

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-355-375

УДК 581.44/.52+582.632.2

М.Н. Стаменов

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 г. Тольятти, Самарская обл., Российская Федерация

Конструктивные особенности кроны молодых особей *Quercus robur* L. в Западном Предкамье

Проанализирована конструктивная организация виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. в Западном Предкамье, в пределах городского округа Казань и Зеленодольского района Республики Татарстан. Исследовали строение кроны у особей, произрастающих в различных элементах горизонтальной мозаики лесных сообществ (сомкнутый полог древостоя, небольшие окна, крупные окна). Строение кроны изучено более чем у 110 особей. Установлено, что под пологом древостоя и в небольших окнах преобладают особи с преимущественно иерархическим планом организации основных осей и особи с условно иерархическим планом, где ствол хорошо выражен, но ветви регулярно нарастают ложнодихотомически. Ведущую роль в освоении пространства у большинства особей играют восходящие ветви. По мере улучшения условий освещения у особей увеличивается число ярусов, содержащих несколько средних и крупных ветвей, а также изменяется структура ярусов. Основными реакциями на усиление затенения у молодых особей *Q. robur* выступают увеличение числа полиархических структур в кроне, а также доли плагиотропных ветвей и ветвей, растущих вниз к земле.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., нарастание, ветвление, ствол, ветвь от ствола, конструктивная организация, Предкамье, Татарстан

© Стаменов М.Н., 2024

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна Российской академии наук – филиала Самарского федерального исследовательского центра Российской академии наук «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» (регистрационный номер 1021060107217-0-1.6.19).

Автор благодарит рецензентов за ценные советы и замечания по форме и содержанию рукописи.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Стаменов М.Н. Конструктивные особенности кроны молодых особей *Quercus robur* L. в Западном Предкамье // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 3. С. 355–375. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-355-375

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-355-375

M.N. Stamenov

Samara Feral Research Center RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS,
Togliatti, Samara region, 445003, Russian Federation

Structural features of the crown of young individuals of *Quercus robur* L. in Western Cis-Kama region

The constructive organization of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. in Western Cis-Kama region, within the urban district of Kazan and Zelenodolsk region of the Republic of Tatarstan, has been analyzed. We studied the crown structure in individuals growing within various elements of the horizontal mosaic of woody cenoses (closed canopy, small gaps, large gaps). The crown structure was studied in more than 110 individuals. It was found that in most communities, individuals with a predominantly hierarchical plan of organization of the main axes and individuals with a conditionally hierarchical plan having a well-defined

trunk but pseudo-dichotomously growing branches predominate. Ascending branches play a leading role in the development of space in most individuals. As lighting conditions improve, individuals increase the number of tiers containing several medium and large branches. Besides the structure of a tier modifies. The main reactions to increased shading in young individuals of *Quercus robur* are an increase in the number of polyarchic structures in the crown, as well as the proportion of plagiotropic branches and branches growing down to the ground.

Key words: *Quercus robur* L., growth, branching, trunk, branch from trunk, constructive organization, Cis-Kama region, Tatarstan

Acknowledgements. The study was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences – Branch of the Samara Feral Research Center of the Russian Academy of Sciences “Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems of the Volga Basin” (registration number 1021060107217-0-1.6.19).

The author thanks the reviewers for their valuable advice and comments on the form and content of the manuscript.

CITATION: Stamenov M.N. Structural features of the crown of young individuals of *Quercus robur* L. in Western Cis-Kama region. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 3. Pp. 355–375. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-355-375

Введение

Исследование структурной организации растений и ее трансформации в онтогенезе наиболее актуальны для видов со значительной редупреобразующей ролью и большим ареалом, охватывающим контрастные местообитания. К таким видам относится *Quercus robur* L., полиморфизм которого по различным структурным признакам побеговых систем давно известен лесоводам [Царев и др., 2003], но вызывает значительные трудности при попытках формализации его описания.

Руководствуясь классическими представлениями о дереве как о жизненной форме с длительно функционирующими надземными скелетными осями [Серебряков, 1962], формирование габитуса у молодых особей *Q. robur* мы рассматривали, прежде всего, с точки зрения отношений между основными скелетными осями, определяющими конструкцию кроны.

При анализе взаиморасположения основных осей кроны была задействована концепция плана организации кроны [Edelin, 1991; Костина, Барабанщикова, Абакарова, 2022]. Данная концепция рассматривает

степень доминирования главной оси (ствола) в побеговой системе дерева. Соответственно, при полном соподчинении ветвей стволу план организации является иерархическим, что выражается в иерархической соподчиненности осей высших порядков осям нижних порядков, а при формировании нескольких равнозначных осей с последующим ложно-дихотомическим нарастанием каждой из них – полиархическим.

Популяции *Quercus robur* в Среднем Поволжье находятся в уязвимом положении, которое вызвано многолетней эксплуатацией дубовых насаждений, повышением уровня воды в Волге из-за создания каскада ГЭС, увеличением частоты неблагоприятных погодных явлений и всплеск численности насекомых-филлофагов [Пуряев и др., 2019]. Исследование онтоморфогенеза виргинильных и молодых генеративных растений *Q. robur* в различных экологических условиях бассейна Средней Волги и Нижней Камы позволит интегрально оценить его морфофизиологическое состояние и дать прогноз перспектив популяций вида в регионе [Османова, Животовский, 2020].

Целью нашей работы состояла в выявлении и анализе некоторых аспектов строения системы основных скелетных осей у виргинильных и молодых генеративных растений *Q. robur*, определяющих габитус растений в элементах горизонтальной мозаики лесов в Западном Предкамье на территории Республики Татарстан.

Материалы и методы

Исследования проводили на северо-западе Республики Татарстан, в естественно-историческом природном районе Западное Предкамье [Салахов, Архипова, 2013], в пределах городского округа Казань и Зеленодольского района. Рельеф представлен последовательностью надпойменных террас (до четвертой включительно) в долине р. Волга. Климат района исследований умеренно-континентальный, со среднегодовой температурой +2,3 °С, средними температурами января и июля –13,9 и +19,0 °С соответственно и со среднегодовым количеством осадков до 600 мм [Там же]. Преобладают серые лесные, дерново-подзолистые и пойменные почвы [Там же]. С точки зрения ботанико-географического районирования район исследований относится к Волжско-Вятскому возвышенно-равнинному региону темнохвойно-широколиственных, неморально травяных лесов с фрагментами южнотаежных елово-пихтовых и сосново-еловых зеленомошных лесов [Там же]. Растительные сообщества надпойменных террас представлены сосново-широколиственными и сосновыми лесами с участием *Picea abies* L. Н. Karst., вдоль берегов Куйбышевского водохранилища

встречаются фрагменты пойменных дубрав и пойменных лугов. Большие площади условно-коренных сосновых лесов замещены производными ассоциациями, такими как сосняки вейниковые, ландышевые, орляковые и т.п. [Салахов, Архипова, 2013].

Исследованиями были охвачены следующие ассоциации сосновых лесов: сосняки ландышевые, ландышево-орляковые, костянично-ландышевые, чернично-брусничные, неморальные. Они расположены в пределах лесопарка «Лебяжье» (г. Казань), в лесном массиве между пл. Займище и пл. 774 км (Зеленодольский район) и в окрестностях пос. Краснооктябрьский (г. Казань) (рис. 1).

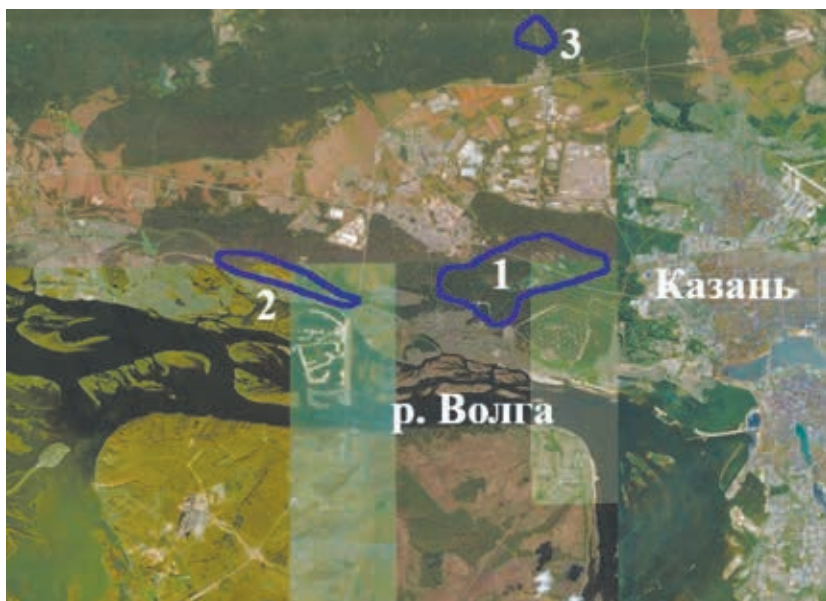


Рис. 1. Район исследований:

1 – лесопарк «Лебяжье»; 2 – лесной массив между пл. «Займище» и пл. «774 км»; 3 – лесной массив у пос. Краснооктябрьский

Fig. 1. Research area:

1 – forest park “Lebyazhye”; 2 – forest area between the station “Zaymishche” and the station “774 km”; 3 – forest area near the settlement Krasnooktyabrsky

Поскольку основным лимитирующим фактором в лесных ценозах зоны хвойно-широколиственных лесов выступает свет [Восточноевропейские леса, 2004], мы выделили в рассмотренных ассоциациях три

основных элемента горизонтальной мозаики в соответствии с сомкнутостью верхнего яруса сообщества:

1) сомкнутый древостой (сокращенно – полог); сомкнутость древостоя составляет 0,7–0,8, просветы между кронами не превышают 1–2 м, сквозистость крон составляет 0,2–0,4 (увеличивается от ствола к периферии кроны);

2) небольшое окно с боковым затенением (сокращенно – небольшое окно); ширина окна составляет 5–10 м, как правило, оно имеет неправильную форму;

3) крупное окно или поляна (сокращенно – крупное окно); размер окна превышает 30–50 м в ширину, а особь *Quercus robur* практически не подвергается боковому затенению.

В данных элементах мозаики изучали такие особи *Q. robur*, которые по размерным характеристикам относятся к подросту. Под пологом и в небольших окнах также произрастали отдельные особи *Q. robur*, достигшие второго подъяруса древостоя. Они в исследование не включены.

В подпологовых парцеллах с подлеском и подростом деревьев средней и высокой сомкнутости особи *Q. robur* не произрастают.

У особей *Q. robur* устанавливали онтогенетическое состояние и жизнеспособность согласно методикам популяционно-онтогенетических исследований [Evstigneev, Korotkov, 2016]. Исследовали виргинильные особи (15–20 лет) и особи молодого генеративного состояния (20–35 лет). Выбор прегенеративного и начала генеративного периодов онтогенеза обусловлен тем, что у молодых особей процессы новообразования преобладают над процессами отмирания, что позволяет наиболее полно охватить разнообразие побеговых систем.

Особей учитывали на маршрутных учетах в 50-метровой полосе в обе стороны от пути следования (табл. 1). Всего исследовали 115 особей, включая одну особь немногоствольной жизненной формы, у которой строение кроны изучали для каждого ствола.

Таблица 1

Объекты исследований [Research objects]

Элементы горизонтальной мозаики сообщества [Elements of the horizontal mosaic of the community]	Число особей [Number of individuals]
Полог [Closed stand]	56
Небольшое окно [Small window with side shading]	51
Крупное окно [Large window or clearing]	8

Изучали особенности нарастания, ветвления, а также направление роста основных скелетных осей I и II видимых порядков. За ось первого видимого порядка принимали ствол, выполняющий функцию главной оси-организатора кроны, за оси второго видимого порядка – ветви, отходящие от ствола. Наличие дихазиев (вилок, вильчатых структур) не считали фактором, увеличивающим порядок оси. Исследовали строение ветвей, у которых возраст превышает три года, отношение диаметра ветви в ее основании к диаметру ствола в районе отхождения ветви от ствола превышает 0,3–0,4, при этом ветвь достигает внешнего контура кроны. Ветви с данными характеристиками относили к средним и крупным, а короткоживущие тонкие ветви – к мелким. Строение последних во внимание не принимали. Под ярусом ветвей, отходящих от ствола, понимали совокупность крупных и средних ветвей, развивающихся из близко расположенных почек регулярного возобновления в пределах одного годичного прироста. Устанавливали наличие второго сезонного прироста (Ивановых побегов) в составе годичных побегов, участвующих в построении основных скелетных осей. Выборочно измеряли длины годичных побегов, а в случае второго сезонного прироста (Ивановых побегов) – длину элементарных побегов.

Все особи фотографировали и схематически зарисовывали. Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel 2013, используя непараметрический критерий Манна–Уитни при $p < 0,05$. Анализировали выборки, содержащие не менее 5 членов.

Результаты

Морфометрические характеристики особей

Высота особей – 4–8 м, диаметр на высоте груди – 4–9 см, радиус кроны – 1,5–3 м. Высота прикрепления кроны (высота первой сохранившейся живой ветви от ствола любой толщины) у большинства особей в окнах разного размера и под пологом – 0,5–1,5 м. У отдельных молодых генеративных особей в лесных сообществах нижняя граница кроны располагается на высоте 3–4 м.

Способ нарастания скелетных осей и организация системы основных скелетных осей кроны

Для *Quercus robur* характерно неустойчивое моноподиальное нарастание, т.е. моноподиальное нарастание скелетных осей сменяется на симподиальное, и наоборот. При симподиальном нарастании формируется составная ось – симподий. В зависимости от числа побегов замещения различают монохазий, дихазий (ложная дихотомия) и плейохазий

[Биоморфология растений, 2005]. Терминам «дихазий» и «плейохазий» соответствуют вильчатые структуры с двумя или большим числом осей, замещающих материнский побег [Millet, Bouchard, Edelin, 1998, 1999; Конструктивная организация, 2024]. В случае неоднократного ложно-дихотомического нарастания формируются многочленные дихазии или плейохазии. В зависимости от соотношения длины замещающих побегов различают изотомную и анизотомную систему осей (изотомный или анизотомный дихазий или плейохазий). С учетом способа нарастания основных скелетных осей нами были выделены следующие варианты организации побеговых систем *Quercus robur*.

В а р и а н т 1. Система основных скелетных осей формируется в результате моноподиального или симподиального нарастания с одним побегом замещения. В образовании ствола принимают участие годовичные побеги длиной до 35–40 см, реже побеги длиной менее 20 см. Годичные побеги в составе ветвей имеют длину 20–30 см. Особи *Q. robur* с таким вариантом организации побеговых систем имеют хорошо выраженный ствол, соподчиненные стволу ветви и преобладают в крупных окнах (рис. 2а).

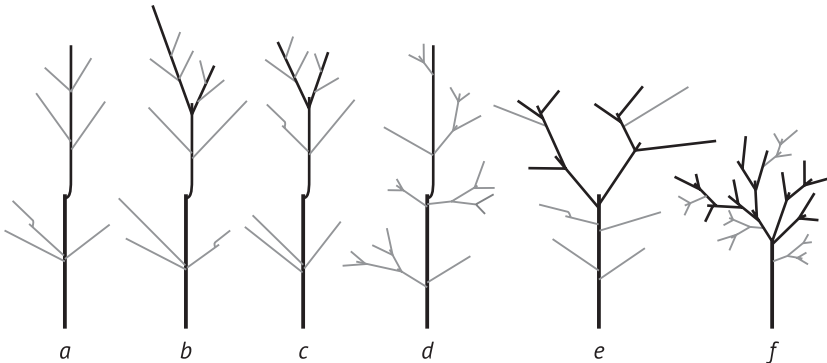


Рис. 2. Схемы вариантов организации систем основных скелетных осей у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*

Черным цветом обозначены способы нарастания ствола, серым цветом – ветвей; черные и серые точки или короткие линии между осями дихазиев показывают отмершие апикальные почки

Fig. 2. Schemes of variants of the organization of the systems of the main skeletal axes in virginal and young generative individuals of *Quercus robur*

The black color indicates the ways of trunk growth, the grey color indicates the ways of branch growth. Black and grey dots or short lines between the axes of dichasia show aborted apical buds

В а р и а н т 2. Основные скелетные оси нарастают в основном моноподиально или симподиально. Единичные раздвоения ствола в случае ложной дихотомии обычно приурочены к верхней части кроны. Формирующиеся в результате этого варианта структуры можно описать как анизотомный или изотомный или дихазий (рис. 2*b*, *c*). При анизотомном ложнодихотомическом нарастании в системе можно выделить ствол и ветвь (рис. 2*b*), однако степень соподчинения ветви стволу выражена слабее, чем в случае варианта 1 (см. рис. 2*a*). Длины годичных побегов и приуроченность к элементам мозаики сходны с вариантом 1.

Изотомные дихазии состоят из двух равнозначных осей (рис. 2*c*). В результате преобладания в росте одной из сестринских осей они нередко в процессе развития преобразуются в анизотомные дихазии.

В а р и а н т 3. Ствол формируется в основном в результате моноподиального или симподиального нарастания с одним побегом замещения. Примерно половина ветвей I и II порядков регулярно раздваиваются и представляют собой изотомные и анизотомные многочленные дихазии (рис. 2*d*). Длины годичных побегов в составе ствола составляют 15–30 см, а в составе ветвей I порядка – 15–20 см. В небольших окнах и под пологом особи с описываемым вариантом организации основных скелетных осей и особи, для ствола и ветвей которых характерны иерархический план организации, произрастают примерно в равных отношениях.

В а р и а н т 4. Ствол часто раздваивается, а ветви образуются в результате моноподиального или симподиального нарастания с одним побегом замещения (рис. 2*e*). В ходе захвата вертикального пространства главная ось (ствол) в конечном итоге утрачивается функционально и морфологически. Такие особи встречаются редко. Она замещается серией изотомных и анизотомных V-образных дихазиев с отдельными дихазиями в форме повернутой буквы L.

В а р и а н т 5. Наиболее редким является вариант строения системы скелетных осей, когда регулярно раздваивается не только ствол, но и 30–50% крупных ветвей. Такая организация побеговой системы отмечена только под пологом леса и в небольших окнах (рис. 2*f*).

Вариант 1 мы отнесли к иерархическому плану организации и обозначили как ИО1. Вариант 2 также был отнесен к иерархическому (ИО1), поскольку ствол за редким исключением сохраняет в системе кроны лидирующее положение, длины годичных приростов, образующих ствол и ветви, соответствуют значениям, приведенным выше. В пределах ИО1 преобладает вариант 2, особенно под пологом и в небольших окнах.

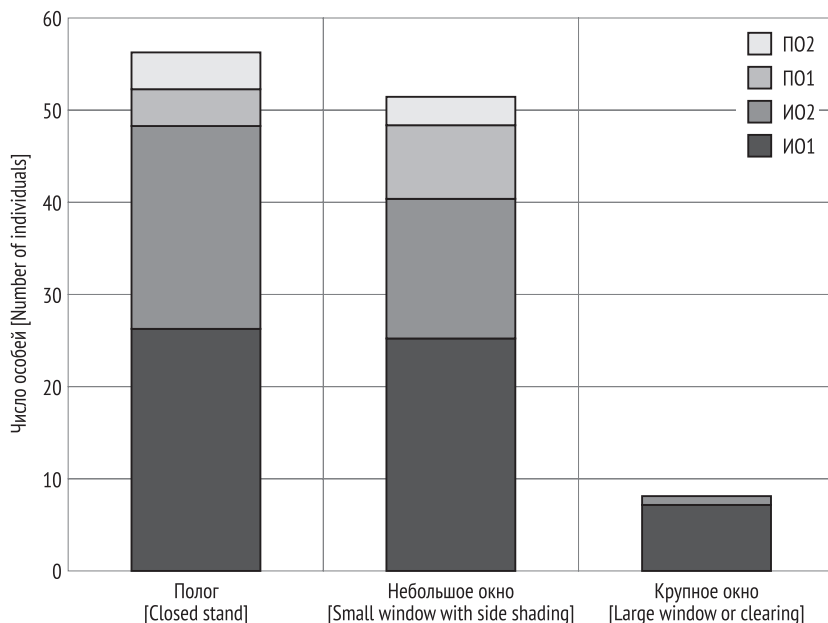


Рис. 3. Распределение виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* по вариантам организации системы основных скелетных осей

ИО1, ИО2, ПО1, ПО2 – варианты организации основных скелетных осей кроны (объяснения в тексте, с. 363–365)

Fig. 3. Distribution of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* by variants of organization of the system of main skeletal axes

Variants of organization of the main skeletal axes of the crown: ИО1 (see fig. 2a, b, c), ИО2 (see fig. 2d), ПО1 (see fig. 2e), ПО2 (see fig. 2f)

Вариант 3 был рассмотрен как условно иерархический, поскольку ствол как лидирующая ось системы сохраняется, хотя организация ветвей соответствует полиархическому плану. Этот вариант был обозначен как ИО2.

Варианты 4 и 5 были отнесены к полиархическому плану организации кроны, т.к. ствол как лидирующая ось в обоих этих вариантах практически не выражен, а в варианте 5 ложнодихотомические системы представляют собой и ветви I порядка. У данных вариантов годовичные побеги, из которых состоят оси между предшествующими и последующими дихазиями, существенно короче, чем у остальных вариантов, особенно если речь идет о ветвях (10–15 см). Образование боковых побегов

на таких осях почти прекращается. Вариант 4 обозначен как ПО1, а вариант 5 – как ПО2. На рис. 3 показано распределение виргинильных и молодых генеративных особей по вариантам организации систем основных скелетных осей.

Направление роста ствола и ветвей от ствола

Результаты исследования показали, что в лесах окрестностей Казани у 7–30% особей ствол отклоняется от ортотропного направления на 25–45°. При этом, если этот угол больше 35°, то ветви на «наружной» стороне ствола растут ортотропно, а на «внутренней» – плагиотропно, по крайней мере, в базальной и медиальной частях.

Для ветвей *Quercus robur* мы описали три основных направления роста: по диагонали косо вверх (восходящие ветви), по горизонтали обычно с дистальным выпрямлением (плагиотропные ветви), и вниз по диагонали после ортотропного или плагиотропного роста (так называемые поникающие ветви) [Стаменов, 2023а, б].

По характеру размещения вдоль ствола ветвей с разным направлением роста мы выделили следующие варианты формирования кроны.

1. Преобладание восходящих ветвей на всем протяжении кроны (рис. 4а).

2. Крона растений дифференцирована на две условные высотные зоны: нижнюю и верхнюю. Нижняя зона состоит из живых и отмерших плагиотропных (рис. 4б) или плагиотропных и «поникающих» (рис. 4с) ветвей. Эту зону мы обозначили как «плагиотропная» или «плагиотропно-поникающая». Верхняя зона состоит из восходящих ветвей, угол отхождения от ствола у которых может уменьшаться по направлению к вершине кроны. Эту зону мы назвали «восходящей».

Проведенные измерения относительной длины восходящей зоны кроны показали, что различия по ее значениям между особями, растущими под пологом, и особями в небольших окнах статистически незначимы ($U_{\text{эмп}} = 430,5$ при $U_{\text{кр}}$ одностороннем = 413). Восходящие ветви занимают более половины кроны по высоте.

3. Преобладание плагиотропных ветвей (рис. 4е) или сочетание плагиотропных и «поникающих» ветвей (рис. 4д).

4. Чередование плагиотропных и восходящих ветвей без выраженной закономерности (рис. 4ф).

В большинстве местообитаний преобладают особи, у которых плагиотропные ветви в нижней части кроны сменяются восходящими в средней и верхней ее частях (рис. 5). Во всех условиях освещения у небольшой доли особей во всех местообитаниях уже самые первые ветви растут косо вверх.

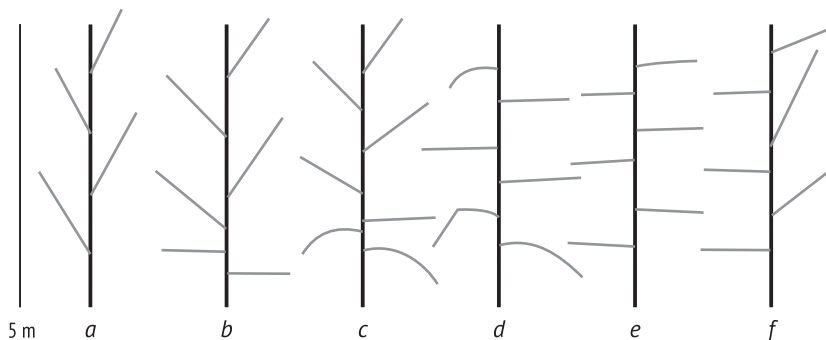


Рис. 4. Направление роста крупных ветвей у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*:
 а – только восходящие ветви; б – плагиотропные ветви сменяются восходящими; в – поникающие ветви сменяются плагиотропными, а затем восходящими; д – плагиотропные и поникающие ветви; е – только плагиотропные ветви; ф – плагиотропные ветви перемежаются восходящими
 Черным цветом показан ствол, серым – ветви от ствола

Fig. 4. Direction of growth of large branches in virgin and young reproductive individuals of *Quercus robur*:
 а – only ascending branches; б – plagiotropic branches are replaced by ascending ones; в – drooping branches are replaced by plagiotropic ones, and then by ascending ones; д – plagiotropic and drooping branches; е – only plagiotropic branches; ф – plagiotropic branches alternate with ascending ones
 The trunk is shown in black, branches from the trunk are shown in grey

Под пологом и в небольших окнах отмечены все варианты расположения ветвей вдоль ствола. В крупных окнах отмечены только два варианта, однако можно было бы ожидать увеличения числа вариантов при расширении объема выборки. Для подпологового пространства и небольших окон также характерна большая доля особей, на стволе у которых чередуются восходящие и плагиотропные ветви.

В кроне у 13–18% особей отмечены ветви, которые вскоре после начала роста переходят к почти строго ортотропному направлению роста. Образование данных ветвей наиболее характерно для вариантов 1 и 2. Такие ветви частично воспроизводят архитектуру всего ствола. Длина ортотропных ветвей составляет 35–50% (в редких случаях – 70–95%) от высоты всей особи. Как правило, на стволе образуется одна (редко две) ветвь, растущая почти строго вертикально. Ортотропные ветви развиваются преимущественно из боковых почек годичных побегов ствола и не влияют на его план организации.

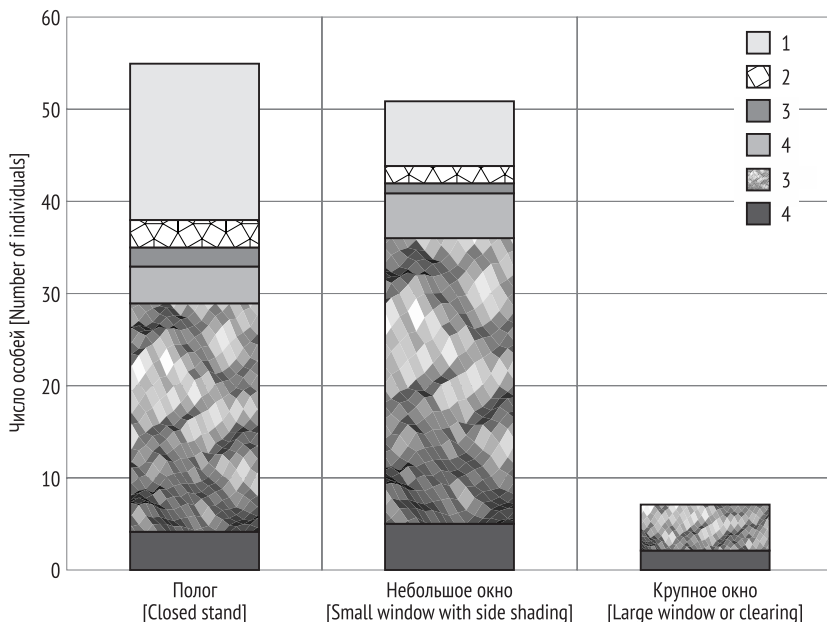


Рис. 5. Распределение виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* по направлению роста ветвей от ствола:

1 – только восходящие ветви; 2 – плагиотропные ветви сменяются восходящими; 3 – поникающие ветви сменяются плагиотропными, а затем восходящими; 4 – плагиотропные и «поникающие» ветви; 5 – только плагиотропные ветви; 6 – плагиотропные ветви перемежаются восходящими

Fig. 5. Distribution of virginal and young generative individuals of *Quercus robur* by the direction of branch growth from the trunk:

1 – only ascending branches; 2 – plagiotropic branches are replaced by ascending ones; 3 – drooping branches are replaced by plagiotropic ones, and then ascending ones; 4 – plagiotropic and “drooping” branches; 5 – only plagiotropic branches; 6 – plagiotropic branches alternate with ascending ones

Интенсивность ветвления ствола

У исследованных особей *Quercus robur* на стволе формируется обычно 4–10 ярусов крупных и средних ветвей. Ярус может быть образован как одной, так и несколькими ветвями. При этом диаметр и длина ветвей увеличивается по мере приближения к апикальной почке материнского годовичного побега на стволе. У некоторых особей ярусы не выражены, поскольку на стволе образуются только мелкие ветви.

По мере улучшения условий освещения уменьшается доля особей, у которых ярусы состоят только из одной ветви (рис. 6). Обращает на себя внимание наличие особи, не образующей ярусы, в небольшом окне и особи с пятью ветвями в ярусе под пологом, а также несколько большая доля особей с тремя ветвями в ярусе под пологом по сравнению с особям в небольших окнах.

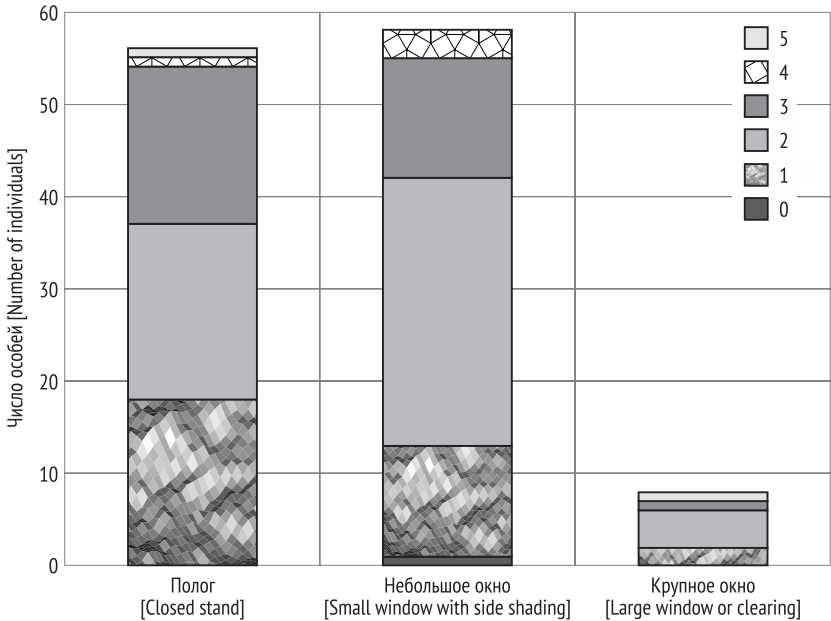


Рис. 6. Максимальное число средних и крупных ветвей в ярусе ветвей от ствола у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*:

0 – на стволе нет ярусов, состоящих из средних и крупных ветвей;
1–5 – максимальное число ветвей в ярусе

Fig. 6. Maximum number of medium and large branches in a tier of branches from the trunk in virgin and young generative individuals of *Quercus robur*:

0 – there are no tiers of medium and large branches on the trunk;
1–5 – maximum number of branches in a tier

Мы рассмотрели строение ярусов, состоящих из 3–5 ветвей. Были выявлены следующие варианты строения ярусов:

1) плейохазий (рис. 7а);

- 2) последовательность ветвей, у которых базальная и срединная части имеют плагитропную ориентацию (рис. 7b);
- 3) последовательность из восходящих ветвей (рис. 7c);
- 4) ложная мутовка с восходящими и плагитропными ветвями (рис. 7d);
- 5) ложная мутовка только с восходящими ветвями (рис. 7e).

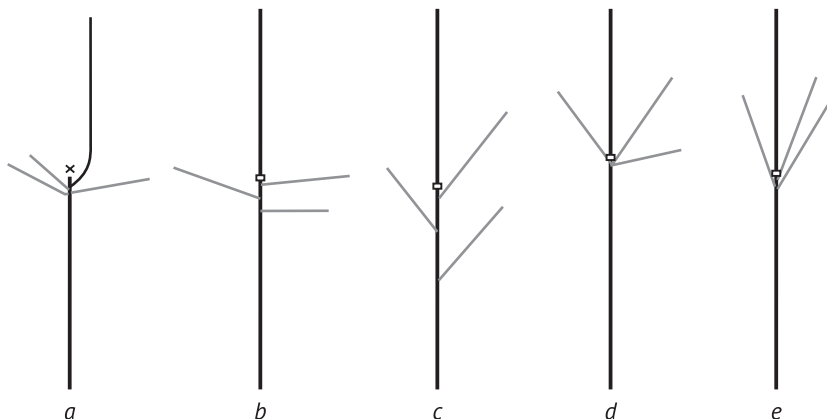


Рис. 7. Схемы строения ярусов ветвей от ствола у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*:

a – плейохазий; *b* – последовательность ветвей, у которых базальная и срединная части имеют плагитропную ориентацию; *c* – последовательность из восходящих ветвей; *d* – ложная мутовка с восходящими и плагитропными ветвями; *e* – ложная мутовка только с восходящими ветвями

Черным цветом показан ствол, серым – ветви от ствола; белые прямоугольники показывают границу между годичными побегами ствола

Fig. 7. Schemes of structure of the tiers of branches from the trunk in virginal and young generative individuals of *Quercus robur*:

a – pleiochasium; *b* – sequence of branches in which the basal and middle parts have a plagiotropic orientation; *c* – sequence of ascending branches; *d* – false whorl with ascending and plagiotropic branches; *e* – false whorl with only ascending branches

The trunk is shown in black, branches from the trunk are shown in grey; the white rectangles show the border between the annual shoots within the trunk

Под пологом примерно в равных соотношениях представлены особи, ярусы ветвей у которых принадлежат к вариантам 1, 2 и 4. В то же время в окнах примерно у 60% особей 3–5-побеговые ярусы соответствуют

варианту 5, а у 30% особей – варианту 3. Остальные варианты представлены у 10% особей.

Было установлено, что по мере ухудшения условий освещения у *Quercus robur* уменьшается число мощных ярусов в составе кроны. Так, в окнах доля особей *Q. robur*, все ярусы которых содержат не менее двух ветвей, составляет около 12%, а под пологом – всего 2%.

Обсуждение

Результаты исследования показали, что у большинства исследованных особей сохраняются соподчиненные отношения между стволом и ветвями, а структуры на основе ди- и плейохазиев, нарушающие соподчиненность между основными осями, образуются редко.

При затенении растений, которое наблюдается в лесных сообществах, ствол начинает постоянно раздваиваться. Усиление полиархического плана организации объясняют преимуществами в освоении ресурсов при росте в гетерогенной среде [Kawamura, 2010] и позднесукцессионной природой вида [Millet, Bouchard, Édelin, 1999]. Мы полагаем, что под пологом леса полиархические структуры выполняют адаптивную функцию за счет вывода боковых фрагментов в небольшие пятна световой мозаики.

Однако образование у молодых особей *Q. robur* в системе ветви от ствола ложнодихотомических структур с одновременным ослаблением ветвления и уменьшением длины годичных побегов свидетельствует о преждевременном старении ветви в неблагоприятных световых условиях. Такие структуры у деревьев, растущих на открытых пространствах при полном освещении, массово наблюдаются на более поздних этапах онтоморфогенеза [Raimbault, Tanguy, 1993].

Отношения между основными осями в кроне дерева определяются не только планом организации, но и характером отхождения ветвей от ствола. Направление роста крупных ветвей является интегральным проявлением стратегии приспособления к световому режиму сообщества и корреляций между стволом и ветвями [Ричардс, 1961; Серебряков, 1962; Raimbault, Tanguy, 1993; Verdu, Climent, 2007]. При достаточном количестве света крона деревьев состоит преимущественно из восходящих ветвей. В условиях затенения ветви могут расти как вверх по диагонали [Verdu, Climent, 2007], в направлении более освещенных ярусов сообщества, так и по горизонтали [Ричардс, 1961; Мазуренко, Хохряков, 1991; Millet, Bouchard, Edelin, 1998].

Ранее, для сообществ бассейна верховьев р. Ока и среднего течения р. Дон, нами было показано, что в оптимальных световых условиях и при хорошей защищенности от ветров для *Quercus robur* наиболее

распространенным является косое, вверх по диагонали (вплоть до ортотропного), направление роста ветвей, в первую очередь, крупных [Стаменов, 2020, 2023а]. В сообществах надпойменных террас р. Волги в окрестностях Казани восходящие ветви также играют значимую роль в сложении кроны особей *Q. robur*, произрастающих во всех элементах мозаики. Плагитропные ветви ни в одном из вариантов освещения не являются главным компонентом системы ветвей в кроне, но в сочетании с восходящими ветвями они вносят существенный вклад в освоение горизонтального пространства у тех особей *Q. robur*, которые произрастают под пологом. Однако и в этих условиях часть плагитропных ветвей выпрямляется в дистальной части. Вероятно, это связано с тем, что в процессе роста ветвь выходит за пределы затененного участка полога. Следует отметить, что у *Q. robur* даже при сильном затенении часть ветвей выносит фотосинтетический аппарат вверх, что, возможно, обусловлено высоким светолюбием этого вида по сравнению с другими широколиственными аборигенными видами [Евстигнеев, Короткова, 2019].

Более редкими реакциями на затенение выступают рост ветвей вниз к земле и отклонение ствола от ортотропного роста. При этом в условиях южной лесостепи и в степной зоне [Стаменов, 2023а, б] особи, у которых наклонен ствол и нарушена симметричность в расположении крупных ветвей, а также особи, у которых ветви «поникают», распространены шире и произрастают не только под пологом леса, но и на открытых пространствах. Для жизненной формы дерева в оптимальных условиях характерно ортотропное направление роста главной оси [Серебряков, 1962; Иванова, Мазуренко, 2013]. Можно предположить, что у *Q. robur* существенное отклонение ствола от ортотропного направления роста и образование поникающих ветвей свидетельствует об угнетенном состоянии растений, вызванном теми или иными неблагоприятными условиями произрастания.

Интенсивность и регулярность ветвления ствола отражают условия произрастания особи. В лесах окрестностей Казани усиление ветвления ствола *Q. robur* на улучшение условий освещения заключается в том, что в более освещенных местообитаниях снижается число особей, ярус которых образован только одной крупной ветвью. Таким образом, при смене светового режима изменяется число сильных боковых побегов, что соответствует реакции различных видов деревьев на уменьшение или увеличение количества доступной радиации [Charles-Dominique, Edelin, Bouchard, 2010; Антонова, Шаровкина, 2011]. Отмечены также факты образования ярусов с большим числом ветвей в менее благоприятных условиях освещения, что на первый взгляд может казаться противоречием. Однако анализ структуры яруса, состоящего из 3–5 ветвей,

показывает существенные различия между ярусами, образующимися под пологом и в небольших окнах. При затенении большую роль в организации яруса играют такие ветви, которые длительно нарастают плагиотропно. А в окнах преобладают ярусы из восходящих ветвей, кроме того, с более высокой частотой, чем под пологом, распускается «кольцо» из субапикальных почек, формируя ложную мутовку. В результате у особи, растущей в окне, образуется более мощный и зачастую «плотный» ярус, чем под пологом. Таким образом, иллюстрируется факт того, что экологические условия влияют не только на количественные, но и на качественные характеристики побеговых систем.

Можно обратить внимание, что в каждом элементе мозаики древостоя, включая подпологовые парцеллы, особи *Quercus robur* способны реализовать несколько вариантов конструкции. В этом проявляется одно из фундаментальных свойств индивидуального развития растений – морфологическая поливариантность онтогенеза [Жукова, Комаров, 1990].

Заключение

В различных элементах горизонтальной мозаики сосняков надпойменных террас Волги в Западном Предкамье виргинильные и молодые генеративные особи *Q. robur* реализуют преимущественно иерархический план организации кроны с отдельными полиархическими элементами. Существенное усиление полиархического плана, проявляющееся в виде формирования системы коротких ложнодихотомически нарастающих систем побегов, наблюдается в затененных подпологовых местообитаниях.

У большинства исследованных особей крупные ветви от ствола растут косо вверх. В затененных парцеллах лесных сообществ в кроне могут сочетаться плагиотропные, восходящие и растущие вниз к земле ветви, либо преобладать ветви с плагиотропным или «поникающим» направлением роста. У отдельных особей под пологом ствол отклоняется от ортотропного направления роста, зачастую переходя к росту в плагиотропном направлении, в том числе с изменением симметрии расположения ветвей.

Наиболее выраженными реакциями на сильное затенение у молодых особей *Q. robur* выступают массовое формирование полиархических элементов в кроне и увеличение доли плагиотропных ветвей и ветвей, растущих вниз к земле.

В состав яруса ветвей, отходящих от ствола, может входить от одной до пяти средних и крупных ветвей. По мере улучшения условий освещения снижается число особей, ярус которых состоит только из одной ветви. Также под пологом и в окнах различается структура ярусов ветвей.

Библиографический список / References

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.)]

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

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.]

Евстигнеев О.И., Короткова Н.В. Особенности развития подроста деревьев в восточноевропейских лесах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Vol. 4 (2). Pp. 31–53. DOI: 10.21685/2500-0578-2019-2-3 [Evstigneev O.I., Korotkova N.V. Features of undergrowth development in eastern european forests. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2019. Vol. 4 (2). Pp. 31–53. (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.)]

Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 4. С. 450–461. [Zhukova L.A., Komarov A.S. Polyvariance of ontogenesis and plant cenopopulation dynamics. *Biology Bulletin Review*. 1990. Vol. 51. No 4. Pp. 450–461. (In Rus.)]

Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth. // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 3. С. 257–283. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283 [Kostina M.V., Varabanshchikova N.S., Abakarova S.G. Constructive organization of *Betula pendula* Roth. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 3. Pp. 257–283. (In Rus.). DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283]

Конструктивная организация крон деревьев средней полосы Европейской России / М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова, О.И. Недосеко, М.Н. Стаменов // Ботанический журнал. 2024. В печати [Constructive organization of tree crowns in the Central Zone of European Russia. *Botanicheskii Zhurnal*. 2024. In print. (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. Clases of tree metameres. *Biology Bulletin Reviews*. 1991. Vol. 52. No. 3. Pp. 409–421. (In Rus.)]

Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 2. С. 144–152. DOI: 10.31857/S0002332920020058 [Osmanova G.O., Zhivotovskiy L.A. Ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Izvestiia RAN. Seriya biologicheskaya*. 2020. No. 2. Pp. 144–152. (In Rus.)]

Пуряев А.С., Зарипов И.Н., Петров В.А. Дубравы Среднего Поволжья: состояние, воспроизводство и сохранение // Лесохозяйственная информация. 2019. № 3. С. 190–198. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2019.3.16 [Purjaev A.S., Zaripov I.N., Petrov V.A. Mid-Volga oak woods: Condition, regeneration and conservation. *Forestry Information*. 2019. No. 3. Pp. 190–198. (In Rus.)]

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

Салахов Н.В., Архипова Н.С. Растительный мир Республики Татарстан: учебно-методическое пособие. Казань, 2013. [Salakhov N.V., Arkhipova N.S. *Rastitelnyi mir Respubliki Tatarstan* [The plant world of the Republic of Tatarstan]. The teaching aids. Kazan, 2013.]

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 // Фиторазнообразие 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. (In Rus.). DOI: 10.24411/2072-8816-2020-10066]

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

Стаменов М.Н. Архитектура кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. на юго-восточной границе ареала (на примере Волгоградской области) // Вопросы степеведения. 2023б. № 4. С. 90–105. DOI: 10.24412/2712-8628-2023-4-90-105 [Stamenov M.N. Crown architecture in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. on the southeast border of its area (On the example of the Volgograd region). *Steppe Science*. 2023. No. 4. Pp. 90–105. (In Rus.)]

Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник. М., 2003. [Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V. *Selektsiya i reproduktsiya lesnykh drevesnykh porod* [Breeding and reproduction of forest tree species]. The textbook for high schools. Moscow, 2003.]

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: 10.1093/aob/mcp273

Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. *L'Arbre : Biologie et Développement : Proceedings of the Naturalia Monspeliensia*. Montpellier, 1991. Pp. 127–154.

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

Kawamura K. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts. *Ecological Research*. 2010. Vol. 25. Pp. 733–744. DOI: 10.1007/s11284-009-0688-0.

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

Millet J., Bouchard A., Édelin C. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Écoscience*. 1999. Vol. 6. No. 2. Pp. 187–203.

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 19.04.2024, принята к публикации 09.06.2024
The article was received on 19.04.2024, accepted for publication 09.06.2024

Сведения об авторе / About the author

Стаменов Мирослав Найчев – кандидат биологических наук; младший научный сотрудник лаборатории исследования экосистем, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, г. Тольятти, Самарская обл.

Miroslav N. Stamenov – PhD in Biology; junior researcher at the Laboratory of Ecosystem Research, Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS – Branch of the Samara Feral Research Center of RAS, Togliatti, Samara region, Russian Federation

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

E-mail: mshv-eiksb@inbox.ru