

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219

УДК 581.412/44/.52

М.Н. Стаменов

Государственный природный заповедник «Воронинский»,
393310 п. Инжавино, Тамбовская область, Российская Федерация
Нижегородский государственный педагогический университет
им. Козьмы Минина,
603000 г. Нижний Новгород, Российская Федерация

Архитектурная единица у молодых особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных лесах южной лесостепи Воронежской области

С позиций иерархической организации побеговых систем исследована архитектура кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных сосняках разных типов на севере Воронежской области. Всего изучено свыше 700 особей. При систематизации разнообразия побеговых систем особей использованы категории архитектурной модели, архитектурной единицы и архитектурного типа (АТ). Установлено, что у *Q. robur* в зоне южной лесостепи формируются такие же архитектурные типы, как в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в бассейне р. Ока. Как при полной освещенности, так и под пологом леса преобладают особи АТ I. При затенении у большинства особей АТ I наблюдается ослабление ростовых процессов и упрощение побеговых систем. У всех архитектурных типов *Q. robur* в условиях южной лесостепи формируется более широкий спектр форм, чем в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Это обусловлено проявлением процессов редукции, усиления ростовых процессов и формирования новых побеговых структур разного ранга.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., биоморфология, архитектурная модель древесных растений, архитектурная единица древесных растений, архитектурный тип *Quercus robur* L., Воронежская область, лесостепь

Благодарности. Автор благодарит М.А. Лемешеву за стилистическую работу с текстом рукописи и анонимного рецензента за ценные замечания и пожелания по смысловой части рукописи.

Для ЦИТИРОВАНИЯ: Стаменов М.Н. Архитектурная единица у молодых особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных лесах южной лесостепи Воронежской области // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 2. С. 186–219. DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219

M.N. Stamenov

Voroninsky Nature Reserve,
Inzhavino, 393310, Tambov region, Russian Federation
Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University,
Nizhny Novgorod, 603000, Russian Federation

Architectural unit in young individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and insular forests of the Southern forest-steppe of Voronezh region

From the viewpoint of the hierarchy of shoot systems crown architecture in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and various insular pineries in the Northern Voronezh region is studied. The number of studied individuals is over 700. While systematized diversity of shoot systems categories of architectural model, architectural unit and architectural type (AT) were used. It has been established that *Q. robur* in the zone of the southern forest-steppe forms the same AT as in the mixed

and broadleaved forest biomes in the Oka River basin. The individuals of the AT I prevail both under full light and canopy. Under shading most individuals of the AT I demonstrate decrease of growth processes and simplification of shoot systems. All AT of *Quercus robur* in the southern forest-steppe form a wider range of forms than in the mixed and broadleaved forest biomes. This is caused by realization of reduction and increasing processes and by forming new shoot structures of different levels.

Key words: *Quercus robur* L., biomorphology, architectural model of trees, architectural unit of trees, architectural type of *Quercus robur* L., Voronezh region, forest-steppe

Acknowledgements. The author thanks M.A. Lemesheva for the stylistic preparing of paper and a reviewer for the valuable comments and suggestions on the conceptual aspect of the paper.

FOR CITATION: Stamenov M.N. Architectural unit in young individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and isular forests of the Southern forest-steppe of Voronezh region. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 2. Pp. 186–219. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219

Введение

Структурно-функциональная организация дерева как жизненной формы может быть адекватно описана только с использованием концепции модульной организации и с представлением об архитектурных моделях и архитектурной единице [Антонова, Азова, 1999; Barthelemy, Saraglio, 2007]. Особенно интересны виды, отличающиеся высокой морфологической пластичностью, широким спектром жизненных форм и вовлекающие в построение побегового тела элементы разных архитектурных моделей. Важнейшим видом на Восточно-Европейской равнине, обладающим такими свойствами, является *Quercus robur* L. [Серебряков, 1962; Белостоков, 1974; Царев, Погиба, Тренин, 2003; Иванова, Мазуренко, 2013; Стаменов, 2020].

Q. robur принадлежит к видам с конкурентной фитоценотической стратегией и является одним из важнейших видов-эдификаторов на Восточно-Европейской равнине [Восточноевропейские..., 2004]. Учитывая деградацию дубовых древостоев в последние столетия [Бугаев, Мусиевский, Царалунга, 2004; Матвеев, Матвеева, Соловьева, 2009], представляется принципиально важным исследовать архитектуру особей *Q. robur* в различных частях его ареала, уделяя особое внимание лесостепной

и степной природным зонам, в местообитаниях которых на вид действует сложный комплекс абиотических и биотических факторов. Так, кроме освещенности, на морфогенез побеговых систем вида влияют количество доступной влаги, продолжительность летней засухи и значения максимальных температур, подстилающие породы и особенности рельефа местности, а также частота инвазий насекомых-филлофагов.

Ранее мы изучили структурную организацию *Quercus robur* и описали специфику реализации архитектурной единицы и архитектурных типов в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в фитоценозах бассейна верхней и средней Оки [Стаменов, 2020]. В этом регионе основным фактором, лимитирующим развитие особей *Q. robur*, выступает освещенность. Целью настоящей работы является анализ архитектурной единицы у виргинильных и молодых генеративных особей *Q. robur* в подзоне южной лесостепи в пределах Воронежской области в сравнении с ранее полученными данными.

Объекты и методы

Исследования проводили на северо-западе Воронежской области. Климат региона исследований умеренно-континентальный. В районе Воронежа суммарная солнечная радиация составляет 99 ккал/см² в год, а число часов солнечного сияния – 1800 (из них 1500 в теплое время года). Средняя температура января составляет –9,5–9,0 °С, июля – 19,5–20,0 °С. В год выпадает до 500–560 мм осадков с весенне-летним максимумом [Григорьевская, Лепешкина, Зелепукин, 2012].

Исследованы особи *Q. robur*, произрастающие в следующих локалитетах (указаны координаты условного центра локалитета).

1. Район с. Курбатово Нижнедевицкого района (51.644405, 38.532112). юго-восточная окраина Среднерусской возвышенности с развитой овражно-балочной сетью, местами с выходом на поверхность карбонатных пород. Особи *Q. robur* обнаружены на открытых участках и среди зарослей *Prunus spinosa* L. и *Malus sylvestris* (L.) Mill. по вершинам пологих склонов между фрагментами дубрав. На открытых участках особи *Quercus robur* не затенены, в зарослях кустарников может затеняться нижняя треть кроны (табл. 1).

2. Лесопарковая зона на западной и юго-западной окраинах г. Воронеж и окрестности с. Новая Усмань. Песчаные террасы в междуречье р. Дон и р. Воронеж (а–в) и на западной оконечности Окско-Донской равнины (г). Локалитеты «Фигурная роща» (а) (51.690458, 39.116272), «Лесопарк Оптимистов» (б) (51.650341, 39.111207), «Мальшевский лесопарк» (в) (51.590461, 39.063948) и «Сосна» (г) (51.631801, 39.435571).

Представлены послевоенными сосновыми (а–г), сосново-березовыми и березово-осиновыми культурами (в) сорно-полевыми и сорно-степными, местами с плотным подлеском из *Sambucus racemosa* L. и *Sorbus aucuparia* L. В локалитетах «а», «б» и «г» выражена оконная мозаика, присутствуют поляны и вырубки.

Локалитеты 3 и 4 расположены на песчаных террасах западной оконечности Окско-Донской равнины.

Таблица 1

Локалитеты и численность особей *Quercus robur*
[Sites and number of individuals of *Quercus robur*]

Число особей [Number of individuals growing]	Локалитеты [Sites]								
	1	2а	2б	2в	2г	3	4а	4б	4в
Всего [Total]	133	46	23	42	139	65	132	99	31
В крупных окнах, на полянах и вырубках [In the large gaps, glades and cuttings]	133	18	4	4	35	14	2	5	3
Под пологом древостоя [Under the canopy]	0	28	19	38	104	51	130	94	28
Ранняя форма [Forma praesox]	39	11	9	29	99	50	116	36	30
Поздняя форма [Forma tardiflora]	94	35	14	13	40	15	16	63	1

3. Правобережье р. Усманки в черте г. Воронеж между мкр. «Боровое» и «Сомово» (51.728827, 39.344704). Сосняк ландышево-разнотравный на дюнах с подлеском из *Acer tataricum* L. разной плотности с оконной мозаикой.

4. Воронежский заказник между пос. Шуберское и пос. Маклок Новоусманского района, а также пос. Подлесный Верхнехавского района (51.797530, 39.472300): а – сосняк зеленомошный на дюнах с небольшими окнами и отдельными локусами подлеска из *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Wol.) Klask., *Genista tinctoria* L. и *Euonymus verrucosus* Scop.; б – сосняк ландышево-разнотравный на дюнах с небольшими окнами и подлеском низкой и средней сомкнутости из *E. verrucosum*; в – сосняк неморально-разнотравный с подлеском средней и высокой плотности из *E. verrucosum*, *Sorbus aucuparia*, *Corylus avellana* (L.) Н. Karst и единственным подростом *Tilia cordata* Mill.

В зависимости от плотности особей *Quercus robur* в исследуемом локалитете закладывали от 2 до 10 учетных площадок размером 20 × 20 м.

Изучали особи виргинильного (v) и молодого генеративного (g1) онтогенетических состояний всех категорий жизненности. Онтогенетические состояния и жизненность определяли по методикам, получившим распространение в популяционных исследованиях [Evstigneev, Korotkov, 2016]. Исследованные v- и g1-особи имеют высоту 2–6 и 3–12 м, диаметр на высоте груди 5–12 и 10–20 см и радиус проекции кроны 0,5–3 и 1–3,5 м соответственно. Календарный возраст v- и g1-особей на открытых пространствах – 10–25 лет, под пологом леса – 15–30 и 25–45 лет соответственно.

При архитектурном анализе особей рассматривали конфигурацию и нарастание ствола и ветвей от ствола, а также типы двулетних побеговых систем, входящих в их состав. Иерархия уровней побеговых систем кроны и типология двулетних побеговых систем были взяты по классификации И.С. Антоновой и Е.В. Фатьяновой [Антонова, Фатьянова, 2016] с авторским дополнением, которое заключается в оперировании типом «несущих» двулетних побеговых систем [Стаменов, 2020]. Этот морфофункциональный тип двулетних побеговых систем образован относительно длинным материнским побегом и различным числом коротких боковых побегов. Он выполняет функцию заполнения кроны. Ветви от ствола с наибольшими диаметром и продолжительностью жизни, образующие «скелет» кроны, отнесены к скелетным [Шитт, 1952]. Особое внимание уделяли ростовым и многопобеговым основным двулетним побеговым системам в составе ветвей от ствола и двулетним побеговым системам с ложными мутовками на стволе, поскольку эти двулетние побеговые системы играют существенную роль в формировании архитектурного типа.

Ключевой категорией анализа архитектуры особи выступает архитектурный тип. В предыдущей работе [Стаменов, 2020] он понимается как результат реализации архитектурной единицы *Q. robur* в разных условиях освещения, имеющий определенную конфигурацию, способ нарастания и ветвления основных скелетных осей кроны. В данной работе содержание категории «архитектурный тип» было переосмыслено с учетом большего разнообразия экологических факторов и изменчивости побеговых систем разного ранга в пределах архитектурного типа (см. ниже).

В целом же отличия между категориями «архитектурная модель» и «архитектурный тип» заключаются в следующем. Во-первых, выделение архитектурного типа предполагает анализ всех иерархических уровней побеговых систем. Во-вторых, один архитектурный тип может совмещать элементы нескольких архитектурных моделей.

Результаты

Архитектурные типы и их типовые формы.
Ценоотическая привязка архитектурного типа

В результате изучения организации архитектурной единицы *Quercus robur* в фитоценозах воронежской лесостепи было установлено, что развитие особи по программе соответствующего архитектурного типа определяется сложным комплексом факторов, а не только освещенностью. Были выявлены как особи, архитектура которых полностью соответствует ранее выделенным архитектурным типам в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, так и особи с различными комбинациями отклонений от этих «чистых» архитектурных типов. В связи с этим особи, являющиеся представителями «чистых» архитектурных типов, были отнесены нами к т.н. «типовым формам» соответствующих архитектурных типов. В связи с тем, что экотопическая приуроченность архитектурного типа в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, с одной стороны, и в зоне лесостепи, с другой стороны, зачастую сильно различается, в данной работе названия архитектурных типов даны с использованием римских цифр. Для них указаны соответствия ранее выделенным архитектурным типам. Особенности конструкции архитектурных типов мы сначала рассмотрим на примере их типовых форм, а затем форм с разнообразными отклонениями.

АТ I (соответствует «луговому» архитектурному типу)

Ортотропный неустойчиво-моноподially нарастающий ствол образован моно- и полициклическими годичными побегами длиной 30–70 см. На их основе образуются ростовые двулетние побеговые системы с акротонным ветвлением, в том числе 2–4 системы с трехпятипобеговыми ложными мутовками и 2–3 с мощными верхними боковыми побегами, а также 3–5 одно-двупобеговых систем. Помимо скелетных ветвей, из почек большинства двулетних побеговых систем ствола также развиваются от одной до пяти более слабых ветвей, которые в 3–4 раза тоньше скелетных. Как правило, чем сильнее развиты боковые побеги из почек верхней четверти (дистальной части) материнского побега, тем слабее и реже растут ветви из нижележащих почек. Первые две-три двулетние побеговые системы ствола не имеют боковых побегов (рис. 1).

В кроне выделяются одна или две высотные зоны. В первом случае все ветви особи отходят от ствола под острым углом и растут по диагонали с прямым или выгнутым наружу контуром. Главная ось такой ветви нарастает неустойчиво-моноподially и состоит из набора

основных мало- и многопобеговых основных двулетних побеговых систем (до 10–12 боковых побегов) с единичными ростовыми двулетними побеговыми системами. Во втором случае до 30% от общей высоты ствола занимает зона с плагиотропными ветвями, которые нарастают в основном симподиально, состоят из годичных побегов короче 20 см, формирующих относительно слабо ветвящиеся двулетние побеговые системы (рис. 1, 1). Типовая форма данного архитектурного типа наиболее соответствует архитектурной модели Rauh, которая указывается как характерная для *Quercus robur* [Биоморфологический словарь, 2005].

АТ II (соответствует «опушечному» архитектурному типу)

Как и у АТ I, ствол также нарастает ортотропно и неустойчиво-моноподиально, но образован преимущественно моноциклическими побегами, длина которых редко превышает 40 см (рис. 2). Ростовые двулетние побеговые системы ствола представлены одно-двупобеговыми системами с акротонным ветвлением. В составе ствола образуются единичные двупобеговые ложные мутовки. Ветви из тех почек возобновления, которые расположены ниже верхней четверти материнского побега, не принимают существенного участия в захвате горизонтального пространства. При наличии они представлены короткоживущими тонкими осями. В отличие от АТ I, ветви отходят от ствола под разным углом, а плагиотропные ветви перемежаются косо направленными без определенной закономерности. Главная ось ветви нарастает неустойчиво-моноподиально, но по сравнению с АТ I чаще перевершинивается. Ось ветви слагается основными двулетними побеговыми системами с одним-двумя сильными боковыми побегами и несущими двулетними побеговыми системами. Ростовые двулетние побеговые системы и двулетние побеговые системы более чем с 5 боковыми побегами почти не образуются (рис. 2, 1). Частота встречаемости типовых форм среди всех форм АТ II составляет менее 10% во всех сообществах.

АТ III и IV (соответствует архитектурным типам «Лесной 1» и «Лесной 2»)

Ствол нарастает ортотропно на значительном протяжении (АТ III, рис. 3, 1) либо замещается дочерними осями с различной конфигурацией примерно на середине высоты особи (АТ IV, рис. 4, 1; 4, 2). Ствол включает протяженные симподиально нарастающие цепочки из годичных побегов короче 10 см, имеющих волнистый или зигзагообразный контур. По сравнению с двумя предыдущими архитектурными типами, увеличивается доля неветвящихся двулетних побеговых систем в составе ствола.

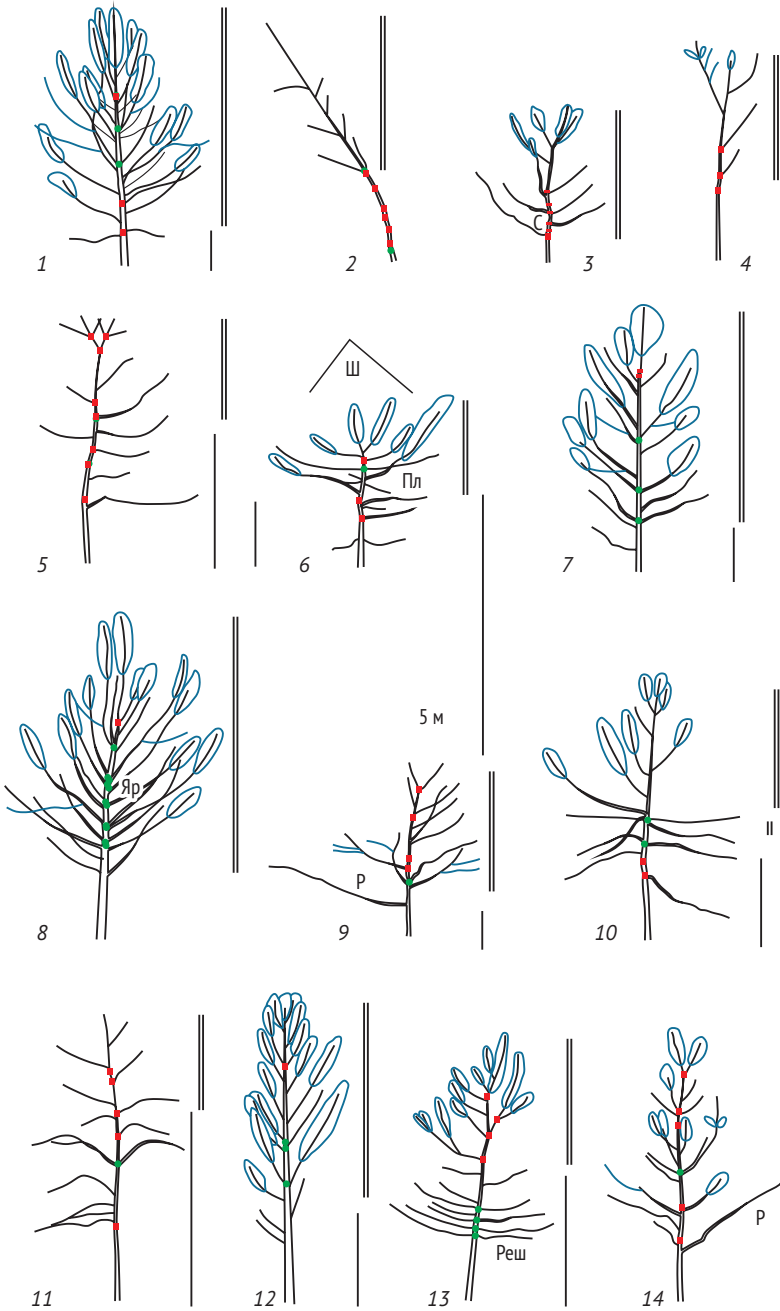


Рис. 1. Формы архитектурного типа I у *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

1 – «типовая» форма; 2–14 – проявления модусов отклонения от типовой формы; 2 – отклонение ствола от ортотропного направления роста; 3 – усиление роли симподиев в организации ствола и скелетных ветвей (С); 4 – редукция скелетных ветвей; 5 – редукция двулетних побеговых систем с ложными мутовками на стволе и интенсивно ветвящихся двулетних побеговых систем на ветвях, а также удлинение «первой» зоны кроны; 6 – «вставки» плагиотропных ветвей (Пл) и усиленный рост кроны в ширину (Ш); 7 – преобладание моноподиев в составе ствола; 8 – последовательность двулетних побеговых систем с многопобеговыми ярусами на стволе (Яр); 9 – усиленный рост кроны в ширину; 10 – «трехзонная» крона (одна, две и три черты показывают протяженность «первой», «второй» и «третьей» зон кроны соответственно); 11 – поникающие ветви в кроне; 12 – ортотропные ветви в кроне; 13 – «решетчатая» структура на стволе (Реш); 14 – частичная реитерация на стволе (Р).

Одна черта показывает протяженность «первой» зоны кроны (при наличии), две – «второй». Зеленые круги показывают ложные мутовки на стволе, красные прямоугольники – перевершинивания ствола, черные линии – ствол и ветви от ствола, синие линии – оси из ростовых двулетних побеговых систем ветвей от ствола, синие контуры – многопобеговую основную двулетнюю побеговую систему

Fig. 1. Forms of the architectural type I of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh region:

1 – “typical” form; 2–14 – manifestations of modes of deviation from the “typical” form; 2 – trunk deviation from the orthotropic growth; 3 – increasing portion of sympodia within the trunk and skeletal branches (C); 4 – reduction of the skeletal branches; 5 – reduction of biennial shoot systems with pseudowhorls within the trunk and well-branched biennial shoot systems within the branches, and elongation of the “first” crown zone; 6 – “insertions” of the plagiotropic branches (Пл) and intensive crown growth at width (Ш); 7 – domination of monopodia within the trunk; 8 – consequence of biennial shoot systems with the polyshoot layers on the trunk (Яр); 9 – intensive crown growth at width; 10 – «three-zone» crown (two and three dashes show the “second” and the “third” zones correspondingly); 11 – drooping branches; 12 – orthotropic branches; 13 – a “grid” structure within the trunk (Реш); 14 – partial reiteration of the trunk.

One and two dashes show a length of the “first” (if presented) and “second” crown zones correspondingly. The green circles show the pseudowhorls within the trunk. The red boxes show relays of the trunk. The black lines show trunk and branches from the trunk. The blue lines show axes from the growth biennial shoot systems within the branches from the trunk. The blue shapes show the polyshoot basic biennial shoot systems

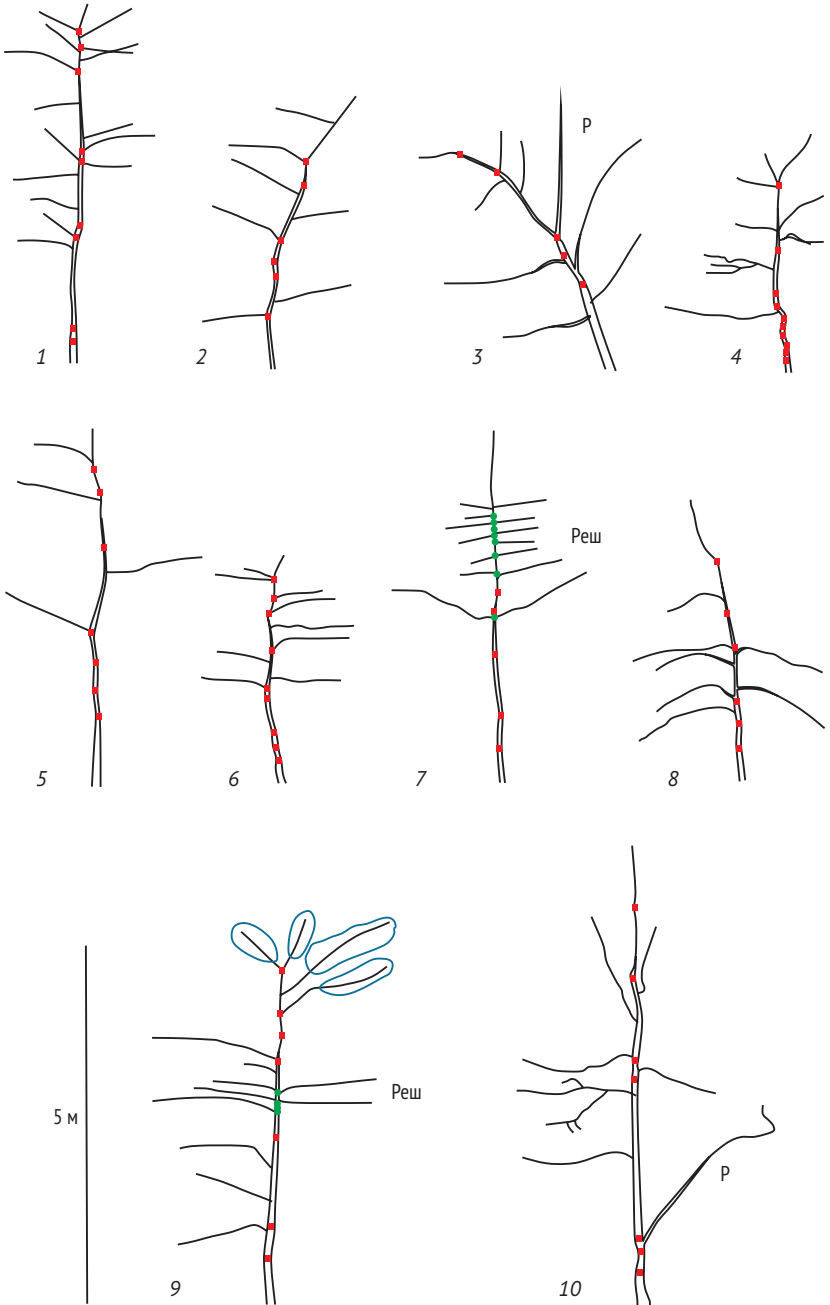


Рис. 2. Формы архитектурного типа II у *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

1 – «типовая» форма; 2–10 – проявления модусов отклонения от типовой формы: 2 – отклонение ствола от ортотропного направления роста; 3 – диагонально-дугообразный ствол с асимметричными ветвями и ветвью-реитератом (P); 4 – усиление роли симподиев в организации ствола; 5 – редукция скелетных ветвей; 6 – преобладание плагиотропных ветвей в кроне; 7 – многопобеговая ложная мутовка и «решетчатая» структура (Pesh) на стволе; 8 – поникающие ветви в кроне; 9 – ветвь с многопобеговой двулетней побеговой системой и «решетчатая» структура на стволе (Pesh); 10 – частичная реитерация на стволе.

Зеленые круги показывают ложные мутовки на стволе, красные прямоугольники – перевершинивания ствола, черные линии – ствол и ветви от ствола, синие контуры – многопобеговую основную двулетнюю побеговую систему

Fig. 2. Forms of the architectural type II of *Quercus robur* communities of the southern forest-steppe of Voronezh region

1 – “typical” form; 2–10 – manifestations of modes of deviation from the “typical” form: 2 – trunk deviation from the orthotropic growth; 3 – an arch-shaped trunk with the asymmetrical branches and a reiterative branch (P); 4 – increasing portion of sympodia within the trunk; 5 – reduction of the skeletal branches; 6 – domination of the plagiotropic branches; 7 – a polyshoot pseudowhorl and a “grid” structure (Pesh) within the trunk; 8 – drooping branches; 9 – a branch with a polyshoot biennial shoot systems and a “grid” structure within the trunk (Pesh); 10 – partial reiteration of the trunk.

The green circles show the pseudowhorls within the trunk. The red boxes show relays of the trunk. The black lines show trunk and branches from the trunk. The blue shapes show the polyshoot basic biennial shoot system

Как и у АТ II, в кроне представлены косонаправленные и плагиотропные ветви без выраженной закономерности в размещении вдоль ствола. В состав не менее трети ветвей входят сложные симподиальные побеговые комплексы. Они сформированы короткими неветвящимися годичными побегами, слагающими системы монохазиев и дихазиев. В состав архитектурных типов могут входить системы, образовавшиеся из спящих почек.

Фактически АТ III и особенно АТ IV совмещают в себе в различных сочетаниях элементы архитектурной модели Rauh, Leeuwenberg и Koriba. В лесах всех типов к типологическим формам АТ III и IV относятся 10–20% особей данных архитектурных типов.

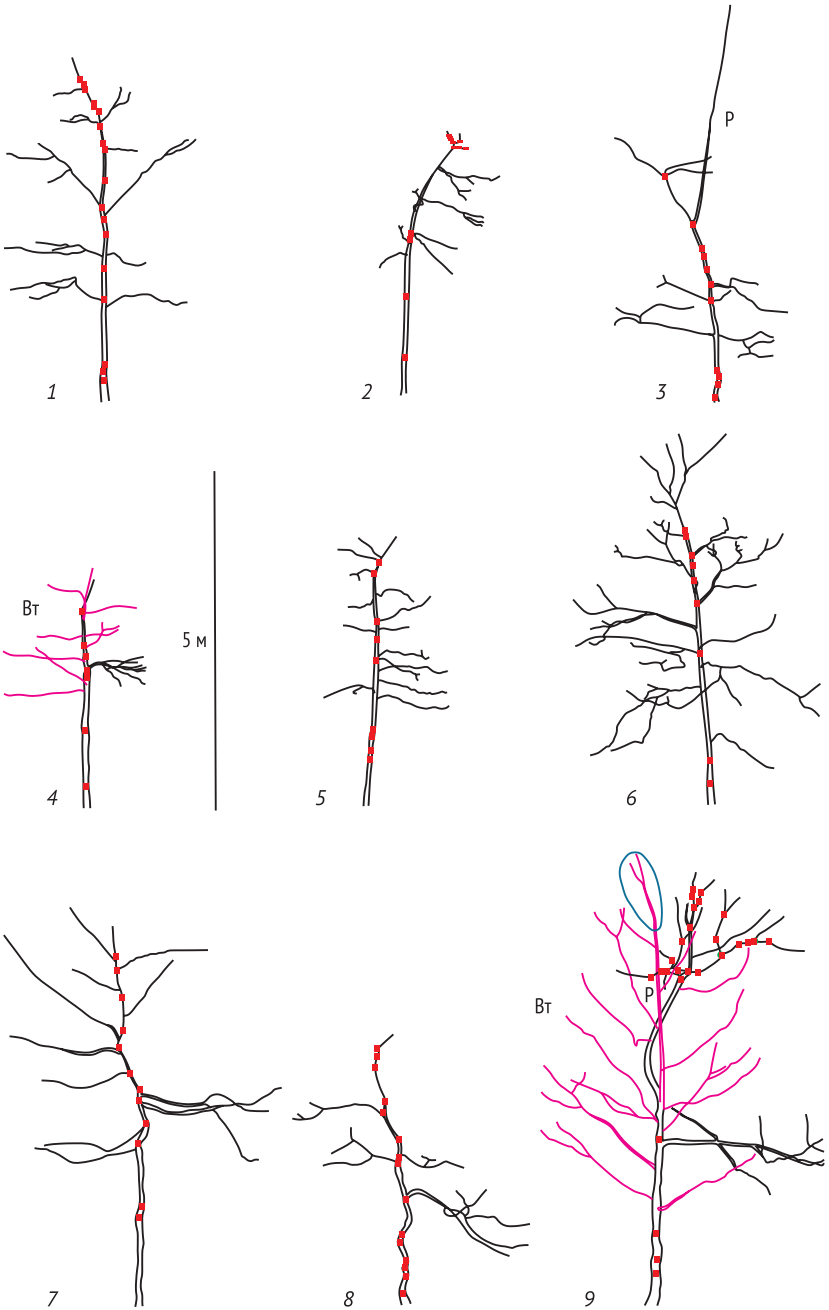


Рис. 3. Формы архитектурного типа III у *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

- 1 – «типичная» форма; 2–9 – проявления модусов отклонения от типовой формы: 2 – отклонение ствола от ортотропного направления роста; 3 – диагонально-дугообразный ствол с асимметричными ветвями и ветвью-реитератом (P);
- 4 – редукция скелетных ветвей и образование вторичной кроны (Вт);
- 5 – преобладание плагиотропных ветвей в кроне;
- 6, 7 – неустойчиво-моноподиальное нарастание ветвей;
- 8 – поникающие ветви; 9 – образование вторичной кроны (Вт) и проявление процессов отложенной реитерации (P).

Красные прямоугольники показывают перевершинивания ствола, черные линии – ствол и ветви от ствола.

Малиновый цвет показывает вторичное побегообразование

Fig. 3. Forms of the architectural type III of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh region:

- 1 – “typical” form; 2–9 – manifestations of modes of deviation from the “typical” form: 2 – trunk deviation from the orthotropic growth; 3 – an arch-shaped trunk with the asymmetrical branches and a reiterative branch (P); 4 – reduction of the skeletal branches and secondary crown formation (Вт); 5 – domination of the plagiotropic branches; 6 and 7 – mixed monopodial increment of the trunk and branches correspondingly; 8 – drooping branches; 9 – secondary shoot crown formation (Вт) and delayed reiteration (P).

The red boxes show relays of the trunk. The black lines show trunk and branches from the trunk.

Magenta shows secondary shoot formation

Подводя итог по результатам изучения типовых форм и их ценотической привязки, следует отметить, что среди особей *Quercus robur* как в открытых, так и в сомкнутых сообществах южной лесостепи Воронежской области преобладает АТ I, причем семенного происхождения (рис. 5).

Исключение составляют сосняк зеленомошный, в котором архитектура большинства особей соответствует АТ III и АТ IV, и сосняк неморально-разнотравный с плотным подлеском из *Corylus avellana*, в котором примерно поровну представлены особи всех архитектурных типов.

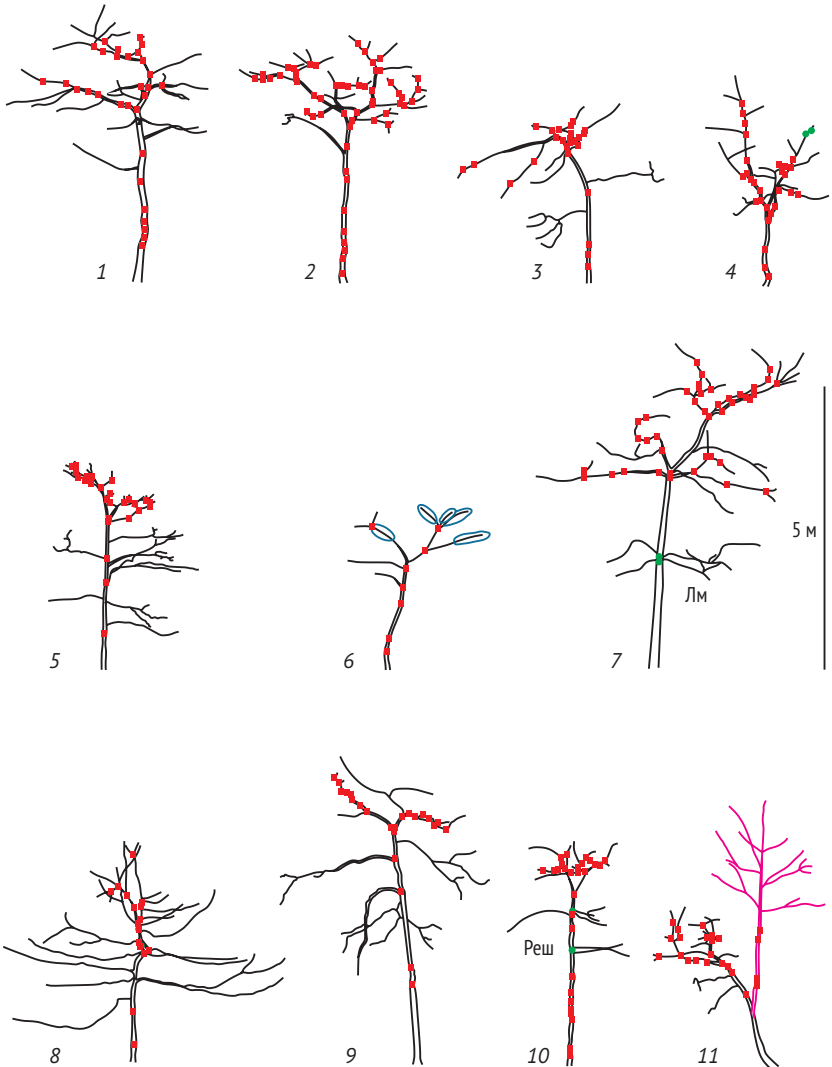


Рис. 4. Формы архитектурного типа IV у *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

1, 2 – «типичные» формы; 3–11 – проявления модусов отклонения от типовых форм: 3 – диагонально-дугообразный ствол с асимметричными ветвями; 4 – редукция скелетных ветвей; 5 – преобладание плагиотропных ветвей в кроне; 6 – неустойчиво-монопоидальное нарастание ствола и замещающих его осей, а также многопобеговые двулетние побеговые системы;

Однако к типовой форме АТ I во всех сообществах относится небольшая доля особей. Направления отклонений от типовых форм всех архитектурных типов мы рассмотрим далее. Отметим, что принципиальные отличия по архитектуре побеговых систем разного ранга между особями семенного и порослевого происхождения, а также ранней и поздней феноформ не выявлены.

Модусы отклонений от типовой формы архитектурного типа

Все формы и способы отклонений от типовых форм ранее выделенных архитектурных типов в фитоценозах зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов мы отнесли к модусам редукации, усиления и новообразования. У одной особи может быть выражен как один модус, так и серия модусов из одной или всех трех групп.

Модусы редукации соответствуют процессам ослабления роста и развития особи.

7 – многопобеговая ложная мутовка (ЛМ); 8 – усиленный рост кроны в ширину; 9 – поникание ветвей; 10 – «решетчатая» структура на стволе (Реш); 11 – проявление процессов отложенной реитерации (Р).

Зеленые круги показывают ложные мутовки на стволе, красные прямоугольники – перевершинивания ствола, черные линии – ствол и ветви от ствола, синие контуры – многопобеговую основную двулетнюю побеговую систему.

Малиновый цвет показывает вторичное побегообразование

Fig. 4. Forms of the architectural type IV of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh region:

1, 2 – “typical” forms; 3–11 – manifestations of modes of deviation from the “typical” form: 3 – an arch-shaped trunk with the asymmetrical branches; 4 – reduction of the skeletal branches; 5 – domination of the plagiotropic branches; 6 – mixed monopodial increment of the trunk and axes replacing it and polyshoot biennial shoot systems; 7 – polyshoot pseudowhorl (ЛМ); 8 – intensive crown growth at width; 9 – drooping branches; 10 – a “grid” structure within the trunk; 11 – delayed reiteration (P).

The green circles show the pseudowhorls within the trunk.

The red boxes show relays of the trunk. The black lines show trunk and branches from the trunk. The blue shapes show the polyshoot basic biennial shoot system.

Magenta shows secondary shoot formation

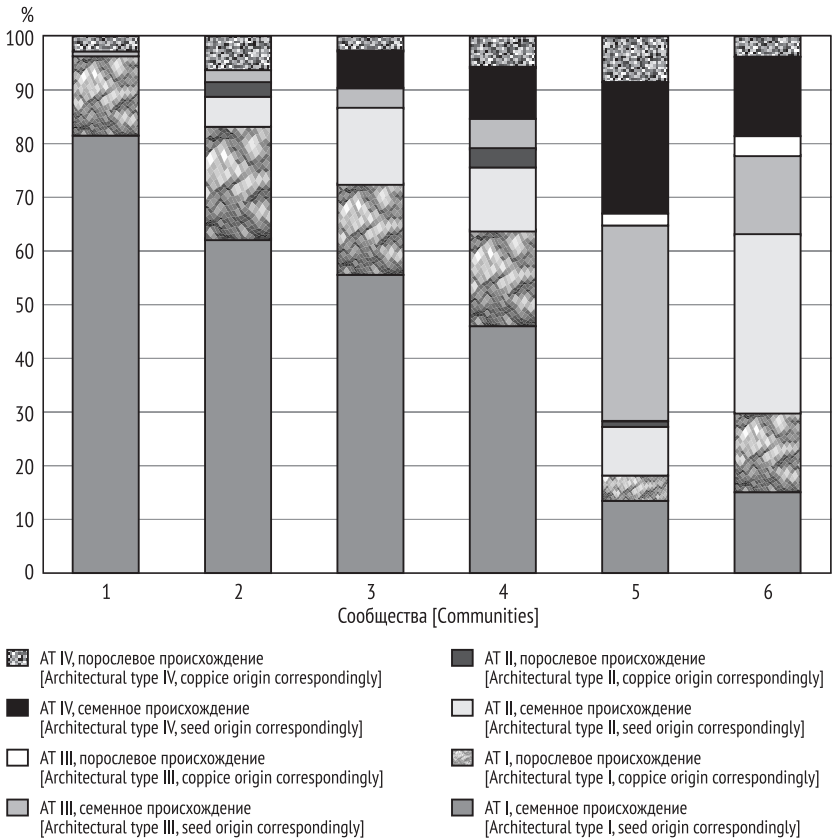


Рис. 5. Принадлежность особей *Quercus robur* к архитектурным типам в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

- 1 – луговая степь; 2 – поляны и вырубки; 3 – сосновые культуры;
- 4 – сосняки с кустарниковым подлеском (локалитеты 3 и 4б);
- 5 – сосняк зеленомошный; 6 – сосняк с плотным подлеском из *Corylus avellana*

Fig. 5. Architectural types of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh region:

- 1 – meadow steppe; 2 – glades and cuttings; 3 – pine plantings;
- 4 – pineries with a shrub understorey (sites 3 and 4b);
- 5 – green moss pinery; 6 – pinery with a dense understorey from *Corylus avellana*

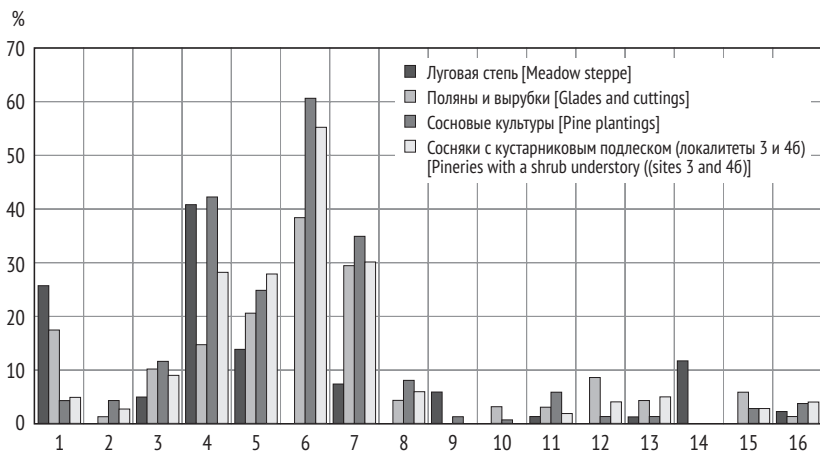


Рис. 6. Распределение особей архитектурного типа I *Quercus robur* по модусам отклонений от «типовой» формы в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

1 – «типовая» форма; 2 – отклонение ствола от ортотропного направления роста; 3 – усиление роли симподиев в организации ствола и скелетных ветвей; 4 – редукция скелетных ветвей; 5 – редукция ложных мутовок на стволе; 6 – редукция интенсивно ветвящихся двулетних побеговых систем на ветвях; 7 – удлинение первой зоны кроны; 8 – «вставки» плагиотропных ветвей; 9 – преобладание моноподиев в составе ствола; 10 – последовательность ДПС с многопобеговыми ярусами на стволе; 11 – усиленный рост кроны в ширину; 12 – «трехзонная» крона; 13 – образование поникающих ветвей; 14 – образование ортотропных ветвей; 15 – «решетчатая» структура на стволе; 16 – реитерация

Fig. 6. Modes of deviation from the typical form of the architectural type I of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh oblast:

1 – “typical” form; 2 – trunk deviation from the orthotropic growth; 3 – increasing portion of sympodia within the trunk and skeletal branches; 4 – reduction of the skeletal branches; 5 – reduction of biennial shoot systems with pseudowhorls within the trunk; 6 – reduction of well-branched biennial shoot systems within the branches; 7 – elongation of the “first” crown zone; 8 – “insertions” of the plagiotropic branches; 9 – domination of monopodia within the trunk; 10 – consequence of biennial shoot systems with the polyshoot layers on the trunk; 11 – intensive crown growth at width; 12 – “three-zone” crown; 13 – formation of drooping branches; 14 – formation of orthotropic branches; 15 – a “grid” structure within the trunk; 16 – reiteration

1. Отклонение ствола от ортотропного направления роста. Как в первой половине, так и в верхней трети (четверти) ствол отклоняется от вертикального направления на $20\text{--}40^\circ$ без смены ориентации крупных ветвей. Данный модус мало распространен у АТ I (рис. 6), в отличие от АТ II–IV (10–30% особей данных архитектурных типов) (см. рис. 1, 2; 2, 2; 3, 2).

2. Формирование диагонально-дугообразного ствола с асимметричными ветвями. При усилении предыдущего модуса ствол, начиная с середины, выгибается дугообразно наружу и приобретает диагональную или плагитропную ориентацию. При максимальной выраженности данного модуса ствол растет плагитропно с выгибом наружу на большей части своей длины, располагаясь не выше 2 м над поверхностью почвы. Ветви на «внешней» стороне ствола при этом принимают ортотропную ориентацию, а на «внутренней» растут под углом $70\text{--}90^\circ$ к стволу. Явление наиболее распространено у особей АТ II (см. рис. 2, 3) в сосняках с кустарниковым подлеском (20–35%). В прочих же сообществах подобная форма отмечена не более чем у 10% особей АТ II–IV (см. рис. 3, 3; 4, 3).

3. Усиление роли симподиев в организации ствола и скелетных ветвей отмечено у особей АТ I (см. рис. 1, 3) и АТ II (см. рис. 2, 4). На уровне ствола модус реализуется либо через увеличение частоты перевершиниваний, благодаря чему ствол приобретает S-образный контур разной степени выраженности, либо через образование одного-двух L- или V-образных анизотомных дихазиев без потери функционально главной оси. У единичных особей в сосняке зеленомошном переход части ствола к симподиальному нарастанию сопровождается уменьшением длины годовичных побегов в три-четыре раза. На уровне скелетных ветвей частичное переключение на симподиальное нарастание приводит к формированию извилистых монохазиев из годовичных побегов короче 10 см, образующими неветвящиеся и несущие двулетние побеговые системы. Монохазии чаще приурочены к базальной или срединной части главной оси ветви. Наиболее выражено участие симподиев в составе ветви у особей АТ I в сосняке зеленомошном (56% особей типа).

4. Редукция скелетных ветвей является одним из наиболее распространенных модусов (см. рис. 6). На стволе может сохраняться несколько одно-двупобеговых двулетних побеговых систем с акротонным ветвлением или одна двулетняя побеговая система с многопобеговой ложной мутовкой. Если скелетные ветви развиты только в нижней части ствола, то выше обычно образуются слабые ветви, образованные одной-тремя основными двулетними побеговыми системами.

Подобная частичная редукция отмечена не более чем у 5% особей АТ I в большинстве сообществ. Ростовые двулетние побеговые системы могут и полностью выпадать. Это наблюдается у 7% особей, растущих на открытых пространствах, и у 16–26% особей, произрастающих под пологом древостоев (см. рис. 1, 4). При этом на стволе образуются только единичные основные двулетние побеговые системы. В то же время на стволе у 7–16% особей *Quercus robur* под пологом сосняков и у 33% особей в участках луговой степи ростовые двулетние побеговые системы со скелетными ветвями полностью «замещаются» основными двулетними побеговыми системами с относительно слабыми ветвями. При этом только у 8% особей *Q. robur*, произрастающих в луговой степи, крона разреживается. До 50% особей АТ II в сосновых культурах имеют ослабление ветвления ствола (см. рис. 2, 5), при этом не более чем у 20% особей скелетные ветви «заменяются» более слабыми ветвями из основных двулетних побеговых систем. В естественных лесах, напротив, утрата стволом скелетных ветвей (10–30% особей типа) сопровождается «заменой» их тонкими короткоживущими ветвями. В сосняке зеленомошном около 20% особей АТ III и до 50% особей АТ IV не развивают скелетные ветви, а их ствол образован почти исключительно неветвящимися двулетними побеговыми системами (см. рис. 3, 4; 4, 4).

5. Редукция ярусов и ложных мутовок на стволе очень характерна для особей АТ I (см. рис. 6). На стволе перестают образовываться ложные мутовки с тремя и более боковыми побегами. Вместо них образуются одно-двупобеговые двулетние побеговые системы с акротонным ветвлением, в том числе с двумя побегами из ложной мутовки. Более слабые ветви из расположенных ниже почек материнского побега также «выпадают» (см. рис. 1, 5).

6. Редукция интенсивно ветвящихся двулетних побеговых систем на ветвях является самым распространенным модусом у особей АТ I (см. рис. 6). На ветвях образуются основные и несущие двулетние побеговые системы с тремя-пятью боковыми побегами вместо многопобеговых основных и ростовых двулетних побеговых систем (см. рис. 1, 5). Заметим, что особи, у которых на главных осях ветвей сохраняется характерное для типовой формы ветвление, но при этом редуцируются многопобеговые ложные мутовки на стволе, составляют в теневых сообществах не более 10%.

7. Удлинение «первой» зоны кроны – еще один очень распространенный модус отклонения у особей АТ I (см. рис. 6). Протяженность зоны варьирует от 40% до 80% высоты особи (см. рис. 1, 5). При этом ветви в нижней зоне нарастают неустойчиво-монопоидально и отходят

от ствола под углом не более 70° . Также ветви растут сначала под прямым углом от ствола на протяжении до $2/3$ – $3/4$ от своей длины, а затем выпрямляются. Как правило, именно такие плагиотропные ветви достигают в кроне наибольшей длины. Для них характерны основные и несущие двулетние побеговые системы, содержащие не более пяти боковых побегов.

Одновременное ослабление ветвления на стволе и ветвях и более высокое положение «второй» зоны кроны фактически приводят к образованию переходных между АТ I и II форм. Подобные формы отмечены у 12–16% особей АТ I под пологом сосновых культур и сосняков с кустарниковым подлеском (см. рис. 1, 5). В сосняке зеленомошном их доля достигает 60%.

8. «Вставки» плагиотропных ветвей на стволе. Во «второй» зоне кроны особей АТ I в одном-двух ярусах ветвей от ствола отходит по одной плагиотропной гемисимподиально нарастающей ветви, как правило, с малопобеговыми основными двулетними побеговыми системами (см. рис. 1, 6). В дистальной части ветвь может переходить к росту по диагонали.

9. Преобладание плагиотропных ветвей в кроне у АТ II отмечено у 25–30% особей в сосновых культурах, у 10% особей в сосняке зеленомошном и у 30–45% особей в сосняках с кустарниковым подлеском (см. рис. 2, 6). У АТ III и IV переход особи к плагиотропному росту у большинства скелетных ветвей отмечен не более чем у 20% особей (см. рис. 3, 5; 4, 5).

Модусы усиления соответствуют интенсификации ростовых процессов и более регулярному и плотному заполнению внутрикروнового пространства.

1. Преобладание моноподиев в составе скелетных осей. У особей АТ I ствол или главная ось скелетной ветви нарастает моноподиально пять лет и более, при этом только 20–30% ветвей имеют перевершинивания (см. рис. 1, 7).

2. Образование многопобеговой ложной мутовки на стволе. У единичных особей АТ II и IV в различных типах сосновых лесов на стволе образуется трех-четырепобеговая ложная мутовка, что в целом не характерно для данных АТ (см. рис. 2, 7; 4, 7).

3. Образование последовательности двулетних побеговых систем с многопобеговыми ярусами. У АТ I на стволе образуется последовательность из пяти-семи двулетних побеговых систем с ложными мутовками и/или ростовыми боковыми побегами в верхней трети материнского побега. При этом у части двулетних побеговых систем материнский

побег в 2–3 раза короче боковых, что позволяет отнести его к модификации структурно-функционального типа «Вертолет» [Антонова, Барт, 2017]. В составе двулетних побеговых систем формируется 4–5 ростовых боковых побегов. Расположение ветвей в кроне принимает характер «непрерывного» яруса (см. рис. 1, 8).

4. Неустойчиво-моноподиальное нарастание скелетных осей. Характерно для 60–70% особей АТ IV в сосняках с кустарниковым подлеском (см. рис. 4), в прочих же сообществах этот модус у АТ III и IV встречается у менее 10% особей. Ствол и/или дочерние оси, которые его замещают, нарастают неустойчиво-моноподиально и состоят из годичных побегов длиной 20–40 см (см. рис. 3, 6; 4, 6). Неустойчиво-моноподиально могут нарастать и все ветви от ствола, но при этом в составе ствола сохраняются монохазии (см. рис. 3, 7). Системы из монохазиев и дихазиев с короткими годичными побегами на стволе или скелетных ветвях практически не образуются.

5. Интенсивное ветвление скелетных осей. Отмечено у единичных особей АТ II и у особей АТ IV в сосняках разных типов, как правило, в разреженном пологе. Одна, редко две верхние косо направленные ветви содержат одну-две основную многопобеговую двулетнюю побеговую систему (см. рис. 2, 4, 6).

Модусы новообразования заключаются в формировании побеговых структур разного ранга, не описанных при исходном выделении архитектурных форм в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

1. Изменение соотношения между горизонтальным и вертикальным ростом кроны. Отношение ширины кроны к высоте всей особи превышает единицу (до 1,3). Такие значения реализуются либо за счет одной сильно выдающейся ветви или пары ветвей из ложной мутовки (часто с элементами частичной реитерации – см. далее), обычно в нижней трети ствола, либо благодаря формированию последовательности из трех-пяти плагиотропных ветвей (пары ветвей у АТ III и АТ IV). Образование таких ветвей не отражается на скорости роста ствола и не приводит к образованию коротких годичных побегов в его составе (см. рис. 1, 6; 1, 9). У особей АТ III и АТ IV наблюдается редко (см. рис. 4, 8).

2. Образование «трехзонной» кроны у АТ I. Самая нижняя зона состоит из поникающих неустойчиво-моноподиально нарастающих ветвей с коротким базальным плагиотропным отрезком. Она занимает до 50% от высоты ствола. Вторая по счету зона очень короткая и представлена одним ярусом из двух-трех плагиотропных ветвей, как правило,

наиболее длинных в кроне. И только третья по счету зона состоит из косонаправленных неустойчиво-моноподиально нарастающих ветвей (см. рис. 1, 10).

3. Образование поникающих ветвей. Модус реализуется тремя способами. Первый способ заключается в образовании небольшого выгиба во внутрикрановом пространстве на растущей по диагонали ветви. При втором способе ветвь базально растет под острым углом вверх, примерно в середине образует перегиб и далее растет по диагонали вниз. Контур ветви напоминает свод. И наконец, ветвь может после непродолжительной плагиотропной фазы роста ориентироваться по диагонали вниз. У особей АТ I в нижней зоне кроны обычно реализуется третий способ, а у отдельных ветвей ближе к вершине – первый (см. рис. 1, 11). У особей АТ II–IV чаще реализуются второй и третий способы.

4. Преобладание поникающих ветвей в кроне отмечено у особей АТ II (до половины особей типа в сосняке зеленомошном и 20–25% в прочих типах сосняков) и АТ IV (30% в сосняке зеленомошном). При этом 20–30% ветвей может расти плагиотропно (см. рис. 2, 8; 3, 8; 4, 9).

5. Образование ортотропных ветвей описано только у особей АТ I в участках луговой степи. Большинство ветвей «второй» зоны кроны отходит на всем протяжении ствола под углом менее 40° (до 15–20°). Ветвь растет сразу под острым углом без базального плагиотропного участка. Ветви имеют либо прямой контур и постоянно растут под одним углом, либо переходят к полностью вертикальному росту в первой половине оси (см. рис. 1, 12).

6. Формирование «решетчатой» структуры ярусов на стволе. Модус реализуется двумя способами. В первом случае главным элементом структуры выступает двулетняя побеговая система с двумя-тремя сближенными в верхней четверти материнского побега плагиотропными боковыми побегами (модификации типа «Вертолет»). «Решетчатая» структура состоит из двух-четырёх таких двулетних побеговых систем, расположенных последовательно друг за другом. У особей АТ I она локализуется в «первой» зоне кроны (см. рис. 1, 13), у особей АТ II (до 20% в сосновых культурах) и АТ IV (около 5% в сосняке зеленомошном) – в середине ствола (см. рис. 2, 9; 4, 10). Реже реализуется второй способ. Так, у двух особей АТ II в сосново-березовых культурах верхняя треть ствола включает последовательность из трех-четырёх двулетних побеговых систем как со сближенными плагиотропными боковыми побегами, так и с шестью боковыми побегами примерно равного развития, самый нижний из которых отходит из боковой почки в середине материнского побега, а самый верхний – из венечной почки (см. рис. 2, 7).

7. Реитерация. В пределах типовой формы АТ I отмечены особи с единичными ветвями-реитератами. Образование таких ветвей является проявлением немедленной полной реитерации. Немедленная частичная реитерация реализуется у особей АТ I и АТ II, произрастающих под пологом леса (см. рис. 1, 14). Она заключается в том, что у длинной косо направленной ветви ортотропный изгиб оси происходит только в дистальной трети или четверти. Другим вариантом частичной реитерации, причем не только немедленной, но и отложенной, выступает образование относительно коротких ортотропных ветвей на плагиотропном изгибе ствола (см. рис. 2, 3; 3, 3). При отложенной реитерации происходит пробуждение спящих почек в разных частях ствола и реже ветвей. Образующаяся ось нарастает неустойчиво-моноподиально и формирует как основные двулетние побеговые системы с длинными побегами, так и отдельные многопобеговые двулетние побеговые системы. В основании оси может образоваться зигзагообразная структура. Такой вид реитерации характерен для 5–10% особей АТ I и II в различных типах сосняков (см. рис. 3, 9; 4, 11).

Обсуждение

Как было показано в предыдущей статье [Стаменов, 2020], архитектурный тип у *Quercus robur* соответствует определенному проявлению одной архитектурной модели или сочетанию элементов нескольких архитектурных моделей в конкретном диапазоне условий освещения. Несмотря на сложный комплекс экологических факторов, воздействующих на морфогенез побеговых систем у молодых особей *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи, архитектурная форма, которая наиболее полно на всех уровнях организации соответствует выделенному ранее «Луговому» архитектурному типу [Там же], обнаруживается преимущественно при полном освещении. Эта форма, обозначенная нами как «типовая», характеризуется интенсивным и разнообразным ветвлением ствола и ветвей и устойчивым выносом ассимиляционного аппарата вверх при помощи косо направленных ветвей. Таким образом, достаточный уровень освещенности принципиально важен для морфогенеза многопобеговых основных и ростовых двулетних побеговых систем. В регионе исследований представлено два типа открытых местообитаний:

- 1) лесные поляны и вырубки, которые относительно защищены от ветров;
- 2) склоны разной крутизны и ориентации по опушкам нагорных дубрав, зачастую с выходами на дневную поверхность карбонатных пород.

В отличие от балок северной лесостепи на Куликовом поле [Станенов, 2021], мы не отметили существенных модификаций у типовой формы АТ I в лугово-степных сообществах севера Воронежской области. Возможно, это обусловлено хорошим прогревом склонов с карбонатными породами и в целом большей суммой эффективных температур, а также меньшей частотой весенних заморозков. Те единичные особи типовой формы АТ I, которые обнаружены внутри сосновых древостоев, произрастают также не под сомкнутым пологом, а в прогалах размером не менее 5×5 м. У них затеняются различные зоны ветвей, а ствол остается освещенным.

Под пологом древостоя среди особей АТ I преобладают формы с выраженным проявлением модусов редукции. Большинство особей реагируют на затенение качественным и количественным ослаблением ветвления ствола и скелетных ветвей, а также удлинением периода образования «примитивных» ветвей ранних этапов онтогенеза.

Наиболее чувствительна к затенению архитектура скелетных ветвей. Под пологом древостоя на ветвях «второй» зоны кроны перестают образовываться ростовые и многопобеговые основные двулетние побеговые системы, а доля неветвящихся двулетних побеговых систем возрастает. В свою очередь, хотя бы одна ложная мутовка с тремя боковыми побегами сохраняется на стволе и у части тех особей, у которых упрощается набор двулетних побеговых систем ветви. Однако в целом двулетние побеговые системы с ложными мутовками на стволе также редуцируются у тех особей *Quercus robur*, которые произрастают под пологом древостоя. Подобное упрощение структуры и переход к нерегулярному ветвлению осей II порядка в совокупности с редукцией ложных мутовок на стволе при затенении согласуется и с литературными данными по другим видам деревьев, в частности, по *Araucaria araucana* К. Koch [Казакова, Антонова, 2015]. В целом у различных видов деревьев и кустарников интенсивность ветвления и размеры наиболее мощных побегов двулетних побеговых систем связаны прежде всего с условиями освещения [Антонова, Николаева, 2002; Charles-Dominique, Edelin, Boucharde, 2010; Антонова, Шаровкина, 2011; Горошкевич, 2018]. Крайним проявлением процессов упрощения ветвления выступает редкое образование скелетных ветвей и «выпадение» ветвящихся двулетних побеговых систем. Возможно, нерегулярное ветвление скелетных осей в целом характерно для рода *Quercus*, причем даже у его теплолюбивых представителей в условиях субтропического климата [Антонова, Азова, Елсукова, 2001]. А при недостатке света эта особенность усиливается.

Вторым важным проявлением модусов редукции типовой формы АТ I является удлинение фазы роста, в которую образуется т.н. «первая» зона кроны с плагиотропными ветвями. Образование таких ветвей при полном освещении продолжается 1–2 года, начиная со второго-третьего года онтогенеза особи [Стаменов, 2020]. При несильном затенении (освещенность составляет 40–50% от значений на открытом пространстве) рост особи вверх не замедляется, но период формирования «примитивных» ветвей первых стадий онтогенеза [Антонова, Фатьянова, 2013] увеличивается в 2–4 раза. При выходе верхушки особи в обеспеченные светом горизонты особь реализует характерную для АТ I стратегию выноса мощных ветвей вверх.

Преобладание под пологом особей АТ I, несмотря на образование переходных форм к другим архитектурным типам и общее ослабление ростовых процессов при затенении, указывает на то, что именно архитектурная модель Rauh наиболее полно соответствует наследственно закрепленной программе побегообразования у *Quercus robur*. При этом стабильная сохранность косо направленных скелетных ветвей у всех «редуцированных» форм АТ I под пологом леса выступает одной из наиболее устойчивых характеристик архитектурных единиц *Q. robur* и подчеркивает светолюбивую природу вида. Рост ветвей под острым углом соответствует активной стратегии сопротивления затенению [Шитт, 1952; Verdu, Climent, 2007; Антонова, Шаровкина, 2012].

Прочие модусы, отражающие ту или иную степень упрощения побеговых систем АТ I, охватывают локальные сектора кроны и фактически оказываются откликом особи на гетерогенность световых условий под пологом древостоя. При этом они мало распространены. К малораспространенным модусам можно отнести и выпадение плагиотропного отрезка скелетных ветвей, и очень маленький угол отхождения скелетной ветви от ствола, что также наблюдается при полном освещении. Также редко реализуются модусы усиления. Так, в полностью освещенных и зачастую защищенных от ветров местообитаниях ствол может иногда длительно нарастать моноподиально и/или состоять из серии последовательных двулетних побеговых систем, образующих многопобеговые ярусы. Таким образом, в условиях южной лесостепи может происходить усиление ростовых процессов, что не наблюдается в более влагообеспеченных местообитаниях Московской и Калужской областей.

Обращает на себя внимание низкая встречаемость особей АТ II, особенно его типовой формы. При этом особи АТ III и АТ IV распространены гораздо шире, а в сосняке с зеленомошным покровом данные архитектурные типы преобладают. Следовательно, такой морфогенез

побеговых систем у особей *Quercus robur*, при котором конструкция основана на симподиально нарастающих осях и симподиальных побеговых комплексах с полиархическим планом организации, в условиях южной лесостепи Воронежской области наиболее вероятен в затененных сообществах самых бедных трофотопов. В сосняках на более богатых почвах у особей АТ II и особенно АТ III и АТ IV ростовые процессы могут локально интенсифицироваться. Это приводит к образованию единичных многопобеговых ложных мутовок на стволе и ветвей с многопобеговыми основными двулетними побеговыми системами. У особей АТ III и АТ IV полиархический план организации исходного архитектурного типа может сохраняться только на уровне крупных осей. В то же время после двух-трех разделений ствола дочерние оси нарастают неустойчиво-моноподиально, а годовичные побеги достигают таких длин, которые характерны для особей АТ I и АТ II.

Вероятно, образование переходных между архитектурными типами форм в сосновых культурах и мезотрофных сосняках южной лесостепи обусловлено более высокими значениями радиационного баланса по сравнению с сообществами бассейна р. Ока. Вместе с тем, более благоприятные термические условия и меньшая влагообеспеченность сообществ севера Воронежской области способствуют образованию у *Q. robur* не только переходных форм и форм с усиленными ростовыми процессами, но и приводят к формированию не описанных ранее в более северных регионах побеговых структур. В каждом типе сообществ новообразования отмечены у небольшой доли особей. Однако они способны значительно преобразовывать крону, охватывая большинство ее иерархических уровней. К явлениям, описанным именно в лесостепной зоне, относятся изменение пропорций между вертикальным и горизонтальным ростом особи, переход ветвей к монотонному плагиотропному или понижающему росту, реализация различных типов реитерации.

Плагиотропный рост как скелетных ветвей, так и ветвей, выполняющих преимущественно функцию ассимиляции, рассматривается обычно как приспособление к затенению, как часть пассивной стратегии по выживанию при недостатке освещения [Ричардс, 1961; Мазуренко, Хохряков, 1991; Millet, Bouchard, Edelin, 1998; Антонова, Николаева, 2002; Казакова, Антонова, 2015]. В условиях южной лесостепи эти интерпретации в целом справедливы, поскольку все структуры, образование которых основано на плагиотропном росте осей, обнаруживаются преимущественно у особей *Q. robur* под пологом леса.

Вероятно, сходными адаптациями можно объяснить и т.н. понижение ветвей и перегибы ствола при отклонении от ортотропного роста. Главная ось ветви при этом демонстрирует положительный геотропизм. Кроме того, сводчатая форма ветвей зачастую составляет онтогенетически более раннюю «первую» зону кроны у свободнорастущих особей АТ I, в отличие, в частности, от особей *Pinus sibirica*, у которых ветви растут вниз к земле во второй половине генеративного периода онтогенеза [Николаева, Савчук, 2013]. При этом фаза образования ветвей с понижающим контуром может охватывать столь же длительный период роста особи, как и фаза формирования плагиотропной «первой» зоны кроны под пологом. Очевидно, сводчатый контур ветви с дистальным положительным геотропизмом является специфичным для лесостепной зоны. Сходные явления описаны и на севере зоны: у взрослых деревьев *Quercus robur* на Куликовом поле [Стаменов, 2021]. Как можно заметить, часть модусов редукции также вызвана ослаблением ортотропного роста у особей *Q. robur*.

Формирование ярусов ветвей на стволе в виде «решетки» связано не только с плагиотропным ростом ветвей, но и с сокращением длины несущего их годичного побега, на основе которого развивается модификация структурно-функционального типа двулетних побеговых систем «Вертолет» [Антонова, Барт, 2017]. Поскольку «решетка» представлена последовательностью плагиотропных ярусов с малым числом боковых побегов, то ее формирование указывает на определенную фазу нарастания и ветвления ствола. Эта фаза, по сути, является промежуточной между образованием ветвей «первой» зоны кроны у АТ I или плагиотропной формой АТ II и стадией образования последовательных многопобеговых ярусов у АТ I. В отличие от *Acer negundo* L. [Антонова, Барт, 2017], захват бокового пространства «решетчатой» структурой у *Quercus robur* длится определенный промежуток времени и не приводит к угасанию роста главной оси. В связи с этим «решетку» представляется правильным рассматривать также как способ дополнительного получения солнечной радиации под пологом леса.

Ранее мы показали, что при полном освещении и достаточном увлажнении в сообществах бассейна Верхней Оки немедленная реитерация ствола, приводящая к раздвоению ствола и формированию крупных ветвей, у особей *Q. robur* является нормальным явлением [Стаменов, 2020]. Она также отмечена у свободнорастущих особей в луговой степи и на лесных вырубках и полянах в Воронежской области. Вероятно, такой тип реитерации связан с интенсивным развитием осей из почек

верхней части материнского побега в условиях достаточного количества света. В то же время немедленная реитерация в условиях южной лесостепи регулярно осуществляется и при недостатке света, что отмечено и в северной лесостепи у средневозрастных генеративных особей [Стаменов, 2021]. Образование «сверхдлинных» ветвей практически всегда оказывается единичным актом, реализуясь у особей в мозаичных условиях освещенности: ветвь-реитерат ориентирована в сторону прогала в пологе. Образование ортотропных осей с элементами реитерации из почек возобновления на перегибе ствола связано уже не с откликом на увеличение доступности светового ресурса, а с нарушением боковой симметрии скелетной оси.

Отложенная реитерация у древесных растений традиционно рассматривается в качестве одного из основных способов реакции на изменение условий среды, особенно в неблагоприятном для дерева направлении, и как явление, сопутствующее старению особи [Raimbault, Tanguy, 1993; Barthelemy, Caraglio, 2007; Николаева, Савчук, 2013]. Отложенная (в том числе травматическая) реитерация в южной лесостепи Воронежской области отмечена только под пологом леса и не наблюдается в открытых местообитаниях луговых степей.

Пробуждение спящих почек на рубеже генеративного периода онтогенеза свидетельствует о раннем старении особей под пологом сосняков, особенно в наиболее бедных по богатству почвы зеленомошниках. Особи *Quercus robur* в таких парцеллах угнетены из-за затенения, недостатка минеральных элементов в песчаных отложениях и зачастую из-за повреждения копытными.

В свою очередь, условия рельефа и расположение массивов нагорных дубрав в луговой степи Нижнедевицкого района Воронежской области обеспечивают защиту молодых особей *Q. robur* от сильных ветров, в отличие от балок крайне малолесного района Куликова поля [Стаменов, 2021]. Этим обусловлены различия в проявлении процессов отложенной реитерации в двух разных районах лесостепной зоны. Однако именно вторичная ось при отложенной реитерации способна в значительной степени реализовать наследственно обусловленный потенциал первичной скелетной ветви, формируя длинные годичные побеги и многопобеговые двулетние побеговые системы. Подобная степень воспроизведения архитектуры особи отмечена нами и на севере [Там же], и на юге лесостепной зоны.

Таким образом, использование представления об архитектурных типах оказывается уместным и для таких физико-географических условий, в которых на архитектуру особи воздействует не только фактор освещенности. Содержание понятия «архитектурный тип» отражает

многообразие и иерархию уровней реакций особей *Quercus robur* на изменение условий среды. Оперирование понятием «архитектурный тип» позволяет детализировать сочетания элементов архитектурной модели и реализацию архитектурной единицы у *Q. robur*.

Заключение

В подзоне южной лесостепи на севере Воронежской области виргинильные и молодые генеративные особи *Q. robur* соответствуют архитектурным типам, которые были выделены в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Если соответствие наблюдается по конфигурации скелетных осей кроны, особенностям их нарастания и ветвления, а также закономерностям распределения ветвей вдоль ствола, то особи относятся к типовой форме соответствующего архитектурного типа.

В открытых местообитаниях, в сосновых культурах и в разреженных сосняках кустарниковых преобладают особи АТ I. При этом типовая форма данного архитектурного типа образуется преимущественно при полном освещении. В сосняках зеленомошных преобладают особи АТ III и АТ IV.

Большинство особей каждого архитектурного типа имеют отличия от типовой формы соответствующего архитектурного типа, которые описаны с использованием категорий модусов: редукции, усиления и новообразования. У особей АТ I наиболее распространенными модусами являются редукция ярусов и ложных мутовок на стволе и интенсивно ветвящихся двулетних побеговых систем на ветвях, а также увеличение протяженности «первой» зоны кроны. Эти модусы реализуются в основном под пологом древостоя.

Общими модусами для всех архитектурных типов являются редукция скелетных ветвей, переход скелетных осей к плагиотропному и понижающему росту, изменение соотношения между длинами материнских и боковых побегов двулетних побеговых систем в сторону увеличения последних, а также реитерация.

В открытых и защищенных от ветров местообитаниях у особей АТ I может интенсифицироваться ветвление и снижаться частота перевершиниваний. В сосняках различных типов у особей АТ II–IV может возрасти доля моноподиев в составе скелетных осей, а также могут формироваться ярусы ветвей на стволе и многопобеговые двулетние побеговые системы в составе ветвей.

Таким образом, в южной лесостепи архитектурные типы *Q. robur* представлены более широким спектром форм, чем в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в бассейне р. Оки.

Библиографический список / References

Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 3. С. 10–28. [Antonova I.S., Azova O.V. Architectural models of tree crowns. *Botanicheskii Zhurnal*. 1999. Vol. 84. No. 3. Pp. 10–32. (In Rus.)]

Антонова И.С., Азова О.В., Елсукова Ю.В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2001. № 2 (11). С. 67–78. [Antonova I.S., Azova O.V., Elskova U.V. Architecture and hierarchy of shoot systems of some trees species in temperate zone. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*. No. 2 (11). Pp. 67–78. (In Rus.)]

Антонова И.С., Барт В.А. Пространственно-временные отношения при развитии побеговых систем деревьев умеренной зоны // Биоразнообразии: подходы к изучению и сохранению: Материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь, 2017. С. 21–24. [Antonova I.S., Bart V.A. Spatial-temporal relationship in development of the shoots systems of trees of temperate zone. *Bioraznoobrazii: podkhody k izucheniyu i sokhranenyu. Materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchyonnoi 100-letiyu kafedry botaniki Tverskogo gosudarstvennogo universiteta*. Tver, 2017. Pp. 21–24. (In Rus.)]

Антонова И.С., Николаева Н.В. Особенности структуры кроны *Frangula alnus* (Rhamnaceae) // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 10. С. 90–101. [Antonova I.S., Nikolaeva N.V. Peculiarities of crown structure of *Frangula alnus* (Rhamnaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2002. Vol. 87. No. 10. Pp. 90–101. (In Rus.)]

Антонова И.С., Фатьянова Е.В. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». 2013. № 32 (31). С. 7–24. [Antonova I.S., Fatianova E.V. On the issue of branch structure of temperate zone trees within the context of ontogeny. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya i Ekologiya"*. 2013. No. 32 (31). Pp. 7–24. (In Rus.)]

Антонова И.С., Фатьянова Е.В. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботанический журнал. 2016. Т. 101. № 6. С. 628–649. DOI: 10.1134/S000681361606003X [Antonova I.S., Fatianova E.V. On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees. *Botanicheskii Zhurnal*. 2016. Vol. 101. No. 6. Pp. 628–649. DOI: 10.1134/S000681361606003X (In Rus.)]

Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2011. № 4. С. 52–62. [Antonova I.S., Sharovkina M.M. Some structural features of shoot systems and crowns of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. on the continental climate under different biotope conditions. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*. 2011. No. 4. Pp. 52–62. (In Rus.)]

Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 9. С. 1192–1205. [Antonova I.S., Sharovkina M.M. Some structural features of shoot systems and crown development of the generative *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trees of three age states in temperate continental climate. *Botanicheskii Zhurnal*. 2012. Vol. 97. No. 9. Pp. 1192–1205. (In Rus.)]

Белостоков Г.П. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) // Ботанический журнал. 1974. Т. 59. № 4. С. 578–588. [Belostokov G.P. Morphological structure of the bush-like seedlings of *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 1974. Vol. 59. No. 4. Pp. 578–588. (In Rus.)]

Биоморфология растений (иллюстрированный словарь) / Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпукхина Е.А., Баландин С.А. М., 2005. [Zhmylev P.Iu., Alekseev Iu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. *Biomorfologiya rasteniy (illyustrirovannyy slovar)* [Biomorphology of plants (illustrated glossary)]. Moscow, 2005.]

Бугаев В.А., Мусиевский А.Л., Царалунга В.В. Дубравы Европейской части России // Лесной журнал. 2004. № 2. С. 7–13. [Bugaev V.A., Musievsky A.L., Tsaralunga V.V. Oak forests in the European part of Russia. *Lesnoy Zhurnal*. 2004. No. 2. Pp. 7–13. (In Rus.)]

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. [Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost [Eastern European forests: Holocene history and modernity]. Moscow, 2004.]

Горошкевич С.Н. Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 42. С. 140–159. DOI: 10.17223/19988591/42/7 [Goroshkevich S.N. Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity. *Herald of Tomsk State University. Biology*. 2018. No. 42. Pp. 140–159. DOI: 10.17223/19988591/42/7 (In Rus.)]

Григорьевская А.Я., Лепешкина Л.А., Зелепукин Д.С. Флора Воронежского городского округа город Воронеж: биогеографический, ландшафтно-экологический, исторические аспекты // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2012. Т. 21. № 1. С. 5–158. [Grigorevskaja A.Ja., Lepeshkina L.A., Zelepukin D.S. Flora of the Voronezh urban district of Voronezh city: Biogeographical, landshaftno-ecological, historical aspects. *Samarskaya Luka: problemy regionalnoi i globalnoi ekologii*. 2012. Vol. 21. No. 1. Pp. 5–158. (In Rus.)]

Иванова А.В., Мазуренко М.Т. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 8. С. 1014–1030. [Ivanova A.V., Mazurenko M.T. Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (Fagaceae) in Samara region. *Botanicheskii Zhurnal*. 2013. Vol. 98. No. 8. Pp. 1014–1030. (In Rus.)]

Кзакова Н.Л., Антонова И.С. Форма кроны *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch в разных возрастных состояниях и экологических условиях естественных местообитаний // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». 2015. № 3. С. 135–153. [Kazakova N.L., Antonova I.S. The crown shape of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch under the different age stages and ecological conditions in natural habitats. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya i Ekologiya"*. 2015. No. 3. Pp. 135–153. (In Rus.)]

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52. № 3. С. 409–421. [Mazurenko M.T., Khokhriakov A.P. Classes of tree metamereres. *Biology Bulletin Reviews*. 1991. Vol. 52. No. 3. Pp. 409–421. (In Rus.)]

Матвеев В.И., Матвеева Т.Б., Соловьева В.В. *Quercus robur* L. как вид, рекомендуемый для внесения в Красную книгу Самарской области // Раритеты флоры Волжского бассейна: Доклады участников российской научной конференции. Самара. 2009. С. 125–138. [Matveev V.I., Matveeva T.B., Solovieva T.B. *Quercus robur* L. as a species recommended for the Red Book of Samara oblast]. *Rarity flory Volzhskogo basseina*. Samara. 2009. Pp. 125–138. (In Rus.)]

Николаева С.А., Савчук Д.А. Морфологические формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 101–114. [Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. Morphological forms of siberian stone pine trees (*Pinus sibirica* Du Tour) in high altitudinal forests of Severo-Chuisky range: 1. Morphological aspect. *Herald of Tomsk State University. Biology*. 2013. No. 2 (22). Pp. 101–114. (In Rus.)]

Ричардс П. Тропический дождевой лес. М., 1961. [Richards P. *Tropicheskiy dozhdevoy les* [The tropical rain forest. An ecological study]. Moscow, 1961.]

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. [Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow, 1962.]

Стаменов М.Н. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. XIV. № 1. С. 66–90. DOI: 10.24411/2072-8816-2020-10066 [Stamenov M.N. Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in phytocenoses of the Upper and Middle Oka river. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2020. Vol. XIV. No. 1. Pp. 66–90. DOI: 10.24411/2072-8816-2020-10066 (In Rus.)]

Стаменов М.Н. Архитектура кроны дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в генеративном периоде онтогенеза в фитоценозах северной лесостепи Тульской области // Разнообразии растительного мира. 2021. № 2 (9). С. 5–39. DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-5 [Stamenov M.N. Crown architecture of *Quercus robur* L. in the reproductive period of ontogenesis in phytocenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region. *Diversity of Plant World*. 2021. No. 2 (9). Pp. 5–39. DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-5 (In Rus.)]

Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. М., 2003. [Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V. Seleksiya i reproduksiya lesnykh drevesnykh porod [Breeding and reproduction of forest tree species]. Moscow, 2003.]

Шитт П.Г. Биологические основы агротехники плодоводства. М., 1952. [Shitt P.G. Biologicheskije osnovy agrotekhniki plodovodstva [Biological basis of agricultural machinery for fruit growing]. Moscow, 1952.]

Barthélemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*. 2007. Vol. 99. Pp. 375–407. DOI: 10.1093/aob/mcl260

Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub in Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany*. 2010. Vol. 105. Pp. 205–220. DOI: doi.org/10.1093/aob/mcp273

Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: An overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. № 1 (2). Pp. 1–31. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1

Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. *Canadian Journal of Botany*. 1998. Vol. 76. Pp. 2100–2118.

Raimbault P., Tanguy M. La gestion des arbres d'ornement. 1re partie : Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne. *Revue forestière française*. 1993. Vol. 25. No. 2. Pp. 97–117.

Verdu M., Climent J. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (Sapindaceae). *American Journal of Botany*. 2007. Vol. 94. No. 8. Pp. 1316–1320.

Статья поступила в редакцию 10.01.2023, принята к публикации 19.02.2023

The article was received on 10.01.2023, accepted for publication 19.02.2023

Сведения об авторе / About the author

Стаменов Мирослав Найчев – кандидат биологических наук; заместитель директора по науке, государственный природный заповедник «Воронинский», п. Инжавино, Тамбовская область; доцент кафедры биологии, химии, экологии и методик обучения естественно-географического факультета, Нижегородский государственный педагогический университет им. Козьмы Минина, г. Нижний Новгород

Miroslav N. Stamenov – PhD in Biology; Deputy Director for Science, Voroninsky Nature Reserve, Inzhavino, Tambov region, Russian Federation; Associate Professor at the Department of Biology, Chemistry, Ecology and Teaching Methods of the Faculty of Natural Geography, Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2500-7925>

E-mail: mshlv-eiksb@inbox.ru