

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 581.412

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-147-156



Побеговые комплексы верхушечной части кроны генеративных деревьев *Fraxinus excelsior* L.

И. С. Антонова, М. С. Телевинова

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ирина Сергеевна Антонова, ulmaceae@mail.ru

Актуальность. *Fraxinus excelsior* L. – распространенный лесообразователь Среднерусской возвышенности, выращиваемый для получения ценной древесины и широко используемый в озеленении. Массовая гибель вида под действием грибов и насекомых определяет актуальность его подробных исследований. Особенности развития кроновой системы дерева играют важнейшую роль в его существовании как в плотном сообществе, так и при открытом произрастании.

Материалы и методы. На материале побегов и крупных ветвей верхушечной части кроны, собранном в течение десяти лет в Белгородской и Ленинградской областях, исследовались длины междоузлий и побегов, количество листьев, количество разветвлений (с учетом их положения), особенности разворачивания побегов от почки до зрелого состояния. Изучение верхушек деревьев проведено при помощи беспилотного летательного аппарата. Комплексы крупных ветвей периферии крон разных возрастных состояний (g1, g2, g3) исследованы как прямым измерением, так и с помощью фотографий. Для оценки влияния температурного фактора на длины и количество листьев проведен двухфакторный дисперсионный анализ.

Результаты. Длины побегов *F. excelsior* значимо меньше при высоких среднедекадных температурах второй декады июня. Количество листьев на них значимо больше при высоких температурах второй декады мая. Шести-восьмиллистные побеги составляют восходящую часть кривой последовательности длин междоузлий максимально развитых побегов. В онтогенетических состояниях g1 и g2 поверхность кронового комплекса представлена округлыми частями крупных ветвей. В состоянии g3 они распадаются на комплексы слабо ветвящихся мелких шарообразных структур. Верхушечные ветви зонтиковидной кроны генеративного ясеня представляют собой обратноконусовидные побеговые комплексы со сходным характером развития.

Заключение. Строение и развитие ветвей *F. excelsior* характеризует экологические особенности вида, что проявляется в отсутствии явных порядков ветвления и сочетается с обратноконусовидной формой крупной ветви.

Ключевые слова: структура кроны, форма кроны, побеговая система, побег, ветвь, температура, *Fraxinus excelsior* L.

Благодарности: работа выполнена в рамках гранта РФФИ, проект № 16-04-01617.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Антонова И.С., Телевинова М.С. Побеговые комплексы верхушечной части кроны генеративных деревьев *Fraxinus excelsior* L. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024;185(2):147-156. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-147-156

SYSTEMATICS, PHYLOGENY AND GEOGRAPHY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-147-156

Shoot complexes on the apical part of the crown of generative *Fraxinus excelsior* L. trees

Irina S. Antonova, Maria S. Televinova

St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Irina S. Antonova, ulmaceae@mail.ru

Background. *Fraxinus excelsior* L. is a common forest species in the Central Russian Upland, used to produce valuable lumber and for landscaping. Mass mortality of this species due to fungi and insects determines the relevance of its detailed research. Tree crown development features play an important role in the tree's life in both dense communities and open spaces.

Materials and methods. Shoots and large branches were collected from the apical part of the crown for ten years in Belgorod and Leningrad Provinces. The lengths of internodes and shoots, the numbers of leaves and branchings, and shoot development patterns were analyzed. An unmanned aerial vehicle was employed to examine the treetops. The complexes of large branches on the crown periphery in different age states (g1, g2, and g3) were studied both by direct measurement and using photographs. The effect of temperatures on the length and number of leaves was assessed with a two-way analysis of variance (ANOVA).

Results. Shoots of *F. excelsior* are significantly shorter at high mean temperatures in the second ten-day period of June. The number of leaves on them is significantly greater at high temperatures in the second ten-day period of May. Six-to-eight-leafed shoots make up the ascending part on the curve of the sequence of internode lengths for the most developed shoots. In ontogenetic states g1 and g2, the crown surface is represented by sections of large branches. In the g3 state, they break up into complexes of small weakly branching spherical structures. The apical branches of the umbrella-shaped crown of generative ash trees are inverted cone-shaped shoot complexes with a similar development pattern.

Conclusion. The structure and development of *F. excelsior* branches characterizes the ecological features of the species, manifested through the absence of obvious branching orders and combined with the inverted conical shape of large branches.

Keywords: crown structure, crown shape, shoot system, shoot, branch, temperature, *Fraxinus excelsior* L.

Acknowledgements: the study was performed within the framework of a grant from the Russian Foundation for Basic Research, Project No. 16-04-01617.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Antonova I.S., Televinova M.S. Shoot complexes on the apical part of the crown of generative *Fraxinus excelsior* L. trees. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(2):147-156. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-147-156

Введение

Строение кроны определяет успешность существования особи в лесном сообществе, в плантационном насаждении и в городском озеленении. Очевидна актуальность вопросов вклада биомассы дерева в биогеохимический круговорот экосистем, особенно с учетом климатических изменений (Wenyan et al., 2022). Постоянно расширяются возможности математического аппарата и инструментальной базы, позволяющие анализировать процессы развития кроны. Для идентификации отдельных крон деревьев первого яруса в сомкнутом древостое по фотографиям, полученным при помощи беспилотного летательного аппарата, в настоящее время используются методы глубокого машинного обучения (Gan et al., 2023). Разрабатываются способы оценки состава древесных видов нижних ярусов путем обработки данных лазерного сканирования крон (Huo et al., 2022). Анализ точности метода наземного лазерного сканирования при 3D-моделировании кроны *Fraxinus excelsior* L. показал значительное количество ошибок при автоматическом подходе определения характеристик побегов малого диаметра, которые составляют основной объем кроны (Demol et al., 2022). В недавнем исследовании влияния густоты древостоя на структуру кроны сопоставляются характеристики древостоя и условия окружающей среды, что приводит авторов к мысли о различных стратегиях роста деревьев в зависимости от условий (Li et al., 2022).

При всем многообразии и несомненной пользе современных методов исследования крон зачастую остаются нерешенными вопросы длительных прогнозов развития особи. Это нередко отмечают сами авторы, предлагая читателям результаты исследований для дальнейшей доработки и уточнения используемых параметров (Crimaldi et al., 2023).

Морфологический подход, широко развитый в советской ботанике, дает возможность рассматривать крону древесного растения с учетом процессов, происходящих не только в пространстве, но и во времени онтогенеза (Zaugolnova, 1968). Индуктивный и дедуктивный подходы дополняют друг друга в процессе научного познания. С этой позиции к строению кроны дерева можно подходить как к реализации программы развития иерархически организованной системы модульных единиц (Antonova, Fatianova, 2016).

Ясень высокий (*F. excelsior*) – одноствольное дерево первого яруса, крона которого в генеративном возрастном состоянии вследствие светолюбия высоко поднята (Smirnova, 2004). Средняя продолжительность жизни ясеня достигает 200–300 лет, что характеризует его как быстрорастущий древесный вид с относительно коротким жизненным циклом. Вид имеет важнейшее значение для биоразнообразия естественных сообществ, а также как ценный источник древесины (Dobrowolska et al., 2011).

Ясень широко используется в озеленении на разных континентах. Однако в настоящее время в Канаде, США и Европе насаждения и естественные сообщества ясеня находятся под угрозой исчезновения. Сокращение ясеневых насаждений, выраженное в Европе, в настоящее время наблюдается и на территории России. Деревья гибнут от комплекса грибковых заболеваний и от инвазионного вредителя – изумрудной узкотелой ясеневой златки (Herms, McCullough, 2014; Coker et al., 2019). Комплекс заболеваний проявляется в прогрессирующем изрежива-

нии кроны, а также в повреждении корней, вызванном вторичными грибными инфекциями.

За рубежом активно исследуются различные методы сохранения и восстановления ясеневых насаждений. Рассматриваются генетические, морфологические и анатомические особенности устойчивых особей (Mosaffaei, Jahani, 2021; Doonan et al., 2023).

Уточнение данных о строении кронового комплекса ясеня высокого является в настоящее время актуальной задачей.

Цель данной работы – исследовать особенности строения кроны *Fraxinus excelsior* L. на основе представлений о ее иерархической пространственно-временной организации.

Материалы и методы

Основной материал собрали в 2007–2017 гг. в Белгородской области на территории заповедника «Белогорье» в естественном дубово-ясеновом лесу и на его опушке, выходящей в заброшенный яблоневый сад. С помощью беспилотного летательного аппарата DJI Spark исследована поверхность леса в районе стационарной пробной площади, заложенной в 1970–1980-х годах Ю. Н. Нешатаевым (Neshataev, 1986), и на прилежащих к ней участках. Изучена поверхность крон деревьев иматурного (im), виргинильного (v), раннего генеративного (g1), среднего генеративного (g2) и позднего генеративного (g3) онтогенетических состояний. Профиль и поверхность крон фиксировали также с земли с помощью фотоаппарата Pentax K-70 (объектив 4.5-6.3/55-300). Повторность особей каждого онтогенетического состояния составила не менее 10, а для ранних возрастных состояний – более 20. Крона естественно выпавшего из-за ветровала дерева предоставила возможность провести измерения ветвей, осей и побегов, а также расстояний между ними для неповрежденной части верхних ветвей. Выборка побегов дистальной олистивной части кроны составила 170 штук. Для побегов измерены длины междоузлий и длина побега, количество листьев, количество ветвлений. Для ветвей – количество разветвлений и расстояние между ними. Молодые особи онтогенетических состояний im и v измерены по всей протяженности надземной части по тем же показателям.

Для сравнения с полученными в Белгородской области результатами в 2023 г. на территории старовозрастного парка на Крестовском острове Санкт-Петербурга изучены ветви деревьев в онтогенетическом состоянии g2 (6 штук) и на южном берегу Финского залива в 6 километрах от Петергофа в парке «Сергиево». Здесь рассмотрены три дерева в онтогенетическом состоянии g3, одно в g2 и одно в g1. Для этих растений также были получены профильные изображения при помощи фотоаппарата Pentax K-70 (объектив 4.5-6.3/55-300).

Для особей g1 исследовано разворачивание почек. Изучены листья и междоузлия шести- и восьмилистных побегов от разворачивания почек до достижения окончательного размера органа. От первой декады мая до первой декады июля включительно с двухдневным интервалом проведено измерение длин междоузлий и листьев.

Онтогенетическое состояние особей определено на основе описаний Л. Б. Заугольной, приведенных для ясеня (Zaugolnova, 1968), и с учетом классификации «Диагнозы и ключи возрастных состояний» (Chistyakova et al., 1989). Полученные фотографии крон в безлистном

состоянии обрабатывались в программе ImageJ, отмечались места всех разветвлений скелетных осей, их расположение относительно друг друга.

Все исследованные растения не обнаружили суховершинности и других признаков заболеваний.

По открытым данным метеостанции г. Белгорода рассчитаны среднедекадные, среднемесячные и среднегодовые температуры за десять лет. Проведены расчеты влияния этих показателей на количество листьев и длину развивающихся побегов. Значимые результаты получены с использованием среднедекадных температур.

Двухфакторный дисперсионный анализ (two-way ANOVA) был применен для оценки и сравнения влияния факторов среднедекадных температур по двум градациям и их взаимодействия. В качестве откликов использовались длина и количество листьев побегов разных лет. Для проверки однородности дисперсии и нормальности распределения применялись тесты Левена и Колмогорова-Смирнова. Использован пакет компьютерных программ STATISTICA 10.0 (StatSoft, Inc.).

Результаты

Общие особенности формы кроны ясеня в разных онтогенетических состояниях описаны Л. Б. Заугольной (Zaugolnova, 1968). В онтогенетических состояниях *im*, *v* и *g1* у растений хорошо выделяется вертикальная ось. Впоследствии она теряется в результате торможения роста ствола и энергичного роста крупных боковых ветвей второго порядка. В состояниях *g2* и *g3* крона имеет зонтиковидные очертания.

Организация кроны ясеня тесно связана с характеристиками биологических особенностей побегов. Побеги характеризуются значительной толщиной и крупными размерами листовых пластинок (Zaugolnova, 1971). Сочетание значительной толщины побега и крупных листьев отражается на пространственной структуре дерева в каждом онтогенетическом состоянии. В онтогенетических состояниях *im*, *v* и *g1* ростовые побеги ясеня несут до 8–10 пар листьев. Распределение длин междоузлий на этих побегах имеет куполообразную форму. Их размеры сильно варьируют, такие побеги составляют

скелетную часть кроны. Наиболее крупные листья они формируют в нижней трети (рис. 1Б, 1). Побеги, несущие 3–4(5) пары листьев, образуют только восходящую часть кривой длин междоузлий (рис. 1А). Они имеют меньшие размеры, которые менее изменчивы относительно размеров скелетных побегов. При этом коэффициент вариации длин таких побегов превышает 40%.

В онтогенетических состояниях *g2* и *g3* дистальная олиственная часть кроны дерева состоит из побегов, длины которых последовательно уменьшаются в составе осей. На таких побегах сближенно расположены по 3–4(5) пары листьев. Ветвятся такие побеги редко. Чаще всего ветвятся десятилистные побеги или наиболее длинные из восьмилистных. Шестилистные побеги не ветвятся. При ветвлении осевых побегов возникают короткие четырех- или шестилистные короткоживущие боковые побеги (продолжительность жизни не более 5 лет). Комплекс таких побегов имеет в очертаниях цилиндрическую форму (рис. 1Б, 2). После отмирания боковых побегов и осей на побеговом комплексе развиваются только верхушечные короткие осевые побеги, сближенные листовые пластинки которых образуют почти шарообразную структуру (рис. 1Б, 3). Между соседними структурами, образованными скоплениями листьев, в этом онтогенетическом состоянии наблюдаются просветы. Комплекс таких структур формирует общий полусферовидный абрис кроны дерева. При переходе к состоянию *g3* количество побеговых комплексов второго типа (рис. 1Б, 3) увеличивается.

Известно, что ясень, как представитель семейства *Oleaceae*, – наиболее теплолюбивый и довольно засухоустойчивый древесный вид Среднерусской возвышенности. По этой причине в качестве возможного внешнего фактора, влияющего на развитие побега, исследовались именно температурные показатели в течение 10 лет. Изучены все побеги ветви дерева онтогенетического состояния *g2*, произраставшего в Белгородской области. Двухфакторный дисперсионный анализ проведен отдельно для длины и количества листьев на побеге. Признаки среднедекадных температур были использованы в виде двух градаций. В I группу признака вошли среднедекадные температуры 10–18°C и 15–19,5°C для мая

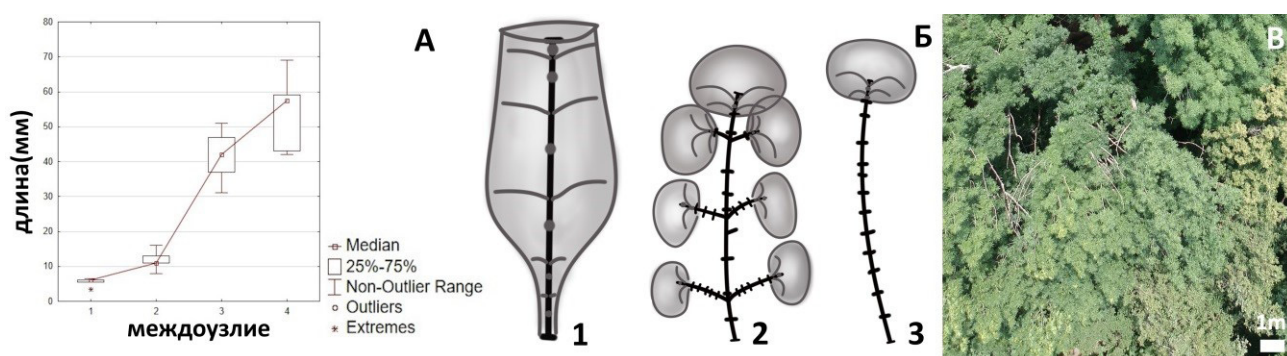


Рис. 1. Побеги и побеговые комплексы верхней части кроны *Fraxinus excelsior* L.: А – длины междоузлий восьмилистных побегов; Б – олиственные побеги верхней части кроны (схема): 1 – многолиственный скелетный побег дерева в *g1*; 2 – побеги в составе многолетних осей цилиндрического побегового комплекса верхней части кроны дерева *g2*; 3 – побеги в составе многолетней оси побегового комплекса верхней части кроны дерева *g3*; Б – вид сверху на насаждение *F. excelsior* (*g2*–*g3*)

Fig. 1. Shoots and shoot complexes on the upper part of the *Fraxinus excelsior* L. crown: А – lengths of internodes for eight-leafed shoots; Б – leafy shoots on the upper part of the crown (diagram): 1 – a multi-leafed skeletal shoot of a *g1* tree; 2 – shoots as part of perennial axes in the cylindrical shoot complex on the upper part of the *g2* tree crown; 3 – shoots as part of the perennial axis in the shoot complex on the upper part of the *g3* tree crown; Б – top view of an *F. excelsior* plantation (*g2*–*g3*)

и июня соответственно. Во II группу признака вошли среднедекадные температуры 18–24°C и 19,5–24°C для мая и июня соответственно. Признаки длины и количества листьев исследовались в логарифмическом масштабе. Проверки на нормальность и гомогенность дисперсии подтвердили правомерность использования метода.

Первоначально в дисперсионном анализе в качестве отклика был выбран признак длины побега. В таблице 1 приведен результат этого анализа, показывающий значимое влияние на длину побега только среднедекадной температуры второй декады июня. Совместное действие факторов не выявлено. При высоких температурах в период с 11 до 20 июня формируются побеги со значительно меньшими длинами.

стовые пластинки, а после, в конце весны и начале лета, постепенно дорастают междоузлия, увеличивая длину побега. В почке ясеня в разной степени заложены все листовые зачатки, разворачивающиеся в этом году. Наибольший вклад в размеры восьмиллистных побегов вносит последнее верхнее междоузлие (см. рис. 1А). Его разворачивание приходится на вторую декаду июня, что показывает значимость этого промежутка времени для общей длины побега. Можно предположить, что недостаток воды при высоких температурах приводит к меньшей длине разворачивающегося побега.

Важно, что листовые пластинки последней пары листьев восьмиллистных побегов по отношению к остальным листьям имеют некоторую паузу (задержку) во вре-

Таблица 1. Значения F-статистики и статистическая значимость факторов двухфакторного дисперсионного анализа при сравнении длин групп побегов *Fraxinus excelsior* L., сформировавшихся в годы с разными среднедекадными температурами мая и июня (n = 170)

Table 1. F-statistics values and statistical significance of the two-way ANOVA factors when comparing the lengths in the groups of *Fraxinus excelsior* L. shoots formed in years with different mean ten-day temperatures in May and June (n = 170)

Факторы / Factors	F	p
Средняя температура 2-й декады мая / Mean temperature in the 2nd ten-day period of May	F(169,1) = 0,58	0,45
Средняя температура 2-й декады июня / Mean temperature in the 2nd ten-day period of June	F(169,1) = 9,32	0,003
Взаимодействие / Interaction	F(169,1) = 1,99	0,2

Примечание: F – статистика критерия с соответствующими степенями свободы; p – уровень значимости критерия; статистически значимые различия показаны полужирным шрифтом

Note: F – criterion statistics with corresponding degrees of freedom; p – criterion significance level; statistically significant differences are boldfaced

Затем в качестве отклика было использовано количество образующихся на побеге листьев. Значимое влияние в этом случае отмечено для среднедекадной температуры второй декады мая (табл. 2). Совместное действие факторов не выявлено. При высоких температурах в период с 11 по 20 мая формируются побеги с большим количеством листьев.

Полученный результат вполне согласуется с биологическими особенностями ясеня, у которого на ранних этапах вегетационного сезона энергично развиваются ли-

мени разворачивания. У крупных побегов ясеня именно из пазушных почек последней пары листьев образуются наиболее крупные долгоживущие боковые побеги. По Л. Б. Заугольной, в почках ясеня v и g1–g3 заложено не менее пяти пар листовых зачатков (Zaigolnova, 1971). Теплые температуры второй декады мая способствуют разворачиванию этих листовых зачатков в настоящие листовые пластинки. При этом ясно, что увеличение общей длины побега оказывается пропорционально как количеству листьев на нем, так и их размерам. Это яв-

Таблица 2. Значения F-статистики и статистическая значимость факторов двухфакторного дисперсионного анализа при сравнении количества листьев групп побегов *Fraxinus excelsior* L., сформировавшихся в годы с разными среднедекадными температурами мая и июня (n = 170)

Table 2. F-statistics values and statistical significance of the two-way ANOVA factors when comparing the number of leaves in the groups of *Fraxinus excelsior* L. shoots formed in years with different mean ten-day temperatures in May and June (n = 170)

Факторы / Factors	F	p
Средняя температура 2-й декады мая / Mean temperature in the 2nd ten-day period of May	F(169,1) = 7,66	0,006
Средняя температура 2-й декады июня / Mean temperature in the 2nd ten-day period of June	F(169,1) = 2,92	0,09
Взаимодействие / Interaction	F(169,1) = 2,66	0,1

Примечание: F – статистика критерия с соответствующими степенями свободы; p – уровень значимости критерия

Note: F – criterion statistics with corresponding degrees of freedom; p – criterion significance level

ляется основной причиной того, что на более развитые побеги температура и освещение действуют больше, чем на короткие.

В кронах g2 развиваются в основном побеги, имеющие от шести до десяти листьев (3–4(5) пары супротивных листьев). Более крупные побеги с 16(12)–20 листьями чаще присутствуют на стадиях формирования скелета кроны дерева (v, g1) в основании крупных ветвей. У деревьев g2, g3 побеги с 6–8 листьями преобладают в периферической части кроны.

Особенности отдельных ветвей кроны ясеня проявляются в состоянии насаждения, когда дерево выходит в первый ярус. При взгляде сверху на дубово-ясеневый лес (см. рис. 1В) куполообразность отдельных крон ясеня отчетливо видна. В данном сообществе растения находятся в основном в онтогенетическом состоянии g3, о чем свидетельствуют также наличие окон в первом ярусе и стволы упавших деревьев на пробной площади.

Остановимся подробнее на структуре ветвей кроны этого вида. Известно, что внутренняя часть кроны ясеня представлена оголенными скелетными осями с небольшим количеством олиственных побеговых комплексов. Современные технические средства (в виде беспилотного летательного аппарата) позволили рассмотреть формирование поверхности кроны ясеня в разных онтогенетических состояниях на виде сверху. В онтогенетических состояниях im и раннем v верхушка дерева имеет четко выраженный единственный многолистный побег. В v-состоянии центральный побеговый комплекс представлен более мощной частью, возвышающейся над несколькими боковыми скелетными осями, обычно расположенными несимметрично (рис. 2А, а.3). Крупные боковые побеговые комплексы здесь имеют тенденцию к спиральному расположению (рис. 2А, а.1). У растений в онтогенетическом состоянии im два мощных супротивных боковых побега развиты в равной степени.

Дерево в онтогенетическом состоянии g2 имеет на виде сверху отчетливо выраженные комплексы отдельных ветвей (рис. 2Б). Центральный побеговый комплекс входит в общий контур кроны по высоте (рис. 2Б, б.1). Размер этого комплекса у разных деревьев меняется. В целом в этом онтогенетическом состоянии присутствует несколько более или менее равнозначных ветвей, хорошо определяемых на виде сверху (рис. 2Б, б.2). Здесь же видны расположенные ниже по стволу более мелкие ветви прежних онтогенетических состояний (рис. 2Б, б.3). Поверхность каждой из боковых ветвей постепенно разделяется на округлые олиственные комплексы, которые отмечены на рисунке 2 стрелками.

В онтогенетическом состоянии g3 на виде сверху уже не представляется возможным выделить крупные ветви (рис. 2В). Видны отдельные мелкие округлые и цилиндрические структуры, образующие в целом полушаровидное очертание кроны (рис. 2В, в.1; 2В). Важно отметить, что в этом онтогенетическом состоянии сверху просматриваются участки подкронового пространства, что говорит о минимальном количестве листьев и разреженности внутреннего купола кроны. Сформированная крона ясеня несет листья в основном на периферической части, что согласуется с высоким светолюбием, характерным для вида. Это проявляется в необходимом и естественном отмирании побегов и побеговых комплексов разного иерархического уровня.

Лесные и посаженные на плантациях деревья имеют более вытянутую сжатую крону. В густом древостое сохраняется верхняя часть кроны, представляющая со-

бой собрание крупных обратноконусовидных ветвей (рис. 2Б, б.2). У таких деревьев хорошо выражено отмирание боковых ветвей, образовавшихся в предшествующих онтогенетических состояниях (рис. 2Б, б.3). У опушечных и отдельно стоящих деревьев отмирания нижних боковых не происходит, выражены оба типа ветвей.

Для анализа процессов формирования кроны ясеня исследовались крупные обратноконусовидные скелетные ветви деревьев генеративных онтогенетических состояний (рис. 3А). Ветви выбирали случайным образом, стараясь избежать их пересечения с другими ветвями при фотографировании. Учитывалось положение каждого разветвления скелетных побегов. Ветвь делилась на 6 равных частей от нижнего разветвления до верхней границы ветви, затем учитывалось количество разветвлений в каждой части (рис. 3Б).

Количество разветвлений центральной верхушечной ветви кроны дерева g1 практически совпадает с таковым для обратноконусовидной ветви дерева g2 (рис. 4А). Важно отметить, что календарный возраст исследуемых ветвей различается. В случае дерева в онтогенетическом состоянии g1 ветвь развивалась в течение восьми лет, а для дерева в g2 – в течение тринадцати лет.

В целях проверки полученного результата на территории Санкт-Петербурга проанализированы еще четыре многолетних ветви деревьев двух разных насаждений. Возраст одного дерева соответствовал онтогенетическому состоянию g2, двух других – g3. Абсолютный возраст ветвей составлял от 16 до 20 лет. Оси каждой из ветвей в верхней части завершались последовательностью из 6–8 неветвящихся побегов. Скелетная часть ветви имела возраст от 10 до 12 лет. На рисунке 4 представлен результат изменения количества разветвлений в составе этих шести ветвей, включены выборки как из Белгородской, так и из Ленинградской области (рис. 4Б).

Таким образом, на стадиях генеративных онтогенетических состояний программа развития скелета обратноконусовидной верхушечной ветви кроны ясеня сходна. Путем подсчета количества разветвлений в пространстве ветви можно визуализировать некоторые особенности протекания этой программы во времени. Мелкие неветвящиеся побеги верхушечной части ветви и короткоживущие, образующиеся в качестве боковых на крупных ростовых побегах, мало влияют на ход развития скелетной части ветви. Такое сходство и однообразный характер развития ветвей связаны с высокой скоростью роста, свойственной в целом кроне ясеня.

Обсуждение

Надпобеговый уровень структуры дерева привлекал внимание плодородов как наиболее значимый качественный аспект организации кроны, о чем однозначно свидетельствуют работы П. Г. Шитта (Shitt, Metlitsky, 1940). Морфологические характеристики растений в большей степени связаны с наиболее масштабными перестройками онтогенеза и отражают общую программу развития. В настоящее время активно обсуждаются вопросы взаимосвязи популяционной биологии и онтогенетических закономерностей развития в контексте модульной организации растений (Marfenin, 2008; Notov, Zhukova, 2022). Индивидуальное развитие древесного организма происходит, с одной стороны, согласно генетической программе развития, с другой – в условиях меняющейся среды. Для наглядного представления сути

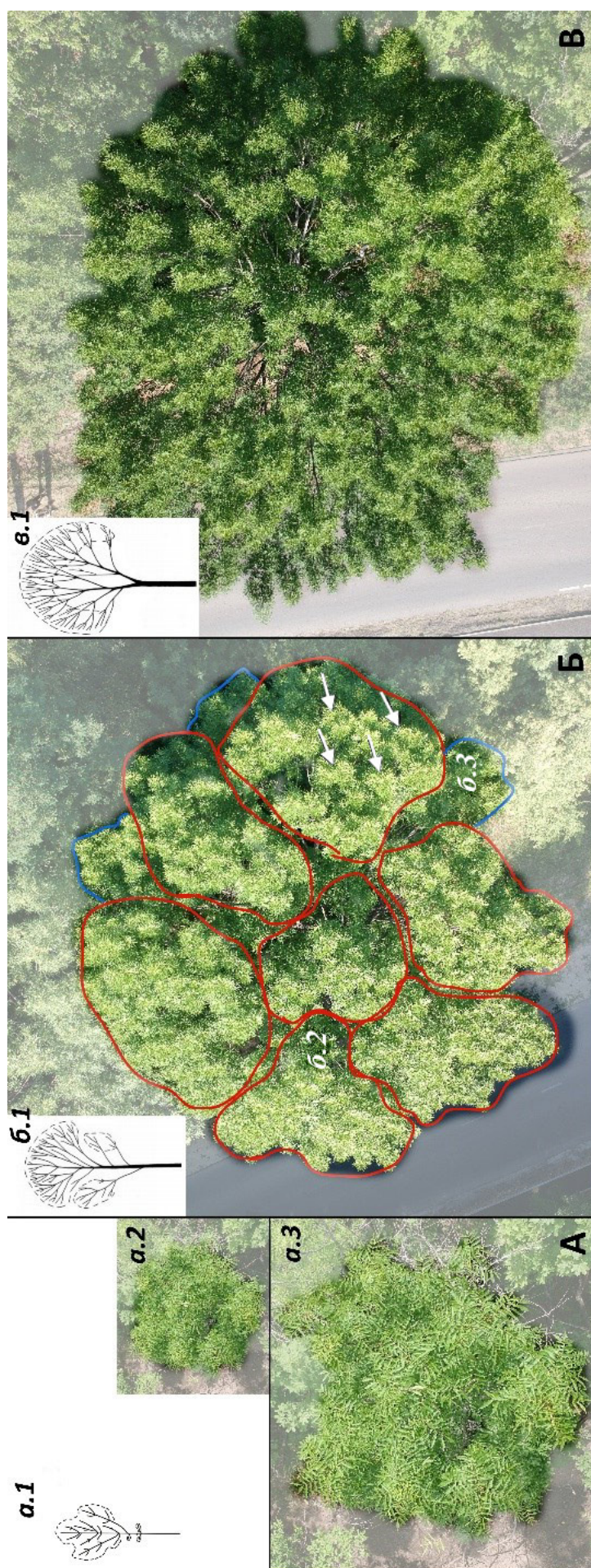


Рис. 2. Вид сверху на крону *Fraxinus excelsior* L. в различных онтогенетических состояниях:

А – виргинильная (v) крона: **a.1** – профиль кроны (v); **a.2** – вид сверху на олиственную крону дерева в масштабе; **a.3** – увеличение вида кроны сверху;

Б – крона g2: **б.1** – профиль кроны g2; **б.2** – побеговые комплексы верхушечных ветвей; **б.3** – нижние ветви кроны, стрелками отмечены отдельные округлые олиственные комплексы; В – крона g3: **г.1** – профиль кроны g3

Fig. 2. Top view of the *Fraxinus excelsior* L. crown in various ontogenetic states:

А – virginal (v) crown: **a.1** – crown profile (v); **a.2** – top view of the leafy crown of a tree adjusted to scale; **a.3** – enlarged view of the crown from above; **Б** – g2 crown: **б.1** – g2 crown profile; **б.2** – shoot complexes of apical branches; **б.3** – lower branches of the crown, arrows mark individual rounded leafy complexes; **В** – g3 crown: **г.1** – g3 crown profile

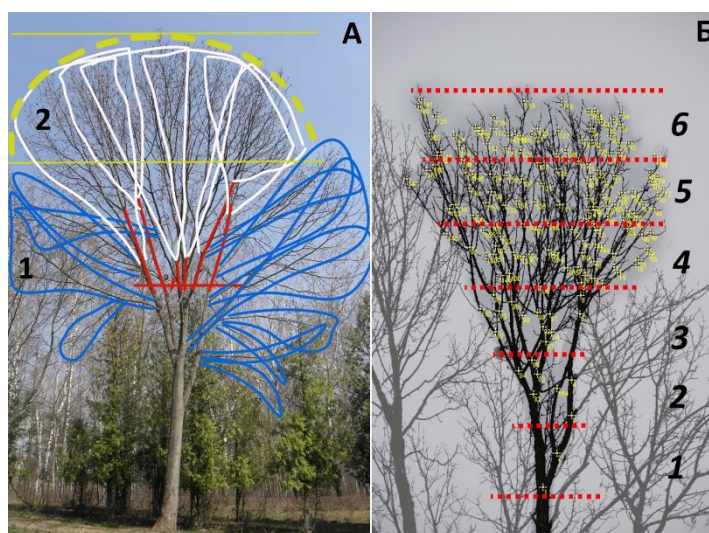


Рис. 3. Ветви в составе кроны дерева *Fraxinus excelsior* L.: А – крона дерева (g2); 1 – ветви нижней части кроны; 2 – ветви верхней части кроны; Б – разделение обратноконусовидной ветви на равные слои

Fig. 3. Branches in the crown of a *Fraxinus excelsior* L. tree: А – tree crown (g2); 1 – branches on the lower part of the crown; 2 – branches on the upper part of the crown; Б – division of an inversed cone-shaped branch into equal layers

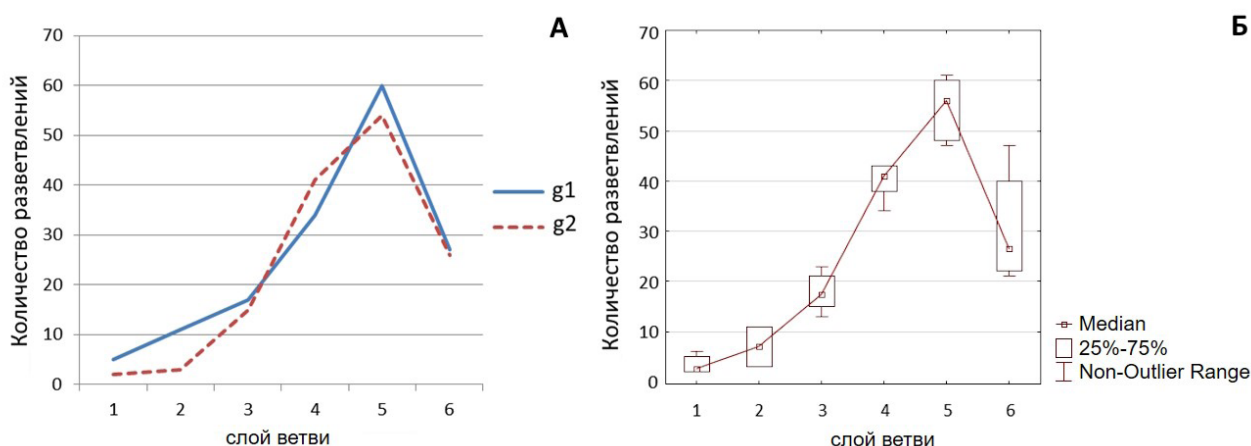


Рис. 4. Количество разветвлений для ветвей верхней части кроны *Fraxinus excelsior* L.:

А – количество разветвлений для шести выделенных слоев ветви, ветви в g1 и g2 соответственно; Б – медианы и разброс для шести ветвей по слоям

Fig. 4. Number of branchings for the branches on the upper part of the crown of *Fraxinus excelsior* L.:

А – number of branches for the selected six layers of the branch, branches in g1 and g2, respectively; Б – medians and scattering for six branches across layers

онтогенетического развития полезно использовать метафору эпигенетического ландшафта, введенную Конрадом Уоддингтоном (Waddington, 1957). Согласно этому воззрению, развитие объекта можно представить как движение шарика сверху вниз по наклонной поверхности. Шарик катится по ложбинкам, олицетворяющим программу развития. В определенных местах пути существуют предусмотренные этой программой точки разветвления, позволяющие сменить траекторию. Таким образом, с одной стороны, цель развития определена конечной формой, с другой – существует «множество» предусмотренных вариантов дифференциации. Если расширить данную метафору и использовать ее для древесного организма в целом, то такой подход хорошо иллюстрирует финальное многообразие крон, даже в пределах вида. «Развилки» онтогенеза, которые предполагают выбор из нескольких возможных путей развития, происходят на

различных уровнях формирования кронового комплекса и возможны в разное время. В соответствии с этим присутствует регуляторная соподчиненность иерархических уровней. Например, ствол дерева определяет появление ветви в конкретном ее проявлении. В то же время в ходе развития ветви в дистальных ее частях формируется «кружево кроны» (мелкие короткоживущие побеги и побеговые комплексы) (Antonova et al., 2012). Размерные характеристики побегов и побеговых систем «кружева» гораздо более жестко определены в качественном и количественном отношении, хотя бы их более мелкими размерами. Пластичность кронового комплекса выражается в возможности внешних условий влиять на выбор той или иной траектории. При этом внешнее воздействие на формирование кронового комплекса на разных этапах онтогенеза будет приводить к различным результатам и, соответственно, различному внешнему

виду дерева. Таким образом, еще раз выявляется значение фактора времени в формировании побегового комплекса кроны дерева.

Форма кроны отражает онтогенетическое состояние дерева, что многократно было показано в работах О. В. Смирновой, ее учеников и последователей (Zaugolnova, 1968; Chistyakova et al., 1989; Smirnova, 2004; Evstigneev, Korotkov, 2016). У модульных организмов, причем у дерева как формы с одревесневающими, а значит фиксированными в определенное время органами, этот путь развития можно проследить, рассматривая структуру ветвей. Морфологическое исследование ветвей позволяет оценить успешность существования дерева в различных экологических условиях (Stamenov, 2023). Детали поливариантности развития онтогенеза дерева выражены в изменениях его формы через развитие структуры. При этом общий канон развития формы кроны для вида, хоть и в широких пределах, успешно сохраняется. Границы варьирования признаков ветвей у разных видов различны, что определяет их способность к выживанию. Сходство структуры более мелких побеговых комплексов выявляется явственнее. У деревьев умеренной зоны, несмотря на большое разнообразие пространственных реализаций длин ростовых побегов и их междоузлий, зависящих от размера листа и общего онтогенетического разнообразия листовых органов, имеется показанное нами ранее сходство основных типов двулетних побеговых систем (Antonova, Fatianova, 2016).

Заключение

Строение верхушечных ветвей *F. excelsior* в онтогенетических состояниях g2 и g3 сходно. В нижней части ветви присутствуют оголенные крупные малочисленные скелетные побеги, постепенно переходящие в составе осей к более коротким побегам. У ветвей теряется лидирующая ось, в связи с чем порядок ветвления у таких побеговых комплексов в обычном понимании выделить не удастся уже на четвертый год развития. Для модульных организмов открытый рост сочетается с регулярным отчуждением части модулей. У древесных растений это выражается в необходимом и естественном изреживании побеговых комплексов разного иерархического уровня. Листья у *F. excelsior* несут только верхушечные побеги ветвей, образующие периферический слой. Длительность жизни особи ясеня связана с успешностью существования этого слоя в условиях сообщества, где постепенно происходит израстание осей, проявляющееся в смене 8–10-листных побегов на 6–8-листные с чрезвычайно короткими междоузлиями (до 10 мм). Эти особенности определяют постоянство форм ветвей и в конечном итоге кроны ясеня в онтогенетических состояниях g2 и g3, что выделяет его среди других менее светолюбивых широколиственных видов.

References / Литература

- Antonova I.S., Fatianova E.V. On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2016;101(6):628-649. [in Russian] (Антонова И.С., Фатьянова Е.В. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны. *Ботанический журнал*. 2016;101(6):628-649). DOI: 10.1134/S000681361606003X
- Antonova I.S., Fatianova E.V., Zaytseva Yu.V., Gnilovskaya A.A. Multiscale shoot systems of some temperate trees (diversity, classification, terminology) (Multimasshtabnost pobegovykh sistem nekotorykh derevyev umerennoy zony [raznoobrazie, klassifikatsiya, terminologiya]). In: N.P. Savinykh (ed.). *Current Problems of Modern Biomorphology (Aktualnye problemy sovremennoy biomorfologii)*. Kirov: Raduga-PRESS; 2012. p.390-403. [in Russian] (Антонова И.С., Фатьянова Е.В., Зайцева Ю.В., Гниловская А.А. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология). В кн.: *Актуальные проблемы современной биоморфологии* / под ред. Н.П. Савиных. Киров: Радуга-ПРЕСС; 2012. С. 390-403).
- Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Poltinkina I.V. Diagnoses and keys of the age states for forest plants. Trees and shrubs (Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derevy i kustarniki). Moscow: Prometei; 1989. [in Russian] (Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Москва: Прометей; 1989).
- Coker T.L.R., Rozsypálek J., Edwards A., Harwood T.P., Butfoy L., Buggs R.J.A. Estimating mortality rates of European ash (*Fraxinus excelsior*) under the ash dieback (*Hymenoscyphus fraxineus*) epidemic. *Plants, People, Planet*. 2019;1(1):48-58. DOI: 10.1002/ppp3.11
- Crimaldi M., Carteni F., Bonanomi G., Giannino F. Integration of a system dynamics model and 3D tree rendering – VISmaF Part II: Model development, results and potential agronomic applications. *Agronomy*. 2023;13(1):218. DOI: 10.3390/agronomy13010218
- Demol M., Wilkes P., Raunonen P., Krishna Moorthy S.M., Calders K., Gielen B. et al. Volumetric overestimation of small branches in 3D reconstructions of *Fraxinus excelsior*. *Silva Fennica*. 2022;56(1):10550. DOI: 10.14214/sf.10550
- Dobrowolska D., Hein S., Oosterbaan A., Wagner S., Clark J., Skovsgaard J.P. A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 2011;84(2):133-148. DOI: 10.1093/forestry/cpr001
- Doonan J.M., Budde K.B., Kosawang C., Lobo A., Verbylaite R., Brealey J.C. et al. Multiple, single trait GWAS and supervised machine learning reveal the genetic architecture of *Fraxinus excelsior* tolerance to ash dieback in Europe. *bioRxiv: The Preprint Server for Biology*. [preprint] 2023. DOI: 10.1101/2023.12.11.570802
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(2):1-31. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1
- Gan Y., Wang Q., Iio A. Tree crown detection and delineation in a temperate deciduous forest from UAV RGB imagery using deep learning approaches: Effects of spatial resolution and species characteristics. *Remote Sensing*. 2023;15(3):778. DOI: 10.3390/rs15030778
- Hermes D.A., McCullough D.G. Emerald ash borer invasion of North America: history, biology, ecology, impacts, and management. *Annual Review of Entomology*. 2014;59:13-30. DOI: 10.1146/annurev-ento-011613-162051
- Huo L., Lindberg E., Holmgren J. Towards low vegetation identification: A new method for tree crown segmentation from LiDAR data based on a symmetrical structure detection algorithm (SSD). *Remote Sensing of Environment*. 2022;270:112857. DOI: 10.1016/j.rse.2021.112857
- Li Q., Liu Z., Jin G. Impacts of stand density on tree crown structure and biomass: A global meta-analysis. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2022;326:109181. DOI: 10.1016/j.agrformet.2022.109181

- Marfenin N.N. Fundamental laws of modular organization in biology (Fundamentalnye zakonomernosti modulnoy organizatsii v biologii). *Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2008;(9):147-161. [in Russian] (Марфенин Н.Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии. *Вестник Тверского государственного университета. Серия: биология и экология*. 2008;(9):147-161).
- Mosaffaei Z., Jahani A. Modeling of ash (*Fraxinus excelsior*) bark thickness in urban forests using artificial neural network (ANN) and regression models. *Modeling Earth Systems and Environment*. 2021;7(4):1443-1452. DOI: 10.1007/s40808-020-00869-9
- Neshataev Yu.N. Geobotanical characteristics of forest types in the *Les Na Vorskle* Nature Reserve (Geobotanicheskaya kharakteristika tipov lesa zapovednika "Les na Vorskle"). In: Yu.N. Neshataev (ed.). *Comprehensive Studies on Biogeocenoses of Forest-Steppe Oak Forests (Kompleksnye issledovaniya biogeotsenozov lesostepnykh dubrav)*. Leningrad; 1986. p.32-43. [in Russian] (Нешатаев Ю.Н. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника «Лес на Ворскле». В кн.: *Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав* / под ред. Ю.Н. Нешатаева. Ленинград; 1986. С.32-43).
- Notov A.A., Zhukova L.A. Modular organisms as objects of population biology. *Wulfenia*. 2022;29:9-27. Available from: https://www.zobodat.at/pdf/Wulfenia_29_0009-0027.pdf [accessed Nov. 15, 2023].
- Shitt P.G., Metlitsky Z.A. Fruit growing (Plodovodstvo). Moscow: Selkhozgiz; 1940. [in Russian] (Шитт П.Г., Метлицкий З.А. Плодоводство. Москва: Сельхозгиз; 1940).
- Smirnova O.V. (ed.). East European forests: history in the Holocene, and the present (Vostochnoevropeyskiye lesa: istoriya v golotsene i sovremennost). Moscow: Nauka; 2004. [in Russian] (Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О.В. Смирновой. Москва: Наука; 2004).
- Stamenov M. Crown architecture in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. on the southeast border of its area (on the example of the Volgograd region). *Steppe Science*. 2023;(4):90-105. [in Russian] (Стаменов М. Архитектура кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. на юго-восточной границе ареала (на примере Волгоградской области). *Вопросы степеведения*. 2023;(4):90-105). DOI: 10.24412/2712-8628-2023-4-90-105
- Waddington C.H. The strategy of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology. London: George Allen & Unwin, Ltd.; 1957.
- Wenyan X., Weiwei Z., Yunming C. Climate mediates the effects of forest gaps on tree crown allometry. *Forest Ecology and Management*. 2022;525:20563. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120563
- Zaugolnova L.B. Age stages in the ontogenesis of the common ash tree (*Fraxinus excelsior* L.) (Vozrastnye etapy v ontogeneze yasenya obyknovennogo [*Fraxinus excelsior* L.]). In: A.A. Uranov (ed.). *Issues of Morphogenesis in Flowering Plants and Structure of Their Populations (Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rasteniy i stroyeniya ikh populyatsiy)*. Moscow: Nauka; 1968. p.81-102. [in Russian] (Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). В кн.: *Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций* / под ред. А.А. Уранова. Москва: Наука; 1968. С.81-102).
- Zaugolnova L.B. Anatomical and morphological structure of leaves and buds in different age groups of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) (Anatomo-morfologicheskoye stroyeniye listyev i pochek u raznykh vozrastnykh grupp yasenya obyknovennogo [*Fraxinus excelsior* L.]). *Biologicheskiye nauki = Biological Sciences*. 1971;9(93):56-64. [in Russian] (Заугольнова Л.Б. Анатомо-морфологическое строение листьев и почек у разных возрастных групп ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). *Биологические науки*. 1971;9(93):56-64).

Информация об авторах

Ирина Сергеевна Антонова, кандидат биологических наук, доцент, старший преподаватель, Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9, ulmaceae@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3810-0333>

Мария Сергеевна Телевинова, аспирант, Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9, m_s_t@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0066-7887>

Information about the authors

Irina S. Antonova, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Senior Lecturer, St. Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russia, ulmaceae@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3810-0333>

Maria S. Televinova, Postgraduate Student, St. Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russia, m_s_t@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0066-7887>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 17.02.2024; одобрена после рецензирования 31.05.2024; принята к публикации 05.06.2024. The article was submitted on 17.02.2024; approved after reviewing on 31.05.2024; accepted for publication on 05.06.2024.