидуальность связана, вероятно, с особенностями ферментных систем материнского дерева, контролирующих репарационные процессы. А вот группировка зародышей и деревьев в 4 кластера по пороговым дозам мутагена, скорее всего, определяется способностью растений в ответ на повреждения клеток образовывать политенные хромосомы. Растения наиболее чувствительной группы (см. а на рис. 2.2.47) не формируют политенных хромосом в ответ на усиление мутагенного фактора. Растения второй группы при мутационных повреждениях образуют  $4t$  политенные клетки. Третьей –  $8t$ ; четвертой, редкой, -  $16t$ . Образование политенных хромосом, в ответ на увеличение мутагенных нагрузок, представляется вполне вероятным, учитывая явление вторичной политенции клеток мезофилла, возникающей в ответ на рост освещенности.

Д. Мэзия видел причину индуцированной полипloidии в подавлении мутагенными факторами работы митотического аппарата (митотического веретена). Высокая чувствительность структур, обеспечивающих расхождение сестринских хромосом, блокирует возникновение митотического веретена, метакинез и определяет агрегацию хромосом в полипloidных образованиях [169].

Ксилемный квант роста хвойных соответствует  $\sim 0,5$  мм прироста по радиусу древесного цилиндра или  $\sim 1,0$  мм по диаметру (см. раздел 2.1.4). Однако пресс мутагенных нагрузок определяет необходимость репарации генома делящихся клеток и провоцирует дополнительные деления, без которых репарация повреждений не возможна, либо дополнительную полипloidию хромосом. По мере утраты уровня копийности хромосом при расхождении копий генома в цепочке делений производных клеток камбиальной инициали, вероятность мутационных событий возрастает. Чтобы исправить ошибки копирования клетка должна дополнительно поделиться. Частота таких дополнительных делений пропорциональна мутагенному фону. Частота клеточных делений, индуцированных необходимостью репарации, нарастает параллельно частоте мутационных событий. (До некоторого предела, после которого репарация становится не эффективной и прекращается).

Основной внешний мутаген – космическое излучение, **индуцирует** лавины вторичных мутагенных факторов в атмосфере, почве и литосфере [205] и действует на частоту (//) делений камбиальных **инициалей**. **Число** квантов прироста **определяет** производную от них ширину годовых колец древесины. **На рисунке 2.2.49** серия из трех уровней прироста по диаметру соответствует возможному количеству ксилемных квантов роста в годовых кольцах древесины низкопродуктивной сосны. С возрастанием солнечной активности, заданной числами Вольфа  $|W|$ , прирост  $\Delta D$  на каждом из трех уровней увеличивается в 2 - 3 раза, вероятно, за счет дополнительных «репарационных» делений.

Полярность солнечного магнитного поля определяет некоторую асимметрию эффектов солнечной активности  $W$  в четных и нечетных “11-летних” циклах, условно им приданы положительные и отрицательные значения  $W$  [205]. В годы минимальной солнечной составляющей космических лучей ( $W \approx 0$ ), максимальна галактическая компонента космических лучей. Соответственно, в диапазоне  $W \approx 0 - 25$  наблюдается второй максимум прироста.

Увеличение прироста  $\Delta D$  в ответ на рост  $|W|$  завершается резким сокращением  $\Delta D$  (рис. 2.2.49, стрелки). Низкий “аварийный” прирост (полу-квант) также увеличивается с возрастанием  $|W|$  в 2 - 4 раза; его увеличение завершается практически полным прекращением роста (годовые кольца шириной 0,2 - 0,4 мм).

Общая схема зависимости интенсивности клеточных делений и продуктивности тканей от мутационного фона представлена на рис. 2.2.50. С ростом интенсивности мутагенного фактора возрастает потребность в репарации повреждений, получаемых геномом. Пропорционально частоте актов митотической репарации мутационных повреждений возрастает частота делений (продуктивность) и частота вторичных мутаций, связанных с неточностями исправлений, вносимых при репарации. Собственно, фиксируемые нами мутационные собы-

тия практически полностью относятся к вторичным мутациям. Первичные мутации, если их не удалось починить, выражаются в подавляющем большинстве случаев в гибели клеток.

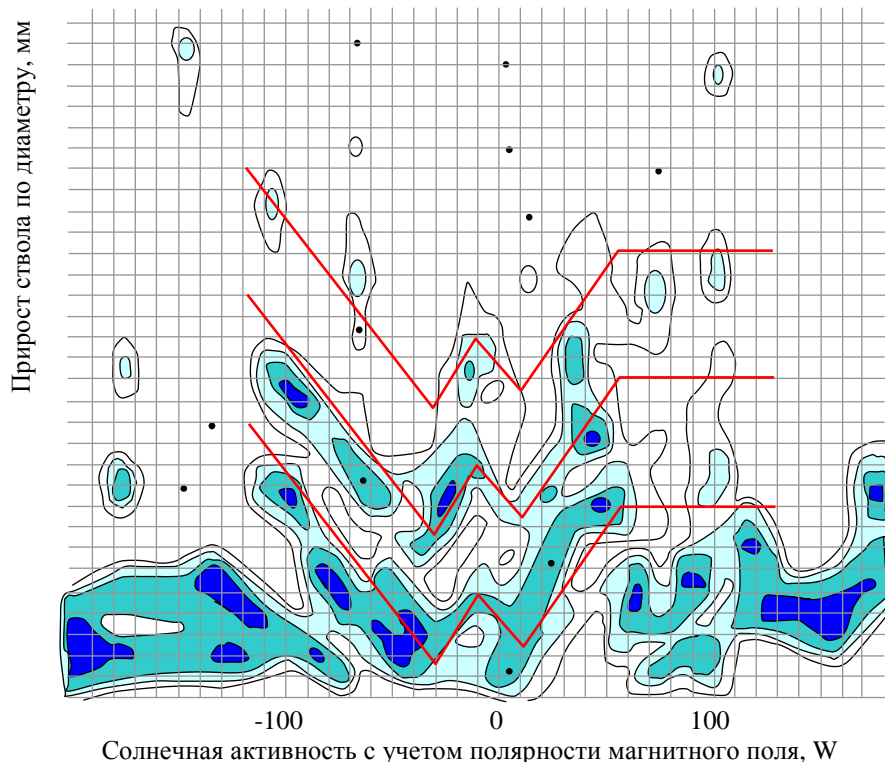


Рис. 2.2.49. Прирост стволов по диаметру ( $\Delta D$ , удвоенная ширина годичного кольца, мм) в зависимости от величины солнечной активности ( $W$ , числа Вольфа) с учетом смен полярности солнечного магнитного поля [205]. Сосна обыкновенная 140 лет из сосняка V класса бонитета. **W-образные кривые — соответствуют модальным последовательностям.**

Мутагенным фактором может быть не только привычные для нас химические и радиационные нагрузки, нейтронное, рентгеновское и прочее излучение, но и такие рядовые обстоятельства, как дисбаланс элементов питания (/). Нарушение сбалансированного питания и интенсивности производства незаменимых аминокислот затормозит репарацию повреждений и спровоцирует политению хромосом [169]. В этом плане интересно рассмотреть проблему биоразнообразия. В нищих по питанию условиях уровень видового разнообразия резко сокращается, требовательные к питанию **мутационно-**чувствительные виды уходят из состава фитоценоза. Существует как бы два трофических уровня бытия биоценоза: богатый (питание с незначительными вариациями обеспечивает полное видовое богатство фитоценоза) и бедный (из состава фитоценоза ушли виды, не получающие необходимый комплект питания) [198]. Обеднение минерального состава почв приводит к резкому сбросу  $\beta$  разнообразия [38], бедные экотопы отличаются скудным видовым составом фитоценозов. Ту же картину можно наблюдать при действии мутагенного загрязнения. На увеличение дозы мутагенного фактора до определенного предела видовое разнообразие фитоценозов не реагирует, но после превышения критического рубежа фитоценозы отвечают резким сокращением числа представленных видов [36, 236]. Кстати, а существует ли загрязнение не мутагенное?

Дополнительные деления клеток дифференцирующихся тканей вызывают (также до определенного предела) увеличение продуктивности, не только вегетативной, но и генера-

тивной. Это еще один способ защиты генофонда популяции. Воспроизведение генофонда ускоряется при росте мутационных нагрузок.

Расходы продукции фотосинтеза на генеративную сферу в урожайные годы достигают 30% общего объема производства. Правила отчуждения продукции на обеспечение генеративной сферы описаны достаточно подробно [254]. Лист или группа листьев одного побега имеют свою, строго определенную группу обслуживаемых цветков, плодов, стробиллов. Размножающаяся часть популяции в сомкнутом дифференцированном древостое почти **представлена** исключительно деревьями высших классов Крафта [237]. Только они могут позволить себе безболезненно для общего энергетического баланса дерева периодически изымать на семеношение значительную часть продукции.

Зависимость семенной продуктивности от средней по выборке из 40 изоферментных локусов гетерозиготности материнского дерева позволяет проследить влияние мутагенеза на генеративную сферу сосны (рис. 2.2.51). Высокая гетерозиготность генома матери увеличивает частоту мутаций гаплотипов яйцеклеток, наследуемых зародышами. Вторичные мутации, возникающие в процессе репарации исходных повреждений, в гетерозиготных локусах появляются 5 - 10 раз чаще, чем в гомозиготных (средняя частота мутаций электрофоретической подвижности  $0,4 \cdot 10^{-3}$  события на локус гомозиготный по “быстрому” аллелю,  $0,9 \cdot 10^{-3}$  – у гомозигот по “медленному” аллелю, против  $4,6 \cdot 10^{-3}$  у гетерозигот) [197].

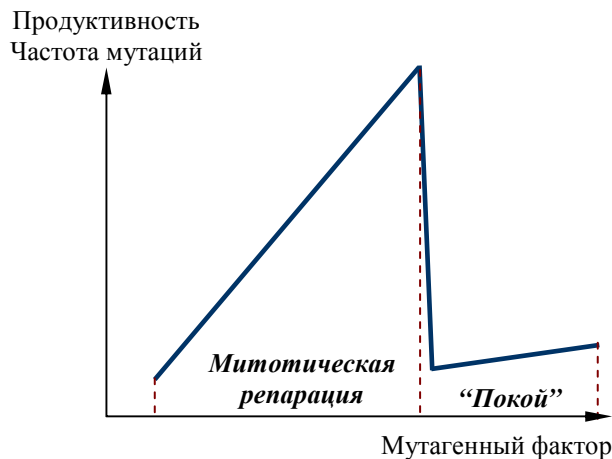


Рис. 2.2.50 Схема зависимости делительной активности тканей (продуктивности) и интенсивности митотической репарации повреждений от давления мутагенного фактора. Частота вторичных мутаций пропорциональна интенсивности репарации [205].

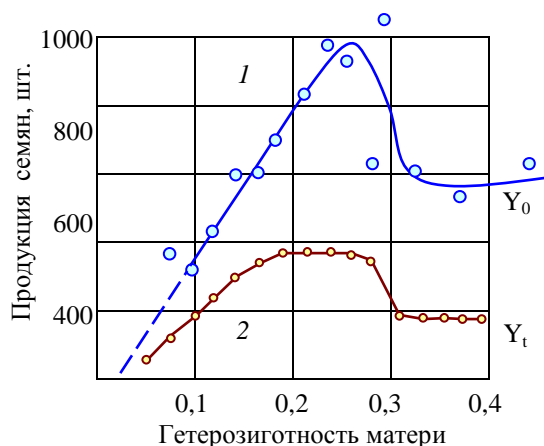


Рис. 2.2.51. Семенная продуктивность (среднее число семян на одно дерево сосны из редины на верховом болоте) в зависимости от гетерозиготности материнского организма (доля гетерозиготных локусов из 40, определенных в геноме матери) [67, 205].

Гетерозиготность материнского организма – мерило напряженности мутагенеза **при образовании женских гамет**. На рисунке 2.2.51 представлены средние за 4 года числа заложенных семян ( $Y_0$ ) и семян, **в которых сформировались зародыши ( $Y_1$ ), насчитывающихся на од-**

ном материнском дереве 50 - 60 лет из разреженного поселения сосны на олиготрофном грядково-мочажинном болоте в Тверской области (см. рис. 2.1.22). Низкий рост сосен позволил на каждом дереве провести полный учет макрострбилов. Затем по выборкам шишек (шишечек) определили число фертильных семян и число полных семян в среднем макрострбиле. Всего наблюдали 90 деревьев относящиеся к низшим группам роста (I и II по рис. 2.1.29). При гетерозиготности материнского дерева превышающей  $\sim 0,25$  его средняя урожайность ( $Y_0$  и  $Y_I$ ) резко падает.

В защите генома делящихся клеток особое, универсальное значение имеет политения хромосом, обеспечивающая защиту генома “на корню”. Мутационные воздействия способны индуцировать политению в клетках делящихся тканей, задерживая расхождение копий ДНК, но чаще они ускоряют деления политенных инициалей в меристемах [169]. Текущая репарация в процессе воспроизводства клеток требует увеличения частоты делений и соответственного роста вегетативной продуктивности до той предельной частоты мутаций, при которой репарация делящихся клеток уже не эффективна. Параллельно усиление мутагенеза интенсифицирует воспроизводство генофонда популяции (также до определенного предела).

Запредельный рост мутагенных нагрузок (от прекращения репарации до гибели клетки) можно переждать, полностью, или почти полностью прекратив клеточные деления.

### ГЛАВА 3

## АДАПТАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

---

Классики популяционно-генетических исследований Ф. Добжанский, Н.В. Тимофеев-Ресовский и др. [238], рассматривали экологическую адаптацию популяций, как отбор оптимальных форм среди внутривидового разнообразия. Однако идея достижения видом экологической гибкости благодаря полиморфизму, ярко выраженная в работах многих отечественных и зарубежных биологов-популяционистов [264], теряла почву, как только дело касалось непрерывных количественных признаков, составляющих основу большинства адаптаций. Генетико-селекционная модель прекрасно работала в частных случаях, когда удавалось показать, что вид структурирован в систему форм (как правило, по второстепенным качественным признакам). Но наиболее распространенные и наиболее ценные приспособительные изменения, связанные с количественными признаками, казалось, подчинены другим законам, пластичны и способны к прямым, целесообразным ответам морфогенеза на изменения условий среды.

Авторам представляется, что возможности анализа количественных признаков в основном еще не реализованы, внешняя непрерывность изменчивости только скрывает жесткую формовую структуру популяций. Выявление этой структуры приведет к созданию универсальных моделей динамики численности, продуктивности, моделей «истории» популяций и фитоценозов. Подобные модели позволят на базе единой схемы описывать поведение биологических объектов любого ранга [196].

Селекционеры древесных растений в 1970-е гг., не взирая на различия школ (например, школы Л.Ф. Правдина и А.С. Яблокова), начинали описание внутривидовой изменчивости с поиска и выделения прямых (селекционных) и косвенных (предположительно связанных с селекционными) признаков. Формы безоговорочно воспринимались как естественные морфологические или физиологические группы. Выделялись при этом, как правило, крайние проявления изменчивости, а основной ряд, “видовая норма” сохранялся неделимым (рис. 1.3.7) [135, 180 и др.].

Попытки статистического обоснования реальности форм, как естественных групп древесных растений, были в большинстве случаев неудачны. Так, в 1970-гг не удалось статистически безупречно описать границы между кустовидными, короткоствольными и высокоствольными формами карельской березы [134]. Фенологические формы дуба *Quercus robur* L. var *praecox* Czern. и *Q. robur* L. var *tardiflora* Czern., реальность которых не вызывала сомнений, при количественном исследовании сливались в непрерывный ряд изменчивости [9]. Строгим критикам «формы» представлялись произвольными единицами, выделяемыми в соответствии с хозяйственной целесообразностью и задачами исследования в произвольном числе. Кризисная ситуация, сложившаяся во внутривидовой систематике в 1970-е годы отражена в статье А.К. Скворцова “Внутривидовые единицы в ботанической систематике” [222].

Отсутствие четких критериев выделения форм, как естественных внутривидовых групп, на фоне бурного развития математических методов описания непрерывной изменчивости повлекло смену “формовой” парадигмы на “статистическую”. Появились разнообразные статистические оценки изменчивости, наследуемости, наследования, дифференциации популяций и др., основанные на представлениях о клинальной изменчивости (continuous variation) количественных признаков [185, 293 и др.].

Несмотря на очевидные успехи генетико-статистического (дисперсионного) подхода к анализу внутривидовой изменчивости и генетических процессов, идущих в популяциях и при селекции сельскохозяйственных растений и животных, у многих селекционеров сложилось ощущение неполноты, аморфности описания. Вне поля зрения остались факты существования естественных систем изменчивости и группировки сортов растений и пород животных [24, 220]. У древесных пород низкие оценки наследуемости темпов роста плохо согласовывались с очевидными фактами их наследования при вегетативном размножении садово-декоративных сортов, форм [108]. Неудовлетворенность дисперсионными моделями количественной генетики заставляла многих биологов-эволюционистов, экологов, селекционеров при описании адаптационных и эволюционных преобразований игнорировать достижения генетики количественных признаков [220, 264]. В значительной мере, как реакция на дисперсионный подход развивается фенетика популяций [238].

Популяция, не имеющая формовой структуры, обусловленной группировкой индивидуумов по селективно (адаптивно) значимым признакам, не способна к быстрым и направленным изменениям под действиям отбора. Иное дело, отбор в ряду перекрывающихся S-групп, каждая из которых обладает суммой генетических особенностей, определяющих ее доминирование в локальной экологически специализированной популяции. Группа особей (форма), отселектированная условиями среды, несет в себе генетически закрепленное соответствие отбирающим условиям и, кроме того, включает “нагрузку” в виде морфологически (физиологически) близких особей из соседствующих S-групп непрерывного ряда изменчивости. При длительном действии отбора примесные вариации более или менее чисто отсеиваются.

С.П. Дронова и А.К. Скворцов [63] рассмотрели случай дизруптивного отбора в популяции ракитника русского, завершившийся формированием особой расы ракитника с мелкими листочками в сложном листе, приспособленной к существованию на дюнах перевиваемых песков. Раса *Cytisus ruthenicus* Fisch. et Bess. получила статус нового вида *C. borysthenticus* Grun. Однако, ее появление мыслимо только в том случае, если ряд S-групп внутривидового спектра изменчивости ракитника по относительной длине листочков сложного листа уже содержал соответствующую S-группу или «предусматривал» возможность ее новообразования (удлинения ряда). Только при наличии в исходном ряду “нужных” групп-форм (рис. 3.1) возможна быстрая трансформация исходного длинного ряда в новый, укороченный. К этому же типу проявлений микроэволюции следует, вероятно, отнести и многочисленные “сенокосные” и “выпасные” расы луговых травяных растений.



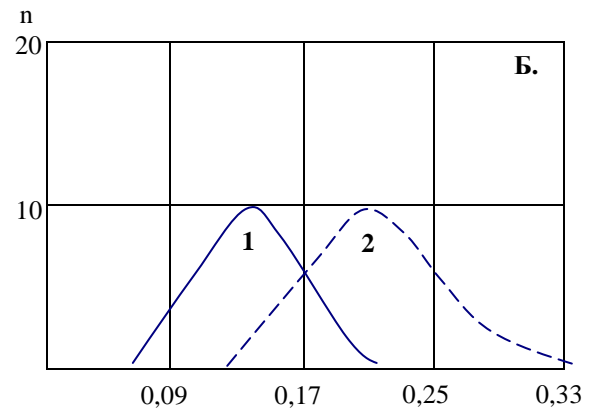
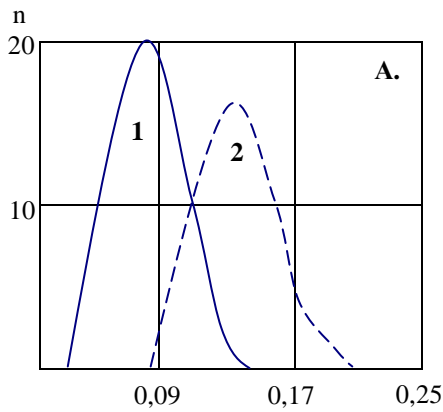


Рис. 3.1. Распределение особей *Cytisus ruthenicus* Fisch. et Bess. ( $n$ ) по относительной длине листочков сложного листа. Экотип 1 описан как *C. borysthenticus* Grun.. По [63]. На перевеваемых песках песчаных дюн южной России и Украины экотип 1 получает преимущество перед 2. А – естественная популяция; Б – посеы на питомнике.

Пример изменчивости листовых пластинок у видов *Ulmus* L. продолжает линию от обособления расы до четкого и общепризнанного таксона видового ранга. Вид *U. pumila* L. имеет характерное соотношение длины  $L$  и ширины  $b$  листовой пластинки. По этому показателю он относится к ряду ( $L; b$ ) – Б (рис. 3.2.), тогда как другие виды *Ulmus*: 1 - *U. foliacea* Gilib., 2 - *U. scabra* Mill., 3 - *U. laevis* Pall. составляют группу А с иным и однотипным соотношением  $L$  и  $b$  (ряд А на рис. 3.3).

Внутри видовой области ( $L; b$ ) каждый из четырех видов образует по соотношению ( $L; b$ ) 3 подгруппы (подряда) листовых пластинок: узкие, средние и широкие. Модальные линии ( $L; b$ ) крайних подгрупп (узкие или широкие листья) вытянуты несколько выше или ниже средней подгруппы - видовой моды ( $L; b$ ). Угловые области изменения ( $L; b$ ) в соседних подгруппах листовых пластинок одного вида *Ulmus* (и видов одной группы) перекрываются на половину.

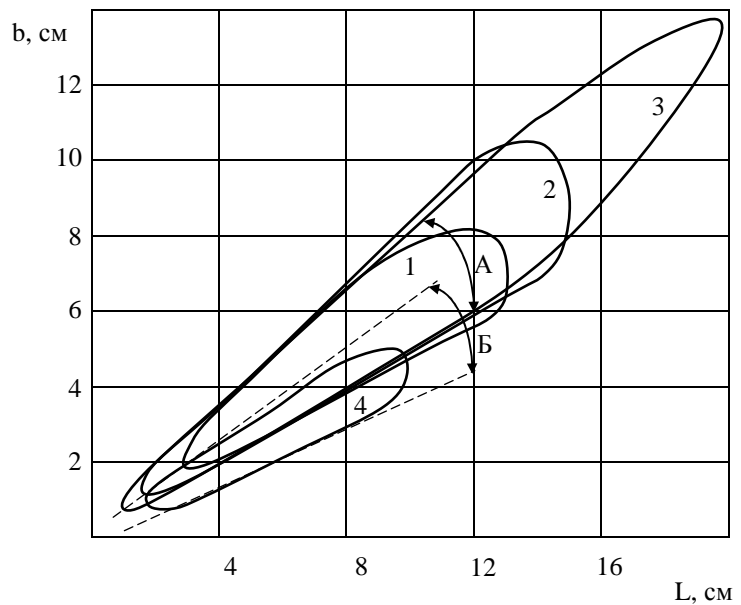


Рис. 3.2. Области изменения длины ( $L$ ) и ширины ( $b$ ) листовых пластинок у четырех видов рода *Ulmus* L.: 1 – *U. foliacea* Gilib., 2 – *U. scabra* Mill., 3 – *U. laevis* Pall., 4 – *U. pumila* L. (1, 4 – по данным Н.Г. Сенкевич) [196]. Система изменчивости листьев *Ulmus* L. представлена двумя группами видов: А – 1-3 и Б – 4.

Листья *U. pumila* L. имеют наибольшее сходство с *U. foliacea* Gilib., с которым вяз приземистый легко образует гибриды. Подгруппа широких листьев вяза приземистого соответствуют подгруппе узких листьев у береста. Если задать области видового варьирования ( $L; b$ ) угловыми отклонениями лучей, исходящих из точки ( $L; b$ ) ~ (- 1,5; - 0,8) см, то области А и Б перекрываются ровно на половину (рис. 3.2).

Вид *U. pumila* мог появиться как узколистная вариация *U. foliacea*, продолжившая ряд изменчивости листьев береста и отыскавшая свою специфическую экологическую нишу, подобно *C. borysthenticus*. Относительная генеративная изоляция позволила вязу приземистому обособиться в качестве самостоятельного вида и затем расселиться в Азии (а в последнее столетие с помощью человека вернуться в Европу).

Отбор и репродуктивная изоляция генетически обусловленных групп (форм) из ряда S-групп, присущих данному виду, мыслится как основной путь экологической специализации популяций.

Рассмотрим числовой эксперимент, моделирующий заселение сосной обыкновенной внебонитетного болота и новообразование специализированной болотной популяции [196, 203]. Генетический контроль изменчивости габитуса деревьев (высоты, диаметра ствола, диаметра кроны) моделируется действием системы аллелей “поли-а”. Принято при этом, что карликовый фенотип, соответствующий генотипу 1a1a, в посевах на суходоле отпадает в раннем возрасте (что действительно можно наблюдать в разреженных искусственных посевах [196]). Пять ростовых групп имеют следующие генотипы: первая – 1a2a (в сумме 3a); вторая - 1a3a или 2a2a (в сумме 4a); третья - 1a4a или 2a3a (в сумме 5a); четвертая - 3a3a или 2a4a (в сумме 6a); пятая - 3a4a (в сумме 7a), шестая - 4a4a (в сумме 8a) в среднетаежных условиях европейской России не отмечена.

Структуру генофонда суходольных сосняков, окружающих болото, определили по S-групповой структуре полусибсовых семей в разреженных экспериментальных посевах на суходольном питомнике [203]. Аллели поли-а, контролирующие принадлежность семян к размерным (габитульным) группам, в суходольных сосняках имеют частоты: 1a – 3%; 2a – 29%; 3a – 66%; 4a – 2%. Низкорослые сеянцы с фенотипами первой и второй групп роста (генотипы 1a2a и 1a3a, 2a2a) изредка появляются в потомстве суходольных сосен, но в сомкнутых суходольных посевах они не выдерживают конкуренции и погибают на стадии проростков и всходов.

При заселении модельного “олиготрофного болота” (Vб класс бонитета) сеянцами - потомками суходольного сосняка, в естественных посевах отмирают наоборот высшие 3–5 группы роста (рис. 1.1.8). Отмирают также карликовые сеянцы 1a1a генотипа.

Структуру генофонда каждого следующего поколения по аллелям поли-а определяли исходя генофонда материнского поколения и уровня пыльцевой миграции с суходола. Расчет предполагал разную плодовитость габитуальных групп сосен, достигших генеративной зрелости. Мониторинг семеношения сосен на олиготрофном болоте [177] показал, что деревья второй фенотипической группы роста (генотип содержит 4 повтора “а”) в 1,8 раз более плодовиты, чем первой (3a). В пыльцевом облаке над болотом участие суходольной пыльцы принято варьирующим от 30% до 100% мужских гамет, что типично для европейских верховых болот разной площади. Генетическую структуру болотной популяции считали стабилизовавшейся и заканчивали расчет, после того как изменения генофонда популяции становились меньше 0,2–0,4% за шаг моделирования, за условное поколение (табл. 20).

Таблица 20

Число поколений, необходимое для стабилизации генофонда модельной популяции *Pinus sylvestris* L., формирующейся на внебонитетном верховом болоте, и некоторые ее параметры в зависимости от величины пыльцевой миграции из смежных суходольных популяций

Параметры стабилизировавшей болотной популяции	Доля суходольной пыльцы в пыльцевом облаке над болотом, %							
	30	50	60	65	70-72	75	85	100
Число поколений	11	11	14	26	<b>2-4</b>	36	19	12
Частоты аллелей, %:								
1a	1	5	8	9	<b>20-21</b>	38	40	41
2a	99	94	89	87	<b>66-68</b>	33	28	28
3a	0	1	3	4	<b>12-13</b>	29	32	32
Гетерозиготность по поли-а, %	4	9	20	24	<b>47-50</b>	80	84	84
Выживаемость посевов (поколений), %	80	66	59	56	<b>52-52</b>	50	50	48

Примечание. Выделены параметры популяции при заторможенной эволюции ее генофонда. Приведены максимальные значения выживаемости посевов.

Эволюция генофонда модельной болотной популяции определяется противоборствующими процессами: элиминацией аллеля 1a за счет смертности гомозигот 1a1a (накопление гомозигот 2a2a), и сохранением аллеля 1a за счет привнесенного извне пыльцой аллеля 3a (накопление гетерозигот 1a3a). Генофонд дочерней популяции стабилизируется за 11–12 поколений как при низкой интенсивности пыльцевой миграции ( $\leq 55\%$ ), так и при высокой ( $\geq 90\%$  эффективной пыльцы поступает с суходола). При интенсивности миграции мужских гамет с суходола  $\sim 65\%$  и  $\sim 75\%$  преобразования генофонда модельной популяции становятся очень медленными: для его стабилизации требуется около 30 поколений. При участии суходольной пыльцы  $\sim 70\%$  генофонд модельной болотной популяции меняется настолько медленно, что уже через 2–3 поколения его уже можно считать стабильным (изменения за шаг моделирования не превышают 0,3%). Функция  $n(m)$ , где  $n$  – число поколений, а  $m$  – доля суходольной пыльцы, в области  $m \approx 70\%$  имеет разрыв и вместо  $n = 2 \div 3$ , - следовало бы записать  $n \rightarrow \infty$ .

Выживаемость естественных посевов в устоявшейся болотной популяции, значения которой приведены в табл. 20, определяется отпадом форм, несоответствующих условиям роста. Это максимальные оценки фактически возможной выживаемости. Случайный отпад и отпад, связанный с отбором по другим рядам изменчивости, значимым в условия “болота”, но не связанным с поли-а, существенно уменьшат сохранность всходов.

Дочерняя болотная популяция, даже при отсутствии репродуктивной изоляции, за счет отбора форм, соответствующих новому местообитанию, сформирует свой специфический

генофонд. Более низкие уровни миграции генетического материала с суходола, как это имеет место на громадных болотах Западной Сибири, будут содействовать более глубокой и быстрой специализации болотной сосны [214]. Ведущие “макроадаптационные” гены “поли-а” и обусловленные ими признаки обростут со временем, в соответствии с механизмом “молекулярных часов” [102], многочисленными “микроадаптационными” усовершенствованиями. При условии достаточной длительности существования болота, сформируется новый внутривидовой таксон.

Дополнительные возможности специализации особей и адаптации популяций создают онтогенетические “переломы” строения и поведения организмов. Индивидуальные наборы переломных точек на траекториях онтогенеза древесных растений укладываются в упорядоченные системы. Так, значения ( $D; H$ ) “нормальных” насаждений *Betula L.* группируются вокруг единой системы модальных последовательностей  $M_1 - M_5$  (рис. 3.3). Исключение составляют данные по *B. costata* Trautv., у которой изменения средних ( $D; H$ ) в ходе роста древостоев лежат посредине между  $M_2$  и  $M_3$ .

Видовые коридоры хода роста дальневосточных берез по диаметру и высоте ( $D; H$ ) [259] прекрасно накладываются на систему модальных последовательностей ( $D; H$ ), описанную у *Betula pubescence* Ehrh. и *B. pendula* Roth. [196]. Изменения ( $D; H$ ), зафиксированные для породы “береза” таблицами хода роста [19, 80, 240], соответствуют модальной траектории  $M_3$ ; однако в спелых и перестойных древостоях при  $D > 28$  см сохраняются только деревья, растущие по  $M_4$  траектории. Значения ( $D; H$ ) берез *B. pendula* и *B. pubescence* переходят от последовательности  $M_3$  в низших возрастных и разменных классах к  $M_4$  в высших (рис. 3.3).

Генетические факторы, определяющие рост дерева по ( $D; H$ ) в рамках конкретного онтогенетического канала, константно экспрессируются в течение одной фазы развития (от одного перелома до другого). В целом же, траектория роста определяется тем набором переломных точек онтогенеза [75, 267], которым обладает данное дерево, и условиями, в которых избирается тот или иной путь. Модификации (в том числе бифуркации траекторий роста) происходят только в переломных точках онтогенетического канала (креода [317]). Особь, а в предельном случае все особи, относящиеся к данному виду, осваивает свой уникальный кре-

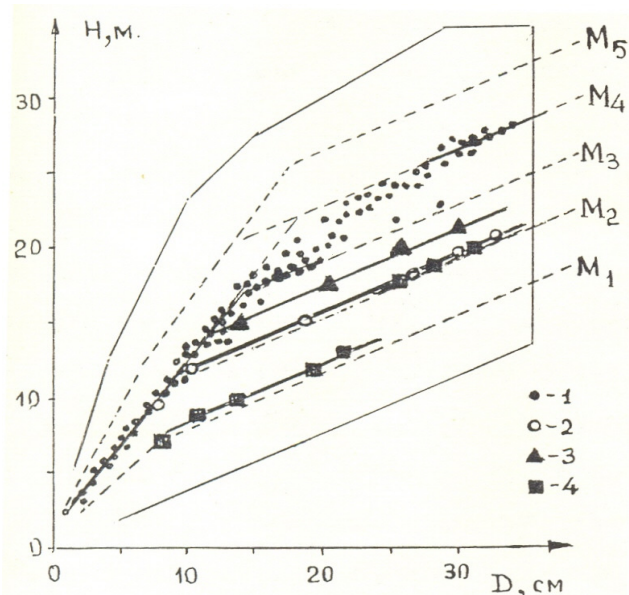


Рис. 3.3. Система модальных последовательностей ( $M_1 - M_5$ ) диаметров и высот ствола ( $D; H$ ) видов *Betula L.* [196].

- 1 – *B. pendula* Roth., *B. pubescence* Ehrh. [19, 80, 240];
- 2 – *B. dahurica* Pall. [259];
- 3 – *B. costata* Trautv. [259];
- 4 – *B. ermanii* Cham. [259].

Область изменения ( $D; H$ ) ограничена в соответствии с таблицами разрядов высот для березы [80, 240].

од, свойственный в то же время остальным деревьям одноименной фенотипической группы. Вид характеризуется сетью, набором креодов. Конкретные варианты из видового ассортимента избираются в соответствии с погодно - климатическими, эдафическими и ценотическими обстоятельствами онтогенеза.

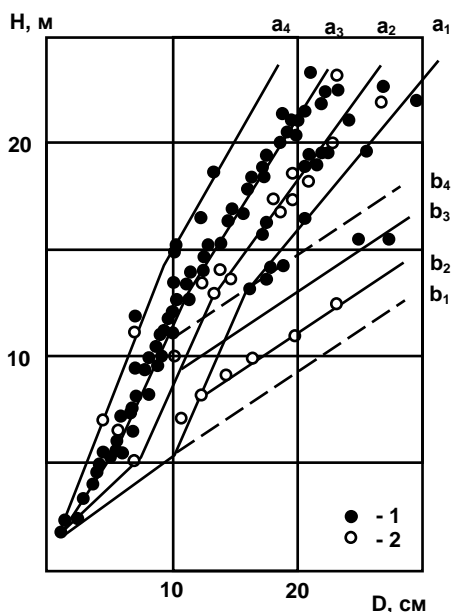


Рис. 3.4. Индивидуальная изменчивость диаметров на 1,3 м ( $D$ , см) и высот ( $H$ , м) *Populus L.* Популетум Валентиновского питомника Щелковского учебно-опытного лесхоза МЛТИ. По [196].

1 – представители секций белых и бальзамических тополей, 2 вида;  
2 – представители секции черных тополей, 2 вида.

Изменчивость ( $D$ ;  $H$ ) тополей при толщине ствола  $D > 10$  см представлена двумя семействами (сериями) модальных последовательностей ( $D$ ;  $H$ ):  $a_i$  и  $b_i$ .

Изменчивость диаметров на 1,3 м ( $D$ , см) и высот ( $H$ , м) *Populus L.* на 1,3 м представлена двумя семействами (сериями) модальных последовательностей в виде решетки, созданной сериями по 5 параллельных прямых. На рис. 3.5. показаны три таких серии. Существует еще одна серия отрезков онтогенетических траекторий ( $D$ ;  $H$ ), образованная более пологими прямыми (ее направление задано самой нижней прямой). Прекращению роста деревьев в высоту соответствуют отрезки, параллельные оси  $X = D$ .

Жирными линиями выделены траектории роста ( $D$ ;  $H$ ) хвойных пород по разнообразным таблицам хода роста [196]. Так же как в системе модальных креодов рода *Betula* (рис.3.3) отдельные кривые хода роста укладываются по середине между основными модальными последовательностями.

Наблюдаемая внутривидовая изменчивость - результат и одновременно этап приспособления вида к вечно меняющимся условиям среды обитания. Приобретенная индивидуумами пластичность генотипа позволяет виду выжить в переменчивой среде. В ответ на колебания условий среды ареал вида пульсирует, то сокращаясь до отдельных изолированных

На рис. 3.4. показан набор онтогенетических видо-вых коридоров ( $D$ ;  $H$ ) тополей, высаженных в популетуме Валентиновского питомника Щелковского учебно-опытного лесхоза МГУЛ. Виды относятся к разным секциям рода *Populus L.* Сеть креодов, зафиксированная в Валентиновском популетуме, согласуется с данными таксации естественных тополельников. Секцию белых тополей представляет *P. tremula L.* [40, 241, 259], секцию бальзамических тополей *P. suaveolens Fisch.* [259], секцию черных тополей *P. nigra L.* и *P. deltoids Marsh.* При этом рост дерева в пределах конкретного креода ( $D$ ;  $H$ ) определяется не столько видовой принадлежностью, сколько индивидуальными особенностями дерева. Так, особи *P. tremula L.* могут расти в соответствии с любым каналом серии  $a_1$ - $a_4$  или с каналами  $b_3$ ,  $b_4$  (при расширении объема выборки мы ожидаем увидеть в ассортименте типов хода роста осины весь набор креодов серии  $b$ :  $b_1$  -  $b_4$ ). Характер роста и возможности выбора альтернативных вариантов определяются индивидуальным генотипом.

Обобщая библиотеки таблиц хода роста хвойных пород [196], мы видим, что все коридоры ( $D$ ;  $H$ ) евразийских *Pinaceae*, представителей *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, - укладываются в единую систему модальных последовательностей

островков, то вновь расширяясь до сплошного ареала, и далеко наступая на сопредельные территории. Динамика освоения видом своего ареала хорошо прослеживается на насекомых, с их быстрой сменой поколений (рис. 3.6).

Гессенская муха *Mayetiola destructor* дает за сезон 2 - 3 поколения. Личинки первого поколения развиваются в листовых пазухах всходов злаков. Второе поколение паразитирует на стеблях, вызывая образование галлов. Плотность населения учитывают по второму поколению. В Украине плотность популяции гессенской мухи колеблется от исчезающе малой до представляющей угрозу посевам зерновых. На Волынщине ее встречаемость в отдельные годы вовсе не фиксируется. Территориальные колебания плотности *M. destructor* нельзя объяснить миграцией вида, мы специально выбрали вид, у которого дистанции перемещения особей намного меньше расстояний между очагами высокой плотности популяции. Просто в отдельных точках ареала периодически возникают погодные условия оптимальные для питания и размножения вредителя (рис. 3.6).

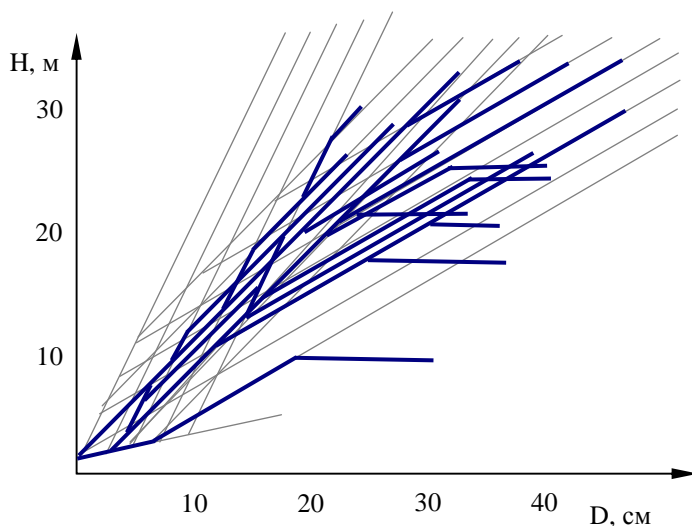


Рис. 3.5. Система модальных последовательностей ( $D; H$ ) видов семейства *Pinaceae*. Ход роста ( $D; H$ ) можно представить как выбор одного из путей по направляющим решетки, образованной пересечением трех серий параллельных прямых [196].

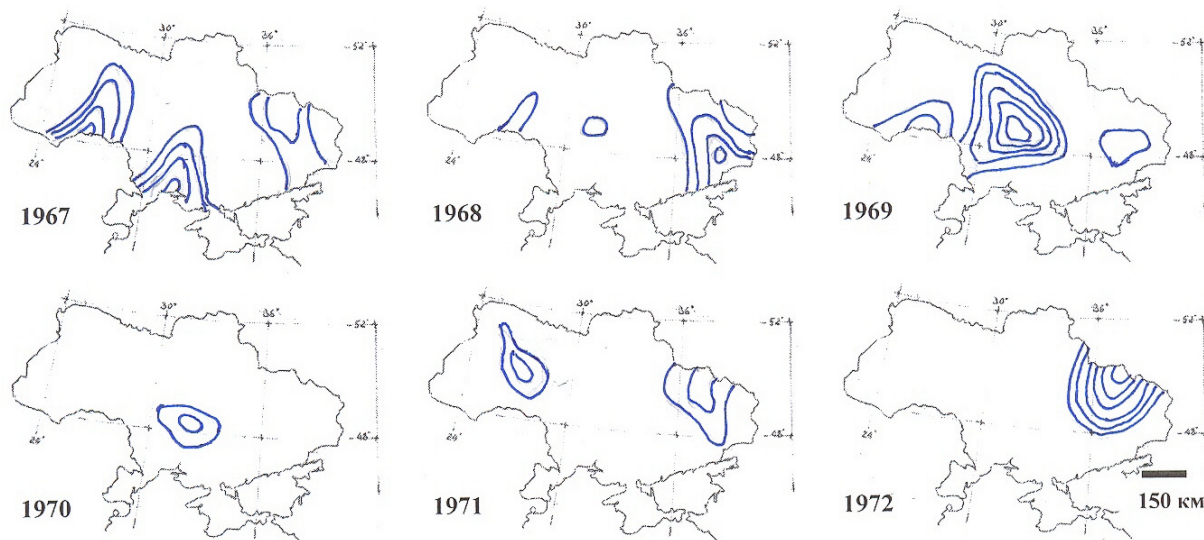


Рис. 3.6. Динамика плотности популяции (экз.  $m^{-2}$ ) Гессенской мухи *Mayetiola destructor* на посевах зерновых в Украине в 1967-1972 гг.

Колебания содержания пыльцы древесных видов в почве свидетельствуют об аналогичных пульсациях ареала у древесных растений, только на отрезках времени в тысячи раз длиннее [56].

Условия существования вида внутри его ареала меняются и систематически и случайно с периодичностью от суток до геологических эпох. Генофонд вида определяет набор дозволённых преобразований его ареала под действием условий среды. Кроме того, возможна миграция вслед за перемещениями по земной поверхности области оптимума для существования вида, хотя у сидячих древесных растений такая возможность ограничена очень медленными движениями.

Рисунок 3.7 демонстрирует нам образ ареала однородного (мономорфного) объекта в

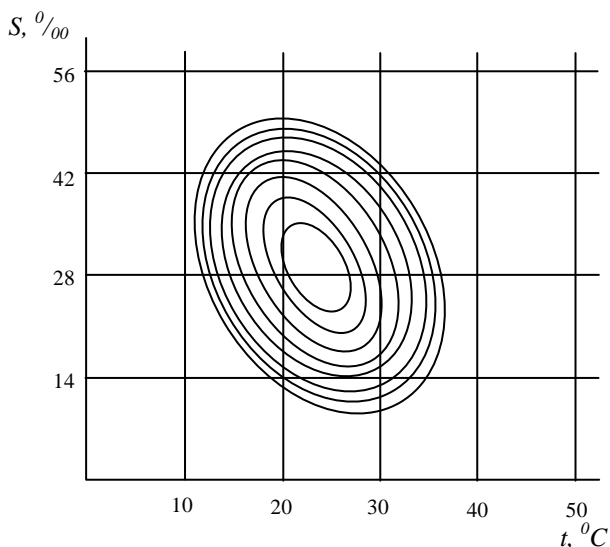


Рис. 3.7. Выживаемость личинок (зоэа) манящего краба *Uca pugilator* в координатах температуры ( $t$ ) и солёности ( $S$ ) воды [172]. Первая изолиния – 5%; сечение 10%. Максимальная выживаемость зоэа >70% в области оптимума при ( $t$ ;  $S$ )  $\approx$  (23 °C; 29 ‰).

координатах двух независимых факторов. На рисунке показаны изолинии выживаемости первой стадии личинок (зоэа) манящего краба. Ареал мыслим как эллиптическая (при полной независимости  $X$  и  $Y$ , - круговая) область в которой выживаемость объекта превышает заданное значение. Например, 5%, что соответствует первой изолинии.

“Ареал” личинок *Uca pugilator* соответствует представлениям И. Пачоского об элементарном круговом миграционном ареале [137]. Ареал полиморфного вида, насчитывающего множество географических рас, состоит из ряда элементарных (эллиптических) ареалов и напоминает каракатицу, щупальца которой тянутся от ядра в разные стороны (рис. 3.8).

У *Betula pubescens* Ehrh. ядро вида составляют горно-лесные популяции. Лесотундровая серия популяций, выделяемая иногда как самостоятельный вид *B. tortuosa* Led., вытянута вдоль северной границы ареала березы пушистой. В лесную зону уходит ряд таежных популяций березы. На юг в степи лесостепи распространяются еще один или два ряда популяций.

Представление ареала вида, дифференцированного на климатипы, в форме нескольких областей, имеющих эллиптические очертания, не отражает еще всей сложности видового ареала. В аналогичной системе координат:  $X = P$  - количество осадков теплого периода (мм) и  $Y = St$ , - сумма температур (град сут.) выше 10°, - ареал такого древнего и разветвленного вида, как сосна *Pinus sylvestris* L. (рис. 3.9), предстает в виде трех центров, связанных в единую систему, из которых лучами расходятся локальные популяции. Огибающая ( $P$ ;  $St$ ) 190 лесных массивов с преобладанием сосны [13], имеет сложную и мало понятную конфигурацию (рис. 3.9, а). Подробное исследование ареала с представлением частоты лесных массивов, приходящихся на каждую точку, каждый пиксель пространства ( $P$ ;  $St$ ), позволяет увидеть (рис. 3.9, б), концентрацию сосняков вдоль избранных последовательностей ( $P$ ;  $St$ ), которые можно задать серией лучей, исходящих из трех центров радиации популяций сосны (рис. 3.9, в).



В таком представлении понятие географической расы теряет свой исходный смысл. Мы сталкиваемся с цепочками, географическими сериями популяций, распространяющихся в определенных направлениях и “ведущих поиск” [260] новых центров радиации вида и видообразования.

Различие в картине ареалов *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. (рис. 3.8 и 3.9) отчасти связано с разной подробностью их описания. Ареал березы пушистой по своим очертаниям представляет как бы размазанное подобие ареала сосны. Основной ряд, соединяющий три центра радиации вида *Pinus sylvestris* L. спрятан у *Betula pubescens* Ehrh. в горно-лесной области ареала. У сосны лучи радиации локальных популяций (рис. 3.9 б, в) обособлены еще и в силу ее слабой конкурентной способности. Вне лучевых оптимумов сосна в фитоценозах вытесняется другими видами древесных растений. Благодаря этому, ареал сосны задает нам каркас ареала березы, организованного, вероятно, сходным образом.

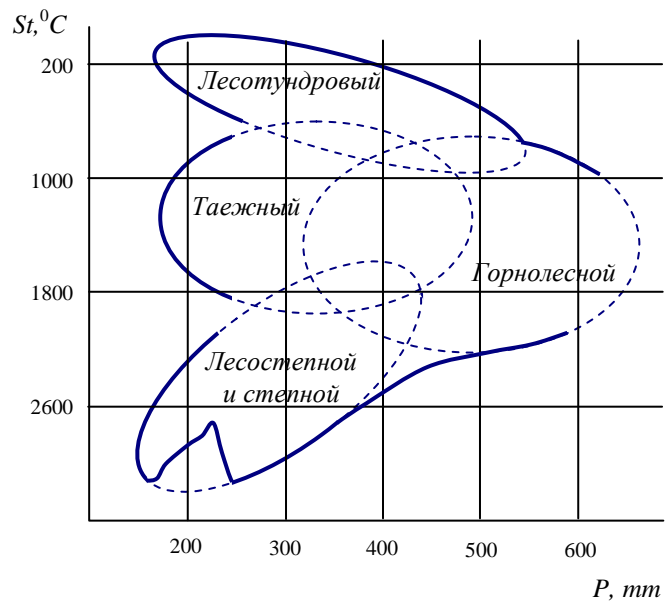


Рис. 3.8. Ареал березы *Betula pubescens* Ehrh. в координатах: количество осадков ( $P$ , мм) теплого периода ( $t^{\circ}>0$ ) и сумма температур выше  $10^{\circ}\text{C}$  ( $St$ ;  $^{\circ}\text{C}$ ) [196]. Ареал березы пушистой представлен на рисунке в виде совокупности четырех элементарных ареалов, занятых климатипами с разными оптимумами ( $P$ ;  $St$ ). Границы элементарных ареалов показаны пунктирными эллипсами.

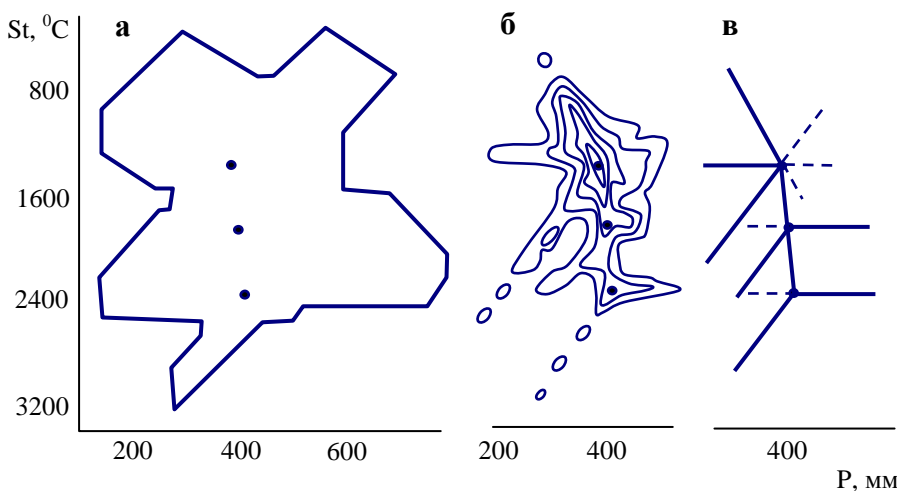


Рис. 3.9. Ареал сосны *Pinus sylvestris* L. в системе координат: количество осадков ( $P$ , мм) теплого периода ( $t^{\circ}>0$ ) и сумма среднесуточных температур, превышающих  $10^{\circ}\text{C}$  ( $St$ , град сут) [196].

Границы и форма ареала определяются разнообразием внутривидовых линий развития, индивидуально закрепленных форм и модификационных состояний. В процессе адаптации вида эволюционирующая среда обитания отбирает варианты из существующих или ранее не существовавших, но потенциально возможных линий (рядов) развития.

Один из способов решения задачи приспособления – расширение индивидуальной приспособленности, использование модификационной пластичности генотипа каждой особи, способности формировать индивидуальные ряды групп-форм и групп метамеров. Каждая особь наделяется возможностью менять в определенном диапазоне свои морфологические черты и физиологические реакции в соответствии с изменениями условий среды. Но основной путь экологической адаптации деревьев – отбор среди заранее заготовленных вариаций фенотипа, жестко закрепленных за индивидуумами или выбираемых в соответствии с обстоятельствами из числа немногих возможных. Среда конструирует параллелизм модификационной и индивидуальной изменчивости, наиболее адаптивными (отселектированными средой) окажутся одноименные варианты и направления модификационной и индивидуальной изменчивости.

Запасной пул индивидуальной изменчивости создает и поддерживает избыточное, излишнее в данный момент времени разнообразие организмов. При неожиданных флуктуациях среды это избыточное разнообразие дает возможность части особей выжить, а виду приспособиться к новым условиям, даже при крупных флуктуациях. Постоянная генерация разнообразия, дающего материал для отбора – разрешает противоречие между ограниченными возможностями перемещения индивидуума и систематическими флуктуациями условий среды. В результате интерференции генофонда, структурированного во множество поли аллельных систем (на подобие “поли-а” в табл. 20), и периодических компонент среды (например, погодноклиматических условий) древесный вид приобретает и хранит облик упорядоченной пластичной системы генетически разнородных элементов (табл. 2.2.19). На колебания климата, погоды вид отвечает изменениями частоты элементов (форм) в конкретных поколениях, но в каждой генерации, в начале каждого следующего посева возвращается в полиморфное состояние [72].

Часто говорят о недоказуемости дивергентной эволюции и видообразования, об отсутствии конкретных современных примеров. Но нам представляется, что примеры видообразования, совершающегося в наши дни, лежат на виду у всех, только мы рассматриваем их как некий особенный процесс, не имеющий отношения к эволюции.

Примером видообразования в самом его начале может служить спонтанное появление во время эпизоотии зеленой дубовой листовертки в Теллермановском лесу ее новой поздно отрождающейся расы, повреждающей поздний дуб *Quercus robur* L var *tardiflora* Czern. В норме *Tortrix viridana* L. в Теллермановском лесном массиве населяет местообитания раннего дуба *Q. robur* L var. *praecox* Czern в пойме и на опушках предсклоновых солонцовых полян (пойменные и солонцовые дубравы); с ним синхронизировано ее фенологическое развитие. Но ввремя вспышки массового размножения листовертки в 1974–1979 гг. возникла микропопуляция *Tortrix viridana* L., адаптированная к питанию дубом поздней формы [278]. Н.Н. Рубцова [208] в лабораторных условиях при 23–25 С° наблюдала отрождение гусениц из яйцекладок, собранных в конце зимы 1979 г. с трех деревьев позднего и трех раннего дуба. В кладках с деревьев ранней формы гусеницы отрождались в течение 8 дней, с 28 марта по 4 апреля; поздней формы - в следующую декаду, с 4 по 13 апреля.

Появление поздней расы листовертки в Теллермановской роще - акт новообразования генофондом ранней популяции нового члена в естественном ряду изменчивости по срокам отрождения гусениц. В условиях временной аридизации климата ранняя популяция листовертки реализовала свои потенциальные возможности, породив путем амплификации регулирующего участка в геноме отдельных особей, позднюю форму с частотой достаточной для образования обособленной субпопуляции, заселившей поздние нагорные дубравы. По нашим представлениям до XV века поздней формы листовертки здесь не было, только с XV века начинается интродукция поздней формы дуба в нагорные массивы южной лесостепи.

Возникшая поздняя микропопуляция листовертки при благоприятных условиях могла бы стать зародышем нового вида, питающегося на иной расе вида – хозяина и изолированного от общения с родительской популяцией *Tortrix viridana* L. пространственными (рис. 2.2.46) и фенологическими (табл. 18) барьерами. В Теллермановской роще поздняя листовертка после прекращения эпизоотии и гумимдизации погодно - климатического фона исчезла [243].

По А.Е. Котюкову в Тульских засеках, где дубовая листовертка поражает все фенологические формы дуба, присутствуют и ранняя и поздняя расы вредителя. Ранняя форма дуба несколько чаще страдает от *Tortrix viridana* L. В то же время, в 1939 г. при массовом распространении листовертки, бабочки были локализованы только в куртниках поздней формы, а находившиеся рядом ранние деревья не повреждались [115]. Одна и та же линия изменчивости в разных географических и погодно - климатических условиях порождает разные популяционные структуры и разные стандарты взаимодействия продуцента и консумента.

Второй тип видообразования связан с продвижением вида в область условий, ранее ему не свойственных, но потенциально доступных благодаря наличию не реализованного направления изменчивости, ряда S-групп, позволяющих освоить новые местообитания [17, 196]. Примером такого рода могут служить географические расы *Betula pubescence* Ehrh. Одна из которых *B. tortuosa* Led., получила видовой статус (правда, спорный).

И, наконец, третий “классический” путь эволюции - репродуктивная изоляция группы особей. При изоляции в той или иной форме (фенологической, пространственной, или др.) включается “классический” механизм молекулярных часов [102] и длительная изоляция оборачивается последующей полной изоляцией популяции при ее возвратных контактах с видом, от которого она отпочковалась.

Селекция неизвестных ранее форм осуществляется либо средой, когда за 1–2 поколения отбирается один или несколько новых макро-вариантов фенотипа (форм, S-групп), либо сопутствующим видом консортом (консументом, доминантой ценоза, паразитом, ...). “Молекулярные часы” закрепляют результат селекции.

Большинство примеров современного видообразования связано с сопряженным действием отбора на два вида (или более). При этом возражения против использования для иллюстрации эволюционных изменений результатов искусственного отбора несостоятельны. В этом случае мы имеем дело все с тем же взаимодействием двух видов, один из которых

*Homo sapiens* L. Придание этому виду каких-то необыкновенных свойств – антропоцентрическая выдумка [60]. Любой вид необычен.

Для осуществления векторизованных адаптационных и эволюционных преобразований важно наличие генов, контролирующих “макроадаптационные” признаки [198]. К макроадаптационным мы относим признаки, сопряженные с генетическими системами, контролирующими явные морфологические вариации и образующие ряды групп-форм. При этом морфологические и поведенческие макроварианты, вероятно, не исчерпываются рядами из перекрывающихся S-групп.

“Микроадаптационные” признаки отвечают за работу “молекулярных часов”. К ним можно отнести белки пыльцевой совместимости, гистосовместимости, многие из систем изоферментной изменчивости, гены пластидных геномов и др. (табл. 21).

Таблица 21

Устойчивость генофонда (неустойчив - “н”, среднеустойчив - “С” и устойчив - “У”) в зависимости от благоприятности условий роста (класс бонитета) и разнообразия форм\* (% видового спектра) по макро- и микроадаптационным признакам [198]

Класс бонитета	Макроадаптационные признаки				Микроадаптационные признаки			
	0-25	25-50	50-75	75-100	0-25	25-50	50-75	75-100
> 1	С	н	-	-	н	С	С	С
1 - 2	У	н	н	-	н	С	У	У
3 - 4	У	С	С	н	н	С	С	У
≤ 5	У	У	С	н	-	-	С	У

Примечание. \* Учтена формовая структура размножающейся части популяции.

Условие быстрой и необратимой трансформации генофонда уклонившейся популяции – наличие макровариантов в ряде изменчивости признака с жесткой связью генотипа и фенотипа. Микровариации – почва для работы “молекулярных часов” с закреплением осуществившихся подвижек в необратимое состояние.

В популяциях древесных растений частоты генов и фенотипов, связанных с микро- и макроадаптационными признаками, изменяются в зависимости от богатства, добротности условий роста по разному (табл. 21). Макроадаптационные признаки в каждом поколении восстанавливают исходную “богатую” формами изменчивость (и изредка продуцируют новые формы, продолжающие естественный ряд изменчивости). Но к возрасту спелости амплитуда изменчивости сокращается до величины, не превышающей 25% от возможного внутривидового биоразнообразия. В размножающейся части популяции из исходного потенциального ряда форм остаются 1–2 формы. Только в низкобонитетных условиях роста поколения сохраняют большее разнообразие. При искусственном создании и поддержании разнообразия популяция (культivar), предоставленная сама себе, возвращается к низкому уровню полиморфизма на взрослых стадиях онтогенеза (фазы g, s [224]). В каждом новом посеве популяция, благодаря генетическим генераторам изменчивости, восстанавливает в более или менее полном объеме формовое разнообразие, присущее виду.

По микроадаптационным признакам популяции древесных пород, наоборот, сохраняют максимальное разнообразие до возраста генеративной спелости. При искусственном сокращении микроадаптационного разнообразия оно постепенно восстанавливается. При микроклональном размножении, к примеру, быстро накапливаются соматические мутации, сводящие на нет усилия по стандартизации клонов.

В популяциях структурированных по макроадаптационным признакам нет необходимости привлекать для объяснения видообразования и эволюции дополнительные идеи, помимо уже давно существующих в генетике развития, генетике поведения. Основной путь макро эволюции – амплификация и специализация регуляторных генов обладающих плейотропным действием [233, 253, 290].

Наконец “мега-эволюция” (ароморфоз) связана с образованием нового направления, нового, небывалого ряда изменчивости, что требует внедрения “генератора изменчивости” в новую генетическую систему. Мы можем только предполагать, что это происходит при амплификации наиболее значимых для организма файлов генетической информации, когда в разные локусы копированного “лишнего” файла можно вставлять пробы ради регуляторные системы без ущерба для жизнеспособности организма.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

---

Наше описание системы изменчивости вида зияет бесконечными пробелами и, вероятно, ошибками. Но с основной задачей: пробуждать интерес к проблеме дискретной изменчивости, - книга, на наш взгляд, справилась. Многозначность пронизывает все: от состояний биологически активных молекул и клеток до метамеров и организмов, от их элементарных функций до типов поведения и адаптаций. Многозначная изменчивость захватывает все аспекты бытия вида от смены физиологических состояний особей в онтогенезе до эволюционных преобразований.

Наши представления об объектах изучения - это система логико-математических моделей. Многие модели, изложенные нами строго утвердительно, нуждаются в дальнейшей проработке и при накоплении данных будут преобразованы. Но, сознавая всю брэнность наших представлений, мы считаем императивное изложение моделей наиболее соответствующим задаче публикации.

В последние годы к морфологическим исследованиям в области общей и популяционной генетики сложилось сугубо пренебрежительное отношение. Не только от профессионалов “молекулярщиков”, но и от неспециалистов биологов часто приходится слышать: “Как? Вы не работаете со структурой генов, с последовательностями нуклеотидов. Вы не можете указать, какие гены контролируют Ваши морфологические особенности? Но, это же не генетика!”. Пропась между молекулярно-генетическим уровнем исследований и популяционной генетикой, зиявшая в 1970-1980 гг., не только сохранилась, но еще более разрослась. Между тем, не преодолев эту пропасть нельзя понять причины и ход эволюционных преобразований, в результате которых возникло всё морфологическое и поведенческое многообразие живого.

Прослушивая доклады, сделанные на юбилейном собрании, посвященном 100-летию Н.И. Вавилова в Институте общей генетики, мы были потрясены степенью непонимания авторами сути Вавиловских идей, непониманием глубины пропасти, разделившей “старую” и “новую” генетику. Будто не существовало отечественной школы генетики, органично сочетавшей молекулярно - генетический, цитологический и морфологический уровни исследования. Не было Н.В. Вавилова, Ю.А. Филипченко, Л.С. Берга, П.Ф. Рокицкого, А.С. Серебровского, и многих, многих других. Не было представлений о плейотропном проявлении гена, о полигенных зависимостях признака. Все в прошлом. Есть только последнее слово молекулярной генетики и ее ветви, названной “генной инженерией”. Но это пройдет со временем.

Чисто молекулярный подход – очередной тупик в развитии биологии, из которого нет выхода, вне Вавиловской системы закономерной пливариантности.

Без мостика между генетикой и морфологией невозможно понять причины неоднозначности биологических объектов по количественным признакам и пути эволюции видов. Упорное отторжение биологическим миром идей неоднозначности, квантованности количественных морфометрических признаков, вероятно, одна из главных причин произошедшего разрыва. Классики количественной генетики за последние 70 лет настолько приучили нас к идее непрерывности изменения количественных признаков, что в иное и не верится. Длительное и успешное развитие генетики количественных признаков закрепило ее безоговорочный авторитет. Разработанная терминология и математический аппарат отбивают у биологов неспециалистов желание разбираться в существе подхода.

Вторая причина не восприятия идеи неоднозначности формы и поведения живого - ревность “венца творения” ко всем прочим тварям. Ведь представления о неоднозначности поведения и формы биологических объектов предполагают возможность выбора. А выбор наилучшего варианта из числа возможных воспринимается нами как исключительная прерогатива человеческого разума.

Наша публикация – очередная попытка разрушить устоявшиеся стереотипы в описаниях индивидуальной изменчивости не только древесных растений, но и любых биологических объектов. Древесные растения играют особую роль в развитии представлений о структуре вида, адаптации популяций и эволюции, только в связи с длительностью их развития. Долговечность деревьев позволяет увидеть отбор в поколениях-посевах, проследить преобразования формы растения в онтогенезе, описать процессы, которые у травяных видов происходят по большей части в десятки и сотни раз быстрее, так что мы не успеваем их разглядеть.

К сожалению, многие темы и объекты выпали из нашего поля зрения, не вошли в эту книгу и не были рассмотрены нами. Несмотря на неполноту нашей обзорной работы, мы надеемся, что она привлечет внимание к проблемам многозначности развития организма, его финитивных размеров и его поведения.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

---

1. *Абатуров А.В.* Сосновые леса ближней зоны ЧАЭС после радиационного облучения // Влияние ионизирующего излучения на сосновые леса в ближней зоне Чернобыльской АЭС / Под ред. Р.М. Алексахина. М: Наука, 1996. С. 71-105.
2. *Абатуров А.В., Галицкий В.В., Грабарник П.Я., Крылов А.Л.* О машинной обработке планов древостоев. Препринт. Пушкино: НЦ биол. исследований АН СССР, 1986. 22с.
3. *Абатурова М.П.* Факторы, обеспечивающие формирование популяции сосны // Особенности формирования популяции сосны обыкновенной. М: Наука, 1984. С. 56-74.
4. *Абражко В.И.* Водный режим сообществ еловых лесов. Автореферат диссертации д.б.н. 03.00.05 - ботаника. СПб: БИИ им. В.Л. Комарова РАН, 1998. 46с.
5. *Акулова Е.А., Малкина И.С., Хазанов В.С., Цельникер Ю.Л., Шишов Д.М.* О методике изучения светового режима в лесу // Бот. Журнал. 1966. Т. 51. № 5. С. 681-686.
6. *Алексахин Р.М., Равикович М.М.* Некоторые закономерности поведения щелочноземельных элементов в лесном биогеоценозе // Почвоведение. 1966. №4. С. 50-58.
7. *Алексеев В.А.* Световой режим леса. Л: Наука, 1975. 227с.
8. *Антонова Г.Ф.* Методические подходы к изучению влияния внешних факторов на образование ксилемы хвойных // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Материалы совещания. Тула: Гриф и К°, 2001. С. 123-125.
9. *Анциферов Г.И., Чемарина О.В.* Методические рекомендации по выделению и изучению фенологических форм дуба черешчатого. М.: ВАСХНИЛ, 1982. 24с.
10. *Анциферов Г.И., Чемарина О.В.* Использование генетически идентичных растений дуба черешчатого при изучении наследуемости признаков // Генетика. 1990. Т. 26. № 10. С. 1800-1805.
11. *Астауров Б.Л.* Наследственность и развитие. М: Наука, 1974. С. 110-115.
12. *Астраханцева Н.В.* Зависимость дыхания ствола сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris L.*) от анатомического строения и развития тканей флоэмы и ксилемы: Автореф. дисс. ... к.б.н. 03.00.05 и 03.00.16: Красноярск, 2009. 19с.
13. Атлас лесов СССР. М: ГУГК, 1973. 222с.
14. *Баранцева Л.М.* Цитофизиологический анализ развития архегония *Pinus sibirica Du Tour.*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М: МГУ, 1992. 21с.
15. *Белл Л.Н.* Энергетика фотосинтезирующей растительной клетки. М: Наука, 1980. 333с.
16. *Белов А.Н., Белов А.А.* Особенности формирования прироста стволовой древесины в нагорных дубравах Саратовской области // Лесной вестник. 2006. № 2 (44). С. 196-199.
17. *Берг Л.С.* Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Госиздат, 1922. 306 с.
18. Биологический энциклопедический словарь. М: Советская энциклопедия, 1989. 864с.
19. *Бобко А.Н.* Ход роста березовых насаждений Курганской области // Лесное хозяйство. 1969. №8. С. 41-43.
20. *Богатырев Ю.Г.* О возможности измерения полного водного потенциала растений камерой давления // Лесоведение. 2002. №1. С. 52-57.

21. *Болондинский В.К.* Экофизиологические исследования динамики фотосинтеза у сосны обыкновенной // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск: СибИФБР СО АН СССР, 1993. С. 27-37.
22. *Брюбейкер Дж.Л.* Сельскохозяйственная генетика. М: Колос, 1966. 222с.
23. *Брынцев В.А., Коженкова А.А.* Рост и развитие сеянцев кедра сибирского разных климатипов при интродукции // Лесохозяйственная информация / Вниислесресурс. 1992. Вып. 4. С. 17-20.
24. *Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система // Избранные произведения. Т. 1. Л.: Наука, 1967. С. 7-87.
25. *Ватковский О.С.* Методы определения фитомассы ствола и крон дуба // Лесоведение. 1968. №6. С. 58-64.
26. *Ватковский О.С.* Изменение поверхности растений в процессе развития солонцовых дубрав Теллермановского лесничества // Лесоведение. 1978. №5. С. 77-80.
27. *Вентцель Е.С.* Теория вероятностей. М: Наука, 1969. 576с.
28. *Вельков В.В.* Амплификация генов в прокариотных и эукариотных системах // Генетика. 1982. Т. 18. №4. С. 529-543.
29. *Верхунов П.М.* Прирост запасов разновозрастных сосняков. Новосибирск, 1979. 247с.
30. *Взнуздаев Н.А.* Криоскопический метод определения потенциала влаги в системе почва-растение в лесоведческих исследованиях // Лесоведение. 1973. №5. С. 69-76.
31. *Викторов Д.П.* Исследование периода покоя ранней и поздней форм дуба // Известия Воронежского отд. Всесоюз. бот. общ-ва. Воронеж. 1960. С. 17-21.
32. *Вихров В.Е.* Альбом микрофотографий древесины хвойных и лиственных пород СССР. Л: ГУ-УЗ Наркомлеса СССР, 1939. 21с.
33. *Вихров В.Е.* Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями произрастания. М-Л: Гослесбумиздат, 1950. 112с.
34. *Вихров В.Е.* Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М: Изд-во АН СССР, 1959. 132с.
35. *Владимиров Б.Н., Романовский М.Г., Щекалев Р.В.* Отмирание ветвей первого порядка в процессе роста и дифференциации деревьев в клоне осины естественного происхождения // Лесной вестник. 2007. №5 (54). С. 24-29
36. *Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В.* Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимости доза-эффект // Экология. 1994. № 3. С. 131-143.
37. *Воронин П.Ю.* Фотосинтетический континентальный сток углерода: физиологический аспект: Автореф. дисс. д.б.н. 03.00.12 Физиология и биохимия растений. М, 2006. 50с.
38. *Воронин П.Ю., Ефимцев Е.И., Васильев А.А. и др.* Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России // Физиология растений. 1995. Т. 42. №2. С. 295-302.
39. *Воронов А.Г.* Геоботаника. М: Высш. школа, 1973. 384с.
40. *Габеев В.С.* Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск. 1976. 171с.
41. *Гаель А.Г., Смирнова Л.Ф.* Пески и песчаные почвы. М.: ГЕОС, 1999. 252с.
42. *Галенко Э.П.* Особенности энерго- и водообмена в сосняках Европейского Севера // Лесоведение. 2004. №5. С. 36-44.
43. *Гамалей Ю.В.* Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997. Т. 44. №6. С. 819-846.

44. *Гамалей Ю.В.* Транспортная система сосудистых растений. СПб. 2004. 422с.
45. *Гамалей Ю.В., Пахомова М.В.* Динамика транспорта и запасаения углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // Физиология растений. 2000. Т. 47. №1. С. 120-141.
46. *Гиляров А.М.* Мифологическое в экологии // Природа. 1992. №2. С. 3-10.
47. *Гинзбург Э.Х.* Описание наследования количественных признаков. Новосибирск: Наука, 1984. 249с.
48. *Голиков А.М.* Формы сосны обыкновенной в естественных насаждениях Псковской обл. // Восстановление леса на Северо-Западе РСФСР. Л: ЛенНИИЛХ, 1978. С. 117-120.
49. *Гольтраф Е.И.* Изучение изменчивости ясеня обыкновенного и ясеня маньчжурского в связи с селекцией на декоративность древесины. Автореф. дисс. ... к.с.-х.н.: М: МЛТИ, 1978. 22с.
50. *Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е.* Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2001с.
51. *Горышина Т.К.* О дыхании ранневесенних дубравных эфемероидов в природных условиях // Вестник Ленинградского университета. Биология. 1968. №3. С. 77-83.
52. *Гостимский С.А.* Генетические подходы в изучении фотосинтеза. Генетические основы селекции и эволюции. М: Наука, 1986. С. 80-84.
53. *Грибов С.Е.* Влияние природных и антропогенных факторов на качество древесины хвойных пород в культурах средней и южной подзон тайги (на примере Вологодской области): Автореф. дисс. ... к.б.н. СПб: СПбНИИЛХ, 1999. 19с.
54. *Грин Н., Стаут У., Тейлор Д.* Биология. Т. 1. / Пер. с англ.. М: Мир, 1990. 368с.
55. *Грин Н., Стаут У., Тейлор Д.* Биология. Т. 2. / Пер. с англ.. М: Мир, 1990. 328с.
56. *Гричук В.П.* История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М: Наука, 1989. 183с.
57. *Гульбе Т.А., Рождественский С.Г., Уткин А.И. и пр.* Связь между массой фракций кроны и суммой площадей сечения ветвей первого порядка у деревьев разных пород // Анализ продукционной структуры древостоев. М: Наука, 1988. С. 28-48.
58. *Данилов М.Д.* Закономерность развития чистых древостоев в связи с динамикой листовой массы // Лесное хозяйство. 1953. №6. С. 21-24.
59. *Джапаридзе Л.И., Брегадзе Н.Н.* Особенности смещения торусов при возникновении спелой древесины // Ботанический журнал. 1940. Т. 25. № 4-5. С. 310-316.
60. *Дольник В.Р.* Непослушное дитя биосферы: Беседы о человеке в компании птиц и зверей. М: Педагогика-Пресс, 1984. 208с.
61. *Драгавцев В.А.* Алгоритмы эколого-генетической инвентаризации генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству. Методические рекомендации. СПб: ВНИР, 1994. 50с.
62. *Драгавцев В.А., Утемишева Н.В.* К проблеме онтогенетической изменчивости генетико-статистических параметров в растительных популяциях. Сообщение I. Теория вопроса // Генетика. 1975. Т. 11. №11. С. 128-140.
63. *Дронова С.П., Скворцов А.К.* Дизруптивный отбор в популяции ракитника русского // Микроэволюция. М: ООБ АН СССР, 1985. С. 103-104.
64. *Дубах А.Д.* Лес как гидрологический фактор. М: Гослесбумиздат, 1951. 160с.
65. *Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л.* Генетика популяций и селекция. М: Наука, 1967. 592с.

66. Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М: Наука, 1975. 374с.
67. Духарев В.А., Романовский М.Г., Рябоконт С.М. Гетерозиготность и семенная продуктивность особой сосны обыкновенной // Лесоведение. 1987. №2. С. 87-90.
68. Ермаков И.П., Матвеева Н.П. Содержание ДНК в яйцеклетке *Pinus sibirica Du Tour.* на разных стадиях ее развития // Докл. АН СССР. 1980. Т. 251. №1. С. 254-256.
69. Ельчина Л.М., Ковалев А.Г. Влияние переувлажнения почвы на формирование мезофилла и рост хвои сосны обыкновенной // Лесоведение. 1992. №1. С. 74-79.
70. Енькова Е.И. Влияние температуры воздуха на набухание и раскрытие листовых почек *Quercus robur L.* // Науч. записки Воронежского ЛТИ. 1960. Т. XXI. С. 71-84.
71. Енькова Е.И. Теллермановский лес и его восстановление. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1976. 216с.
72. Животовский Л.А., Духарев В.А. "Сжатие" генотипической изменчивости при стабилизирующем отборе и ее проявления на ранних стадиях онтогенеза // Журн. общей биологии. 1985. Т. 46. №1. С. 32-40.
73. Жиренко Н.Г. Изучение сокодвижения в стволе дуба черешчатого термоэлектрическим методом // Лесоведение. 1994. №6. С. 46-50.
74. Жиренко Н.Г. Полевой переносной прибор для определения водопотребления растениями тепловым импульсным методом // Физиология растений. 1995. Т. 42. №5. С. 805.
75. Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. Критические уровни в развитии природных систем. Л: Наука, 1990. 223с
76. Жосу В.П. Влагообеспеченность снытево-осоковых дубрав лесостепи // Лесоведение. 1988. №4. С.17-26
77. Забуга Г.А. Дыхательный газообмен CO<sub>2</sub> растущего ствола сосны обыкновенной: Автореф. дис. ... к.б.н. 03.00.12: Иркутск: Сиб.ИФиБР СО АН СССР, 1985. 18с.
78. Загирова С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO<sub>2</sub>-газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108с.
79. Загирова С.В., Кузин С.Н. Камбиальная активность и углекислотный газообмен ствола *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 1998. Т. 45. №5. С. 778-783.
80. Захаров В.К., Труль О.А., Мирошников В.С., Ермаков В.Е. Лесотаксационный справочник. Минск: Госиздат БССР, 1962. 368с.
81. Зухина С.П. Изучение изменчивости и разработка методов отбора клена белого с декоративной древесиной: Автореф. дисс. ... к.с.-х.н. - 06.03.01. М: МЛТИ, 1980. 20с.
82. Иевлев В.В. Фенологические формы и экотипы дуба черешчатого в Воронежском заповеднике. // Тр. Воронежского государственного заповедника. Воронеж, 1972. С. 20-48.
83. Иванов В.В. Сравнительный анализ водного режима пойменной и нагорной дубрав Теллермановского леса: Автореф. дис. ... к.с.-х.н.: 03.00.16. М.: АН СССР, 1991. 22с.
84. Иванов В.В. Водный режим пойменной и нагорной дубрав южной лесостепи // Лесоведение. 1991. №5. С.33-41.
85. Иванов Л.А. Анатомия растений. Л: Гослестехиздат, 1939. 264с.
86. Иванов Л.А., Коссович Л.Н. О работе ассимиляционного аппарата древесных пород // Ботанический журнал. 1932. Т. 17. 1. С. 3-71.
87. Иогансен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. М-Л: Сельхозгиз, 1933. 304с.

88. *Иерусалимов Е.Н.* Газообмен ветвей дуба, поврежденных филлофагами // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Тула, 2001. С. 275-277.
89. *Ипатов В.С.* Дифференциация древостоя // Вестник ЛГУ. Биология. 1968. Вып. 4. №31. С. 59-68.; 1969. Вып. 3. №15. С. 43-53.; 1970. Вып. 1. №3. С. 66-77.
90. *Кайбияйнен Л.К.* Экофизиология водного режима сосны и сосновых древостоев: Автореф. дис. ... д.б.н.: 03.00.16. М: ИЭМЭЖ, 1990. 45с.
91. *Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А.* Динамика водного обмена сосны // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск: СИФиБР СО АН СССР, 1983. С. 110-124.
92. *Кайбияйнен Л.К., Ялынская Е.Е.* CO<sub>2</sub>-газообмен скелетных частей сосны различного возраста // Проблемы физиологии растений Севера. Петрозаводск: КНЦ, 2004. С. 81.
93. *Кайрюкитис Л.А.* Рациональное использование солнечной энергии как фактор повышения продуктивности лиственнично-еловых насаждений // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М: Наука, 1967. С. 151-166.
94. *Кайрюкитис Л.А., Скуодене Л.П.* Рост в высоту ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.) и содержание ИУК в почках и побегах в зависимости от степени освещенности. Тр. ЛитНИИЛХ. 1973. Т. 15. С. 50.
95. *Каплина Н.Ф., Лебков В.Ф.* Прирост и продукция ветвей сосны (*Pinus sylvestris* L.) по периодам онтогенеза в сложных сосняках Подмосковья // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении. М: Наука, 2006. С.195-212.
96. *Каплина Н.Ф.* Новый подход к исследованию формы продольных профилей древесного ствола и его прироста // Структура и функции лесов Евр. России. М, 2009. С. 369-389.
97. *Карандина С.Н.* Особенности роста дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Прикаспийской низменности. М: Изд-во АН СССР, 1963. 92с
98. *Карандина С.Н.* Рост и развитие дуба в палинах Зап. Казахстана. М.: Наука, 1966. 84с.
99. *Карасев В.Н.* Оценка состояния деревьев сосны обыкновенной, пораженных корневой губкой, по тепловым параметрам стволов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М: ВНИИЦЛесРесурс, 1994. С. 28-30.
100. *Карасев В.Н.* Эколого-физиологическая диагностика хвойных пород разного состояния (на примере *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst.). Автореф дисс. ... д.с.-х.н. 06.03.03 - Лесоведение, лесоводство, лесные пожары и борьба с ними. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. 46с.
101. *Картушенко И.В.* О сопряженном влиянии температуры и освещенности на фотосинтез подраста ели. Лесоведение. 1976. №5. С. 51-55.
102. *Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М: Мир, 1985. 398с.
103. *Князева Л.А.* Морфометрические признаки шишек и семян сосны обыкновенной в сухой степи Западного Казахстана // Половая репродукция хвойных растений. Тез. II Всесоюзн. Симпозиума. Новосибирск: СО АН СССР, 1985. С. 85-87.
104. *Кобранов Н.П.* К вопросу о происхождении болотной сосны // Изв. Императорского Лесного Ин-та. 1912. Вып. 23. Отдельный оттиск. 77с.
105. *Кобранов Н.П.* Об образовании двух побегов у обыкновенной (*Pinus silvestis* L.) и крымской (*Pinus laricio* v. *Pallasiana* Endl. et Ant.) сосен в течение одного и того же вегетационного периода //Лесоведение и лесоводство. 1926. Вып. 3. С. 46-93.

106. Ковалев А.Г. Возраст дерева и анатомо-морфологическое строение хвои сосны обыкновенной // Лесоведение. 1980. №6. С. 30-35.
107. Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л: Наука, 1974. 134с.
108. Колесников А.И. Декоративные формы древесных пород. М: Сельхозиздат, 1958. 271с.
109. Комин Г.Е. Изменение рангов деревьев по диаметру в древостое // Труды ИЭРЖ УрФ АН СССР. 1970. Вып. 67. С. 252-262.
110. Кончиц А.П. Определение количественных характеристик кроны и ветвей дерева на основе методов анализа изображений // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений. Сборник научных трудов ИЛ НАН Беларуси. 2003. Вып. 59. С. 210-213.
111. Корнеев Н.А., Поваляев А.П., Алексахин Р.М. и др. Сфера агропромышленного производства – радиологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС и основные защитные мероприятия // Атомная энергия. 1988. Т. 65. Вып. 2. С. 129-134.
112. Коровин В.В. Структурные особенности коры березы пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*) // Докл. высшей школы. Сер. биол. науки. 1970. №11. С. 55-60.
113. Коровин В.В., Курносоев Г.А. Строение стебля древесных растений при аномальном росте: Учебное пособие. М: МГУЛ, 2004. 194с.
114. Коровин В.В., Оганесянц Л.А. Дуб в лесоводстве и виноделии. М, 2007. 480с.
115. Котюков А.Е. Опыт анализа популяций дуба (*Quercus robur L.*) по фенологическому признаку // Труды Института леса АН СССР. Т. 8. 1951. С.180-195.
116. Кравченко Г.А. Закономерности роста сосны. М.: Лесная промышленность, 1972. 163с.
117. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М: Лесная промышленность, 1983. 464с.
118. Кренке Н.П. Регенерация растений. М-Л: Изд-во АН СССР, 1950. 676с.
119. Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. М: Сельхозиздат, 1940. 135с.
120. Ктиторова И.Н., Лукьянова С.А., Маричев Г.А. Возможная роль плазмодесм в регуляции радиального транспорта воды в корне // Физиология растений. 1998. №5. С.683.
121. Кузьмин С.Р., Ваганов Е.А. Анатомические характеристики годичных колец сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Лесоведение. 2007. №4. С. 12.
122. Кулаева О.Н. Как регулируется жизнь растений // Соросовский образовательный журнал. 1995. №1. С. 20-27.
123. Кундт В., Робник Н. Водяные помпы в корнях растений // Физиология растений. 1998. Т. 45. №2. С. 308-316.
124. Курасанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М: Наука, 1976. 646с.
125. Лаур Н.В. Лесная селекция и семеноводство в Карелии. М: МГУЛ, 2012. 169с.
126. Лебков В.Ф. Аппроксимация образующей ствола и идентификация его формы функцией распределения // Лесной журнал. 2002. №5 (20). С. 49-55.
127. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М: Мир, 1978. 350с.
128. Леопольд А. Рост и развитие растений: Пер. с английского. М: Мир, 1968. 495с.
129. Линдеман Г.В. Взаимоотношения насекомых ксилофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. М: Наука, 1993. 207с.
130. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений: Пер. с немецкого. М.: Лесная пром-сть, 1974. 421с.

131. *Ломов В.Д., Сухоруков А.С.* Особенности анатомического строения древесины сосны в культурах с разной густотой посадки // Экология 2007. М: МГУЛ, 2009. С. 62-65.
132. *Ловелиус Н.В.* Дендроиндикация. СПб: Петровская акад. наук и искусств, 2000. 313с.
133. *Лутков А.А., Полякова Е.В.* Генетика признаков фотосинтеза у сахарной свеклы // Популяционно-генетические аспекты продуктивности растений / Под ред. Малецкого С.И. Новосибирск: Наука, 1982. С. 136-160.
134. *Любавская А.Я.* Карельская береза. М: Лесная промышленность, 1978. 158с.
135. *Любавская А.Я.* Лесная селекция и генетика. М: Лесная промышленность, 1982. 288с.
136. *Лялин О.О., Соловьев Е.В.* Феномен выделения корнями растений в окружающий раствор стимулятора дыхания // Физиология растений. 1995. Т. 42. №4. С. 501-506.
137. *Лятовски К.* Пояснения к основным биологическим теориям Иосифа Пачоского // Лесной Вестник. 2010. №3 (72). С. 19-24.
138. *Магомедмирзаев М.М.* Об изменчивости сосны в условиях Центрального Дагестана // Лесоведение. 1968. №1. С. 65-71.
139. *Малкина И.С., Ковалев А.Г.* Анатомическое строение листьев подроста в связи со световыми условиями произрастания // Лесоведение. 1973. №1. С.58-63
140. *Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якишина А.М.* Фотосинтез и дыхание подроста. М: Наука, 1970. 183с.
141. *Мальшева Т.В.* Роль мохообразных и лишайников в жизни леса: в 2 томах. М: РАН, 1992. Т. 1. 222с. Т. 2. 169с.
142. *Мамаев В.В.* Изучение сезонного и годичного прироста биомассы микоризных поглощающих корней дуба (*Quercus robur L.*) в дубравах южной лесостепи // Продукционный процесс и структура лесных биогеоценозов. М: КМК, 2009. С. 93-106.
143. *Мамукашвили И.И.* Особенности формирования еловых лесов южной Грузии: Автореф. дисс. ... к.б.н.: Ботаника 03.00.57. Тбилиси: Ин-т ботаники АН ГССР, 1990. 21с.
144. *Марченко И.С.* Биополе лесных экосистем. Брянск: Придесенье, 1995. 188с.
145. *Меланхолин П.Н.* Влияние радиационных факторов на травяно-кустарничковый ярус сосновых и сосново-березовых лесов: Автореф. дисс. ... к.б.н.: 03.00.16. М: 1996. 23с.
146. *Мерзленко М.Д.* В лесных дачах центральной России. Природно-исторический экскурс. Изд. 3 исп. и доп. М: ГОУ ВПО МГУЛ, 2009. 273с.
147. *Миндеева Т.Н., Каплунов В.Я.* Динамика роста деревьев в высоту в сосновом молодняке // Лесоведение. 1993. №6. С. 86-90.
148. *Минина Е.Г., Никифорова Е.М., Сунцов А.В.* Генезис островных популяций сосны и факторы их формирования // Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск: ИЛиД им. В.Н. Сукачева, 1988. С. 5-36.
149. *Митропольский А.К.* Техника статистического исчисления. М-Л: Гос. изд-во сельскохозяйственной и колхозно-кооперативной литературы, 1931. 633с.
150. *Михалевская О.Б., Абдрахманова Р.А.* Кванты роста и ритмичность в структуре побегов и почек некоторых видов дуба в разных условиях произрастания // Бюллетень ГБС. 1991. Вып. 160. С. 28-34.
151. *Мишуков Н.П.* Об узко- и ширококронных формах сосны в Приобских борах // Труды по лесному хозяйству Сибири. Вып. 8. Возобновление и улучшение лесов. Новосибирск: СО АН СССР, 1964. С.134-138.



152. *Модестов А.П.* Правда о корнях. М-Л: Гос. Изд-во Сельскохозяйственной и колхозно-кооперативной литературы, 1932. 80с.
153. *Мозес Ф.Б., Чуа Н.Х.* Световые переключатели генов у растений // В мире науки (*Scientific American*). 1988. №6. С. 44-50.
154. *Мокронос А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М: Наука, 1981. 196с.
155. *Мокронос А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма.(42-е Тимирязевское чтение). М: Наука, 1983. 64с.
156. *Молчанов А.А.* Сосновый лес и влага. М: Изд. АН СССР, 1953. 134с.
157. *Молчанов А.А.* Комплексные исследования в дубравах лесостепи // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках М: Наука, 1970. С. 32-77.
158. *Молчанов А.А., Федоров Е.А., Алексахин Р.М. и др.* Некоторые закономерности распределения радиоактивных продуктов деления, оседающих в составе глобальных выпадений, в лесной растительности // Лесоведение. 1968. №6. С. 18-23.
159. *Молчанов А.Г.* Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М: Наука, 1983. 128с.
160. *Молчанов А.Г.* Соотношение фотосинтеза и транспирации у сосны обыкновенной в условиях южной тайги // Лесоведение. 1986. №4. С. 76-82.
161. *Молчанов А.Г.* Дневная динамика фотосинтеза дуба черешчатого при недостаточной влажности почвы // Лесоведение. 1992. №1. С. 80-84.
162. *Молчанов А.Г.* Зависимость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды // Лесоведение. 2002. №6. С.13-22.
163. *Молчанов А.Г.* Соотношение эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности почвы и с нефотосинтезирующих частей растения // Проблемы физиологии растений Севера. Петрозаводск: ИБ Кар НЦ, 2004. С. 130.
164. *Молчанов А.Г.* Баланс CO<sub>2</sub> в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула, 2007. 284 с.
165. *Молчанов А.Г., Татаринов Ф.А.* Изменчивость световых кривых фотосинтеза в пределах кроны ели // Лесоведение. 1993. №3. С. 61-70.
166. *Молчанов А.Г., Татаринов Ф.А.* Интенсивность дыхания стволов живых и сухостойных деревьев ели разного класса роста в южной тайге // Проблемы физиологии растений Севера. Петрозаводск: ИБ Кар НЦ, 2004. С. 131.
167. *Молчанова Т.Г.* Транспирация сосны обыкновенной в разных частях кроны // Лесоведение. 1987. №4. С. 38-45.
168. *Мухамедшин К.Д., Чилимов А.И., Мишуков Н.П., Безуглов В.К., Сныткин Г.В.* Лесное хозяйство в условиях радиации. М: ВНИИХлесхоз, 1995. 53с.
169. *Мэзия Д.* Митоз и физиология клеточного деления / Пер. с англ. М: Изд-во Иностранной литературы, 1963. 430с.
170. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Кар НЦ РАН, 2008. 144с.
171. *Ничипорович А.А.* Фотосинтез и рост в эволюции растений и их продуктивности // Физиология растений. 1980. Т. 27. Вып.5. С. 942-961.
172. *Одум Ю.П.* Экология. Т. 1. (Пер. с англ.). М: Мир, 1986. 328с.
173. *Озернюк М.Д.* Траектории онтогенеза // Природа. 1992. №9. С. 10-16.

174. *Оловянная И.Н.* Влияние насаждений вяза приземистого на водно-солевой режим черноземовидных почв депрессий Прикаспийской полупустыни // Лесоведение. 1996. №2. С. 30-41.
175. *Орлов М.М.* Лесная вспомогательная книжка для таксаций и технических расчетов. М: Гостехиздат, 1930. 758с.
176. *Орлов А.Я, Абатуров Ю.Д., Богатырев Ю.Г.* Экспериментальное изучение влияния недостатка влаги в почвах на жизнедеятельность культур сосны мшисто-лишайниковых сосняков // Почвенно-экологические исследования в сосновых лесах Мещеры. М: Наука, 1980. С. 86-212.
177. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной / Под ред. Л.Ф. Правдина. М: Наука, 1984. 128с.
178. *Павлов И.Н.* Техногенные и биотические механизмы деструкции коренных лесов юга Сибири и их восстановление: Автореф. дисс. ... д.б.н. 06.03.03. М: ИЛАН. 43с.
179. *Полякова Н.Ф.* Соотношение между массой листвы, приростом древесины и транспирацией // Доклады АН СССР. 1954. Т.116. №6. С.1261-1253.
180. *Правдин Л.Ф.* Сосна обыкновенная, М: Наука, 1964. 190с.
181. *Презент И.И.* В содружестве с природой: И.В. Мичурин и его учение. Л: Лениздат, 1946. 136с.
182. *Просолупова Т.К.* Сравнительно экологическое изучение молодняка широколиственных пород на защитной лесной полосе и в лесу // Ученые записки ЛГУ. 1952. №145. С. 179-185.
183. *Прохоров Е.В., Романовский М.Г.* Шаговые перестройки фотосинтетической активности побегов ели // Генетика. 1990. Т. 26. №1. С. 65-71.
184. *Разин Г.С., Rogozin М.В.* О ходе роста древостоев. Догматизм в лесной таксации // Вестник Пермского ГУ. Биология. 2009. Вып. 10 (36). С. 9-38.
185. *Райт Дж.* Введение в лесную генетику. М: Лесн. пром-сть, 1978. 470с.
186. *Редина О.Е.* Геномный импринтинг как универсальный механизм функционирования генов в развитии // Генетика. 1996. Т. 32. №5. С. 609-913
187. *Робонен Е.В., Чернобровкина Н.П., Колосова С.В.* Скорость водного потока в стволе сосны обыкновенной при затоплении корней и разной концентрации CO<sub>2</sub> в почвенном воздухе // Лесоведение. 2002. №1. С.18-23
188. *Родин А.Р., Романовский М.Г., Андриевская Т.М.* Межсемейные различия скорости старения семян сосны обыкновенной // Лесное хозяйство. 1989. №2. С. 36-40.
189. *Родин А.Р., Романовский М.Г.* Качество посадочного материала в зависимости от срока искусственного старения семян // Лесное хозяйство. 1991. №4. С. 32-34.
190. *Рождественский С.Г., Уткин А.И.* О продукционной инвариантности растительного покрова // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М. 1986. С. 219-225.
191. *Рождественский С.Г., Уткин А.И., Гульбе Я.И., Каплина Н.Ф.* Древостои мелколиственных пород как инвариантные продукционные системы // Анализ продукционной структуры древостоев. М: Наука, 1988. С. 214-224.
192. *Рокицкий П.Ф.* Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйшая школа, 1974. 448 с.
193. *Романовский М.Г.* Изменчивость высоты рамет в клонах сосны обыкновенной // Генетика. 1985. Т. 21. №10. С.1713-1721.
194. *Романовский М.Г.* Изменчивость количественных параметров корки у березы бородавчатой // Генетика. 1986. Т. 22. №4. С. 668-675.
195. *Романовский М.Г.* Изменчивость линейных количественных признаков у древесных растений // Генетика. 1988. Т. 34. №6. С. 1048-1056.

196. *Романовский М.Г.* Полиморфизм древесных растений по количественным признакам. М: Наука, 1994. 96с.
197. *Романовский М.Г.* Формирование урожая семян сосны обыкновенной в норме и при мутагенном загрязнении. М: Наука, 1997. 112с.
198. *Романовский М.Г.* Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов европейской России. М: МГУЛ, 2002. 92с.
199. *Романовский М.Г., Гопиус Ю.А., Мамаев В.В., Щекалев Р.В.* Автотрофное дыхание лесостепных дубрав. Архангельск: Правда Севера, 2008. 92с.
200. *Романовский М.Г., Ильюшенко А.Ф.* Распределение листовой массы и ориентация листьев в пологе снытево-осоковой дубравы // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах. Воронеж: ВЛТИ, 1991. С. 38-40.
201. *Романовский М.Г., Мамаев В.В.* Грунтовые воды нагорных дубрав Теллермановского леса // Лесоведение. 2002. №5. С. 4-9.
202. *Романовский М.Г., Молчанов А.Г.* Шаговые изменения интенсивности фотосинтеза листа дуба черешчатого // Лесной вестник. 2002. №5. С. 27-36.
203. *Романовский М.Г., Морозов Г.П.* Дифференциация по высоте болотных и суходольных сосняков // Генетика. 1991. Т. 37. №1. С. 88-98.
204. *Романовский М.Г., Федорова А.И., Абиссаломова О.В.* Листовой полог и продуктивность нагорных дубрав южной лесостепи // Вестник ВГУ. 2005. №2. С. 90-97.
205. *Романовский М.Г., Щекалев Р.В.* Лес и климат центральной полосы России. М: O-print: 2009. 64с.
206. *Роне В.М.* Генетический анализ лесных популяций. М: Наука, 1980. 160с.
207. Рост и газообмен CO<sub>2</sub> у лесных деревьев. М: Наука, 1993. 256с.
208. *Рубцова Н.Н.* Зеленая дубовая листовертка в древостоях позднораспускающегося дуба // Лесоведение. 1981. №1. С. 83-88.
209. *Румянцев Д.Е., Николаев Д.К.* Изменчивость радиального прироста в связи с изменчивостью линейного и объемного прироста // Дендрохронологическая информация в лесоводственных исследованиях. М: МГУЛ, 2007. С. 82-101.
210. *Рыжкова Г.А., Рыжков О.В.* Динамика листового опада в дубравах Центрально-Черноземного заповедника // Лесоведение. 2004. №5. С. 20-27.
211. *Рябокоть А.П.* Тридцатилетний опыт выращивания культур сосны с различными схемами размещения // Лесоведение. 1991. №5. С. 3-13.
212. *Рябокоть А.П., Литаш Н.П.* Физко-механические свойства древесины сосны в культурах разной густоты // Лесоведение. 1981. №1. С. 39-45.
213. *Санаев В.Г.* Физико-механические свойства элементов макроструктуры древесины // Строение, свойства и качество древесины. М: МЛТИ, 1980. С. 171-176.
214. *Санников С.Н., Петрова И.В.* Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 248с.
215. *Сапанов М.К.* Оценка десукции лесных культур на разных типах почвы Северного Прикаспия // Почвоведение. 2000. №11. С. 1318-1327.
216. *Сапанов М.К.* Экология лесных насаждений в аридных регионах. М. 2003. 248с.
217. *Сапунов В.Б.* Фенетическая структура популяций и клонов тлей // Фенетика популяции. М: Ин-т биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, 1985. С. 144-145.

218. *Семериков Л.Ф.* Популяционная структура лесных древесных растений. М. 1986. 140с.
219. *Сенкевич Н.Г.* Зависимость между массой листьев и проводящей системой ствола вяза мелколистного // Лесоведение. 1980. №1. С. 89-94.
220. *Серебровский А.С.* Генетический анализ. М: Наука, 1970. 342с.
221. *Синнот Э.* Морфогенез растений. М: Изд-во Ин. Литературы, 1963. 604с.
222. *Скворцов А.К.* Внутривидовые единицы в ботанической систематике // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структуры популяций хвойных пород. Труды ИЭРЖ УрНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 46-50.
223. *Слейчер Р.* Водный режим растений / пер. с англ. М: Мир, 1970. 366с.
224. *Смирнов В.В.* Ход роста осиновых древостоев Теллермановской рощи в типе леса осинник снытево-осоковый // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М: Наука, 1970. С. 264-269.
225. *Смирнова О.В., Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Евстигнеев О.И., Попадюк Р.В., Романовский М.Г.* Онтогенез дерева // Ботанический журнал. 1999. Т.84. №12. С. 8-20.
226. Состояние дубрав лесостепи. М: Наука, 1989. 230с.
227. *Стасова В.В.* Особенности развития стенок трахеид при образовании древесины сосны обыкновенной. Автореф. дисс. ... к.б.н.: 03.00.16 - Экология + 03.00.12 - Физиология растений. Красноярск: ИЛиД им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1991. 26с.
228. *Струнников В.А.* Третья изменчивость // Природа. 1988. №2. С. 17-27.
229. *Стратонович А.И., Ковалев М.С., Албяков М.П.* О ширине коридоров при создании культур // Восстановление леса на Северо-Западе РСФСР. Л: ЛенНИИЛХ, 1978. С. 7-13.
230. *Судницын И.И.* Движение почвенной влаги и водопотребление растений М: Изд-во МГУ, 1979. 254с.
231. *Сукачев В.Н.* Дендрология с основами лесной геоботаники // Л: Гослестехиздат, 1938. 615с.
232. *Сураппаева В.М., Белова Н.К.* Прогноз повреждения черемухи горностаевой молью // Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центр. и Вост. Европы. М: МГУЛ, 1996. С. 157-159.
233. *Суходолец В.В.* Естественный отбор в контексте вертикальной эволюции // Генетика. 1995. Т. 31. №1. С. 5-14.
234. *Тарбаева В.М.* Сравнительная морфология и анатомия семян голосеменных. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1995. 224с.
235. *Тарханов С.Н.* Изменчивость ели в географических культурах Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 196с.
236. *Тарханов С.Н., Пожерина Н.А., Коновалов В.Н.* Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения (диагностика состояния). Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 333с.
237. *Тимофеев В.П.* Структура урожая семян в сосновых, еловых и лиственничных лесных насаждениях // Генетика и селекция лесных пород. Каунас: ЛитНИИЛХ, 1972. С. 33-70.
238. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерк учения о популяции. М: Наука, 1973. 277с.
239. *Тихомиров А.В.* Структура радиального годичного прироста как показатель состояния дуба черешчатого // Состояние дубрав лесостепи. М: Наука, 1989. С. 77-97.

240. *Тюрин А.В.* Сезонное развитие дуба и его спутников в европейской части СССР. М-Л: Гослесбумиздат, 1954. 52с.
241. *Тюрин А.В., Науменко И.М., Воропанов П.В.* Лесная вспомогательная книжка. М-Л: Гослесбумиздат, 1958. 532с.
242. *Усольцев В.А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708с.
243. *Уткина И.А., Рубцов В.В.* Современные представления о влиянии изменений климата на лесных филофагов // Продукционный процесс и структура биогеоценозов: теория и эксперимент. М: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 286-312.
244. *Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М: МГУ, 1980. 464с.
245. *Филипченко Ю.А.* Изменчивость и методы ее изучения. 5-е изд. М: Наука, 1978. 240с.
246. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. Перевод с англ. Под ред. Мокроносова А.Т. и Ковалева А.Г. М: ВО Агропромиздат, 1989. 460с.
247. *Фрей Т., Фрей Дж.* О значении разновозрастности хвои в еловых древостоях // Стабильность и продуктивность лесных экосистем. Тарту. 1985. С. 150-152.
248. *Фрей-Вислинг А., Мюлеталер К.* Ультраструктура растительной клетки / Пер. с англ. М: Мир, 1968. 454 с.
249. *Фриш С.Э., Тиморева А.В.* Курс общей физики. Т. 1. Изд. 4. М-Л: Гос. изд-во технико-теоретической литературы, 1952. 560с.
250. *Харук Е.В., Вологдин А.И., Клецев Т.И.* О некоторых характеристиках ранней и поздней древесины хвойных пород в связи с ее проницаемостью // Исследование свойств древесины и древесных материалов. Красноярск: ККИ, 1969. С. 39-50.
251. *Харук Е.В., Ковригин Г.С.* Газопроницаемость древесины хвойных пород Сибири // Исследование свойств древесины и материалов на ее основе. Красноярск: Красноярский рабочий, 1971. С. 95-104.
252. *Хазанов В.С., Цельникер Ю.Л.* Измерение фотосинтетически активной радиации в лесу с помощью люксметра. // Актинометрия и оптика атмосферы. Таллин. 1968. С. 382-385.
253. *Хесин Р.В.* Непостоянство генома. М: Наука, 1984. 472с.
254. *Холодова В.П., Обручева Н.В., Прокофьева А.А.* Развитие физиологии семян // Физиология растений. 1999. Т. 40. №3. С.343-346.
255. *Цельникер Ю.Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М: Наука, 1978. 211с.
256. *Цельникер Ю.Л.* Влияние интенсивности света на параметры структуры кроны ели // Лесоведение. 1995. №5. С. 73-78.
257. *Цельникер Ю.Л., Малкина И.С.* Влияние возраста дерева на структуру и функцию фотосинтетического аппарата дуба черешчатого // Физиология растений. 1983. Т. 30. Вып. 2. С. 349-354.
258. *Цельникер Ю.Л., Малкина И.С.* Хлорофильный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиология растений. 1994. Т. 41. №3. С. 325.
259. *Цымек А.А.* Лиственные породы Дальнего востока, пути их использования и воспроизводства. Хабаровск: Хабаровское книжное изд-во, 1956. 327с.
260. *Чайковский Ю.В.* Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М. 2006. 712с.
261. *Чжан Ши-Цзюй* Связь прироста дерева по диаметру с особенностями его кроны как основа для классификации деревьев в лесу (на примере ясеня обыкновенного в Теллермановской нагорной

- дубраве) // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М: Наука, 1970. С. 200-224.
262. *Черняев В.М.* О значении Украинских лесов в отношении южной России. Харьков: Университетская типография, 1857. 50с.
263. *Шашкин Е.А.* Системный анализ пространственно-временной динамики показателей первичной продуктивности древесных растений в Сибири: Автореф. дисс. ... к.т.н. 05.13.01. Красноярск: ИЛиД им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2002. 22с.
264. *Шварц С.С.* Экология и эволюция. М: Знание, 1974. 64с.
265. *Шипицына Е.Ю.* Оптимизационное моделирование радиального прироста ствола хвойных: Автореф. дисс. ... к.б.н. Красноярск: СибГТУ, 2007. 22с.
266. *Ширнин В.К.* Селекция на качество древесины (на примере дуба черешчатого и других пород в ЦЧО): Автореф. дисс. ... д.с.-х.н. СПб: СПбЛТА, 1999. 48с.
267. *Шмальгаузен И.И.* Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М: Наука, 1964. 134с.
268. *Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л: Наука, 1969. 493с.
269. *Шноль С.Э.* Физико-химические факторы биологической эволюции. М: Наука, 1979. 263с.
270. *Шпаков А.Э., Волчков Ю.А.* Фенологический тип растений как предмет генетических исследований // Генетика. 1991. Т. 27. №8. С. 1379-1387.
271. *Шульгин П.А.* Растение и солнце. Л: Гидрометеиздат, 1973. 251с.
272. *Шутяев А.М.* Популяционная структура дубрав // Лесоведение. 1999. №4. С.3-9.
273. *Шутяев А.М.* Биоразнообразие дуба черешчатого и его использование в селекции и лесоразведении. Воронеж: Истоки, 2000. 336с.
274. *Щекалев Р.В.* Изменчивость структурных и физических показателей древесины сосны обыкновенной в дельте реки Северная Двина // Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты. Сыктывкар: СГУ, 2002. С. 128-129.
275. *Щекалев Р.В., Тарханов С.Н.* Радиальный прирост и качество древесины сосны обыкновенной в условиях атмосферного загрязнения. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 128с.
276. *Щербатюк А.С., Русакова Л.В., Суворова Г.Г., Янькова Л.С.* Углекислотный обмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск: Наука, 1991. 135с.
277. *Эйтинген Г.Р.* Избранные труды. М: Изд-во с-х литературы, 1962. 500с.
278. Экосистемы Теллермановского леса. М: Наука, 2004. 300с.
279. *Юрасов П.Б., Лобанов А.И.* Геометрический способ определения формы шишек лиственницы сибирской // Лесоведение. 2004. №2. С. 76-80.
280. *Яблоков А.В.* Фенетика: эволюция, популяции, признак. М: Наука, 1979. 136с.
281. *Яковлев А.С., Яковлев И.А.* Дубравы Среднего Поволжья. Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. 352с.
282. *Andersson E.* Cone and seed studies in Norway Picea (*Picea abies* (L.) Karst.) // Studia For. Suecica. 1965. Nr 23. 214 p.
283. *Ashton P.M.S., Berlyn G.P.* A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erytrobalanus* - Fagaceae) species in different light environment // American Journal of Botany. 1994. V. 18. N 5. P. 589-597.
284. *Bailey I.W.* Phenomen of cell division in the cambium of arborescent gymnosperms and their cytological significance // Proc. Nat. Acad. Sci. 1919. V. 5. P.

285. *Bailey I.W.* The cambium and its derivative tissues. II. Size variation of cambial initials in gymnosperms and angiosperms // *Amer. Journ. Bot.* Vol. 7. 1920. P.
286. *Bailey I.W.* The increase in girth of the cambium // *Amer. Journ. Bot.* Vol. 10. 1923. P.
287. *Bannan M.W.* Origin and cellular character of xylem rays in Gymnosperms // *Bot. Gazet.* 1934. N 96. P. 260-281.
288. *Barabits E.* The results of the study of a pyramid-oak (*Quercus robur var. fastigiata Ktze.*) population.
289. *Baumgartner A.* Meteorological approach to the exchange of CO<sub>2</sub> between the atmosphere and vegetation, particularly forest stands // *Photosynthetica.* 1969. V.3. N 2. P. 127-149.
290. *Carroli S.B.* Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates // *Nature.* 1995. V. 376. P. 479-485.
291. *Dobzhansky Th.* Genetics and the origin of species. New York. 1951. 364 p.
292. *Dogra P.G.* Seed sterility and disturbances in embryogeny in Conifers with particular reference to seed testing and tree breeding in Pinaceae // *Studia Forest. Suecica.* 1967. N 45. 95 p.
293. *Falconer D.C.* Introduction to quantitative genetics. Edinburgh-London: Oliver & Boyd, 1960. 365 p.
294. *Fluchr R., Kuchlemeier C., Nagy F., Chua N.-H.* Organ specific and light induced expression of plant genes // *Science.* 1986. Vol. 232. P. 1106-1112.
295. *Frits H.C.* The tree rings and climate. London, New York, San Fransisco, 1976. 567 p.
296. *Gilbert W.* Why genes in pieces? // *Nature.* 1978. V. 271. P. 501.
297. *Granier A., Breda N.* Modeling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements // *Annales des Sciences Forestieres.* 1996. 53(2-3). Special issuer. Ecology and physiology of oak in a changing environment. P. 537-546.
298. *Hamrick J.L., Schnabel A.* Understanding the genetic structure of plant population: some old problems and new approach // *Population genetics in forestry. (Proceedings of UIFRO working party "Ecological and population genetics" 21-24 aug. 1984. Gettingen). Lecture notes in biomathematics.* V.60. Berlin: Springer, 1985. P. 50-70.
299. *Högberg P., Nordgren., Buchmann N.* ... Large scale forest girdline shows that current photosynthesis drives soil respiration // *Nature.* 2001. V.411. N.6839. P. 789-792.
300. *Joffre R., Rambal S., Romane F.* Local variation of ecosystem functions in a Mediterranean evergreen oak woodland // *Environmental constraints and oaks: Ecological and rhyssological aspects / Abstracts of Int. Symp. Aug. 29 - Spt. 1. Velaine en Haye: INRA, 1994. P. 110-111.*
301. *Lambers H., Chapin S.F., Pons T.L.* Plant physiological ecology. N-Y., Berlin, Heidelberg: Springer, 1998. 540 p.
302. *Larcher W.* Physiological approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees // *Photosynthetica.* 1969. V. 3. №2. P. 150-166.
303. *Maksymowich R.* Analysis of leaf development. Cambridge: Univ. press, 1973. 109p.
304. *Molchanov A.G.* Variations in photosynthesis rate of common oak in the Russian south-eastern forest-steppe under changing environment // *Recent advances on oak health in Europe. Warsaw: Forest Res. Inst., 2000. P. 165-173.*
305. *Monsi M., Saeki T.* Uber der lichtfaktor in den phlanzengesellschaften und sein bedeutung fur die stoffproduktion // *Jap. Journ. Bot.* 1953. N 14. H. 22-52.
306. *Negisi K.* Bark respiration rate in stem detached from young *Pinus densiflora* trees in relation to velocity of artificial sap flow // *Journal of the JFS.* 1979. V.61 N.3. P.88-93.



307. *Negisi K.* Diurnal and seasonal fluctuations in the stem bark respiration of standing *Quercus mirsinaefolia* tree // *Journal of the JFS.* 1981. V.63 N.7. P.235-241.
308. *Negisi K.* Diurnal fluctuations of the stem bark respiration in relationship to the wood temperature in standing young *Pinus desiflora*, *Chamaccyparis obtusa* and *Quercus mirsinaefolia* trees // *Journal of the JFS.* 1982. V.64. N.8. P.315-319.
309. *PoIster H.* Die physiologischen Grundlagen der Stoffferzeugung im Walde. Munchen: Bayr Landwirtschaftswerlag, 1950. 96s.
310. *Quail P.H.* Phytochrome: A light activation molecular switch that regulated plant gene expression // *Annual Review in Genetics.* 1991. V. 25. P. 389-409.
311. *Robertson M.* Splite genes: the meaning of nonsense DNA. // *New Scientist (UK).* 1983. №28. P. 262-265.
312. *Sarvas R.* Investigation on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris* // *Comm. Inst. For. Fenn.* 1962. Vol. 53. N 4. 198p.
313. *Sestak Z., Catsky J., Jarvis P.G.* Plant photosynthetic production. Manual of methods. Nitherlands: The Hague, 1971. 110p.
314. *Smith J.E., Longstreth D.J.* Leaf expansion and carbone assimilation in cotton leaves at two photosynthetic photon flux densities // *Amer. Journ. of Botany.* 1994. V. 81. N 6. P. 711-717.
315. *Ungerson J., Scherdin G.* Beitrag zur Kenntnis des Tagesverlaufes der Photosynthese und der Atmung bei *Betula nana* L. // *Annales Botanici Fennici.* 1965. 2. P. 236-242.
316. *Vygodskaya N., Panfyorov M., Milyukova I., Panfyorov O., Zukert N.* Spectral composition of solar radiation in spruce crown // *Monitoring of energy-mass exchange between atmosphere and forests ecosystems.* Gottingen: Forschungszentrum Waldökosysteme, 2002. P. 134-151.
317. *Waddington C.H.* The strategy of the genes: A discussion on some aspects of theoretical biology. London: Allen & Unwin, 1957. 262p.
318. *Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M.* Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production // *Tree Physiology,* 1998, N18. P.129-134.
319. *Wettstein D.* Chloroplaste structure and genetics // *Harvesting the sun. Photosynthesis in plant life.* N.Y., L.: Acad. Press, 1967. P. 153-188.
320. *Wloch W.* Nonparallelism of cambium cells in neighboring rows // *Acta Soc. Bot. Poloniae.* 1981. Vol. 50. N 4. P. 625-636.
321. *Ziegler H.* Storage, mobilization and distribution of reserve material in trees // *The formation of wood in forest trees / Ed. M.H. Zimmermann.* N.Y., 1964. P. 303-320.
322. *Zobel B., Talbot J.* Applied tree improvement. N-Y.: John Wiley and Sons Inc., 1984. 505p.