

УДК 57.012

Горелов А.М.

(г. Киев)

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФИТОМАССЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ МОДУЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

Аннотация. Статья посвящена анализу пространственного и фракционного распределения фитомассы деревьев *Betula pubescens* Ehrh., *Quercus robur* L. и *Pinus sylvestris* L. Выявлены общие закономерности и отличительные особенности их модульной организации. Установлено, что распределение фитомассы по кроне-вому пространству и фракционному составу определяется морфологическими и экологическими особенностями, в частности, требованием растения к освещенности. У светолюбивых древовидных растений эта доля составляет от половины и более веса надземной части, и этот показатель может служить количественной оценкой их светолюбия.

Ключевые слова: древесное растение, пространственная структура, модульная организация, фитомасса, фракционный состав.

A. Gorelov

(Kyiv)

THE PECULIARITIES OF WOODY PLANT VEGETATIVE ORGAN PHYTOMASS DISTRIBUTION DUE TO ITS MODULAR STRUCTURE

Abstract. The article is dedicated to the analysis of spatial and factional *Betula pubescens* Ehrh., *Quercus robur* L. и *Pinus sylvestris* L. phytomass distribution. The main pattern and distinctive peculiarities of their modular organization are discovered. It is established that the phytomass distribution in the crown space and factional composition is determined by morphological and ecological features, particularly of plant demand to the illumination. This part is formed with the half or more of overground part weight of the long-day woody plants. This index can be used as its illumination quantitative assessment.

Key-words: woody plants, spatial structure, modular organization, phytomass, factional composition.

Одной из центральных проблем биологической науки является познание процессов формообразования. С позиции системного подхода форма растения рассматривается как устойчивая структура, отражающая единство взаимодействующих элементов системы растение—сре-

да [1; 2, с. 6–9]. Синнот [5] определяет такую форму как видимое проявление внутренних связей между частями и органами растения.

Морфоструктура растения рассматривается нами как наиболее высокий уровень пространственной организации отдельного растительного организма. В надземной части древесных растений это проявляется в общем плане строения (габитусе), расположении каркасной основы (системы побегов низших порядков и стволовой части), пространственном распределении органов ассимиляции и несущих их побегов высших порядков. Очевидно, что морфоструктурные особенности зависят от видовой (формовой) принадлежности со свойственной генетической обусловленностью и тех конкретных условий, в которых формируется растительный организм. При этом растение само способно влиять на ряд факторов среды в пределах своего фитогенного поля, формируя особый экологический, в частности, световой режим.

Все побеги, в соответствии с предложенной М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым модульной организации древесного растения [3] распределяются на побеги фундаментального (прироста текущего и предыдущих лет, несущие листья) и конструктивного модулей (ствол и ветви низших порядков, формирующие каркасную основу). Фундаментальный модуль имеет первостепенное значение в фотосинтетической деятельности, осуществляя энергетический и вещественный обмен растения с внешней средой. Конструктивный модуль играет в основном несущую, поддерживающую роль для фундаментального модуля, формируя долговременную структуру растительного организма. Этот модуль также обеспечивает вещественный обмен между надземной и подземной частями растения и сохранность латентных структур в виде спящих почек, призванных возобновлять фрагменты фундаментального модуля при их утрате.

Целью данной работы является выявление особенностей модульной организации древесных растений некоторых видов на основе анализа пространственного и фракционного распределения фитомассы.

Зонирование надземной части исследуемых растений представлено на рисунке. При таком зонировании выделяются три зоны (А – внутренняя, В – промежуточная, С – периферийная). В вертикальном направлении контур растения разделен на четыре горизонта (уровня), где горизонты I–III равномерно делят основное кроновое пространство, а горизонт IV находится между основанием кроны и почвенной поверхностью. Такое разделение надземной части древовидного растения типа лесного одноствольного дерева (по классификации жизненных форм

растений И.Г. Серебрякова [4]) позволяет достаточно полно выявить его морфоструктурные особенности.

Объектами исследований служили одиночно растущие деревья березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., дуба черешчатого *Quercus robur* L. и сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., находящиеся на начальной стадии генеративного этапа и сформировавшие типичный для данных видов и возраста габитус. Всего обследовано по четыре дерева каждого вида, имеющих сходные таксационные характеристики и произрастающих в одинаковых лесорастительных условиях. Отбор образцов проводился в первой декаде августа после завершения сезонного формирования побеговой системы при максимальном накоплении листовой массы. Вес листьев, древесной фракции побегов и ствола определялся после их высушивания при комнатной температуре с последующим досушиванием при температуре 95 °С до полного удаления свободной влаги.

Как видно из табл. 1, основная часть древесной фракции фундаментального модуля березы пушистой размещена в пределах третьего горизонта. На его долю приходится 52,8–58,4% древесной фракции побегов этого модуля. Также на этом уровне сосредоточена основная часть (71,9%) древесной фракции конструктивного модуля. Верхний горизонт был наименее насыщен листьями (10,9% от всей массы листовой фракции). Далее этот показатель увеличивался до третьего горизонта, где сосредоточена большая часть листьев растения (52,6%), и резко убывал в приземном горизонте. В распределении по сегментам основная часть наиболее тонких побегов для первого, второго и четвертого горизонтов сосредоточена в наружной части кроны, для третьего – в промежуточной зоне В.

Рисунок. Пространственное зонирование надземной части дерева.

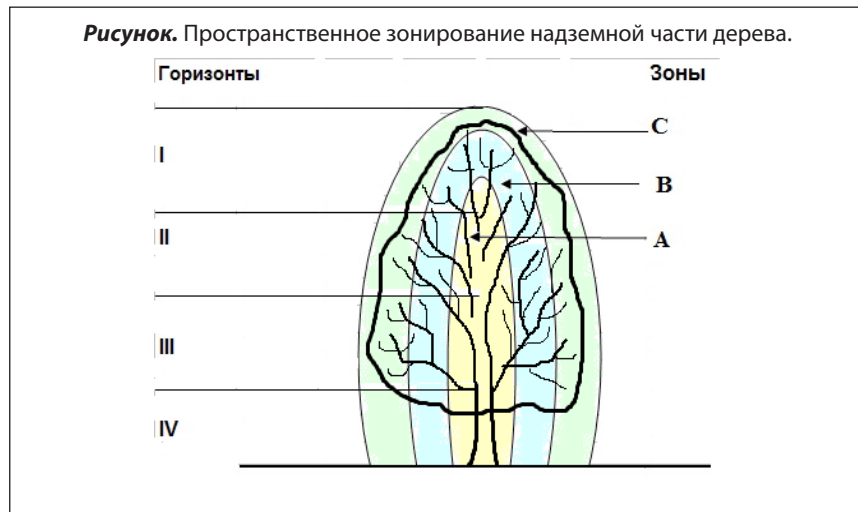


Таблица 1

**Фракционный состав фитомассы надземной части
Betula pubescens (воздушно-сухой вес, г)**

Горизонт	Зона	Древесная фракция				Листовая фракция (фундаментальный модуль)
		Фундаментальный модуль		Конструктивный модуль		
		побеги диаметром до 3 мм	побеги диаметром 3–6 мм	побеги диаметром более 6 мм	стволовая часть	
I	A	19,36 ± 1,44	28,29 ± 9,03	33,27 ± 5,61	122,51 ± 22,14	58,08 ± 9,75
	B	21,60 ± 1,75	33,92 ± 6,08	-	-	78,24 ± 7,23
	C	30,88 ± 5,61	16,51 ± 3,73	-	-	97,80 ± 8,83
II	A	35,52 ± 6,08	14,63 ± 4,03	122,56 ± 9,92	857,23 ± 98,56	68,48 ± 11,05
	B	66,24 ± 8,16	51,36 ± 18,77	24,96 ± 6,00	-	188,52 ± 15,84
	C	82,56 ± 8,97	37,12 ± 14,56	-	-	229,44 ± 31,24
III	A	109,41 ± 30,56	225,15 ± 22,32	576,92 ± 76,43	2326,80 ± 145,73	236,48 ± 12,96
	B	235,20 ± 25,63	125,4 ± 7,35	217,72 ± 31,52	-	496,42 ± 30,51
	C	118,56 ± 9,91	30,29 ± 3,52	-	-	394,08 ± 27,36
IV	A	42,21 ± 8,12	59,64 ± 8,83	109,64 ± 17,29	4531,12 ± 232,17	28,16 ± 1,12
	B	48,94 ± 21,28	45,32 ± 5,76	20,80 ± 2,43	-	79,08 ± 9,17
	C	66,24 ± 10,77	17,92 ± 1,28	-	-	188,13 ± 29,44

Для побегов толщиной 3–6 мм в верхней половине кроны их основная масса размещена в промежуточной зоне, для нижней половины – во внутренней части растения вблизи ствола (зона А). Стебли толще 6 мм расположены исключительно во внутренней зоне А. Листовая фракция фитомассы для всех горизонтов, кроме третьего, в основном сосредоточена в наружных хорошо освещаемых сегментах. Сравнительно много листьев березы находится и во внутренней зоне А, что свидетельствует о достаточном светообеспечении внутреннего пространства кроны. В третьем горизонте значительная часть листьев (почти половина) размещена в промежуточном сегменте, где создаются, вероятно, оптимальные условия для функционирования ассимиляционного аппарата березы.

У дуба черешчатого (табл. 2) побеги фундаментального модуля расположены преимущественно в нижней половине кроны. Так, древесная фракция фитомассы основных олиствленных побегов (диаметр стебля до 5 мм) верхних двух горизонтов составляет всего 36,8%, а побегов диаметром 5–10 мм – 38,2%. Достаточно высока доля листовой массы (22,9–28,9%) побегов фундаментального комплекса в нижнем горизонте.

те, что с учетом его сильного затенения свидетельствует о высокой теневыносливости этого вида.

Древесная фракция побегов диаметром более 10 мм (конструктивный модуль) нарастает достаточно равномерно сверху вниз, и ее максимум приходится на нижний горизонт. Такая же закономерность и в распределении массы ствола, где основная ее часть (64,3%) сосредоточена в приземном горизонте. Листовая масса по горизонтам распределяется равномернее, чем у березы. Основная ее часть (34,6%) приходится на третий горизонт, а на нижний уровень – около ее общего количества.

Таблица 2

**Фракционный состав фитомассы надземной части
Quercus robur (воздушно-сухой вес, г)**

Горизонт	Зона	Древесная фракция				Листовая фракция (фундаментальный модуль)
		Фундаментальный модуль		Конструктивный модуль		
		побеги диаметром до 5 мм	побеги диаметром 5–10 мм	побеги диаметром более 10 мм	стволовая часть	
I	A	60,00 ± 0,40	45,52 ± 2,48	246,20 ± 18,8	177,73 ± 12,34	112,20 ± 19,4
	B	115,32 ± 8,92	76,00 ± 7,80	186,72 ± 13,72	-	272,12 ± 23,12
	C	116,12 ± 8,52	71,12 ± 10,32	33,12 ± 8,20	-	380,80 ± 41,40
II	A	33,92 ± 3,52	48,20 ± 7,60	633,00 ± 13,20	973,96 ± 37,16	53,60 ± 5,60
	B	87,80 ± 11,60	78,52 ± 4,12	337,36 ± 23,92	-	223,20 ± 10,40
	C	88,04 ± 14,00	68,12 ± 8,72	21,12 ± 4,52	-	278,00 ± 0,40
III	A	96,60 ± 14,60	85,40 ± 11,20	959,72 ± 48,32	2895,80 ± 152,11	151,12 ± 10,92
	B	170,92 ± 10,12	106,92 ± 6,52	646,72 ± 16,32	-	392,40 ± 43,60
	C	200,72 ± 7,52	204,12 ± 3,92	226,20 ± 16,60	-	600,52 ± 24,52
IV	A	39,32 ± 2,52	30,12 ± 4,72	1535,60 ± 25,00	7327,17 ± 252,34	54,60 ± 4,60
	B	156,20 ± 14,00	99,80 ± 3,80	1021,40 ± 62,80	-	309,32 ± 37,12
	C	197,92 ± 27,8	102,32 ± 9,32	172,72 ± 2,32	-	483,12 ± 23,12

В горизонтальном направлении характерной особенностью дуба является резкий переход массы фундаментального модуля между наружными сегментами кроны и ее внутренними частями. Так, различия между весом листьев сегментов наружной (С) и внутренней (А) зоны

составляет от трех до почти девяти раз, хотя основная часть побегов конструктивного модуля сосредоточена внутри кронового пространства. На периферии кроны также встречаются побеги низших порядков, хотя в третьем горизонте их масса составляет лишь около 1/10 от общего веса побегов этого модуля.

Характер распределения фитомассы древесной фракции фундаментального модуля сосны обыкновенной (таблица 3) в целом сходен с березой пушистой. Отличительной особенностью является достаточно большая ее доля во втором горизонте (38,1% для побегов толщиной до 4 мм и 27,5% для побегов толщиной 4–8 мм) и ее низкое содержание (соответственно 12,5 и 16,5%) в приземном горизонте. Распределение древесной фракции конструктивного модуля по горизонтам также сходно с другими видами деревьев, но отличается несколько большим значением в третьем горизонте. Для хвойной фракции фитомассы следует отметить ее большое количество во втором горизонте (39,5%) и низкое (13,5%) – в приземном. Это может свидетельствовать о высокой светолюбии растений этого вида среди изучаемых деревьев. У них основная масса ассимилирующих органов вынесена в наиболее освещенные части кроны и из-за недостатка света в нижней части ствола происходит ее раннее очищение от охвоенных ветвей.

В распределении по секторам у сосны имеет место высокая насыщенность древесной фитомассой фундаментального модуля в наружных секторах. Для конструктивного модуля проявляется общая для всех деревьев тенденция – чем ниже горизонт, тем выше этот показатель во внутреннем сегменте за счет возрастания стволовой массы. В распределении хвои по секторам сосна имеет свои характерные особенности. Так, достаточно высокое ее значение во внутренней зоне А верхних горизонтов объясняется охвоением центральной оси и побегов конструктивного модуля, сохраняющих хвою на протяжении 4–5 лет. В нижнем горизонте ствол не сохраняет хвою, и ее небольшое количество содержится на сохранившихся угнетенных побегах фундаментального модуля. Сравнительно высокое содержание хвои в сегментах зоны В второго и третьего горизонтов объясняется ее многолетней сохранностью. По существу эта хвоя наружного сектора предыдущих лет, переходящая в срединную часть кроны по мере нарастания новых побегов в наружной зоне С. Уменьшение количества хвои в приземной части кроны можно объяснить ее угнетенностью и естественным отмиранием побегов из-за недостатка света. Такой сложный характер распределения хвои в пределах кронового пространства сосны соответствует высокому светолюбию сосны и сохранности хвои в течение нескольких вегетационных сезонов.

Таблица 3

**Фракционный состав фитомассы
Pinus sylvestris (воздушно-сухой вес, г)**

Горизонт	Зона	Древесная фракция				Хвойная фракция (фундаментальный модуль)
		Фундаментальный модуль		Конструктивный модуль		
		побеги диаметром до 4 мм	побеги диаметром 4–8 мм	побеги диаметром более 8 мм	стволовая часть	
I	A	1,72 ± 0,62	6,12 ± 0,86	3,01 ± 0,60	20,06 ± 2,35	32,40 ± 5,80
	B	4,10 ± 0,40	1,62 ± 0,20	-	-	26,40 ± 5,84
	C	6,12 ± 0,68	-	-	-	27,20 ± 1,52
II	A	4,20 ± 0,62	2,32 ± 0,32	29,32 ± 2,52	84,20 ± 7,41	154,12 ± 2,12
	B	18,60 ± 0,20	5,52 ± 0,52	33,92 ± 4,51	-	196,60 ± 11,40
	C	33,52 ± 6,12	10,20 ± 1,40	5,32 ± 0,28	-	241,32 ± 13,12
III	A	14,92 ± 3,12	10,72 ± 1,32	125,20 ± 11,40	530,20 ± 48,56	176,40 ± 14,52
	B	29,12 ± 1,72	12,80 ± 3,20	24,16 ± 3,87	-	204,12 ± 11,52
	C	17,00 ± 2,60	5,52 ± 0,92	5,00 ± 0,80	-	133,92 ± 9,30
IV	A	3,52 ± 0,52	-	105,40 ± 7,80	543,00 ± 53,12	12,20 ± 0,60
	B	7,26 ± 1,12	6,72 ± 1,60	23,72 ± 3,72	-	94,32 ± 6,12
	C	7,72 ± 0,12	4,12 ± 0,68	-	-	63,60 ± 0,60

В целом для обследованных деревьев всех видов общая фитомасса надземной части распределена приблизительно поровну между фундаментальным и конструктивным модулями. При этом значительная (от 7 до 26%) часть конструктивного модуля приходится на стволовую фракцию. Древесная фракция наиболее тонких побегов фундаментального модуля у деревьев составляет от 4% (сосна обыкновенная) до 23% (береза пушистая).

Процентное содержание листовой фракции в общей структуре фитомассы растения составляет от 14% (дуб черешчатый) до 46% (сосна обыкновенная). Здесь прослеживается четкая тенденция между долей этой фракции и требовательностью растения к освещению. Так, более светолюбивыми среди исследуемых растений являются сосна обыкновенная и береза пушистая. Сравнительно более теневыносливым является дуб, в кроне которого уровень освещения снижается наиболее сильно – если для березы и сосны освещенность в приземном горизонте составляет около половины полного значения, то у дуба этот показатель не превышает 10%.

Таким образом, проведенные исследования позволили выявить существенные видовые отличия в пространственном и фракционном распределении фитомассы растений. Кроме морфоструктурных, эти отличия также отражают экологические особенности. Сравнение соотношений между массой конструктивного и фундаментального модулей показывает четкую закономерность – чем выше требование растения к освещенности, тем большая в общей массе доля фундаментального модуля. У светолюбивых древовидных растений эта доля составляет от половины и более веса надземной части, и этот показатель может служить количественной оценкой их требования к освещенности.

Очевидно, что распределение фитомассы по кроновому пространству и фракционному составу на разных этапах онтогенеза растения не остается стабильным, отражая возрастные изменения морфологических, физиологических и экологических особенностей. Последующие исследования в этом направлении позволят глубже познать закономерности и особенности возрастной динамики формирования пространственной структуры древесных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Карманова И.В., Ильина Н.А. Связь между пространственной структурой и продукцией на разных уровнях организации (особь, ярус, сообщество) // Бот. журн., 1984. – Т. 69. – № 12. – С. 1593–1601.
2. Кузьмин А.В. Количественная морфология растений: анализ корреляционных и факторных систем. – Апатиты, 1988. – 98 с.
3. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Модульная организация дерева // Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений» (Киров, 2–8 мая 2004). – Киров, 2004. – С. 62–72.
4. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М., Гос. изд-во «Высшая школа», 1962. – 378 с.
5. Синнот Э. Морфогенез растений. – М.: Изд-во ин. л-ры., 1963. – 604 с.
6. Dormer K.J. Shoot: organisation in vascular plants. – London: Chapman and Hall, 1975. – 372 p.
7. Fisher J., Honda H. Branch geometry and effective leaf area: study and terminal - Gracing pattern. 1. Theoretical trees // Amer. J. Bot. – 1979. – V.66. – N 6. – P. 633–644.
8. Perttunen J. Sievanen R., Nikinmaa E. et al. LIGNUM: A Tree model based on simple structural units / J. Perttunen, // Annals of Botany, 1996. – V. 77. – P. 87–98.
9. Zimmerman M.H., Martin H., Brown C.Z. Trees, structure and function / M.H. Zimmerman, . – Berlin, 1971. – 336 p.