

ТИП ВЕТВЛЕНИЯ И ФОРМА КРОНЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ДИССИММЕТРИЕЙ

А. И. ТОЛСТОПЯТЕНКО

(Кафедра лесоводства, геологии и охраны природы)

Исследуются типы ветвления и формы кроны древесных растений в зависимости от диссимметрических признаков — энантиоморфизма листьев (хвои), филлотаксиса, гомо- и антидромии побегов разных порядков ветвления. Развивается положение о радиальном, билатеральном и спиральном распределении метамеров у основания конуса нарастания. Полиморфность растительных организмов по числу боковых образований и углу их отхода от осевых, а также механизм связи вегетативного и генеративного морфогенеза объясняются различным соотношением диссимметрических форм на побегах и распределением диссимметрических метамеров на поясе апекса.

Многообразие древесных растений по морфологическим признакам общеизвестно [8, 14, 20]. В этом плане особенно хорошо изучены основные лесообразователи: сосна, ель, дуб, ильм, береза и др. Выделено различное число форм по габитусу кроны, типу ветвления, характеру коры и многим другим признакам. Например, только сосна обыкновенная имеет более 20 географических рас и около 100 форм и разновидностей [5, 8]. Многообразие форм объясняется, как правило, экологическими факторами [1, 4, 13, 20], влияние которых бесспорно, однако механизм формирования фенотипа трудно поддается расшифровке. В последние годы все большее внимание уделяется диссимметрическим признакам, которые зависят от физиологии морфообразовательных процессов [2, 11, 16—19] и структурной организации морфогенеза [17—19]. В связи с этим нами изучалась зависимость типов ветвления, форм кроны древесных пород (как ведущих признаков, коррелирующих с хозяйственно ценными характеристиками) от морфологических проявлений диссимметрии.

Методика

Исследования проводили на территории северо-западных областей и Центрального района Нечерноземной зоны РСФСР в 1985—1988 гг. Изучали в основном древесные породы, у которых тип ветвления и форма кроны хорошо выражены: береза, ольха, тополь, дуб, ильм, сосна, ель, пихта и лиственница. Типы ветвления: гребенчатый, щетковидный и плосковетвистый [17, 20]; формы кроны: узкокронные, рядовые (промежуточные), ширококронные и плакучие [3, 4, 10, 13, 17]. Разделение признаков на энантиморфы проводили по нашей методике и методикам других авторов [9, 10, 11, 16—19]. Углы отхода боковых ветвей измеряли не только в средней части кроны [1, 4, 13, 20], но и в верхней, где в меньшей степени сказывалось формообразующее влияние внешней среды. При изучении анатомии и морфологии листорасположения, пластохронности закладки лис-

товых примордиев у основания апекса использовали методики, представленные в работах [5, 8, 10, 14, 15], а при установлении спиральности заложения зачатков на апексах, симметризации и диссимметризации метамеров учитывали принципы, предложенные в работах [15, 18]. В процессе проведения исследований определяли тип ветвления, форму кроны, условия произрастания, возраст деревьев и порядки ветвления. Биометрические данные являются многократно-средними по тому или иному признаку. Ряды распределения составляли с учетом различных экологических и индивидуальных факторов. Парный линейный регрессионный и корреляционный анализы проводили методом наименьших квадратов [6]. В настоящем сообщении даются примеры, составленные в основном с использованием результатов исследований сосны обыкновенной.

Результаты

На годичных побегах древесных растений (от нижнего почечно-чешуйного кольца до первого более или менее развитого листа) имеется зона, свободная от листьев, которая нами названа зоной равновесного энантиоморфного состояния (РЭС). Установлено, что ее длина (l_3), диаметр (d_{π}) и коэффициент формы (K_3) тесно связаны с другими

Характеристики вегетативных побегов древесных растений

Показатель	Условное обозначение	Формула определения	Показатель	Условное обозначение	Формула определения
Длина зоны РЭС, см	РЭС	l_3	Количество листьев на побеге, %:	$L_{л}$	—
Коэффициент формы: зоны РЭС	K_3	$d_{п}/l_3$			
побега	$K_{п}$	$d_{п}/l_{п}$	правых	$P_{п}$	—
Коэффициент диссимметрии побега	$K_{д}$	$l_3/l_{п}$	Длина хвои (для хвойных), см	$l_{х}$	—
			Коэффициент диссимметрии:		
			листьев	$K_{л}$	$L_{л}/P_{п}$
			хвои	$K_{х}$	$L_{х}/P_{х}$

диссимметрическими и биометрическими характеристиками. Некоторые из них приводятся в табл. 1.

На каждом годичном побеге, левом или правом по листорасположению, могут преобладать правые или левые изомеры листьев (хвои) или их количество может быть равным. От годичного побега могут отходить, преобладая по числу, боковые побеги одного знака по филлотаксису или их может быть равное число. На основании сочетания этих показателей устанавливаются варианты соотношения диссимметрических форм на вегетативных побегах (ВВП), по которым взаимосвязанно и взаимозависимо распределяются значения многих биометрических показателей (табл. 2).

На рис. 1 приводится пример распределения значений $K_{п}$ и K_3 по ВВП рядовой формы сосны обыкновенной. Эта пара характеристик имеет обратное распределение по вариантам, что дает возможность не только судить об одной из них по другой, но и устанавливать их графическим методом.

Поскольку листорасположение обусловлено генетически, а изомерия листьев — цитоплазматически, ВВП разделены на группы (А, Б, В, Г) по принципу доминантности филлотаксиса. Заложение боковых побегов также определяется генетически, но менее жестко, чем осевого побега, что позволяет выявить характер связей и вероятные переходы между ВВП. Ниже приводится схема правого (ПЦС) и левого (ЛЦС) циклов связей между ВВП, где цитоплазматическая связь показана одинарной, а генетическая — двойной стрелкой (схема 1). У правого цикла связей является доминантной правая основная (генетическая) спираль филлотаксиса, а левая — рецессивна, у левого цикла связей — наоборот.

Каждый цикл разделяется на две половины. Первая половина ПЦС включает I, IX и III варианты, вторая — II, X и IV; первая половина ЛЦС — V, XI и VII, вторая — VI, XII и VIII варианты.

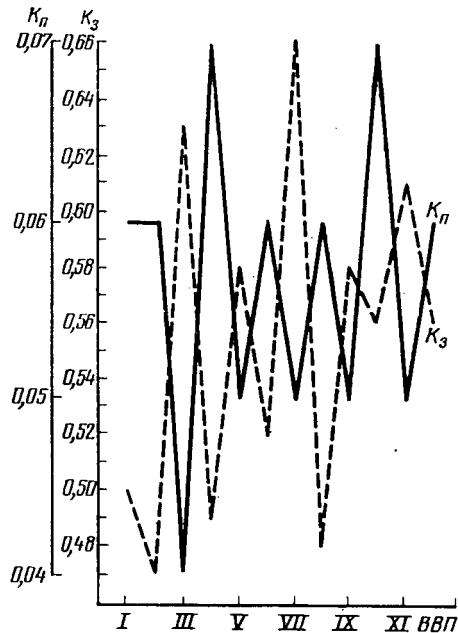


Рис. 1. Обратное распределение значений $K_{п}$ и K_3 по ВВП для рядовой формы сосны обыкновенной.

Варианты сочетания диссимметрических форм на вегетативных побегах древесных растений

Группа ВВП	№ ВВП	Формула варианта вегетативного побега	
		полная	сокращенная
А	I	Ос. пб. (П), листья (П), бок. пб. (П)	П—П—П
	II	Ос. пб. (П), листья (П), бок. пб. левый	П—П—Л
	III	Ос. пб. (П), листья левые (Л), бок. пб. (П)	П—Л—П
	IV	Ос. пб. (П), листья левые (Л), бок. пб. левый	П—Л—Л
Б	V	Ос. пб. левый (Л), листья левые (Л), бок. пб. левый (Л)	Л—Л—Л
	VI	Ос. пб. (Л), листья (Л), бок. пб. правый (П)	Л—Л—П
	VII	Ос. пб. (Л), листья правые (П), бок. пб. (Л)	Л—П—Л
В	VIII	Ос. пб. (Л), листья правые (П), бок. пб. правый	Л—П—П
	IX	Ос. пб. (П), лист. рацемат (Р), бок. пб. (П)	П—Р—П
Г	X	Ос. пб. (П), лист. рацемат (Р), бок. пб. (Л)	П—Р—Л
	XI	Ос. пб. (Л), лис. (Р), бок. пб. (Л)	Л—Р—Л
	XII	Ос. пб. (Л), лист. (Р), бок. пб. (П)	Л—Р—П

Примечание. Ос. пб. — осевой побег; бок. пб. — боковой побег.

В пределах каждой половины связь цитоплазматическая, а между половинами — генетическая (слабая). Прямая и обратная связь между ПЦС и ЛЦС обусловлена генетически (прочная) и только через варианты IV и V, X и XI.

На схеме 2 приведены характер связей и значения некоторых характеристик по ВВП рядовой формы сосны для трех порядков ветвления (ПВ). Такое распределение позволяет производить глубокий анализ взаимозависимости и взаимовлияния признаков. В самой тесной связи с распределением значений характеристик по ВВП и ПВ находится распределение ПВ по ВВП, от чего зависит признак насыщенности кроны побегами, в том числе и генеративными. В табл. 3 дан пример распределения ПВ по ВВП и ВВП по ПВ рядовой формы сосны, на основании которого можно составить полное представление о том, какие сочетания диссимметрических форм приурочены к определенным

ПВ и какие ПВ тяготеют к определенным ВВП. Для узкокронных форм любой древесной породы рацемические и близкие к ним гомодромные ВВП тяготеют к высоким порядкам ветвления (I и II), для ширококронных характерны антидромные, а для рядовых (промежуточных) наиболее часто встречающихся форм — гетеродромные сочетания диссимметрических форм на побегах.

Анализируя данные о приуроченности мужских и женских генеративных побегов к определенным вариантам диссимметрических форм (рис. 2), нетрудно заключить, что узкокронные формы древесных пород должны очень плохо плодоносить. Этот факт также отмечается в литературе [4, 5, 8, 10, 12, 13]. Указанные формы буквально сложены из IX, X, XI и XII ВВП, которые

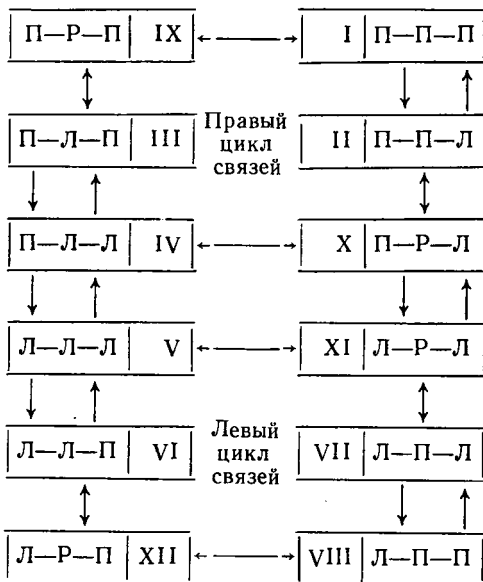


Схема 1. Циклы и характер связей между ВВП.

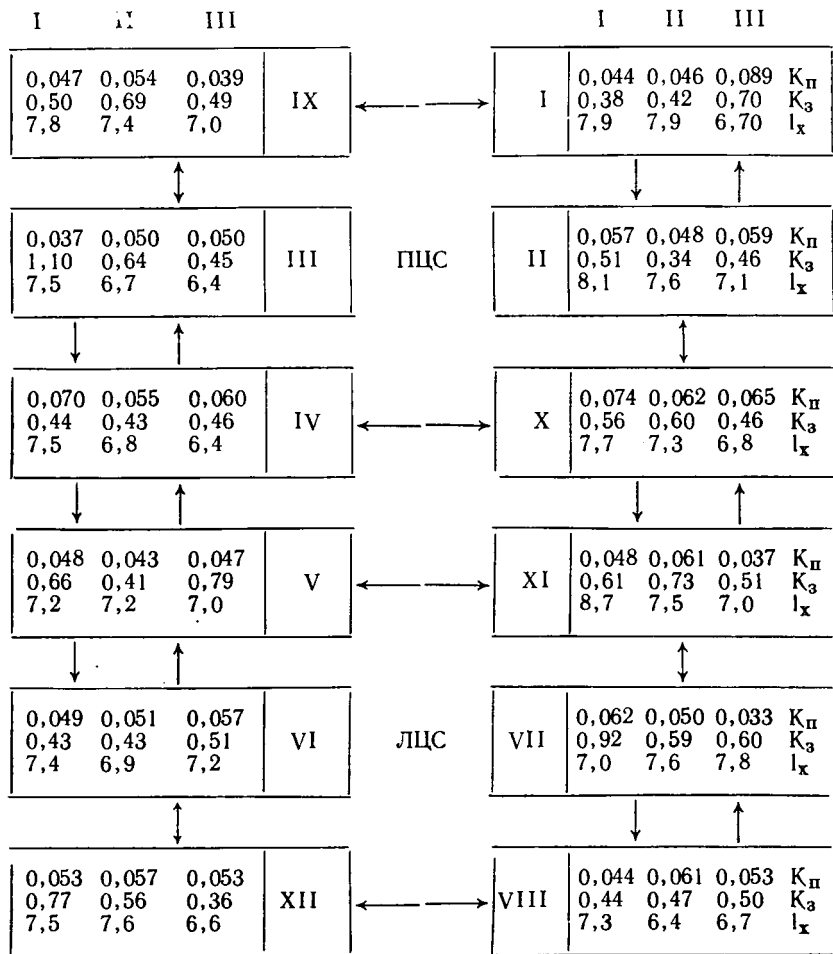


Схема 2. Характер связей и значения характеристик по ВВП сосны обыкновенной.

или гомодромны по сочетанию диссимметрических форм, или тяготеют к тому. Женской сексуализации благоприятствует соответствие диссимметрии филлотаксиса осевого побега или рядом отходящих боковых побегов любого ПВ и изомерии листьев (хвои), а мужской — наоборот. Микростробилы приурочены к низким порядкам ветвления (III—V), а макростробилы — к высоким (схема 2 и табл. 3).

В табл. 4 приводится пример зависимости характеристик от коэффициента диссимметрии хвои (K_x для сосны) как аргумента. Уравнения регрессии обратной связи здесь не даются. Связь очень тесная, коэффициент корреляции близок к единице. Следует обратить внимание, что ряды распределения не сквозные (по всем ВВП), а в пределах определенных групп. Это подчеркивает их неоднородность на диссимметрическом уровне. Интересно отметить, что некоторые варианты входят в несколько групп, т.е. указанное сочетание диссимметрических форм в разных ситуациях неодинаково коррелирует с данным признаком, связь может быть даже обратной по знаку.

Итак, насыщенность кроны побегами и возможное обилие плодоношения древесных растений зависят от количества побегов тех ПВ и диссимметрических вариантов, которые благоприятствуют этим признакам, а компактность (плотность) кроны или ее ажурность (рыхлость) — не только от количества боковых побегов разных ПВ (особенно 1-го ПВ), но и от угла отхода их и листьев от осевых побегов. Что обуславливает данные признаки? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо исходить из симметризации и диссимметризации раститель-

ных организмов в процессе их онтогенеза [18]. Каждому основному типу листорасположения — мутовчатому, супротивному и очередному — соответствует определенный тип распределения диссимметрических метамеров на поясе (у основания) осевого апекса. Любому типу филлотаксиса в зачаточном состоянии присуще спиральное (парастихное) сложение. Соотношение левых и правых парастих на апексе определяется числами высокого порядка основного, реже производных рядов Фибоначчи, а угол дивергенции в этот период равен $137,50776^\circ$ [15, 17]. Отношение высоких чисел равно числу «золотого сечения» — 0,6180339, т. е. дробление (распределение) общего клеточно-меристематического кольца (пояса) у основания апекса происходит при критическом соотношении диссимметрических метамеров. Тип распределения инициального пояса на проапексы примордиев обусловлен генотипом (как и дробление зиготы) и может быть радиальным, билатеральным или спирально-очередным. Общее исходное число метамеров (ИЧМ) на поясе апекса равно квадрату одного из чисел основного или производного ряда Фибоначчи, начиная с 3-го числа, например:

$$K_3^2 = 1^2; K_4^2 = 2^2; K_5^2 = 3^2; K_6^2 = 5^2; K_7^2 = 8^2; K_8^2 = 13^2; K_9^2 = 21^2 \dots \text{ и т. д.}$$

У каждой группы есть свое, строго определенное число вариантов распределения диссимметрических метамеров (ВРДМ). Группы вариантов и их числа приведены в табл. 5. Анализируя данные табл. 5, нетрудно убедиться в том, что количество боковых побегов зависит от типа развития, присущего тому или иному виду или форме.

Инициальную группу клеток (ИГК) можно еще назвать энантиоморфным клеточным очагом (ЭКО), так как есть основания полагать, что меристематическая группа клеток проапекса примордия обособляется от соседней именно по диссимметрическому признаку

Таблица 3

Распределение ПВ по ВВП и ВВП по ПВ рядовой формы сосны обыкновенной (%)

№ ВВП	ПВ					Среднее
	I	II	III	IV	V	

Распределение ПВ по ВВП						
I	24,1	18,7	11,9	8,6	2,0	13,1
II	3,8	24,5	13,4	9,4	2,0	10,6
III	2,0	1,0	1,0	2,0	1,0	1,4
IV	2,0	2,0	9,8	5,7	40,0	11,9
V	42,6	25,3	10,4	13,3	2,0	18,7
VI	8,7	14,4	26,5	28,7	1,0	15,9
VII	2,7	2,3	2,0	2,0	1,0	2,0
VIII	4,3	3,7	15,1	16,8	45,0	17,0
IX	2,1	1,0	2,0	2,0	1,0	1,6
X	2,9	2,0	2,0	2,0	3,0	2,4
XI	2,8	2,0	2,0	2,0	1,0	2,0
XII	2,0	3,1	3,9	7,5	1,0	3,5

Распределение ВВП по ПВ						
I	15,3	43,4	39,3	1,0	1,0	
II	4,1	51,2	40,3	3,4	1,0	
III	35,6	1,3	60,4	1,7	1,0	
IV	1,1	4,4	41,3	6,3	46,9	
V	27,5	43,7	22,6	5,2	1,0	
VI	5,2	31,8	38,9	23,1	1,0	
VII	47,4	13,5	36,8	1,3	1,0	
VIII	3,3	8,4	33,7	13,1	41,5	
IX	85,6	1,0	11,4	1,0	1,0	
X	5,0	1,0	42,2	12,2	39,8	
XI	45,1	23,3	27,0	2,5	2,1	
XII	4,3	8,9	41,3	43,5	2,0	

Среднее	23,4	19,4	36,3	7,1	11,6
---------	------	------	------	-----	------

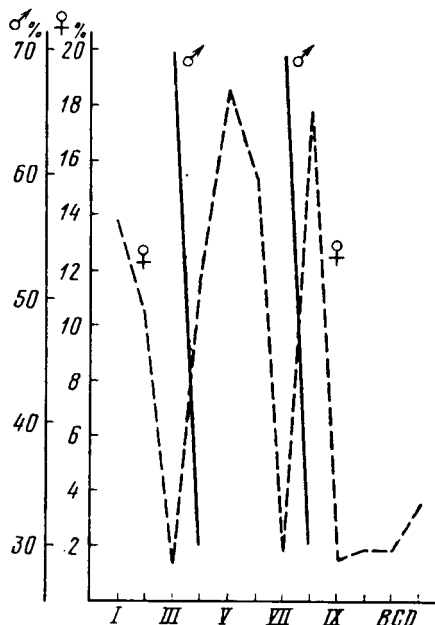


Рис. 2. Распределение побегов женской и мужской сексуализации по вариантам соотношения диссимметрических форм (ВСД) на побегах сосны обыкновенной.

Связь коэффициента диссимметрии хвои с другими характеристиками по ВВП рядовой формы сосны обыкновенной

ку, хотя и несет в себе начала обоих изомеров, однако преобладает один или соотношение равное, но на своем числовом уровне.

В табл. 5 приведены группы и варианты только для основного ряда чисел Фибоначчи, но в природе часто наблюдаются отклонения, и не только на отдельных деревьях, но и на отдельных побегах в пределах кроны. Производные ряды чисел Фибоначчи образуются из основного путем сложения, умножения, сдвигов и сложения одного ряда относительно другого. Имеются такие ряды: 0—1—3—4—7—11—18—29—47—76—... и т. д., или 0—2—2—4—6—10—16—26—42—..., или 0—3—3—6—9—15—24—39—63—... и т. д. Основной ряд менее энергоемкий, но наиболее стабильный (устойчивый), поэтому, как правило, в процессе роста годовые побеги возвращаются на устойчивый ряд развития (например, гроздишечная форма сосны). Лабильность растительных организмов относительно энергетических состояний по рядам чисел Фибоначчи (а их бесчисленное множество) — один из перспективных путей в селекции. Необходимо отметить, что соотношение ИГК и число диссимметрических метамеров в ИГК могут быть не только такими, как в графе «наблюдаемое или вероятное», но всегда ИЧМ близко к соответствующему K^2 , а ИГК — к теоретическому. Кстати, небольшими отклонениями объясняется, например, наличие (выщепление) разновеликих боковых побегов в мутовках сосны. Как видно из табл. 5, развитие может быть прямым и обратным; у данной формы оно может постоянно изменяться на определенной стадии развития и тем самым обуславливать количество и толщину боковых побегов с определенных порядков ветвления. Эти закономерности и лежат в основе различных типов ветвления и форм кроны. Углы отхода боковых побегов от осевых на любых порядках ветвления тесно связаны с углами дивергенции примордиев и гомо- и антидромностью диссимметрических форм побегов, от чего и зависят узкокронность (компактность, плотность) или ширококронность (рыхлость, ажурность). Например, соответствие диссимметрии филлотаксиса побега и преобладающих измеров листьев (хвои) на нем (гомодромность по двум дисспризнакам) определяет прилегание листьев к побегу, как на женских (плодущих) побегах сосны, а несоответствие (антидромность) — наличие торчащих листьев (хвои), как на мужских побегах, что не препятствует рассеиванию пыльцы.

Имеется всего 8 групп ВРДМ, дальнейшее отношение членов любого ряда чисел Фибоначчи дает числа «золотого сечения», то есть такие группы метамеров совершенно неустойчивы, они не могут определиться диссимметрически и начать развитие в том или ином направлении. Число ВРДМ в каждой группе равно номеру группы плюс единица. Физический смысл чисел рядов Фибоначчи заключается в том, что они при-

№ ВВП	г	Уравнения регрессии
K_x и K_d		
II, V, VI	-0,99	$\hat{y} = 0,1384 - 0,0089x$
I, III, XI	-0,93	$\hat{y} = 0,12 - 0,026x$
IV, VI, XII	+0,97	$\hat{y} = 0,072 + 0,012104x$
III, VIII, IX	-0,92	$\hat{y} = 0,1181 - 0,0254x$
III, X, XI	-0,67	$\hat{y} = 0,129 - 0,002874x$
K_x и K_3		
I, III, IX	+0,82	$\hat{y} = 0,522 + 0,047x$
II, IV, V	+0,88	$\hat{y} = 0,4535 + 0,02x$
III, VIII, X	+0,73	$\hat{y} = 0,47 + 0,084x$
III, VI, VII	-0,94	$\hat{y} = 0,691 - 0,043x$
IV, VII, XI	-0,99	$\hat{y} = 0,6752 - 0,0567x$
III, XI, XII	+0,74	$\hat{y} = 0,54 + 0,048x$
$\{K_x$ и K_n		
I, II, X	+0,88	$\hat{y} = 0,0611 + 0,00653x$
III, VIII, XI	-0,97	$\hat{y} = 0,0575 - 0,00652x$
IV, V, VI	-0,85	$\hat{y} = 0,086 - 0,006652x$
I, VII, VIII	-0,99	$\hat{y} = 0,0645 - 0,036x$
VII, IX, XII	+0,53	$\hat{y} = 0,044 + 0,00896x$
IV, IX, XII	+0,90	$\hat{y} = 0,046 + 0,00662x$

**Группы и варианты распределения
диссимметрических метамеров**

№ ВРДМ	Количество ИГК на апексе и число Диссимметрических метамеров в ИГК (в скобках)			
	теоретическое		наблюдаемое или вероятное	
	прямое	обратное	прямое	обратное
I группа ВРДМ, ИЧМ = 1 ² = 1				
I	1 (1)	1 (1)	1 (1)	1 (1)
II	1 (2)	2 (1)	1 (1)	1 (1)
II группа ВРДМ, ИЧМ = 2 ² = 4				
I	2 (2)	2 (2)	2 (2)	2 (2)
II	1 (3)	3 (1)	1 (2) + 1 (2)	2 (1) + 2 (1)
III	1 (5)	5 (1)	1 (3) + 1 (2)	3 (1) + 2 (1)
III группа ВРДМ, ИЧМ = 3 ² = 9				
I	3 (3)	3 (3)	3 (3)	3 (3)
II	2 (5)	5 (2)	2 (3) + 1 (3)	3 (2) + 3 (1)
III	1 (8)	8 (1)	1 (7) + 1 (2)	7 (1) + 2 (1)
IV	1 (13)	13 (1)	1 (2) + 1 (7)	2 (1) + 7 (1)
IV группа ВРДМ, ИЧМ = 5 ² = 25				
I	5 (5)	5 (5)	5 (5)	5 (5)
II	3 (8)	8 (3)	3 (7) + 1 (4)	7 (3) + 4 (1)
III	2 (13)	13 (2)	1 (13) + 1 (12)	13 (1) + 12 (1)
IV	1 (21)	21 (1)	1 (21) + 1 (4)	21 (1) + 4 (1)
V	1 (34)	34 (1)	1 (25)	25 (1)
V группа ВРДМ, ИЧМ = 8 ² = 64				
I	8 (8)	8 (8)	8 (8)	8 (8)
II	5 (13)	13 (5)	5 (12) + 1 (4)	12 (5) + 4 (1)
III	3 (21)	21 (3)	2 (21) + 1 (22)	21 (2) + 22 (1)
IV	2 (34)	34 (2)	1 (34) + 1 (30)	34 (1) + 30 (1)
V	1 (55)	55 (1)	1 (55) + 1 (9)	55 (1) + 9 (1)
VI	1 (89)	89 (1)	1 (64)	64 (1)
VI группа ВРДМ, ИЧМ = 13 ² = 169				
I	13 (13)	13 (13)	13 (13)	13 (13)
II	8 (21)	21 (8)	7 (21) + 1 (22)	21 (7) + 22 (1)
III	5 (34)	34 (5)	4 (34) + 1 (33)	34 (4) + 33 (1)
IV	3 (55)	55 (3)	2 (55) + 1 (59)	55 (2) + 59 (1)
V	2 (89)	89 (2)	1 (89) + 1 (80)	89 (1) + 80 (1)
VI	1 (144)	144 (1)	1 (144) + 1 (25)	144 (1) + 25 (1)
VII	1 (233)	233 (1)	1 (169)	169 (1)
VII группа ВРДМ, ИЧМ = 21 ² = 441				
I	21 (21)	21 (21)	21 (21)	21 (21)
II	13 (34)	34 (13)	12 (34) + 1 (33)	34 (12) + 33 (1)
III	8 (55)	55 (8)	7 (55) + 1 (56)	55 (7) + 56 (1)
IV	5 (89)	89 (5)	4 (89) + 1 (85)	89 (4) + 85 (1)
V	3 (144)	144 (3)	2 (144) + 1 (153)	144 (2) + 153 (1)
VI	2 (233)	233 (2)	1 (233) + 1 (208)	233 (1) + 208 (1)
VII	1 (377)	377 (1)	1 (377) + 1 (64)	377 (1) + 64 (1)
VIII	1 (610)	610 (1)	1 (441)	441 (1)
VIII группа ВРДМ, ИЧМ = 34 ² = 1156				
I	34 (34)	34 (34)	34 (34)	34 (34)
II	21 (55)	55 (21)	20 (55) + 1 (56)	55 (20) + 56 (1)
III	13 (89)	89 (13)	12 (89) + 1 (88)	89 (12) + 88 (1)
IV	8 (144)	144 (8)	7 (144) + 1 (148)	144 (7) + 148 (1)
V	5 (233)	233 (5)	4 (233) + 1 (224)	233 (4) + 224 (1)
VI	3 (377)	377 (3)	2 (377) + 1 (402)	377 (2) + 402 (1)
VII	2 (610)	610 (2)	1 (610) + 1 (546)	610 (1) + 546 (1)
VIII	1 (987)	987 (1)	1 (987) + 1 (169)	987 (1) + 169 (1)
IX	1 (1597)	1597 (1)	1 (1156)	1156 (1)

близительно (округленно) равны значениям чисел циркулярно-замкнутого процесса, разделенного «золотыми сечениями», например углам круга: 360° ; 222,49224; 137,50776; 84,98448; $52,52328^\circ$... и т. д., поэтому их отношения позволяют направленно и наиболее быстро (особенно числа основного ряда) привести любые две величины к делению их суммы в крайнем и среднем отношении. Очевидно, циркулярно-замкнутые процессы самопроизвольно делятся (дробятся) «золотыми сечениями» до бесконечности. Если две величины взаимозависимы, то «золотое сечение» их суммы является критическим, что чрезвычайно важно как в неорганическом (взрывы, распады), так и в органическом мире. Деление клеток, дробление морулы, распределение проапексов примордиев (на ИГК или ЭКО) начинаются с критического соотношения диссимметрических метамеров. По-видимому, развитие любого организма от зиготы или от вегетативного начала идет от критического соотношения компонентов (метамеров), которое выражается числами рядов Фибоначчи высоких порядков. В процессе развития у растений (например, до полного формирования зародыша) отношения разноименных метамеров постепенно уменьшаются от вариантов VIII группы до вариантов I группы, а потом у голосеменных — возрастая, начиная от всходов и сеянцев, где ИГК/ЧМ = $1/2$ или $1/3$, до вариантов V группы ($3/8$, $5/13$); у покрытосеменных тип развития остается на уровнях вариантов I и II групп. При переходе к генерации типы развития резко меняются на варианты распределения метамеров высоких порядков и прямые на обратные. Периодические симметризация и диссимметризация структурных элементов связаны именно с переходами морфофизиологических процессов с одного варианта или типа развития на другой. Изменение типа ветвления, листорасположения и формы листьев при переходе к репродукции отмечается многими авторами [5, 7, 8, 12, 14]. Эти изменения связаны со сменой диссимметрических вариантов. Начальные варианты каждой группы на растительных организмах, как правило, выражены морфологически и так или иначе наблюдаются визуально. Более глубокие переходы и распределения диссимметрических метамеров по вариантам каждой группы, очевидно, происходят на уровне органелл, органоидов, макро- и просто молекул в процессе внутриклеточного развития.

Заключение

Установление любых сочетаний диссимметрических форм на побегах древесных растений дает возможность определять варианты, которые в процессе поиска связей между признаками являются особенно эффективными.

Существование прямых и обратных связей между вариантами соотношения диссимметрических форм позволяет выявить правый и левый циклы, на основании которых можно составить реальное представление о естественных переходах и взаимных влияниях признаков, при этом появляется возможность целенаправленного воздействия на них. Исходя из значений характеристик побегов древесных растений, распределяемых по вариантам, можно выявить связь биометрических данных с диссимметрическими формами, что представляет теоретическую и практическую ценность.

Многообразие типов и форм древесных растений можно объяснить вариантами сочетания диссимметрических форм на побегах и вариантами распределения диссимметрических метамеров у основания конуса нарастания.

Варианты соотношения диссимметрических форм и варианты распределения диссимметрических метамеров помогают уяснить механизм связи процессов вегетативного и генеративного морфогенеза.

Очевидно, что методы диссимметрического анализа явлений, процессов, связей, структурных организаций в биологии чрезвычайно перспективны и требуют более глубокого изучения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохина Н. Н., Выгодская Н. Н., Пузаченко Ю. Г. и др. Связь морфометрических характеристик кроны ели с режимом радиации. — В сб.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту, 1971, с. 15—20. — 2. Бакшаева В. Диссимметрия и ее связь с физиологической разнокачественностью и биологической продуктивностью ели. — В сб.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту, 1975, с. 27—30. — 3. Васильев Н. Г. Ильм. — М.: Агропромиздат, 1986. — 4. Коновалов Н. А., Сурин М. М., Удилов В. В. Формовое разнообразие сосны на Урале. — В сб.: Проблемы генетики и селекции на Урале. Свердловск, 1977, с. 117—119. — 5. Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные. — Л.: Наука, 1986. — 6. Львовский Е. Н. Статистические методы построения эмпирических формул. — М.: Высшая школа, 1982. — 7. Любавская А. Я. Селекция и разведение карельской березы. — М.: Лесная пром-сть, 1966. — 8. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. — М.: Наука, 1972. — 9. Маслаков Е. Л., Голиков А. М., Толстопятенко А. И. Формы сосны обыкновенной в культурах. — В сб.: Восстановление леса на Северо-Западе РСФСР Л.: ЛенНИИЛХ, 1978, с. 120—123. — 10. Маслаков Е. Л., Голиков А. М., Толстопятенко А. И. Формы сосны и их хозяйственное значение. — Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. — 11. Никулин А. В., Лейсле В. Ф. Явление диссимметрии и методика исследования растений. — В сб.: Записки Воронежского СХИ, т. 45, 1970, с. 5—11. — 12. Правдин Л. Ф. Закономерности внутривидовой изменчивости сосны и ели. — В сб.: Докл. по селекции, генетике и семеноводству хвойных пород. Вып. VI. Пушкино, 1972, с. 16—25. — 13. Привалов Г. Ф. Формы сосны в лесной опытной даче СО АН СССР. — В сб.: Изв. СО АН СССР. Ч. 5. Новосибирск, 1960, с. 88—92. — 14. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. — М.: Высшая школа, 1962. — 15. Окупченко В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. — Л.: Наука, 1985. — 16. Толстопятенко А. И. Формы бородавчатой березы. — В сб.: Материалы научно-техн. конф. ЛТА. Л.: ЛТА, 1971, с. 12—13. — 17. Толстопятенко А. И. Хозяйственное значение форм лесных древесных пород. — В сб.: Охрана и рациональное использование колхозных и совхозных лесов. М.: МСХ СССР, 1984, с. 42—50. — 18. Урманцев Ю. А. О природе правого и левого. — В кн.: Принцип симметрии. М.: Наука, 1978, с. 180—195. — 19. Хохрин А. В. Методика отбора правых и левых форм у сосны обыкновенной и других пород. — В сб.: Леса Урала и хозяйство в них. Вып. 5. Свердловск, 1970, с. 110—114. — 20. Юркевич И. Д. и др. Формовое разнообразие древесных растений в лесах Белорусской ССР. — В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск, 1974, с. 46—51.

Статья поступила 29 августа 1988 г.

SUMMARY

Types of branching and shapes of crown in woody plants depending on dissymmetric characters — leaf enanthiomorphism (in coniferous needle), phyllotaxis, homoantidromy in shoots of different branching orders — are studied. The concept on radial, bilateral and spiral distribution of metamers at the base of growth cone is developed. Polymorphism of plant organisms by the number of lateral formations and the angle of their deviation from axial formations, as well as the mechanism of connection between vegetative and generative morphogenesis are explained by different relation of disforms on the shoots and distribution of dismetamers on the apex belt.