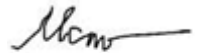


На правах рукописи



СТАМЕНОВ МИРОСЛАВ НАЙЧЕВ

**ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА
ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) В ФИТОЦЕНОЗАХ РАЗНЫХ
СУКЦЕССИОННЫХ СТАДИЙ В ЦЕНТРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

Специальность: 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Тольятти – 2018

Работа выполнена в лаборатории моделирования экосистем Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН»

- Научный руководитель:** **Бобровский Максим Викторович,**
доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (г. Пущино)
- Официальные оппоненты:** **Евстигнеев Олег Иванович,**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Государственного природного биосферного заповедника «Брянский лес» (ст. Нерусса)
- Широков Александр Игоревич,**
кандидат биологических наук, директор Ботанического сада, доцент кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского (г. Нижний Новгород)
- Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН» (г. Уфа)

Защита диссертации состоится **11 мая 2018 г. в 15⁰⁰ часов** на заседании диссертационного совета Д 002.251.02 при Институте экологии Волжского бассейна РАН по адресу: 445003, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10, тел.: 8(8482) 489977, E-mail: ievbras2005@mail.ru

Диссертационный совет Д 002.251.02 при ИЭВБ РАН: тел: 8 (8482) 48-91-69, E-mail: dissovetievb@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке ИЭВБ РАН, на сайте ИЭВБ РАН по адресу <http://www.ievbras.ru> и на сайте ВАК <http://www.vak.ed.gov.ru>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Маленёв А.Л.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Уже более ста лет предметом научных дискуссий являются проблемы утраты дубом черешчатым (*Quercus robur* L.) своих фитоценологических позиций в разных участках ареала в Восточной Европе и неудовлетворительного возобновления в широколиственных лесах (Добрявленский, 1886; Орлов, 1895; Хитрово, 1908; Морозов, 1918, 1930; Тюрин, 1949; Рысин, 1970; Воронцов, 1971; Курнаев, 1980; Лосицкий, 1981; Лохматов, 1988; Смирнова, Чистякова, 1988; Ерусалимский, 2000; Восточноевропейские, 2004; Бугаев, Мусиевский, Царалунга, 2004; Смирнова, Бобровский, 2004). Исследованию состояния и перспектив популяций *Q. robur* в широко распространенных вторичных сообществах (сосновые, смешанные, мелколиственные леса, зарастающие луга) уделено гораздо меньше внимания. С позиций популяционной парадигмы очевидна необходимость исследования пространственно-временных и структурно-динамических характеристик популяций в сообществах на разных сукцессионных стадиях (Смирнова и др., 2011). При этом понимание функционирования популяций дуба тесно связано с особенностями его биологии и экологии, которые должны оцениваться, в том числе, с позиций концепции поливариантности онтогенеза (Жукова, Комаров, 1990).

Цель: анализ поливариантности онтогенеза и состояния ценопопуляций дуба черешчатого (*Quercus robur*) в фитоценозах разных сукцессионных стадий в центре Европейской части России.

Задачи:

- 1) исследование демографической и виталитетной структуры ценопопуляций *Quercus robur* в различных фитоценозах с учетом истории их формирования;
- 2) анализ морфометрических параметров онтогенетических состояний и скорости прохождения онтогенеза у *Q. robur*;
- 3) количественный анализ элементов побеговой системы особей *Q. robur* на разных этапах онтогенеза в различных типах сообществ;
- 4) систематизация разнообразия побеговых систем разных иерархических уровней;
- 5) изучение особенностей развития кроны *Q. robur* в ходе онтогенеза в различных экологических условиях, уточнение литературных представлений о жизненных формах *Q. robur*.

Научная новизна работы. Проанализированы и количественно оценены структурные адаптации побеговых систем *Q. robur* к различным фитоценологическим условиям в прегенеративном периоде онтогенеза. Впервые описан онтоморфогенез *Q. robur* на разных уровнях организации побеговых систем в различных фитоценологических условиях. Оценены состояние и перспективы развития

ценопопуляций *Q. robur* в различных вторичных сообществах в центре Европейской России.

Положения, выносимые на защиту:

1. В центре Европейской России успешность возобновления *Q. robur* поддерживается наличием растительных сообществ ранних сукцессионных стадий, в первую очередь таких, как вторичные сосновые и березовые леса, зарастающие луга. В связи с этим онтогенетическая полночленность локальных популяций *Q. robur* и их устойчивость реализуются на ландшафтном уровне. В широколиственных лесах отсутствуют условия для поддержания устойчивого потока поколений *Q. robur*.

2. Главным экологическим фактором, определяющим морфологическую и ритмологическую поливариантность у особей *Q. robur*, является освещенность. В разных фитоценотических условиях особи *Q. robur* различаются набором типов побеговых систем и значениями количественных признаков элементарных побегов. Структурные и количественные характеристики побеговой системы и минимальная длительность онтогенетических стадий прегенеративных особей *Q. robur* на зарастающих лугах свидетельствуют о наибольшей благоприятности условий полного освещения для роста и развития особей *Q. robur*.

3. Характерной особенностью приспособления особей *Q. robur* к комплексу фитоценотических условий является наличие морфотипов. Морфотип характеризуется определенным контуром кроны и структурно-функциональными особенностями единиц строения кроны разного порядка. Визуально различимые морфотипы формируются в условиях: (1) открытых пространств, (2) опушек и парковых лесов, (3) сомкнутых сосняков и березняков и (4) широколиственных лесов.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные расширяют представления об онтогенезе и внутрипопуляционной изменчивости *Q. robur*, вносят вклад в дальнейшее развитие модульной концепции организации растений, могут быть использованы при моделировании развития крон деревьев и распределения биомассы в лесных фитоценозах. Результаты демографического анализа ценопопуляций могут быть использованы при разработке программ восстановления популяций *Q. robur*.

Личный вклад автора. Автором лично сформулированы цель и задачи исследования, выполнен анализ литературных источников по состоянию проблемы, проведены сбор полевого материала, его обработка и анализ, сформулированы

теоретические положения и выводы по работе, подготовлены публикации по теме диссертации.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были представлены на XVI, XVII и XVIII Пущинских международных школах-конференциях молодых ученых «Биология – наука XXI века (Пущино, 2012, 2013, 2014), школе-конференции молодых ученых «Биосистема: от теории к практике» (Пущино, 2013), II международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты» (Минск, 2013), V и VI международных научных конференциях «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2013, 2015), III конференции памяти проф. А.К. Скворцова (Москва, 2014), на XXI всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2014), Всероссийской научно-практической конференции «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях» (Киров, 2014), Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика» (Красноярск, 2014), Всероссийской научной конференции «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2014), IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2014), II всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова», посвященной 80-летию со дня рождения В.И. Матвеева (Самара, 2015), XXIX чтениях памяти А.А. Любищева «Современные проблемы эволюции и экологии» (Ульяновск, 2015), III (XI) международной ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2015), заседаниях Ученого совета ИФХиБПП РАН (Пущино, 2015, 2016), семинарах кафедры системной экологии ПущГЕНИ (Пущино).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 25 работ, в том числе три статьи в изданиях, рекомендованных ВАК для публикации результатов кандидатских диссертаций.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов и приложений. Список литературы включает 195 наименований работ, в том числе 27 на иностранных языках. Работа изложена на 178 страницах машинописного текста, содержит 22 таблицы и 39 рисунков.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю М.В. Бобровскому; коллективу лаборатории моделирования экосистем ИФХиБПП РАН; Л.Г. Ханиной, Н.В. Ивановой, М.П. Шашкову, С. Дроновой за помощь в проведении исследований, И.С. Антоновой, М.В. Костиной, Н.П. Савиных, Е.В. Зубковой, В.Н. Шанину за консультации и ценные замечания. Также выражаю отдельную благодарность своей маме за всестороннюю поддержку и помощь в организации исследований в Московской области.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе кратко рассмотрены история развития структурного направления в ботанике, концепция модульной организации растений, биоморфологическое и популяционно-онтогенетическое направления в изучении формы и структуры растений, концепции дискретного описания онтогенеза и его поливариантности. Приведены современные представления о ценотической роли популяционной жизни видов-эдификаторов, основные положения гар-парадигмы и циклично-мозаической концепции развития экосистем. Представлены сведения по экологии и биологии *Q. robur*, рассмотрены особенности изученности вида в пределах российской части ареала с популяционных и биоморфологических позиций.

Глава 2. Объекты и методы исследований

Исследования проводили на юге Московской области (городские округа Пущино и Протвино, Серпуховский район), в заповеднике «Калужские Засеки» и его охранной зоне (Калужская область) и в лесопарковом поясе г. Москвы. Исследованные ценопопуляции (ЦП) *Q. robur* расположены в сообществах разных типов, представляющих фитоценозы разных сукцессионных стадий на территории центра Европейской части России: зарастающие мезофитные луга (*Prata mesophyto-herbosa*), березняки лугово-опушечные (*Betuleto-Populeta pratoherbosa*) и неморальные (*B.-P. nemorosa*), сосняки ксерофитно-зеленомошные (*Pineta xerophyto-hylocomiosa*) и бореально-неморальные (*P. boreo-nemoroherbosa*), разные варианты широколиственных лесов неморальных (*Querceto-Tilieta nemorosa*) и некоторые переходные варианты сообществ (Восточноевропейские леса, 2004; Заугольнова, Мартыненко, 2014). Исследованные сообщества расположены на дерново-подзолистых и серых лесных почвах, сходных по богатству и условиям увлажнения, кроме сосняков ксерофитно-зеленомошных. Ведущим экологическим фактором для изучаемых ценопопуляций *Q. robur* мы считали освещенность,

которую определяли по степени проективного покрытия древесного и кустарникового ярусов. Исследовано 27 фитоценозов в Московской области, 40 фитоценозов в заповеднике «Калужские Засеки» и его охранной зоне, 5 фитоценозов в лесопарках Москвы. При описании растительных сообществ давали их геоботаническую и лесотаксационную характеристику; определяли классификационное положение по доминантной и эколого-ценотической классификациям.

Описывали демографическую, виталитетную и пространственную структуру ценопопуляций, измеряли морфометрические параметры и календарный возраст особей в каждом онтогенетическом состоянии. У имматурных, виргинильных и молодых генеративных особей измеряли количественные характеристики побеговых систем на уровне элементарного и годовичного побегов, двухлетней побеговой системы (ДПС). В модельных сообществах описывали основные черты строения кроны *Q. robur* с позиций модульной концепции и концепции архитектуры кроны на разных иерархических уровнях побеговой системы для особей каждого онтогенетического и виталитетного состояния. Всего описано 907 особей и 1523 элементарных побега.

При анализе материала использовали стандартные статистические методы, в том числе для сравнения выборок при морфометрическом описании и количественном анализе побеговых систем применяли непараметрические критерии Манна – Уитни (Mann – Whitney) и Уилкоксона (Wilcoxon).

Глава 3. Онтогенетическая структура популяций *Quercus robur* в Южном Подмоскowie и ГПЗ «Калужские Засеки»

Все исследованные нами ЦП *Q. robur* онтогенетически неполночленные. ЦП в широколиственных лесах без элементов оконной мозаики регрессивные, в липо-осиннике с оконной мозаикой – инвазионная. ЦП в сосняках и березняках в Московской области относятся к инвазионным и переходным между инвазионными и нормальными неполночленными. ЦП в березняках и на зарастающих лугах в заповеднике «Калужские Засеки» инвазионные, на зарастающем лугу в Московской области – нормальная неполночленная (рис. 1). Преобладание особей нормальной жизненности (доля особей около 60% и более от общей численности ЦП) характерно для ЦП с максимумом на виргинильных особях второй подгруппы и младших генеративных особях (в сосняках), а также для ЦП в условиях хорошего освещения в березняках и на зарастающем лугу. Большая доля особей пониженной и/или низкой жизненности может быть связана с сильным затенением (березняки

неморальные) или с локальными почвенно-гидрологическими условиями (сосняки ксерофитно-зеленомошные).

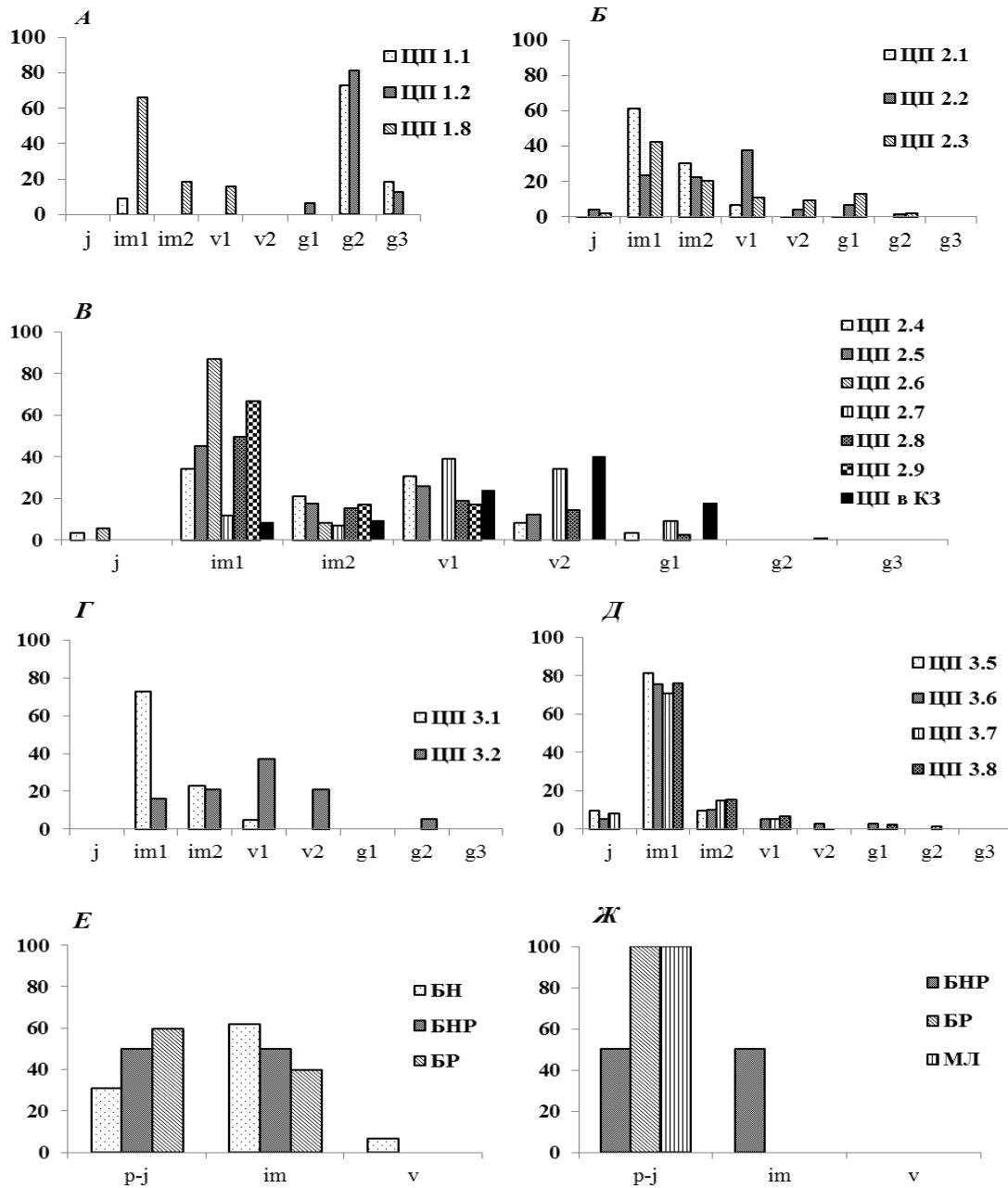


Рис.1. Онтогенетические спектры исследованных ценопопуляций *Quercus robur*. По оси абсцисс – индексы онтогенетических состояний, по оси ординат - доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности, %. А – широколиственные леса, Б – сосняки ксерофитно-зеленомошные, В – сосняки бореально-неморальные, Г – березняки неморальные, Д – березняки лугово-опушечные в Московской области, указаны номера ценопопуляций. Е и Ж – зарастающие пашня и выгон в заповеднике «Калужские Засеки», БН – березняк неморальный, БНР – березняк неморально-лугово-опушечный, БР – березняк лугово-опушечный, МЛ – зарастающий мезофитный луг

Численность особей в исследованных нами ЦП варьирует от 50 до 13500 шт./га. Минимальная площадь выявления всех онтогенетических групп увеличивается по мере приближения онтогенетической структуры ЦП к наиболее полночленной.

Результаты анализа демографической, виталитетной и пространственной структуры ЦП *Q. robur* в различных типах сообществ Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки» поддерживают гипотезу (Смирнова, Бобровский, 2001), что *Q. robur* не способен формировать устойчивые полночленные популяции в широколиственных лесах. В то же время получены убедительные доказательства того, что во вторичных сообществах – сосняках, березняках и на зарастающих лугах, – возможно успешное прохождение онтогенеза *Q. robur*. Высокая численность прегенеративных особей *Q. robur* в светлых березняках, характеристики онтогенеза и побеговой системы на зарастающих лугах подтверждают «опушечную» природу *Q. robur*, на которую указывали В.Н. Курнаев (1983), О.В. Смирнова и М.В. Бобровский (2001) и др. Хорошее возобновление *Q. robur* в светлых лесах и на зарастающих лугах согласуется с гипотезой об эдификаторной роли стадных копытных-фитофагов, способствовавших усилению гетерогенности сообществ за счет формирования мозаики закрытых, полуоткрытых и открытых участков (Смирнова, 1998; Vera, 2000). Результаты исследований популяционной и ценотической организации сообществ в других регионах центральной части Европейской России подтверждают способность *Q. robur* успешно проходить онтогенез в производных сообществах (Евстигнеев, 2010; Евстигнеев, Воеводин, 2013; Евстигнеев, Коротков, 2013).

Глава 4. Морфометрические и ритмологические характеристики онтогенеза *Quercus robur* в центре Европейской России

Анализ результатов изучения размерной поливариантности, соотношения между календарным и биологическим возрастом и ходом роста в высоту у имматурных, виргинильных и молодых генеративных особей *Q. robur*, произрастающих в разных типах сообществ Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки», позволяет обобщенно выделить различные варианты прохождения прегенеративного и начальной части генеративного периодов онтогенеза у данного вида. В условиях широколиственных и широколиственно-мелколиственных лесов с оконной мозаикой особи *Q. robur* надолго задерживаются в имматурном состоянии и только единицы достигают виргинильного. В сосняках ксерофитно-зеленомошных также наблюдается задержка особей в имматурном состоянии, а достижение генеративного периода онтогенеза происходит при меньших значениях высоты, чем в других типах сосняков и в березняках. Более слабый рост в высоту в сосняках ксерофитно-зеленомошных связан, вероятно, как с почвенно-гидрологическими условиями, в значительной степени способствующими

подавлению апикального доминирования лидерной оси, так и с достаточным количеством света в нижних ярусах сообщества. В сосняках бореально-неморальных и в березняках для начала плодоношения особи должны выйти из яруса подлеска и достичь как минимум второго подъяруса древостоя. При полном освещении на зарастающих лугах достижение генеративного периода происходит при относительно низких значениях морфометрических параметров, как и в сосняках ксерофитно-зеленомошных, но с более высокими темпами развития и меньшей продолжительностью пребывания в каждом онтогенетическом состоянии (рис. 2). Часть особей в условиях полного освещения развивается и более медленными темпами, что свидетельствует об увеличении поливариантности онтогенеза в благоприятных условиях освещения, в то время как появление новых путей онтогенеза чаще рассматривается как приспособительная реакция в неблагоприятных условиях среды (Жукова, Комаров, 1990).

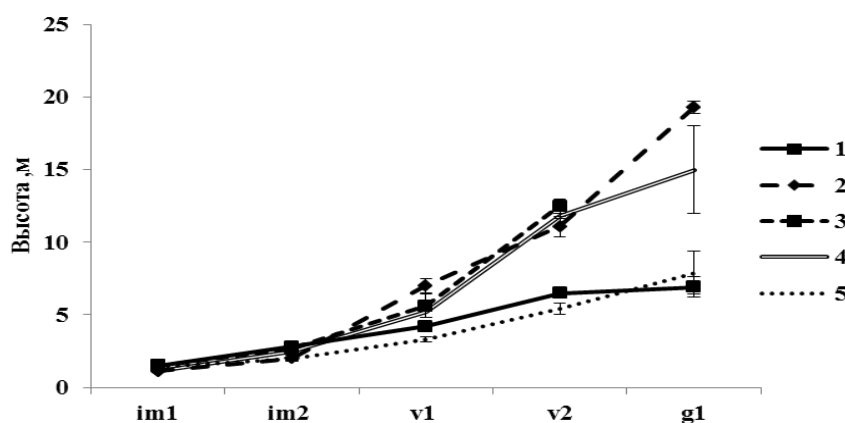


Рис. 2. Динамика средних значений высоты в онтогенезе у особей *Quercus robur* нормальной жизненности в разных типах сообществ Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки».

1 – сосняки ксерофитно-зеленомошные, 2 – сосняки бореально-неморальные, 3 – березняки неморальные, 4 – березняки лугово-опушечные, 5 – зарастающие луга

Глава 5. Количественный анализ побеговых систем у *Quercus robur* в центре Европейской России

С учетом топологических характеристик и функциональной роли в кроне мы типизировали двухлетние побеговые системы у имматурных особей и виргинильных особей первой подгруппы у *Q. robur*:

1. Стохастические (случайно ветвящиеся). Единичные побеги образуются только из боковых почек. Выполняют функцию заполнения кроны, особенно в неблагоприятных световых условиях.

2. Рогатковидные. Несут один развитый побег из венечной почки, возможно наличие 1-2 слаборазвитых побегов из боковых почек. Характерны для лесных

сообществ, как для лидерной оси, так и для скелетных ветвей в разных частях кроны. Выполняют функции формирования каркаса кроны.

3. Щетковидные. Сплошное расположение побегов из боковых почек, ветвление мезотонное или равномерное. Особенно характерны для особей на зарастающих лугах. Выполняют функции ассимиляции и заполнения кроны.

4. Кистевидные. Несут побеги из боковых и/или из венечных почек. Положение сплошное или разрозненное, самый длинный побег один, его формирует верхняя боковая или венечная почка. Соответствуют акротонному типу ветвления. На зарастающих лугах выполняют скелетную функцию, в лесных сообществах – скелетные, ассимиляционные и заполняющие функции.

5. Короновидные. Формируют псевдомутовку из венечных почек, обуславливающую акротонный тип ветвления. Число боковых побегов и их расположение вариабельно. В условиях полного освещения играют ключевую роль в построении скелета кроны, наряду с кистевидными ДПС. В условиях затенения участвуют в образовании систем развилок в кроне вместе с рогатковидными ДПС, особенно у особей пониженной жизнеспособности (рис. 3).

Результаты анализа количественных и структурных признаков ДПС у прегенеративных особей *Q. robur* показывают, что уровень освещенности воздействует прежде всего на структурные признаки, к которым относятся представленность и соотношение типов ДПС, характер их ветвления, число побегов из боковых почек, наличие летнего побегообразования. При этом ДПС, составляющие основу побегового тела особи в оптимальных условиях (при полном освещении), в виргинильном состоянии характеризуются и наибольшими значениями количественных признаков. Наибольшее разнообразие побеговых систем в прегенеративном периоде формируется у *Q. robur* в виргинильном состоянии, как и у других видов деревьев (Антонова и др., 2012, Недосеко, 2012). В ходе онтогенеза при затенении формируются наиболее разветвленные типы ДПС, отсутствующие на начальных стадиях, а в условиях полного освещения усиливается варьирование интенсивности ветвления, в том числе за счет летнего побегообразования, а также формируется наибольшее число боковых побегов.

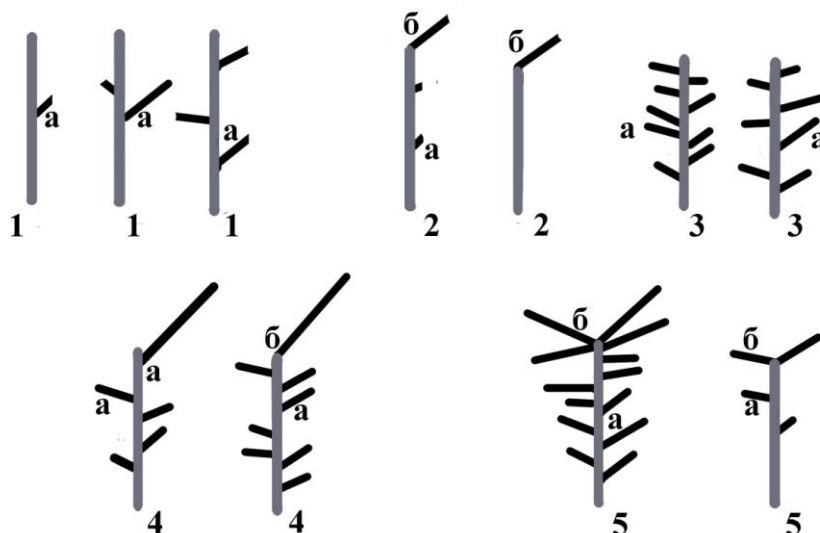


Рис. 3. Типы двухлетних побеговых систем у *Quercus robur*: 1 – стохастические, 2 – рогатковидные, 3 – щетковидные, 4 – кистевидные, 5 – короновидные. Серым цветом показан побег предыдущего года (элементарный побег). Происхождение побегов с учетом типа почки элементарного побега: а – побеги из боковых почек, б – побеги из венечных почек

Глава 6. Преобразование кроны в онтогенезе у *Quercus robur* в фитоценозах различных сукцессионных стадий

В главе рассмотрены принципы выделения жизненных форм и их подразделений у *Q. robur* в сообществах в центральной части ареала вида. Описаны основные типы скелетных ветвей. Типизировано разнообразие скелетных ветвей прегенеративных особей *Q. robur* с учетом их геометрического контура, преобладающих типов ДПС, соотношения моноподиального и симподиального нарастания. Описаны периоды роста ствола с формированием специфических ярусов ветвей, преобразования основных конструктивных единиц кроны в различных типах сообществ на уровне ветвей высших порядков, скелетных ветвей, совокупностей ветвей и всей кроны. Предложены биоморфологические критерии выделения категорий жизненности. Разнообразие организации форм роста и типов кроны было обобщено с выделением жизненных форм (ЖФ) и морфотипов. ЖФ выделены с учетом доли, которую составляет первичная главная ось от общей высоты особи, числа биологически главных осей (одна первичная или несколько вторичных), направление их роста (ортотропное, плагиотропное, косо-наклонное): древовидная одноосная; древовидная многоосная; штамбовидная; одноствольный и кустовидный торчок; стланик. Выделенные нами биоморфы сопоставлены с категориями, принятыми в популяционно-онтогенетических исследованиях (Восточноевропейские, 1994; Smirnova et al., 1999). В связи с разнообразием

вариантов строения кроны у особей древовидных ЖФ мы ввели понятие морфотипа. Морфотипы выделяли, исходя из набора типов ДПС, организации скелетных ветвей и особенностей их расположения на стволе, а также формы общего контура кроны. Описаны следующие морфотипы (рис. 4):

1) «Луговой». Формируется в условиях полного освещения. Нарастание осей неустойчиво-моноподиальное в течение длительного времени жизни особи. Ветви преимущественно дугообразной формы. Для большинства осей разного порядка характерна высокая интенсивность ветвления с образованием большого числа боковых побегов, а также высокий потенциал роста, который проявляется в образовании удлинённых элементарных побегов и летнем побегообразовании с формированием сложных побеговых комплексов.

2) «Опушечный». Характерен для особей в разреженных березняках и на опушках, а также для наиболее светлых участков ветровальных окон. Устойчиво прослеживается в прегенеративном периоде онтогенеза. Для особей характерно сочетание высокого ростового потенциала у большинства элементарных побегов ствола и скелетных ветвей, интенсивного акро- и мезоакротонного ветвления с образованием большого числа боковых побегов и формированием слаборазветвленных и симподиально нарастающих осей на ряде ветвей более высоких порядков.

3) «Теневой вторичных лесов». Характерен для особей сосняков, березняков и смешанных лесов. Прослеживается от ювенильного до средневозрастного генеративного состояния. Чередование моно- и симподиального нарастания. Большую роль играют плагиотропные скелетные ветви. По сравнению с предыдущими морфотипами, число ветвей с высоким потенциалом роста и ветвления в кроне относительно невелико, но они играют важную роль в формировании скелета кроны и захвата пространства. Для большей части осей разного порядка характерно слабое ветвление или его отсутствие. По мере взросления и старения особи усиливается полиархическая организация.

4) «Теневой широколиственных лесов». Характерен для особей широколиственных лесов разных типов. Описан только в генеративном периоде онтогенеза. Чередование моно- и симподиального нарастания. Форма кроны и контур скелетных ветвей могут быть достаточно вариабельными. Иерархически-полиархическая и полиархическая организация играет основную роль в формировании кроны.

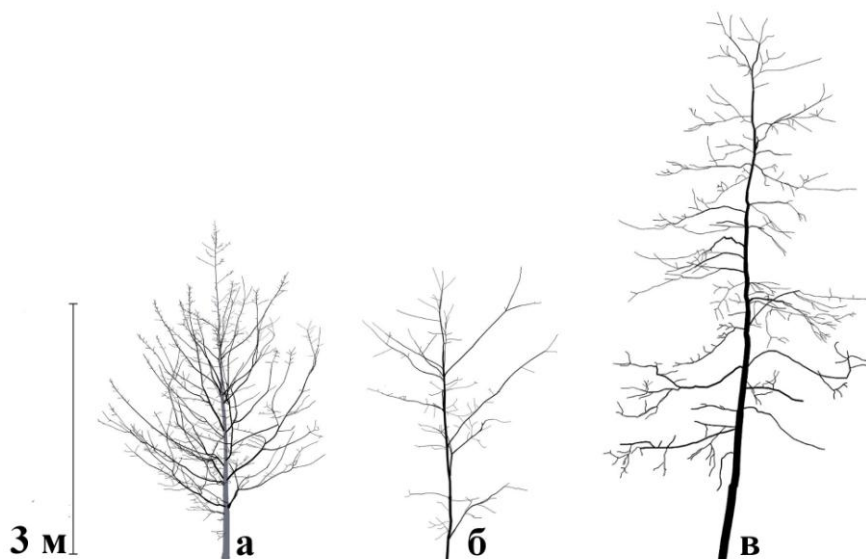


Рис. 4. Схемы морфотипов виргинильных особей *Quercus robur* нормальной жизненности. а – «луговой», б – «опушечный», в – «теневой вторичных лесов»

Анализ строения и преобразования кроны в онтогенезе у *Q. robur* с позиций концепции модульного строения растений позволяет конкретизировать представление о поливариантности онтогенеза у древесных растений и развить идеи о двух основных формах роста *Q. robur*, предложенные еще И.Г. Серебряковым (1962). Анализ разнообразия побеговых структур *Q. robur* показал, что потенциал роста и ветвления у осей разных порядков лучше реализуется в условиях сукцессионных фитоценозов, считающихся вторичными, по сравнению с тенивыми широколиственными лесами. Таким образом, и с позиций архитектуры кроны мы можем подтвердить представления об «опушечной» природе *Q. robur*.

ВЫВОДЫ

1. На территориях Южного Подмосковья и заповедника «Калужские Засеки» в сообществах на ранних стадиях сукцессий (на зарастающих лугах, в сосновых и мелколиственных лесах) ценопопуляции *Quercus robur* инвазионные и нормальные неполночленные. В поздне-сукцессионных сообществах (в широколиственных лесах) ценопопуляции *Q. robur* регрессивные. Онтогенетически полночленные ценопопуляции *Q. robur* на исследованной территории не выявлены.

2. В сосняках ксерофитно-зеленомошных и на зарастающих лугах достижение младшего генеративного состояния особями *Q. robur* происходит при достоверно меньших значениях морфометрических признаков, чем в сосняках бореально-неморальных и березняках. На зарастающих лугах особи достигают младшего генеративного состояния в минимальные сроки по сравнению с остальными сообществами.

3. *Q. robur* формирует несколько типов двухлетних побеговых систем, различающихся по интенсивности ветвления и пространственному расположению наиболее развитых боковых побегов. Набор типов побеговых систем у особи связан с условиями освещения, положением в кроне и онтогенетическим состоянием.

4. Средняя длина элементарного побега меньше у неветвящихся побеговых систем, чем у ветвящихся. Увеличение длин элементарных побегов происходит при переходе от имматурного онтогенетического состояния к виргинильному, в большей степени за счет удлинения междоузлий, а не за счет увеличения числа узлов.

5. Важной адаптивной особенностью *Q. robur* является летнее побегообразование, которое позволяет прегенеративным особям наиболее полно использовать световые ресурсы. Полициклические годовые побеги и системы побегов играют большую роль в сложении крон прегенеративных особей в условиях полной освещенности.

6. Для *Q. robur* в условиях центра Европейской России характерно наличие нескольких жизненных форм, различающихся по выраженности биологически главной ортотропной оси. В пределах древовидной жизненной формы выделяется четыре морфотипа, характеризующихся различной структурой кроны и специфическим набором побеговых систем. Существенные изменения в строении кроны наблюдаются в ряду от зарастающих лугов к светлым лесам и опушкам, а затем – к сомкнутым лесам.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, включенных в перечень ВАК РФ:

1. **Стаменов, М.Н.** Преобразование кроны *Quercus robur* L. в онтогенезе в сообществах с разным уровнем освещенности / М.Н. Стаменов // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2016. – № 1. – С. 66–71.

2. **Стаменов, М.Н.** Структурно-функциональное разнообразие и количественные признаки двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в различных условиях освещения в центре Европейской России / М.Н. Стаменов // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. – 2016. – № 1. – С. 49– 61.

3. **Стаменов, М.Н.** Структура ценопопуляций *Quercus robur* L. (Fagaceae) в южном Подмоскowie / М.Н. Стаменов // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. – 2016. – № 2. – С. 87– 99.

Статьи в других научных изданиях:

4. **Стаменов, М.Н.** Побеговая система прегенеративных особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в разных типах фитоценозов Московской области / М.Н. Стаменов // Материалы I Междунар. заочной науч.-практ. конф. «Научная дискуссия: вопросы математики, физики, химии, биологии. – М.: Международный центр науки и образования, 2013. – С. 139–143.

5. **Стаменов, М.Н.** Онторморфогенетическая поливариантность прегенеративных особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в разных типах сообществ Московской области / М.Н. Стаменов // Сб. стат. Междунар. науч. конф. «Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана», посвященной 140-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. – Пенза: Изд-во ПГУ, 2013. – С. 123–124.

6. **Стаменов, М.Н.** Поливариантность побеговой системы у прегенеративных особей *Quercus robur* L. в сообществах Московской области / М.Н. Стаменов // Сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем». – Балашов, 2013. – С. 107–108.

7. **Стаменов, М.Н.** Особенности развития побеговой системы *Quercus robur* L. в центре Европейской части России / М.Н. Стаменов // Материалы 2-ой Междунар. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты». – Минск: Издательский центр БГУ, 2013. – С. 173–175.

8. **Стаменов, М.Н.** Разнообразие систем годичных побегов *Quercus robur* L. в центре Европейской части России / М.Н. Стаменов // Материалы V Междунар. науч. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 83–85.

9. **Stamenov, M.N.** Shoot system formation in *Quercus robur* L. in Moscow Region: the variability of structural units in individual trees at the pre-generative stage / M.N. Stamenov // Skvortsovia. – 2014. – Vol. 1 (4). – P. 275–276.

10. **Стаменов, М.Н.** Особенности популяционной структуры дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в центре европейской России / М.Н. Стаменов, С.В. Москаленко // Материалы XXI Всерос. мол. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии» (посвященной 70-летию А.И. Таскаева). – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2014. – С. 75–80.

11. **Стаменов, М.Н.** Морфотипы *Quercus robur* L. в сообществах Московской области / М.Н. Стаменов // Материалы Всерос. науч.-практ. конф. «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях» (к 50-летию Кировского отделения РБО). – Киров: Радуга-Пресс, 2014. – С. 85–88.

12. **Стаменов, М.Н.** Популяционная структура *Quercus robur* L. в Московской области при различной степени нарушенности биогеоценотического покрова / М.Н. Стаменов // Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященной 70-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика». – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. – С. 286–289.

13. **Стаменов, М.Н.** Темпы развития прегенеративных особей дуба черешчатого в сообществах Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки» / М.Н. Стаменов // Материалы Всерос. науч. конф. «Научные основы устойчивого управления лесами». – М.: ЦЭПЛ РАН, 2014. – С. 85–86.

14. **Стаменов, М.Н.** Структурно-функциональное разнообразие систем годичных побегов у прегенеративных особей *Quercus robur* L. в центральной части Европейской России / М.Н. Стаменов // Материалы 9-й Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). – М.: МПГУ, 2014. – С. 422–425.

15. **Стаменов, М.Н.** Сравнительный анализ побеговых систем *Quercus robur*, *Acer platanoides* и *Populus tremula* в прегенеративном периоде онтогенеза / М.Н. Стаменов, М.В. Бобровский // Материалы 9-й Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). – М.: МПГУ, 2014. – С. 425–428.

16. **Стаменов, М.Н.** Особенности формирования кроны у генеративных и постгенеративных особей *Quercus robur* L. в широколиственных лесах и разреженных парковых насаждениях / М.Н. Стаменов // Материалы II Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, посвященной 80-летию со дня рождения д.б.н., проф. В.И. Матвеева «Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова». – Самара: СГСПУ, 2015. – С. 245–250.

17. **Стаменов, М.Н.** Организация кроны у взрослых деревьев *Quercus robur* L. в разных типах леса и в культуре / М.Н. Стаменов // Материалы VI Всерос. конф. с междунар. участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2015. – С. 117–118.

18. **Стаменов, М.Н.** Особенности роста в высоту у прегенеративных особей *Quercus robur* L. в условиях Южного Подмосковья / М.Н. Стаменов // Материалы XXIX чтений памяти А.А. Любищева «Современные проблемы эволюции и экологии». – Ульяновск: УлГПУ, 2015. – С. 497–501.

19. **Стаменов, М.Н.** Морфометрические характеристики онтогенеза у особей *Q. robur* в разных типах сообществ заповедника «Калужские Засеки» / М.Н. Стаменов // Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, посвященной 25-летию биосферного резервата ЮНЕСКО Национальный парк «Водлозерский» «Научные исследования в заповедниках и национальных парках России». – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. – С. 219–220.

20. **Стаменов, М.Н.** Некоторые особенности ценопопуляций дуба черешчатого в Южном Подмосковье / М.Н. Стаменов // Материалы XVI Междунар. Пушинской школы-конф. молодых ученых «Биология – наука XXI века». – Пушкино: ПНЦ РАН, 2012. – С. 381.

21. **Стаменов, М.Н.** Побеговая система дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в разных типах сообществ Южного Подмосковья / М.Н. Стаменов // Материалы XVII Междунар. Пушинской школы-конф. молодых ученых «Биология – наука XXI века». – Пушкино: ПНЦ РАН, 2013. – С. 562.

22. **Стаменов, М.Н.** Разнообразие элементов кроны *Quercus robur* L. в разных экологических условиях / М.Н. Стаменов // Материалы школы-конф. молодых ученых на базе Института фундаментальных проблем биологии РАН «Биосистема: от теории к практике». – Пушкино: ПНЦ РАН, 2013. – С. 98.

23. **Стаменов, М.Н.** Количественный анализ элементов побеговой системы *Quercus robur* L. в лесных и луговых сообществах Московской области / М.Н. Стаменов // Сб. тезисов VI Всерос. с междунар. участием Конгресса молодых ученых-биологов «Симбиоз-2013». – Иркутск: Аспринт, 2013. – С. 413–414.

24. **Стаменов, М.Н.** Демографическая и виталитетная структура популяций *Quercus robur* L. в Московской и Калужской областях / М.Н. Стаменов, С.В. Москаленко // Материалы XVIII Междунар. Пушинской школы-конф. молодых ученых «Биология – наука XXI века». – Пушкино: ПНЦ РАН, 2014. – С. 444–445.

25. **Стаменов, М.Н.** Преобразование кроны в онтогенезе у *Quercus robur* L. в различных условиях освещения / М.Н. Стаменов // Тезисы докладов III (XI) Междунар. бот. конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге 4–9 октября 2015 года. – СПб.: БИН РАН, 2015. – С. 64.