



РОЛЬ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ В ФОРМИРОВАНИИ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ СТРУКТУР ДРЕВЕСНОГО РАСТЕНИЯ

АЛЕКСАНДР М. ГОРЕЛОВ

Аннотация. Определена корреляция между параметрами фитогенного поля и массой фундаментального и конструктивного модулей некоторых видов древесных растений, проанализирована зависимость этих показателей от их экологических и морфологических особенностей.

Ключевые слова: фитогенное поле, морфоструктура растения, корреляция

*Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины, ул. Тимирязевская, 1, Киев, 01014, Украина;
alexgorelov@rambler.ru*

Строение растительного организма определяется комплексом внутренних (генетических, биохимических и физиологических) и внешних факторов. Наглядно результат взаимодействия этих факторов находит отражение в различных уровнях структурной организации растения. Та часть внешней среды, в которой растение влияет на окружающее его пространство, получила название фитогенного поля (ФП) (Уранов 1965). В пределах ФП растения формируют особый микроклимат и аллелопатический режим, физические и химические свойства почв и т.д. Учитывая способность растений влиять на окружающее их пространство, можно предположить, что производимые ими изменения внешней среды отразятся и на пространственных структурах самих растений. Наглядным примером морфологического проявления ФП могут служить особенности во внешнем облике древесных растений, произрастающих на открытой местности и в сомкнутом насаждении. Эти растения имеют существенные отличия в строении (размеры, габитус, контур кроны, направленность ветвей, размещение листьев и т.д.). Очевидно, что существует множество иных отличительных морфогенетических особенностей, проявляющихся на других, более низких уровнях организации растений.

Наиболее очевидные влияния растения на внешнюю среду проявляются в изменении освещенности, температуры и влажности. Световой режим, как один из ведущих параметров ФП, посредством фитохрома и криптохрома индуцирует все реакции фотоморфогенеза. Высказано предположение,

что фитохром может выступать в роли детектора, улавливающего затенение другими растениями, т.е. быть задействованным в физиологическом механизме неконтактных взаимодействий между растениями (Мусієнко 2001). Криптохром, индуцируемый синим светом и ближним УФ-излучением, имеет важное значение в регуляции фотопериодических и фототропических реакций. В целом же, огромное разнообразие световых эффектов, начиная от метаболических реакций и кончая регуляцией пространственной структуры, роста и развития растений, ставит свет в число наиболее влиятельных факторов внешней среды.

Температурный режим ФП влияет на скорость, ритмику и направленность физиологических и биохимических процессов. Синтез и миграция физиологически активных веществ (ауксинов, цитокининов, гиббереллинов и др.) определяют скорость ростовых процессов на клеточно-тканевом уровне, что, в свою очередь, оказывает влияние на формирование пространственных структур как отдельных органов и систем, так и растительного организма в целом. Существует тесная связь между температурой, фотопериодизмом и сезонным развитием растений.

Влажностный режим, сопряженный со световым и температурным режимами, вероятно, в основном определяет условия протекания физиологических процессов. Обеспеченность водой также проявляется на морфологических и анатомических особенностях растения, в частности ассимиляционной системы. Так, листья верхних горизонтов, наиболее удаленные от корневой системы, имеют менее крупные клетки, меньшую величину устьичных клеток и

большую плотность устьиц. У них более четко выражены различия между столбчатой и губчатой паренхимой, лучше развита механическая ткань. В некоторых случаях наблюдается утолщение кутикулярного и эпидермального слоя, образование опушенности и другие свойства ксероморфности, что существенно отличает их от листьев в глубинных частях кроны.

Биолокационный метод позволяет фиксировать физические поля растений. Подобные исследования пока что, в основном, находятся на стадии постановки задач и разработки методических основ (Горелов 2000; Горелов 2007). Предыдущие наши наблюдения позволяют предположить, что пространственное расположение отдельных побегов и их систем не произвольно, а достаточно строго определяется расположением соседних побегов. Такое взаимообусловленное расположение побегов и позволяет говорить о побеговой системе именно как о системе, т.е. совокупности взаимодействующих элементов. Интенсивность и направленность роста побегов также взаимосвязана с биолокационной составляющей ФП, определяемой величиной биолокационного потенциала (БЛП).

Совокупность числа внешних факторов, трансформированных растением, и составляют тот экологический фон, который во многом определяет особенности формирования как отдельных частей, так и морфоструктуру растительного организма в целом. Морфоструктура рассматривается нами как наиболее высокий уровень пространственной организации отдельного растительного организма. В надземной части древесных растений это проявляется в общем плане строения (габитусе), особенностях каркасной основы (системы побегов низших порядков и стволовой части), пространственном распределении органов ассимиляции и несущих их структурных компонентов (побегов высших порядков). Наличие однотипных структурных элементов (модулей) и четкая упорядоченность их размещения в пространстве убеждают в существовании формообразовательного механизма у растений на уровне целостного организма. В частности, Э. Синнот определяет форму (строение) как видимое проявление внутренних связей (Синнот 1963). С позиции системного подхода форма рассматривается как устойчивая структура, отражающая единство

взаимодействующих элементов.

Для анализа взаимосвязи между параметрами ФП и морфоструктуры нами изучалось пространственное распределение и фракционный состав фитомассы в надземной части растения. Объектами исследований служили отдельно растущие древесные растения, сформировавшие характерный для конкретного вида и возраста габитус, не имеющие выраженных повреждений. Такие растения имеют, как правило, симметричную форму с типичным расположением конструктивного (ствола и побегов низших порядков, формирующих каркасную основу) и фундаментального модулей (прироста текущего и предыдущих периодов, несущие листья) (Мазуренко и Хохряков 2004).

Было установлено, что в целом, корреляции между анализируемыми показателями (освещенность, температура, относительная влажность воздуха и БЛП) у разных видов носят существенные различия (Табл. 1). Так, у березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) распределение фитомассы фундаментального и конструктивного модуля мало зависели от анализируемых факторов ФП. Наиболее тесная связь ($r > 0,6$) проявлялась лишь между весом древесной фракции побегов низших порядков и уровнем освещения. Умеренно взаимосвязанными ($0,3 \leq r \leq 0,6$) были: вес листьев с БЛП и влажностью воздуха, вес древесной фракции побегов средних диаметров со всеми анализируемыми факторами ФП, а также вес древесной фракции конструктивного модуля с влажностью воздуха.

Гораздо сильнее взаимосвязаны анализируемые показатели оказались у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Для этого вида распределение практически всех фракций фундаментального и конструктивного модуля тесно коррелирует с БЛП. Освещенность прямо влияет на распределение листьев, и обратно – на побеги конструктивного модуля. Умеренная корреляция имеется между распределением листьев и несущих их тонких стеблей и температурой воздуха. Остальные параметры связаны между собой слабо ($r < 0,3$).

У сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), как и у березы, корреляция между анализируемыми параметрами достаточно слабая. Наиболее тесно на влажность воздуха влияет расположение в

Табл. 1. Коэффициенты корреляции между параметрами фитогенного поля и фракционным составом фитомассы.
Table 1. Correlation coefficients between parameters of phytogenous field and fractional structure of the phytomass.

Фактор ФП	Фундаментальный модуль			Конструктивный модуль, побеги (древесная фракция)
	Листовая фракция	Древесная фракция		
		Тонкие побеги	Средние побеги	
<i>Betula pubescens Ehrth.</i>				
БЛП	0,473	0,264	-0,367	-0,203
Освещенность	-0,115	-0,199	-0,552	-0,653
Температура воздуха	0,271	0,131	0,325	0,193
Относительная влажность воздуха	-0,355	-0,194	-0,553	-0,472
<i>Quercus robur L.</i>				
БЛП	0,857	0,679	0,558	-0,577
Освещенность	0,858	0,079	0,045	-0,600
Температура воздуха	0,568	0,567	0,237	-0,302
Относительная влажность воздуха	-0,227	-0,156	0,135	0,551
<i>Pinus sylvestris L.</i>				
БЛП	0,250	0,522	0,174	-0,510
Освещенность	0,104	0,196	-0,030	-0,594
Температура воздуха	0,410	0,282	0,322	0,139
Относительная влажность воздуха	-0,253	-0,170	-0,415	-0,709
<i>Salix triandra L.</i>				
БЛП	0,043	-0,034	-0,599	-0,422
Освещенность	0,601	0,088	-0,506	-0,704
Температура воздуха	-0,647	0,239	-0,328	-0,457
Относительная влажность воздуха	-0,774	-0,261	0,216	0,528
<i>Salix rosmarinifolia L.</i>				
БЛП	0,690	0,413	0,821	-0,807
Освещенность	0,637	0,271	-0,525	-0,583
Температура воздуха	0,616	0,366	-0,525	-0,726
Относительная влажность воздуха	-0,553	-0,234	0,771	0,835
<i>Amorpha fruticosa L.</i>				
БЛП	0,061	0,249	0,330	-0,551
Освещенность	0,917	0,653	0,890	-0,768
Температура воздуха	0,656	0,544	0,829	-0,345
Относительная влажность воздуха	-0,678	-0,329	-0,784	0,798

Примечание: жирным шрифтом выделены значения коэффициентов корреляции, достоверные при уровне значимости 0,1.

Note: correlation coefficients, which are reliable with 0,1 significance level set off in bold font.

кроне побегов низших порядков. Умеренная зависимость существует между весом этих побегов, БЛП и освещенностью.

Для ивы трехтычинковой (*Salix triandra* L.) размещение листьев достоверно определяется климатическими факторами ФП. Влияние же этих факторов на распределение древесной фракции фундаментального и конструктивного модулей в основном умеренно. Взаимообусловленность между распределением массы побегов и БЛП умеренная (побеги среднего и большого диаметра), либо почти отсутствует (листья и тонкие побеги).

У ивы розмаринолистной (*Salix rosmarinifolia* L.) анализируемые показатели коррелируют гораздо сильнее. Так, вес листьев достаточно тесно взаимосвязан с БЛП и климатическими факторами ФП. Такая же зависимость с анализируемыми показателями ФП наблюдается у побегов среднего диаметра фундаментального модуля и побегов конструктивного модуля. Наименее тесно связаны факторы ФП с распределением тонких побегов.

У аморфы кустарниковой (*Amorpha fruticosa* L.) БЛП наиболее существенно взаимосвязан с распределением побегов конструктивного модуля, умеренно – с побегами среднего диаметра, и практически не влияет на размещение листьев и несущих их стеблей фундаментального модуля. Очень тесная зависимость имеется между всеми климатическими факторами ФП и распределением всех фракций фитомассы, что указывает на высокую зависимость морфообразующих процессов от климатических особенностей в кроновом пространстве этого растения.

Зависимость формообразовательных процессов на уровне целого растения во многом определяется климатическими факторами и биолокационной составляющей ФП, что обусловлено видовыми особенностями. Для светлюбивых древовидных растений (береза пушистая и сосна обыкновенная) такие зависимости выражены менее сильно, чем для растений других видов. У более теневыносливого дуба, с его высокими средообразующими свойствами и величиной БЛП, такие взаимозависимости выражены гораздо заметнее. Наиболее сильны связи между БЛП и органами фундаментального модуля.

Для конструктивного модуля обусловленность пространственного размещения его органов тесно коррелирует с климатическими показателями и БЛП.

В группе кустарниковых растений зависимости между факторами ФП и морфоструктурными показателями достаточно различны и, вероятно, в большой степени определяются экологическими требованиями конкретных видов. Так, у ивы трехтычинковой, сравнительно менее требовательной к освещению, но обладающей высокой средообразующей способностью, размещение листьев в пространстве растения сильно зависит от климатических факторов ФП и не зависит от БЛП. Для аморфы кустарниковой, также способной произрастать при частичном затенении, обнаружена такая же зависимость. У ивы розмаринолистной, растущей на открытых, хорошо освещенных пространствах, зависимость в размещении листьев от климатических факторов ФП несколько ниже, но также существенна, а корреляция между этим морфоструктурным показателем и БЛП более сильная. Зависимости между распределением древесных фракций и анализируемыми факторами ФП у кустарников также сильно отличаются у разных видов. У ивы трехтычинковой эти корреляции выражены достаточно слабо (фундаментальный модуль) или умеренно (конструктивный модуль). Для ивы розмаринолистной эти связи более сильные, особенно для конструктивного модуля. Распределение древесной фракции фитомассы побегов аморфы кустарниковой в наибольшей мере взаимосвязаны с факторами ФП.

Таким образом, взаимосвязь между изучаемыми факторами ФП и морфоструктурными показателями сильно варьирует у разных видов. Очевидно, что это во многом определяется как экологическими требованиями, так и особенностями строения растений. У растений с четкой дифференциацией кроны (дуб обыкновенный, ива розмаринолистная, аморфа кустарниковая) органы конструктивного модуля тесно коррелируют с климатическими факторами, в то время как у растений с ажурной светопроницаемой кроной (береза пушистая, сосна обыкновенная) такая связь проявляется слабее. У кустовидных форм также сильна

зависимость распределения листовой фракции фундаментального модуля от температуры и влажности воздуха. Высокую зависимость между весом конструктивного модуля (стволовая часть и побеги низших порядков) и освещенностью и влажностью можно объяснить особенностями строения растений – органы этого модуля сосредоточены в нижних частях кроны, где растение в наибольшей мере влияет на эти факторы. БЛП наиболее тесно коррелирует с распределением органов фундаментального и конструктивного модуля у растений с более высокой дифференциацией кроны, что указывает на связь этого фактора с формообразовательными процессами на уровне целого растения.

Цитируемые источники

- ГОРЕЛОВ О.М. 2000. Фітогенні поля та біолокаційний метод їх досліджень. *Науков. Вісник Чернівецького держ. університету ім. Стефаника. Біологія* 7: 162–171.
- ГОРЕЛОВ А.М. 2007. Биолокация и ее использование в изучении растений. Фитосоцицентр, Киев.
- МАЗУРЕНКО М.Т. и ХОХРЯКОВ А.П. 2004. Модульная организация дерева. *Конструкционные единицы в морфологии растений (Материалы X школы по теоретической морфологии растений)*: 62–72. Киров.
- МУСЕНКО М.М. 2001. Фізіологія рослин: Підручник. Видання друге, виправлене та доповнене. Фітосоціоцентр, Київ.
- СИННОТ Э. 1963. Морфогенез растений. Изд-во иностр. л-ры, Москва.
- УРАНОВ А.А. 1965. Фитогенное поле. Проблемы современной ботаники. Т. 1: 251–254. Москва – Ленинград.

THE ROLE OF PHYTOGENOUS FIELD IN THE FORMATION OF WOODY PLANTS SPACE STRUCTURE

ALEXANDER M. GORELOV

Abstract. The correlation between parameters of phytogenic field and mass of fundamental and constructive modules of some woody plants species has determined; the dependence of this index from their ecological and morphological peculiarities has analyzed.

Key words: phytogenic field, morphostructure, correlation

M.M. Gryshko National Botanical Gardens, NAS of Ukraine, Timiriazevska Str., 1, Kyiv, 01014, Ukraine; alexgorelov@rambler.ru