

Федеральное агентство научных организаций
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт физико-химических и
биологических проблем почвоведения Российской академии наук»

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)

Диссертация
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук, доцент
Бобровский М. В.

Пушино – 2018

Содержание

Введение.....	4
Глава 1. Обзор литературы	7
1.1. Основные положения современных концепций о растительности.....	7
1.2. Биология и экология дуба черешчатого (<i>Quercus robur</i> L.).....	24
Глава 2. Объекты и методы.....	30
2.1. Физико-географическая характеристика региона исследования.....	30
2.2. Объекты исследования.....	31
2.3. Методы исследований.....	35
Глава 3. Онтогенетическая структура популяций <i>Quercus robur</i> в Южном Подмоскowie и ГПЗ «Калужские Засеки».....	44
Глава 4. Морфометрические и ритмологические характеристики онтогенеза <i>Quercus robur</i>	54
4.1. Морфометрические характеристики онтогенеза <i>Quercus robur</i>	54
4.2. Соотношение между абсолютным и биологическим возрастом у особей <i>Quercus robur</i>	63
4.3. Ход роста в высоту у прегенеративных особей <i>Quercus robur</i>	67
Глава 5. Количественный анализ побеговых систем у <i>Quercus robur</i>	69
5.1. Структурные и количественные характеристики минимальных единиц строения кроны у прегенеративных особей <i>Quercus robur</i>	69
5.2. Летнее побегообразование у прегенеративных особей <i>Quercus robur</i>	87
Глава 6. Преобразование кроны в онтогенезе у <i>Quercus robur</i> в фитоценозах различных сукцессионных стадий.....	93
6.1. Иерархические уровни побеговых систем у <i>Quercus robur</i>	93
6.2. Особенности формирования кроны <i>Quercus robur</i> в широколиственных лесах без элементов оконной мозаики.....	102
6.3. Формирование кроны <i>Quercus robur</i> в широколиственных и широколиственно-мелколиственных лесах с элементами горизонтальной неоднородности.....	108
6.4. Развитие кроны <i>Quercus robur</i> в сомкнутых березняках и сосняках.....	112
6.5. Преобразование кроны <i>Quercus robur</i> в разреженных березняках лугово-опушечных с неоднородной пространственной структурой древостоя.....	121
6.6. Развитие кроны <i>Quercus robur</i> в условиях открытых пространств.....	125

6.7. Морфологическая поливариантность и разнообразие путей онтогенеза	
у <i>Quercus robur</i> в условиях центра Европейской России.....	..139
Выводы.....	..145
Литература.....	..146
Приложение 1. Карты-схемы расположения фитоценозов с объектами исследования..	..162
Приложение 2. Фотографии фитоценозов с объектами исследования.....	..165
Приложение 3. Характеристика растительных сообществ.....	..171

Введение

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 фитоценологических 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 фитоценологических 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 внутривидовой 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 XVII и XVIII Пущинских международных школах-конференциях молодых ученых «Биология – наука XXI века (Пушино, 2013, 2014), школе-конференции молодых ученых «Биосистема: от теории к практике» (Пушино, 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 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 конференций молодых ученых (Санкт-Петербург, 2015), заседаниях Ученого совета ИФХиБПП РАН (Пушино, 2015, 2016), многочисленных семинарах кафедры системной экологии ПущГЕНИ (Пушино).

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.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Основные положения современных концепций о растительности

В последние десятилетия развитие ботаники и науки о растительности было тесно связано с эволюцией понимания дискретности и континуальности живого на разных иерархических уровнях организации. На организменном уровне идеи взаимодействия континуальности и дискретности были воплощены в теории модульной организации растений (Bell, Harper, 1979; Шафранова, 1990; Марфенин, 1999), представлениях об архитектуре кроны деревьев (Антонова, Азова, 1999, Цельникер и др., 2000; Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1986; Barthélemy, Caraglio, 2007), концепциях дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1968; Уранов, Смирнова, 1969; Диагнозы и ключи, 1989) и поливариантности онтогенеза (Жукова, Комаров, 1990). В свою очередь, представление о поливариантности онтогенеза на уровне ценопопуляции позволяет рассматривать ее как элемент сообщества, состоящего из набора разнокачественных по структурным и функциональным характеристикам особей, и расширяет представление о биоразнообразии (Жукова, Комаров, 2001; Ставрова, 2007). Поиск баланса между представлениями о дискретности и континуальности растительного покрова послужил одним из оснований для развития циклично-мозаической концепции (Коротков, 1991, Восточноевропейские, 1994, 2004; Сукцессионные, 1999; Remmert, 1991), согласно которой растительный покров (как и живой покров в целом) представляет собой мозаику разномасштабных сукцессионных стадий, вызванных популяционной жизнью ключевых видов-эдификаторов и внешними нарушениями.

В соответствии с иерархическими уровнями организации растительного покрова мы последовательно рассматриваем представления о структуре растительного организма с модульно-архитектурных и популяционно-онтогенетических позиций, о внутривидовой изменчивости и о популяционной жизни как о движущей силе функционирования биогеоценологического покрова.

Организменный уровень. Длительное изучение формы и структуры растений сформировало два основных подхода: эко- или биоморфологический и популяционно-онтогенетический. Эко- или биоморфологический подход исторически возник первым. В его рамках выработаны учение о жизненных формах с многочисленными классификациями. Новый толчок к исследованию морфологии растений дали сформированные во второй половине XX в. концепции модульной организации организмов и архитектуры кроны. Популяционно-онтогенетический подход получил наиболее широкое распространение в отечественной

биологии. Он позволил выделить определенный набор качественных и количественных характеристик растения и оперировать ими для определения стадии биологического возраста. Категоризация особей по состояниям биологического возраста и жизненности делает возможным интегральную оценку жизнеспособности популяции. Разнообразие внутри ценопопуляций по морфологическим, возрастным и фенологическим критериям выступает в роли одной из базовых форм биологического разнообразия (Ставрова, 2007).

Эколого-морфологический подход к изучению формы и структуры растений.

Учение о жизненных формах прошло ряд этапов в своем развитии. Его предпосылки обнаруживаются у античных натуралистов, в частности, у Теофраста, затем во времена становления ботаники как науки, при Линнее и Гете (Серебряков, 1962; Корона, 1987; Антонова, Азова, 1999; Корона, 2002). Развитие учение получило в трудах А. Гумбольдта по ботанической географии (Серебряков, 1962). К одной из наиболее известных классификаций жизненных форм относится схема датского ботаника Раункиера (Серебряков, 1962), который вместо комплекса признаков выбрал один принципиальный – положение почек возобновления с учетом неблагоприятного климатического периода по отношению к почве; впоследствии при выделении более мелких классификационных единиц им были использованы и другие морфо-биологические признаки. Типы жизненных форм в понимании Раункиера легли в основу составления фитоклиматических спектров географических территорий (Серебряков, 1962) и находят применение и в настоящее время. И.Г. Серебряков, один из основателей отечественной биоморфологической школы, обобщил и проанализировал многочисленные классификации жизненных форм (Серебряков, 1962) и создал собственную классификацию. В отличие от многих предшественников, И.Г. Серебряков рассматривал комплексное действие экологических факторов в тесной связи с габитусом, ритмологическими, физиологическими и онтогенетическими характеристиками растительных видов, благодаря чему ему удалось создать одну из наиболее биологически корректных классификаций жизненных форм (Серебряков, 1962). В качестве важнейшего биологического признака, определяющего габитус растения, И.Г. Серебряков указывал длительность жизненного цикла главной оси или заменяющих ее скелетных осей. На основе анализа продолжительности жизни лидерной и важнейших скелетных осей, характера их нарастания и смены в ходе онтогенеза И.Г. Серебряковым были составлены оригинальные схемы развития системы надземных осей, преобразования кроны у ряда древесных, кустарничковых и травянистых видов умеренной зоны. Фактически он заложил ведущие традиции отечественной биоморфологии.

Параллельно развитию учения о жизненных формах, в 1960-е годы началось становление представлений об архитектуре древесных растений, о кроне как о системе соподчиненных

элементов. Попытки представить растения как колониальные организмы, принципиально отличные по своей организации от животных, возникали еще в XVIII-XIX веках (Антонова, Азова, 1999). Явное выражение эти идеи получили в концепции, разделившей организмы на унитарные и модульные (Антонова, Азова, 1999; Hallé, Oldeman, 1970; Bell, Harper, 1979; Шафранова, 1990; Марфенин, 1999). Унитарные организмы обладают детерминированным, дифференцированным по структуре и функциям набором взаимосвязанных частей, закрытым ростом, в то время как у модульных рост открытый, число структурных единиц не детерминировано, одна часть может выполнять разнообразные функции. Вместе с тем независимость структурных единиц растения не абсолютна, в отличие от таких колониальных организмов, как полипы. Идея о двух крайних состояниях целостности растения и многочисленных переходах между ними нашла свое выражение в «концепции плана организации кроны» С. Édelin (1991). Согласно представлениям исследователя, архитектура растения в онтогенезе варьирует между иерархической – все оси взаимосвязаны и обладают собственной функцией – и полиархической, при которой все оси равноценны как по силе развития, так и по функциональной роли. В ходе индивидуального развития может наблюдаться усиление полиархии (Costes et al., 2006).

Идея модульности дала новый толчок к изучению морфологического разнообразия конструкций растений, поскольку позволила рассматривать их как систему соподчиненных единиц. Широкую известность получили работы французских исследователей (Hallé, Oldeman, 1970) в тропических лесах, по результатам которых были предложены типы архитектурных моделей крон деревьев. Для выделения моделей использовались достаточно разнородные признаки (Hallé, Oldeman, 1970; Антонова, Азова, 1999): число, структурные и ритмологические характеристики меристем, определяющих характер нарастания лидерных осей; а также степень дифференциации латеральных осей. Архитектурные модели тропических растений предполагали минимальное влияние окружающей среды на габитус растения и наиболее полное проявление генетической программы (Hallé et al., 1978). По мере продвижения на север характеристики структуры архитектурных моделей размываются, развивается большее число адаптивных вариантов в пределах небольшого числа моделей (Антонова, Азова, 1999), и понятия «жизненная форма» и «архитектурная модель» в этих условиях становятся все более противонаправленными. После выхода в свет классических работ французских исследователей последовал целый ряд публикаций по архитектуре кроны древесных растений тропического (Fisher, 1978; Shukla, Ramakrishnan, 1986; Granville, 1992; Durand, 1997; Castellanos, Kolterman, 2011) и умеренного пояса (Edelin, 1986; Caraglio, Edelin, 1990). Обобщение и анализ основных

подходов к изучению архитектуры растения приводят Ю.Л. Цельникер с соавторами (Цельникер и др., 2000), D. Barthélemy и Y. Caraglio (2007).

В качестве основных иерархических уровней побегового тела растения у зарубежных исследователей получила распространение триада «единица морфогенеза – модуль – архитектурная модель» (Hallé, 1986). F. Hallé (1986) рассматривал следующие основные возможности формирования разнообразных структур из трех упомянутых элементов: увеличение размеров за счет повторения базовых элементов (единиц морфогенеза или модулей) и многократное воспроизведение архитектурных моделей. Воспроизведение также называется реитерацией и может быть травматическим и адаптивным, или пролептическим и силлептическим (Hallé et al., 1978; Raimbault, Tanguy, 1993). P. Raimbault и M. Tanguy (1993) детально исследовали развитие кроны у плодовых и декоративных растений. Они рассматривали степень проявления реитерации как один из важнейших индикаторов состояния особи. Следует отметить, что термины «силлепсис» и «пролепсис» зарубежные авторы обычно используют в понимании, отличном от принятого в отечественной литературе (Жмылев и др., 2005). Реитерация может рассматриваться как один из основных способов достижения габитуального разнообразия в условиях умеренных широт (Костина, 2014).

И.С. Антонова и О.В. Азова (1999) отметили диалектическое единство колониальности и унитарности растительного организма, переход от целостности на ранних этапах онтогенеза к значительной дезинтеграции на более поздних его стадиях за счет накопления однотипных систем и усиления несоответствия между процессами ассимиляции и распада. Идея диалектического единства в том или ином виде выражена в классификациях соподчинения структурных единиц побегового тела растения. В отечественной биоморфологии известно несколько таких классификаций.

Первая классификация составлена И.Г. Серебряковым (1954): годичный побег, монокарпический побег, система монокарпических побегов (парциальный куст), система парциальных кустов, составляющих визуально воспринимаемую морфологическую структуру растения. Одной из наиболее известных является классификация Л.Е. Гатцук (Гатцук, 1974; Шафранова, Гатцук, 1994), главными принципами составления которой являются метамерность, соподчиненность и кратность. Л.Е. Гатцук выделила следующие иерархические уровни: элементарный метамер; элементарный побег; одноосный побег; комплекс сохраняющегося одноосного побега; комплекс побегов оси одного видимого порядка; побеговый комплекс монотонного роста; побеговый комплекс субстрат-контактной надземной оси; побеговый комплекс, закрепляющий территорию; обособленный побеговый комплекс; побеговая подсистема; растительный организм; генета. Верхние уровни классификации более

приемлемы для травянистых и кустарниковых растений. Для деревьев А.Г. Хохряков и М.Т. Мазуренко выделили следующие основные уровни: элементарные блоки, ярусы и крона (Мазуренко, Хохряков, 1991), в расширенном виде (Хохряков, Мазуренко, 1991) классификация включает простой побег, или прирост, blastoid, ярус, простую крону, сложную крону. Н.П. Савиных на основе изучения травянистых видов растений предложила три типа модулей: элементарный, универсальный, основной (Савиных, 2005; Савиных, Мальцева, 2008). И.С. Антонова с соавторами (Антонова, Азова, 1999; Антонова и др., 2011; Антонова и др., 2012; Антонова, Фатьянова, 2013а) уделила особое внимание системам на основе годового побега – двухлетним побеговым системам, поскольку все структурно-функциональные характеристики системы на его основе проявляются только на второй год ее развития, при распускании боковых почек. Также И.С. Антонова вводит промежуточный между ДПС и ветвью от ствола уровень – эпсион, рассматриваемый как пространственно-временное образование на базе определенных типов ДПС (Антонова и др., 2012; Антонова, Фатьянова, 2013а), поскольку на этом уровне у дерева проявляются видоспецифические визуально-геометрические характеристики кроны, позволяющие ее распознать. Звенья в классификации этого коллектива авторов: элементарный побег; видоспецифическая повторяющаяся единица структуры – малолетняя разветвленная система побегов; ветвь от ствола; крона как совокупность ветвей и ствола; система крон многоствольного дерева (Антонова, Азова, 1999).

Помимо иерархических классификаций, учитывающих порядок соподчинения и коррелятивные отношения между единицами структуры, предложены и различные варианты классификаций морфологического разнообразия и функциональной роли побеговых единиц. Одно из первых разделений элементарных побегов осуществлено по преобладающей длине их междоузлий на брахибласты (укороченные побеги) и долихо-, или ауксибласты (удлиненные побеги) (Серебряков, 1952). При рассмотрении системы, образуемой элементарным или годовым побегом, помимо его длины, учитывали также наличие или отсутствие ветвления (Бобровский, Бобровская, 1998; Недосеко, 2012). На уровне годового побега давно отмечена способность образовывать несколько приростов за вегетационный сезон, которые у древесных растений получили название «Ивановы побеги» (Серебряков, 1952; Грудзинская, 1960). При разветвлении элементарного побега можно говорить о силлептическом и пролептическом побегообразовании (Грудзинская, 1960; Михалевская, 1995; Жмылев, 2005). На уровне двухлетней побеговой системы (ДПС) уже выявляются элементарные пространственные конструкции, определяемые соотношением между материнской и дочерними осями, числом боковых побегов и их длиной в зависимости от положения на материнской оси. Они характеризуются терминами «бази-, мезо- и акротония». И.С. Антонова с соавторами (Антонова

и др., 2011; Антонова, Шаровкина, 2011; Антонова и др., 2012) дала детальные описания пространственных характеристик ДПС для различных видов деревьев и изменение их набора в онтогенезе особи.

Функциональная роль побеговых единиц тесно связана с их пространственно-геометрической структурой. Г.П. Белостоков (1983) разделил структурные единицы на осевые, выполняющие функцию проведения ассимилятов и диссимилятов, играющие интегративную роль, и собственно побеговые. Под осевыми системами понимаются материнские оси, основа габитуса и ветвления побегового тела растения, в то время как побеговые системы образуются из пазушных почек осей на второй год их развития. Автор выделил также скелетные и полускелетные системы. Более простые, но функционально отграниченные подразделения привела И.С. Антонова с соавторами (Антонова, Тертерян, 1997; Антонова, Фатьянова, 2010; Антонова и др., 2012), выделяя ростовые, захватывающие пространство и удерживающие и заполняющие его системы. При этом значения длины материнской оси уменьшаются от ростовых систем к заполняющим. Самостоятельная схема, одновременно и иерархическая, и функциональная, создана А.Г. Хохряковым и М.Т. Мазуренко (Хохряков, Мазуренко, 1977; Мазуренко, Хохряков, 2010). Они выделили первичный побег, побег ветвления, побег формирования с функцией омоложения побеговой системы, побег дополнения из спящей почки и эфемерный побег с ролью побега обогащения (фактически это силлептический боковой побег у травянистых растений). Очевидно, что наиболее распространенной и разнородной по структурным характеристикам единицей при таком подходе оказывается побег ветвления. Наиболее универсальным и биологически оправданным представляется разделение побеговых систем уровня ДПС и выше по их роли в кроне на проводящие (ростовые, скелетные, захватывающие пространство) и ассимилирующие (заполняющие пространство) с системой переходов между ними на уровне ветвей 3-4 порядков.

Приоритеты исследователей-биоморфологов распределены неравномерно как в отношении интереса к систематическим и экологическим группам, так и по методологии и целям исследования. Наибольшее внимание уделяется травянистым, полукустарничковым и кустарничковым растениям (Пичугина, Савиных, 2006; Вишницкая, Савиных, 2008; Мальцева, Савиных, 2008; Османова, 2009; Калинкина, 2010; Журавлева, Бобров, 2012), в меньшей степени – кустарникам (Хохряков, Мазуренко, 1977; Неволлина, 2005). Наиболее крупными работами по разнообразию побеговых систем и их преобразованиям у деревьев можно считать исследования коллектива ученых под руководством И.С. Антоновой (Антонова, Николаева, 2002; Антонова и др., 2011; Антонова, Шаровкина, 2012; Антонова и др., 2012; Фатьянова, 2010). Еще одно направление – количественный анализ побеговой системы – от элементарных

побегов до скелетных осей (Mailette, 1982, 1987; Магомедмирзаев, Гриценко, 1986, 1987; Магомедмирзаев, 1990; Бобровский, Бобровская, 1998; Takanobu, 2006; Гашева, 2009; Афонин, 2011; Ермолова и др., 2012; Недосеко, 2012; Антонова, Барт, 2015). Ряд работ связан с разнообразием биоморф в широких спектрах экологических условий (Гетманец, 2011), эволюционным преобразованием биоморф (Мазуренко, 2010) и другим направлениям. Широкий набор направлений биоморфологических исследований свидетельствует о больших перспективах этой дисциплины (Антонова, Фатьянова, 2014; Савиных, Черемушкина, 2015).

Популяционно-онтогенетический подход к изучению формы и структуры растений.

Анализируя работы в рамках эколого-морфологического подхода, можно увидеть, что предметом их изучения выступает в первую очередь морфогенез, т.е. образование и развитие структурных единиц и блоков. При онтогенетическом подходе развитие особи рассматривают через изменения не столько отдельных структурных единиц, сколько процессов жизнедеятельности всего растения, описывают прежде всего качественные перестройки на уровне образования новых органов и изменения физиологических процессов. Несмотря на непрерывность процесса развития, в нем могут быть выделены периоды между качественными перестройками, которые по совокупности морфофизиологических признаков соответствуют возрастному, или онтогенетическому состоянию. Основателями популяционно-онтогенетического подхода в СССР считаются Т.А. Работнов (1950) и А.А. Уранов (1975), Его появление было связано со становлением концепции дискретного описания онтогенеза, пониманием разнокачественности особей в ценопопуляции и различиях между календарным и биологическим возрастом у растений (Ценопопуляции растений, 1976). Была предложена следующая схема онтогенетических состояний, исходно составленная Т.А. Работновым на основе изучения жизненного цикла травянистых растений, впоследствии дополненная и измененная А.А. Урановым (1973) и обобщенная в монографии «Ценопопуляции растений» (1976) на уровне наиболее общих качественных признаков (табл. 1).

Таблица 1

Качественные признаки онтогенетических состояний растений (Ценопопуляции растений, 1976)

Период онтогенеза	Онтогенетическое состояние	Индекс онтогенетического состояния	Совокупность признаков состояния
Первичного покоя (латентный)	Покоящиеся семена	<i>Se</i>	
Прегенеративный (виргинильный по Т.А. Работнову (1950))	Проростки (всходы)	<i>p</i>	Смешанное питание, морфологическая связь с семенем, зародыше-вые структуры

Период онтогенеза	Онтогенетическое состояние	Индекс онтогенетического состояния	Совокупность признаков состояния
	Ювенильное	j	Простота организации, листья и нарастание побегов отличны от взрослых особей, отсутствие семядолей
	Имматурное (Прематурное)	im	Переходные от ювенильных к взрослым признаки в корневой системе, листьях, смена типов нарастания, появление ветвления
	Виргинильное (молодое вегетативное, взрослое вегетативное)	v	Основные черты типичной для вида жизненной формы. Характерные для вида взрослые листья, побеги и корневая система
Генеративный	Молодое (раннее) генеративное	g_1	Появление генеративных органов, преобладание процессов новообразования над отмиранием
	Средневозрастное (зрелое) генеративное	g_2	Уравновешивание процессов новообразования и отмирания. Максимальные ежегодный прирост биомассы и семенная продуктивность
	Старое (позднее) генеративное	g_3	Преобладание процессов отмирания над новообразованием, резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов корне- и побегообразования

Продолжение таблицы 1

Период онтогенеза	Онтогенетическое состояние	Индекс онтогенетического состояния	Совокупность признаков состояния
Постгенеративный (старческий, сенильный)	Субсенильное (старое вегетативное)	<i>Ss</i>	Полное отсутствие плодоношения, резкое преобладание процессов отмирания над новообразованием. Возможно упрощение жизненной формы
	Сенильное	<i>s</i>	Накопление отмерших частей растения, предельное упрощение жизненной формы, вторичное появление некоторых ювенильных черт организации

Адаптация общих критериев выделения онтогенетических состояний к специфике древесных растений произведена в ряде работ. К ним относятся исследования онтогенеза у *Fraxinus excelsior* L. (Заугольнова, 1968а, б), *Acer platanoides* L. (Вахрамеева, 1975), *Acer campestre* L. (Полтинкина, 1985), *Tilia cordata* Mill. (Чистякова, 1978), *Padus borealis* Schubel. (Буланая, 1986), *Carpinus betulus* L., *Ulmus glabra* Huds. (Диагнозы..., 1989), *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Betula pendula* Roth. (Диагнозы..., 1989), *Pinus sibirica* Du Tour (Николаева и др., 2008) *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. (Ухваткина и др., 2010), *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. (Комарова, Трофимова, Ухваткина, 2010), *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. (Комарова, Ухваткина, Трофимова, 2010). Приводим обобщенное описание характеристик онтогенетических состояний у древесных растений (Диагнозы и ключи, 1989; Смирнова, Бобровский, 2001; Evstigneev, Korotkov, 2016):

Проростки - неветвящиеся растения, сформировавшиеся из семени в год его прорастания; имеют первичные корень и побег с семядолями, которые могут располагаться как над землей (у большинства видов), так и под землей (у дуба). Корневая система обычно состоит из главного и бокового корней. Обладают высокой теневыносливостью.

Ювенильные особи, как правило, лишены семядолей, но обладают детскими (инфантильными) структурами. Особи одноосные, первичный побег или ствол не ветвится; листья или хвоя ювенильной формы, у растений со сложными листьями состоят из одного листочка; корневая система образована первичным корнем и небольшим числом боковых

корней, также формируются придаточные корни. Проростки и ювенильные особи входят в состав травяно-кустарничкового яруса и характеризуются высокой теневыносливостью.

Имматурные особи занимают промежуточное положение между ювенильными и взрослыми растениями. Побеговая система состоит из ветвей 2-4-го (вплоть до 5)-го порядков, крона формируется; общее число ветвей невелико и диаметр стволика не более чем в два раза превышает диаметр крупных ветвей. Характеризуются акротонным ветвлением. Приросты стволика по длине и диаметру незначительно превышают приросты ветвей, в результате деревце имеет округлую крону. Листья или иглы имеют взрослую структуру, за исключением деревьев со сложными листьями (ясень). Корневая система включает первичный корень или его базальную часть и боковые корни; у некоторых видов развиваются придаточные корни. По степени разветвленности и высоте разделяются на первую (2-3 порядок ветвления) и вторую (3-5 порядок ветвления) подгруппы. Имматурные особи первой подгруппы находятся в травяном ярусе. Они обладают теневой структурой листьев. Крона имеет овальную форму. Имматурные особи второй подгруппы выходят в ярус кустарников, у них увеличивается потребность в свете, в нижней части крона широкая, в верхней - узкая. Под пологом сильно затененных лесов у имматурных особей второй подгруппы формируется зонтиковидная крона. Такие особи известны в лесоводстве под названием «торчок» (Юницкий, 1927) или квазисенильные особи в лесной геоботанике. Их надземная часть образована преимущественно многократно перевершиненными осями из спящих почек.

Виргинильные особи имеют почти полностью сформированные черты взрослого дерева, но еще не приступили к семеношению. У них хорошо развиты ствол и крона, прирост в высоту максимальный за весь онтогенез. Переход в виргинильное состояние обозначает начало периода большого роста, выделяемого лесоводами и физиологами растений. Значительно возрастает интенсивность фотосинтеза. Величины годичного прироста ствола по длине значительно превышают таковые у крупных ветвей, что определяет удлинненную форму кроны с заостренной вершиной, базальная часть ствола очищена от слаборазвитых ветвей. Диаметр ствола превышает диаметр скелетных ветвей в 3 раза и более. Побеговая система состоит из ветвей 4-7 (8)-го порядков. Корневая система включает главный корень (или его основание), боковые корни разных порядков и придаточные корни. Ствол покрыт перидермой (корка обычно еще не начала развиваться). Как и у имматурных особей, выделяются подгруппы по степени разветвленности, а также по интенсивности роста в высоту. Первая подгруппа – 3-6 порядки ветвления, высокие темпы прироста в высоту. Вторая подгруппа – 4-8 порядки ветвления, максимальные приросты в высоту. В начале своего развития виргинильные деревья

находятся в ярусе кустарников, в конце - входят в древесный полог. В этом онтогенетическом состоянии у всех деревьев потребности в свете максимальные.

Молодые генеративные особи имеют взрослый облик и впервые приступают к семеношению. Органы семеношения локализованы в верхней части кроны, семян мало. Крона островершинная, рост ствола в высоту интенсивный, порядок ветвления достигает 7-9 (10) и более. В нижней части ствола начинает формироваться корка.

У средневозрастных генеративных особей форма кроны варьирует от овальной или конусовидной с заостренной вершиной до округлой или тупоконусовидной. Порядок ветвления, размеры кроны и корневой системы максимальны. Корка становится более грубой и покрывает значительную часть ствола. Семена развиваются в верхней и средней частях кроны. Число семян максимальное. Уменьшается прирост ствола в высоту, прекращается верхушечный рост некоторых крупных ветвей, пробуждаются спящие почки на стволе и/или скелетных ветвях, отмирает часть якорных корней.

Старые генеративные особи практически прекращают рост в высоту, а прирост ствола по диаметру заметно уменьшается. Размеры кроны и корневой системы сокращаются из-за отмирания части скелетных ветвей (особенно в верхней части кроны) и якорных корней. Особенно четко это проявляется у лиственных деревьев и сосны, у темнохвойных видов (ели, пихты) оно менее заметно, так как у них спящие почки пробуждаются по всей длине скелетных ветвей, образуют много охвоенных побегов. У лиственных деревьев спящие почки пробуждаются только на стволе или в основании скелетных ветвей. В некоторых случаях вторичная крона может полностью заменить первичную. Плодоношение к концу состояния становится незначительным.

Сенильные особи у большинства видов имеют только вторичную крону, листья или хвоя могут быть ювенильного типа. Верхняя часть кроны и ствола отмирает, нижняя часть кроны горизонтально уплощена, у лиственных деревьев и сосны часто остается живой нижняя половина или треть ствола, корневая система в значительной степени разрушена. Дерево не способно к образованию семян.

Таким образом, выделение стадий в прегенеративном периоде онтогенеза производится по степени сформированности биоморфы, соотношению детских и взрослых структур в побеговом теле растения, в генеративном периоде – по интенсивности процессов отмирания и периодичности инспермации.





Интеграция эколого-морфологического и популяционно-онтогенетического подходов. Для дальнейшего развития представлений о трансформации растительного организма в онтогенезе представляется важной интеграция эколого-морфологического и

популяционно-онтогенетического подходов. Она заключается в детальном описании преобразования модулей разного уровня при переходах между дискретными онтогенетическими состояниями, выделение характерных онтогенетических наборов модулей, в то время как собственно популяционно-онтогенетический подход оперирует только самыми общими категориями роста и развития. Пример использования категорий модульной организации растения на уровне ветвей от ствола для оценки онтогенетических состояний можно найти в работе И.С. Антоновой и Е.В. Фатьяновой (2013б).

Другой пример интеграции описания онто- и морфогенеза – классические работы по широко распространенным древесным видам умеренной зоны И.Г. Серебрякова (1962), хотя в них и рассматривается собственная периодизация онтогенеза, основанная, в первую очередь, на морфологических признаках (табл. 2). Оригинальная схема преобразования кроны в ходе индивидуального развития предложена исследователями, изучавшими садовые и парковые деревья (Raimbault, Tanguy, 1993). Как и при отечественном популяционно-онтогенетическом подходе, авторы выделили стадии физиологического возраста, часто не соответствующие календарному. Возрастные стадии выделены Р. Raimbault и М. Tanguy по разнородным морфологическим признакам: особенности архитектуры, силы роста ветвей и проявлению акротонии, пространственному положению отмирания, характеру реитерации, корреляции между признаками (табл. 2).

Таблица 2

Схемы периодизации онтогенеза, предлагаемые разными авторами

		Периоды онтогенеза				
И.Г. Серебряков	↑					
	1	2	3	4	5	

		Периоды онтогенеза									
F.Halle et al.											
	дерево будущего				пере- ходная фаза	дерево настоящего		дерево прошлого			
P.Raimbault et al.	1	2		3	4	5	6	7	8	9	10
	1	2		3	4	5	6	7	8	9	10
Т.А.Работнов, А.А.Уранов	+	j	†	+	+	+	+	+	+	+	+
	p	j	im ₁	im ₂	v ₁	v ₂	g ₁	g ₂	g ₃	S	
	прегенеративный						генеративный			постгене- ративный	

Примечание: цифрами показаны стадии онтогенеза в соответствии с авторскими классификациями

В пределах каждого онтогенетического состояния особи также характеризуются определенным разнообразием признаков, а сроки пребывания в онтогенетических состояниях и их полнота в онтогенезе также могут варьировать. Эта вариабельность обобщается в качестве поливариантности онтогенеза (Жукова, Комаров, 1990). К важнейшим ее проявлениям относятся:

1) Размерная – разнообразие биометрических показателей. Вариабельность значений морфометрических признаков еще до распространения популяционных тенденций лесоводы использовали для оценки жизненного состояния древостоя, например, шкала Крафта (Быков, 1983). В популяционных исследованиях изучение размерной поливариантности (наряду с особенностями хода роста) позволило выделить категории жизненности (Ценопопуляции растений, 1976; Диагнозы и ключи, 1989, Evstigneev, Korotkov, 2016).

2) Морфологическая, или структурная – разнообразие морфологических структур. Их изучением занимается биоморфология, основные этапы развития и достижения которой описаны нами выше.

3) Поливариантность размножения и воспроизведения. В частности, это явление хорошо описано у различных видов злаковых. В сочетании с морфологическим разнообразием различные способы размножения и омоложения, в первую очередь, у травянистых растений определяют широкое разнообразие счетных единиц особей.

4) Ритмологическая – одновременное прохождение фенологических фаз в ценопопуляции.

5) Поливариантность темпов развития – различная длительность онтогенетических состояний и всего онтогенетического цикла.

Следует отдельно остановиться на выделении категорий жизненности у растений. В популяционно-онтогенетическом подходе у деревьев обычно отмечают три категории: нормальная, пониженная и сублетальная. Кроме количественных различий по размерам особей и величине годичных приростов на стволе и ветвях, уровень жизненности определяют и структурные и физиологические признаки, такие, как характер нарастания основных осей (моноподиальный или симподиальный) и степень развития процессов отмирания в кроне (Диагнозы и ключи, 1989). Вне рамок популяционно-онтогенетического подхода также разрабатывались методы оценки жизненного состояния деревьев по особенностям ветвления побеговых систем разного уровня (Roloff, 1989). Очевидно, что необходимы дальнейшие исследования по выявлению надежных комплексных критериев для категорий жизненности, не перекрывающихся с признаками онтогенетических состояний.

Популяционный и биогеоценотический уровни. В отечественной литературе выработаны два подхода к термину «популяция» (Заугольнова, 1994): элементарная внутривидовая систематическая единица, элемент эволюционного процесса, (генетико-фенетический подход); совокупность особей в пределах фитохоры (ландшафтно-территориальный подход). В первом случае основное внимание уделяется выявлению внутривидовой изменчивости, выделению географически (или ценотически) и морфологически отграниченных единиц и их динамике. Во втором – выделению единиц с разной способностью к самовоспроизведению. В нашей работе мы придерживаемся ландшафтно-территориального подхода. Наиболее часто используемым в популяционных исследованиях термином, связывающим таксономические и демографические взгляды на популяцию, выступает ценопопуляция (Заугольнова, 1994).

Состояние ценопопуляции и перспективы ее существования могут быть охарактеризованы через ее структурно-функциональные показатели. К ним, в первую очередь, относится возрастная, или демографическая структура. До создания концепции дискретного описания онтогенеза возрастная структура популяции рассматривалась как соотношение групп различного абсолютного возраста. Однако именно распределение особей по категориям биологического возраста позволяет более адекватно оценить перспективы ценопопуляции.

При анализе демографической структуры ценопопуляций строятся онтогенетические спектры на основе представленности особей всех онтогенетических состояний и соотношений между ними. По полноте представленности онтогенетических состояний выделяют полночленные и неполночленные ценопопуляции (Ценопопуляции, 1976). По соотношению особей основных периодов онтогенеза ценопопуляции подразделяют на инвазионные, нормальные и регрессивные (Работнов, 1950; Миркин и др., 2001). Инвазионные популяции не способны к самоподдержанию без заноса семян извне, в них представлены только прегенеративные особи, возможно наличие единичных генеративных. Нормальные популяции способны поддерживать поток поколений за счет собственных источников семян. В регрессивных популяциях представлены только генеративные и/или постгенеративные особи, возобновление в них затруднено или невозможно. Нормальные популяции могут быть классифицированы по соотношению различных онтогенетических групп, как через оценку группы с наибольшей долей особей в популяции (Уранов, Смирнова, 1969), так и с использованием специальных энергетических индексов (Животовский, 2001).

Возрастная структура ценопопуляций, описываемая через представленность онтогенетических групп, является одним из наиболее привлекательных для исследователей проявлений внутри- и межпопуляционной гетерогенности. Другим важнейшим параметром

ценопопуляции является ее виталитетный спектр, который позволяет ее жизнеспособность (Злобин, 1989). Морфологическая и другие формы поливариантности, описанные Л.А. Жуковой (Жукова, Комаров, 1990), способствуют повышению устойчивости ценопопуляции при изменении условий сообщества, участвуют в микроэволюционном процессе. Однако в популяционных исследованиях чаще всего рассматривают только демографическую и виталитетную структуры ценопопуляции, в то время как морфологическая и другие формы поливариантности описаны преимущественно у травянистых растений (Жукова, Комаров, 1990). Понимание ценопопуляции как гетерогенной пространственно-временной системы послужило одной из основ смены парадигмы в науке о растительности на протяжении второй половины XX века – перехода к концепции «иерархического континуума» (Оценка и сохранение, 2000). Ее основными положениями являются континуальность растительного покрова и условность выделения дискретных единиц, иерархичность разноразмерных разнокачественных растительных элементов, сукцессионность растительного покрова (Оценка и сохранение, 2000). Биологические и экологические свойства видов и их популяционное поведение нашли выражение в гар-парадигме и сформированной на ее основе концепции циклично-мозаического развития экосистем (Коротков, 1991; *The mosaic-cycle...*, 1991; Восточноевропейские, 1994, 2004; Оценка и сохранение, 2000; Смирнова и др., 2001), согласно которому, растительный покров представляет собой пространственно-временной континуум популяционных мозаик. Чем ближе сообщество к устойчивому состоянию, тем больше в нем выражена мозаично-ярусная структура и асинхронная динамика «пятен», окон возобновления. Поскольку популяции разных видов характеризуются различными минимальными площадями устойчивого существования демографической единицы и разным временем минимального оборота поколений, формируется разномасштабная мозаика, в которой выделяются ключевые виды, или «key-species». К ним относятся виды, образующие наиболее крупные, длительно существующие популяционные мозаики, вовлекающие в свой оборот поколений большие порции вещества и энергии, обеспечивающие гетерогенность среды на разных уровнях.

Демографический и виталитетный анализ ценопопуляций помогает оценить сукцессионный статус и направление дальнейших сукцессионных смен в сообществе (Смирнова и др., 1989; Смирнова и др., 2001). Кроме того, периодизация онтогенеза помогает лучше оценить фито- и биогеоценотическое значение особей в популяции, т.к. группы особей разного биологического возраста создают собственное напряжение фитогенного поля, отличаются между собой по характеру взаимодействия с другими ценопопуляциями и с окружающей средой. Фитогенное поле особи начинает формироваться в виргинильном состоянии и достигает наибольшей силы в среднем генеративном состоянии (Смирнова,

Бобровский, 2001). Фитогенное поле формирует специфические микросайты, позволяющие существовать популяциям подчиненных видов растений и почвенной фауны. Смерть дерева приводит к вывалу с образованием ветровально-почвенного комплекса и окна в пологе древостоя, которое впоследствии заселяется видами с различными фитоценоотическими стратегиями (Смирнова, Бобровский, 2001; Восточноевропейские, 2004). Своеобразный оборот окон возобновления способствует поддержанию гетерогенности растительного покрова.

Помимо протекания онтогенеза у деревьев-эдификаторов, на поддержание гетерогенной структуры сообществ также оказывают влияние другие средообразователи: млекопитающие-фитофаги, формирующие ландшафты полей и светлых лесов (Vera, 2000; Восточноевропейские, 2004), бобры, уничтожающие растительность в лесных поймах (Восточноевропейские, 2004). Разновозрастная мозаика онтогенетических локусов в растительном покрове обеспечивается и за счет экзогенных нарушений большого масштаба: массовых ветровалов при ураганах, лесных пожаров, антропогенного воздействия (рубка, распашка, выпас скота и т.п.).

Исследование окон возобновления в широколиственных лесах европейской части бывшего СССР во многом способствовало уточнению представлений о биологии видов. В частности, было установлено, что минимальная площадь парцелл, на которой могут быть пройдены все онтогенетические стадии, из всех лиственных видов наибольшая у *Q. robur* (Смирнова и др., 1988; Смирнова и др., 1989). При этом современное состояние широколиственных лесов, степень их мозаичности в большинстве случаев не способствуют устойчивому прохождению онтогенеза даже в прегенеративном его периоде (Восточноевропейские, 1994; Смирнова, Бобровский, 2004). С другой стороны, реконструкция доагрикультурного растительного покрова европейского континента показала, что большую роль в его сложении играл парково-опушечный ландшафт с чередованием светлых лесов и зоогенных полей, который поддерживался популяциями стадных копытных (Vera, 2000; Смирнова, Бобровский, 2004; Восточноевропейские, 2004). В таких мозаичных сообществах особи *Q. robur* могли проходить полный онтогенез. В связи с исчезновением популяций крупных копытных в историческое время некими аналогами пригодных для возобновления *Q. robur* сообществ выступают различные варианты производных хвойных, хвойно-мелколиственных и лиственных лесов, поэтому их изучению следует уделять особое внимание.

1.2. Биология и экология дуба черешчатого (*Quercus robur* L.)

Происхождение и распространение вида. *Quercus robur* L. принадлежит к роду *Quercus* (семейство *Fagaceae*), насчитывающему свыше 500 видов (Меницкий, 1984). Его происхождение относят к миоцену (Новосельцев, Бугаев, 1985). В течение голоцена ареал дуба вначале расширялся, достигая района современного Архангельска, затем сократился до современной площади в позднем голоцене (Денисов, 1980). Современный ареал *Q. robur* охватывает всю Западную Европу, на севере достигая 59-63° с.ш., в восточном направлении северная граница ареала опускается до 58° с.ш. (Добрынин, Комиссарова, 2012). Восточная граница ареала проходит по западному макросклону Уральских гор, по рекам Урал и Волга до Каспийского моря (Горчаковский, 1968). В поймах рек, протекающих по степной зоне, он образует байрачные леса, достигает побережья Черного и Азовского морей, произрастает на северном макросклоне Большого Кавказа и в Крыму (Новосельцев, Бугаев, 1985; Дятлов, 2007).

Экологическая амплитуда *Q. robur*. В формировании представлений об экологической амплитуде *Q. robur* можно выделить две условные последовательные стадии. Длительное время, начиная с середины XIX века, *Q. robur* рассматривался как вид с высоким уровнем экотопических требований: во-первых, устанавливался верхний порог потребности в освещении, во-вторых, отмечалось большое значение почвенных, орографических и климатических условий для роста и развития. В связи с изучением продукционных возможностей, фитоценологических стратегий и популяционного поведения видов были значительно расширены представления о потенциальных адаптивных возможностях видов. Согласно современным представлениям, главным абиотическим фактором, лимитирующим развитие древесных растений в лесных ценозах, выступает свет (Смирнова, Чистякова, Попадюк, 1989).

Обобщая многолетние исследования лесоводов, можно отнести *Q. robur* к относительно теплолюбивым мезотрофам с определенной засухоустойчивостью (вид считается ксеромезофитом) и высоким светолюбием (Лосицкий, 1963). Г.Ф. Морозов (1930) очертил границы ареала *Q. robur*, исходя из совместного действия климатических и почвенных факторов. Его северная граница обусловлена теплолюбием вида и угнетающим действием подзолистых почв в южной тайге, южная граница – недостаточным увлажнением и выщелачиванием черноземов в степной зоне. Нижний температурный предел взрослых деревьев *Q. robur* – - 40° С, желуди отличаются низкой морозостойкостью (Лосицкий, 1963; Денисов, 1980).

Выделяются два экологических оптимума в пределах ареала *Q. robur* (Дятлов, 2007). Первый обусловлен эдафическими факторами - преобладанием дерново-подзолистых почв и буроземов - и находится во внутриконтинентальных районах Западной и Центральной Европы. Второй обусловлен климатическими факторами – высокими летними температурами и небольшим количеством осадков – и располагается в лесостепной и отчасти в степной зонах Восточно-Европейской равнины.

Существуют различные взгляды на требования к почвенным условиям у *Q. robur*: от способности произрастать в широком диапазоне почв (Лосицкий, 1963) до плохой переносимости сильного оподзоливания, выщелачивания, песков и песчаных почв (Ткаченко, 1952; Новосельцев, Бугаев, 1985). Наиболее оптимальные для роста *Q. robur* условия в смешанных лесах складываются на глубоких хорошо дренированных слабооподзоленных суглинистых и супесчаных почвах, подстилаемых мореной и карбонатными породами, а также на пойменных аллювиальных почвах; в лесостепи – на глубоких легко- и среднесуглинистых серых почвах, подстилаемых лёссом, при неглубоком залегании грунтовых вод – на свежих и влажных супесчаных серых почвах с суглинистой прослойкой в корневымещающем горизонте (Новосельцев, Бугаев, 1985).

Q. robur оценивается как достаточно светолюбивый вид и с лесоводственных позиций (Морозов, 1922, 1930; Лосицкий, 1963; Алексеев, 1975), при описании изменения его физиологических потребностей в онтогенезе (Евстигнеев, 1988) и с точки зрения исследователей популяционной школы (Восточноевропейские..., 1994; Евстигнеев, 1996). Обобщая лесоводственные представления, характер реакции дуба на количество поступающей солнечной радиации можно описать в качестве одновершинной кривой. При этом его теневыносливость увеличивается с улучшением почвенных и климатических условий, изменением длины светового дня (Лосицкий, 1963). Отмечается, что светолюбие *Q. robur* увеличивается по мере взросления дерева (Алексеев, 1975). Лесоводы неоднократно подчеркивали необходимость «подгона» для подроста *Q. robur* – сопровождения из кустарников и деревьев, обеспечивающих боковое затенение (Морозов, 1922, 1930; Лукина, 1967). Вероятно, одна из причин необходимости бокового затенения заключается в необходимости защиты подроста не столько от действия прямого солнечного света, сколько от заморозков. Снижение интенсивности фотосинтеза при максимально возможном уровне солнечного излучения отмечено преимущественно в южных частях ареала в пределах лесостепной и степной зонах (Иванов, 1946; Иванова, 1953). Кроме того, лесоводы указывали (Морозов, 1930; Лосицкий, 1963; Лукина, 1967), что без подгона *Q. robur* кустится, то есть, начинает чрезмерно рано формировать раскидистую крону в ущерб приросту в высоту.

Более поздние исследования световых потребностей *Q. robur* показали, что предел толерантности освещенности у дуба несколько повышается на протяжении онтогенеза (Евстигнеев, 1988), при этом вид является одним из самых светолюбивых, в значительно большей степени, чем указывается в лесоводственных таблицах, составленных в более ранние периоды исследований. Согласно данным О.И. Евстигнеева, теневыносливость у *Q. robur* низкая, но несколько выше, чем у пионерных видов, и не меняется на протяжении онтогенеза (Евстигнеев, 1996). При этом у других видов рода *Quercus*, в частности, у *Q. petraea*, отмечено меньшее, чем у *Q. robur*, светолюбие, что позволило некоторым исследователям отнести такие виды к теневыносливым (Březina, Dobrovolný, 2011).

Концепция поливариантности онтогенеза (Жукова, Комаров, 1990) позволяет уйти от достаточно односторонней, в значительной степени технологической оценки хода роста деревьев, при которой на первое место ставится достижение максимальных показателей высоты. Именно поэтому при биолого-популяционном подходе к оценке оптимальности местообитаний для роста и развития *Q. robur* различные варианты соотношений прироста деревьев в высоту и по диаметру рассматриваются как проявления морфологической поливариантности. И с этих позиций нельзя рассматривать «кущение» *Q. robur* при развитии в условиях полного освещения как отрицательный признак. Напротив, в условиях полного освещения у *Q. robur* наиболее полно проявляются черты конкурентной фитоценотической стратегии (Смирнова, Чистякова, 1980). При прочих оптимальных условиях лимитирующим экологическим фактором для роста деревьев в лесных ценозах является уровень освещенности (Смирнова, Чистякова, Попадюк, 1989). Поэтому при изучении биоэкологии *Q. robur* в наиболее оптимальных частях ареала необходимо фокусировать внимание в первую очередь на различиях в световых режимах между различными типами сообществ с наличием популяций *Q. robur*.

Особенности фитоценотического поведения *Q. robur* и состояние его популяций в сообществах Восточно-Европейской равнины. *Q. robur* является эдификатором в зонах восточноевропейских широколиственных лесов и лесостепи. Средопреобразующая роль *Q. robur* обусловлена, прежде всего, наибольшей среди остальных широколиственных видов длительностью онтогенеза, сопоставимой только с *Fagus* spp. – до 400 лет (Смирнова и др., 1988). Для сравнения, продолжительность онтогенеза *F. excelsior* – около 300 лет, *Acer* spp., *Ulmus* spp., *T. cordata*, – менее 200 лет (Смирнова, Попадюк, Чистякова, 1988). Время существования онтогенетических парцелл *Q. robur* также наибольшее по сравнению с другими видами, особенно в генеративном периоде онтогенеза – до 300 лет. За счет высокой энергии жизнедеятельности в зрелом возрасте *Q. robur* относится к видам с конкурентной

фитоценотической стратегией (Смирнова, Чистякова, 1980, Восточноевропейские, 2004), что выражается в максимальном продуцировании биомассы, количестве транспирируемой влаги, интенсивности фотосинтеза. Большие значения морфометрических характеристик у *Q. robur* (в частности, площади кроны – 300-900 м² по сравнению с 50-100 со 100-300 м² у других лесообразующих видов) приводят к тому, что площадь генеративных парцелл у него на порядок выше, чем у теневыносливых видов – 1500-2500 м² против 100-500 м² – и светолюбивого *F. excelsior* -1000-1500 м² (Смирнова, Попадюк, Чистякова, 1988). Большая площадь генеративных парцелл и длительное пребывание в генеративном периоде онтогенеза способствуют тому, что за время полного онтогенеза *Q. robur* другие сопутствующие лесообразующие виды успевают неоднократно реализовать собственный онтогенетический цикл (Смирнова и др., 1988; Смирнова и др., 1989). Таким образом, успешное прохождение *Q. robur* всех онтогенетических стадий способствует достижению максимального биоразнообразия в лесных ценозах в пространственном и временном масштабе.

Лесоводов-исследователей, начиная с XIX века, беспокоила проблема неудовлетворительного возобновления *Q. robur* в широколиственных лесах, особенно под пологом взрослых деревьев своего вида (Добрявленский, 1886; Орлов, 1895; Хитрово, 1908; Морозов, 1918, 1930; Тюрин, 1949; Рысин, 1970; Воронцов, 1971; Курнаев, 1980; Лосицкий, 1981; Лохматов, 1988). Представления лесоводов по этой проблеме обобщены и проанализированы Г.Ф. Морозовым (1930). При этом исследователей интересовало возобновление *Q. robur* именно под пологом материнского древостоя, с другой стороны, *Q. robur* рассматривался как «лесной» вид, нуждающийся в упомянутом ранее «подгоне» (Алехин, 1951) и затенении, а возможные варианты улучшения световой обстановки связывались с лесотехническими мероприятиями в виде рубок различных типов.

Анализ демографической структуры популяций *Q. robur* на участках широколиственных лесов разной степени нарушенности в рамках исследования их мозаично-ярусной структуры показал, что на большей части ареала он имеет фрагментированный онтогенетический спектр, с преобладанием средневозрастных, старых генеративных, а местами и постгенеративных особей (Смирнова и др., 1987; Смирнова, Чистякова, 1988; Аргунова, 1992; Заугольнова, 1994; Восточноевропейские, 1994; Рябцев и др., 2009). Регрессивное состояние популяций *Q. robur* связано, в первую очередь, с отсутствием в широколиственных лесах крупных окон, в который *Q. robur* может пройти весь онтогенез (Смирнова и др., 1988). Стабильное поддержание потока поколений у *Q. robur* затрудняет также низкая периодичность плодоношения. Поэтому для сочетания обильного плодоношения и образования окон распада древостоя необходима

достаточно большая площадь участка леса, что также достаточно редко наблюдается в сохранившихся широколиственных лесах (Смирнова и др., 1988).

Высокое светолюбие *Q. robur* позволяет предположить, что он может успешно возобновляться в светлых лесах, на опушках, полянах, лугах. По-видимому, в доагрикультурный период, до истребления популяций стадных копытных животных, поддержание потока поколений в популяциях *Q. robur* происходило через заселение зоогенных полей в мозаичном ландшафте (Vera, 2000; Смирнова, Бобровский, 2004). В современное время такие типы сообществ, представляющие собой, по сути, протяженные экотоны, практически отсутствуют, поэтому перспективы поддержания популяций *Q. robur* можно связывать только со вторичными сообществами, в которые *Q. robur* легко внедряется на ранних стадиях восстановительных сукцессий. Работы по исследованию демографической и виталитетной структуры *Q. robur* в сосняках, березняках, на зарастающих лугах и полянах пока относительно немногочисленны (Оценка и сохранение, 1999; Фардеева, Исламова, 2007; Евстигнеев, Воеводин, 2013; Браславская, 2014;). Необходимо дальнейшее продолжение исследований онтогенетической структуры популяций *Q. robur* в производных сообществах разных типов.

Онто- и морфогенез *Q. robur*. Согласно классификации жизненных форм, принятой в популяционных исследованиях (Восточноевропейские, 1994), для *Q. robur* наиболее характерны две жизненные формы: одноствольное дерево и кустовидный торчок. Торчок является характерной формой в условиях светового голода (Смирнова и др., 1984; Evstigneev, Korotkov, 2016).

В отечественной литературе наиболее крупное онто- и биоморфологическое описание *Q. robur* дано И.Г. Серебряковым (1962). Он выделил формы роста, формирующиеся под пологом леса и при росте в культурах (на открытом пространстве), описал онтогенез с выделением периодов преимущественно по соотношению интенсивности роста лидерной и скелетных осей. В рамках концепции дискретного описания онтогенеза составлены таблицы диапазонов основных морфометрических показателей (высота особи, диаметр на высоте груди, радиус и высота прикрепления кроны), порядка ветвления, длительности онтогенетического состояния для особей нормальной и пониженной жизнестойкости *Q. robur* (Диагнозы и ключи, 1989). Эти данные приведены без привязки к определенной части ареала *Q. robur*. Впоследствии значения основных показателей онтогенетических состояний были уточнены для Заволжья (Фардеева, Исламова, 2007; Браславская, 2014) и Неруссо-Деснянского Полесья (Evstigneev, Korotkov, 2016).

Т.Н. Астапова (1954) рассматривала особенности побегообразования *Q. robur* на уровне метамера и элементарного побега, уделяя особое внимание дифференциации почек и листьев

вдоль элементарного побега. С морфогенетической точки зрения изучали побеги *Q. robur* И.А. Грудзинская (1960, 1964) и О.Б. Михалевская (1994). При исследовании подроста ряда древесных растений с точки зрения структурно-функциональной дифференциации его осей Г.П. Белостоков изучал и *Q. robur* (1974; 1980; 1981; 1983). Описание разнообразия строения кроны у стелющихся и близких к стелющимся формам в Самарской области, вблизи восточной границы ареала, проводили А.В. Иванова и М.Т. Мазуренко (2013). Измерения числа и длин скелетных ветвей, углов их прикрепления, ширины и формы общего контура скелетной ветви, высоты прикрепления и проекции кроны в трех ее ярусах осуществил для трех типов широколиственных лесов в сравнении с открытыми пространствами В. Дятлов (2007). Иностранные исследователи рассматривают различные аспекты побеговых систем *Q. robur*. В частности, можно отметить работу по изучению количественных и топологических характеристик отмирания мелких побегов (Buck-Sorlin, Bell, 1998).

В целом, с позиций модульной организации и архитектуры кроны *Q. robur* остается слабо изученным видом, поскольку все разнообразие типов осей различных уровней в кроне и преобразование их набора в онтогенезе не описано в должной мере, особенно принимая во внимание большое разнообразие конструктивных форм, образуемым видом (Белостоков, 1983). С учетом всех имеющихся данных по биоморфологии *Q. robur* очевидна необходимость исследования его побеговых систем на разных иерархических уровнях для каждого онтогенетического состояния, прослеживания трансформации побеговых систем в онтогенезе, описание разнообразия вариантов строения кроны и набора побеговых систем в различных экологических условиях.

Глава 2. Объекты и методы

2.1. Физико-географическая характеристика региона исследования

Объекты исследования расположены в южной части Московской области (городские округа Пушкино и Протвино, а также Серпуховский район), на юго-востоке Калужской области (южный участок заповедника «Калужские Засеки» и его охранный зона) и в лесопарковой зоне г. Москва (см. Приложение 1, рис. 1-3). Они находятся в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов (Растительность..., 1980).

Калужская и Московская области (вместе с г. Москвой) расположены на мощном осадочном чехле Восточно-Европейской платформы. В регионе исследований на юге Подмосковья на дневную поверхность выходят каменноугольные отложения, перекрытые на левобережье Оки днепровской мореной и мощным чехлом аллювиально-флювиогляциальных песков (Оценка и сохранение..., 2000).

Левобережье Оки расположено в южной части моренно-эрозионной Москворецко-Окской равнины, а правобережная часть Серпуховского района и город Пушкино расположены на северных отрогах Среднерусской возвышенности (Оценка и сохранение, 2000). Юго-восток Калужской области с заповедником «Калужские Засеки» расположен в северо-западной части Среднерусской возвышенности. Рельеф моренно-эрозионный, с густой овражно-балочной сетью (Бобровский, 2004).

Климат Московской и Калужской областей умеренно-континентальный. Основным климатообразующим фактором является западный перенос воздушных масс. Характерна неустойчивость атмосферной циркуляции, выражающаяся в резкой смене циклонов и антициклонов. Среднегодовая температура – 3,5-5,8 °С. Среднегодовое количество солнечной радиации составляет около 90 ккал/см². Период среднесуточной температуры ниже 0° С равен 120-135 дням. Среднегодовое количество осадков – 500-700 мм (Анненская и др., 1997).

На большей части территории Московской и Калужской областей распространены дерново-подзолистые почвы. В Серпуховском районе, городских округах Пушкино и Протвино на возвышенных элементах рельефа почвы подстилают суглинки средней степени оподзоленности, на пониженных элементах рельефа, террасах вдоль берега Оки – на песках и супесях. Серые лесные почвы встречаются пятнами на правобережье Оки в окрестностях города Пушкино (Алексеев и др., 1992). В заповеднике «Калужские Засеки» выявлен пестрый почвенный покров. На суглинистых отложениях преобладают дерново-подзолистые почвы и дерново-подзолы на породах легкого гранулометрического состава – дерновые альфегумусовые

и подзолы. Также отмечены серые лесные почвы и темногумусовые почвы на участках с сильноэрозионным рельефом (Бобровский, 2004).

В Серпуховском районе, городских округах Пущино и Протвино представлены различные варианты типов хвойно-широколиственных, мелколиственных и широколиственных лесов. В государственном природном заповеднике (ГПЗ) «Калужские Засеки» присутствуют крупные массивы слабонарушенных полидоминантных старовозрастных широколиственных лесов, уникальные по структуре и флористическому составу для Европейской России. Кроме того, выявлены разные по площади участки средненарушенных широколиственных лесов, осинников, ельников, сосняков, березняков, черноольшанников и суходольных лугов (Бобровский, 2004).

2.2. Объекты исследования

Исследованные ценопопуляции (ЦП) *Q. robur* расположены в сообществах разных типов, представляющих основное сукцессионное разнообразие сообществ центра Европейской России (Восточноевропейские, 2004; Заугольнова, Мартыненко, 2014): 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 (рис. 1-6 в Приложении 2). Исследовано 27 фитоценозов в Московской области, 40 фитоценозов в Калужской области (ГПЗ «Калужские Засеки» и его охранный зона), 5 фитоценозов в лесопарках г. Москвы. При описании растительных сообществ давали их геоботаническую и лесотаксационную характеристику; определяли классификационное положение по доминантной и эколого-ценотической классификациям. Геоботаническая и лесотаксационная характеристика фитоценозов приведена в табл. 1 и 2 в Приложении 3, в то время как в основном тексте диссертации описаны общие особенности сообществ и история их формирования.

Московская область. *Широколиственные леса неморальные.* Сообщество 1.1. является нагорной дубравой паркового типа юго-восточнее г. Пущино. Возраст особей - около 100-120 лет. Дубрава расположена в переходной полосе между липо-кленово-дубовым широколиственным лесом и молодым березняком на залежи. Ее парковый облик связан, вероятно, с рубками, при которых были удалены особи других широколиственных видов, после чего длительное время продолжался выпас, приведший к уничтожению низкого подлеска и

проникновению луговых элементов. В последние десятилетия выпас не проводится, о чем свидетельствует восстановление позиций неморальных видов и наличие низкого имматурного подроста *Acer platanoides* и *Tilia cordata* у границы многоярусного широколиственного леса. Дубняк 1.2 окружен березово-осиновым лесом на старопахотных землях с примесью ели и широколиственных видов. Дубняк, вероятно, представляет собой остатки более крупного массива широколиственных лесов. Дубняк 1.3 является одним из самых старых в окрестностях г. Пущино (возраст отдельных особей – свыше 100 лет), расположен в северо-восточной части города, окружен березняком неморальным. Дубняк 1.4 расположен на склоне внутрилесного оврага в юго-восточной части г. Пущино. Соседствует со смешанным сосново-березовым лесом с *Tilia cordata* во втором подъярусе древостоя и *Corylus avellana* (L.) H. Karst. в ярусе подлеска, образовавшемся в результате закладки культур *Pinus sylvestris* L. и зарастания залежей в послевоенное время. Сообщество 1.5 – культуры *Q. robur* 60-70-летнего возраста, расположенные между березняком неморальным и опушкой леса в южной части г. Пущино. Сообщество 1.6 представляет собой дубо-кленовник с примесью *Fraxinus excelsior*, образовавшийся в результате зарастания ветровального окна в мелколиственном лесу. Особи в нем узкокронные, многие – с вторичной кроной. Часть особей *F. excelsior* сломана или усыхает. Сообщества 1.7-1.9 – характерные примеры выделяемой некоторыми исследователями мелколиственно-широколиственной формации (Леса..., 1985; Заугольнова, Жукова, 1990). Сообщество 1.7 сформировалось при зарастании склонов оврага в северной части г. Пущино, возраст средневозрастных и старых генеративных особей *Q. robur* – 60-110 лет, вероятно, они высаживались для предотвращения разрастания оврага. В сообществе 1.8 – липо-осиннике осоковом выражены ветровальные окна площадью 300-400 м² и крупные просветы в кронах площадью около 200 м², зарастающие виргинильным подростом *Tilia cordata*, *Acer platanoides* и *Q. robur*, а также *Sorbus aucuparia* и *Corylus avellana*. Образовался в результате нескольких циклов рубки исходного липо-дубового леса в ОЛХ «Русский лес». Сообщество 1.9 – порослевой послерубочный липняк с примесью *Betula pendula*, расположен в ОЛХ «Русский лес».

Сосняки. Сообщества 2.1-2.3 относятся к ксерофитно-зеленомошной группе, произрастают на почвах с мощным слоем песчаных отложений. Они расположены в буферной зоне Приокско-Террасного заповедника, на землях со сложной историей природопользования (Оценка и сохранение..., 2000). Возраст сосняков – около 70 лет. В основном, представляют собой культуры, созданные после ВОВ, неоднократно подвергались действию низовых пожаров. В настоящее время происходит процесс заселения сосняков неморальными и луговыми видами. Сходные сукцессионные процессы описаны О.И. Евстигнеевым для сосняков

зеленомошно-разнотравных, удаленных от широколиственных и еловых лесов, в Брянском Полесье (Евстигнеев, 2011). В сообществе 2.1. наиболее выражен дюнный микрорельеф, отмечены парцеллы с высокой обилием зеленых мхов, практически лишённые высших растений, подлесок преимущественно редкий и невысокий, представленный *Sorbus aucuparia* и *Q. robur*. В сообществе 2.2. наиболее близкое залегание суглинков, с чем, возможно, и связана высокая плотность широколиственных видов (*Q. robur* и *Acer platanoides*) в подъярусе А2 и в ярусе В. В сообществе 2.3. наиболее высокая освещенность за счет больших просветов между кронами, о чем также свидетельствует наличие имматурного подроста *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*. В сообществах 2.2. и 2.3. происходит распад древостоя.

Сосняки 2.4-2.9 относятся к бореально-неморальной группе, произрастают на более богатых почвах на двучленных отложениях. Сообщества 2.4, 2.5, 2.7-2.9 – сложные боры возрастом 70-90 лет, 6 – сосняк с высокой рекреационной нагрузкой и слабо выраженной ярусностью возрастом около 40 лет. В сложных борах отмечены единичные вывалы *Pinus sylvestris*, что в сочетании с различной плотностью подлеска и второго подъяруса древостоя обеспечивает разнообразие парцелл. В сообществе 2.4 представлены парцеллы с высокой сомкнутостью подъяруса А1 древостоя и наличием подъяруса А2, парцеллы «паркового» типа и ветровальные окна, боровые и неморальные элементы в ярусе С, локусы зеленых мхов. В сообществе 2.5 представлены парцеллы с редким подлеском и единичными особями *Tilia cordata* и *Ulmus glabra*, с видовой лугового разнотравья под пологом древостоя и парцеллы с плотным подлеском и наличием зеленых мхов в ярусе D. В сообществе 2.6 сохранились только отдельные пятна подлеска из *Q. robur*, *Euonymus verrucosus* Scop. и *Lonicera xylosteum* L., большая часть площади сильно вытоптана. В сообществе 2.7 отмечены скопления *Q. robur* и *Tilia cordata*, единичные *Picea abies* и *Betula pendula* в подъярусе А2 древостоя, неморальные и бореальные элементы в ярусе С. В сообществе 2.8 сомкнутость подъяруса А2 древостоя - 0,4-0,8, он состоит из *Q. robur* и *Tilia cordata*, выражены ветровальные окна и крупные просветы в кронах, в ярусе С представлены бореальные и луговые виды. В сообществе 2.9 второй подъярус древостоя не выражен, в ярусе подлеска присутствуют *Ulmus glabra* и *Pinus sylvestris*, в ярусе С – бореальные и луговые виды, обнаружены следы низовых пожаров.

Березняки. Сообщества 3.1-3.4 характеризуются высокой долей или преобладанием неморальных видов в ярусе С. Они отнесены нами к березнякам неморальным. Возраст древостоя в них – 60-70 лет, они образовались путем восстановительной сукцессии на заброшенных пашнях. Благодаря соседству участков широколиственных лесов разной площади и контура произошла неморализация этих березняков. В сообществе 3.1 в ярусе С сочетаются неморальные и лугово-опушечные виды, вариабельна плотность подлеска. В сообществе 3.2

представлены только неморальные виды, подлесок средней и высокой сомкнутости, во втором подъярусе древостоя - единичные особи *Q. robur* и *Tilia cordata*. Березняки 3.5-3.8 сформировались в результате зарастания лугов и луговых склонов, контактирующих с различными типами леса. В древостое местами присутствует *Pinus sylvestris* и *Q. robur*, а в ярусе С – отдельные локусы ряда неморальных видов.

Сообщество 4.1 представляет собой начальную стадию зарастания луга. Оно соответствует переходному состоянию между лугом под одиночным дубом и колком по схеме О.И. Евстигнеева (2010).

Калужская область. Широколиственные леса неморальные. Сообщества 1.1 и 1.2 представлены старовозрастным (200-400 лет) полидоминантным широколиственным лесом (кварталы 52 и 82). 1.3 и 1.4 – опушки парковых дубняков лугово-опушечных (кварталы 137 и 144). 1.5 – дубняк, сформированный при зарастании луговой поляны в квартале 137.

Сосняки бореально-неморальные. Сообщество 2.1 расположено в квартале 137 в охранной зоне и на территории заповедника Возраст первого подъяруса древостоя – свыше 80 лет. Отмечены отдельные вывалы *Pinus sylvestris*.

Березняки расположены на внутрилесных залежах (бывших пашнях и выгонах-пастбищах), их возраст – 25-30 лет. Частично это внутрилесные поляны, разделенные оврагами, частично – пашни за пределами заповедника, на примыкающей территории Орловской области. Березняки можно условно разделить на три зоны: краевая – примыкающая к старовозрастным полидоминантным широколиственным лесам, промежуточная и центральная. Сомкнутость и видовое разнообразие подлеска снижается от краевых к центральным зонам заросших пашен и выгонов. Видовое богатство и плотность неморальных видов наибольшее в краевой зоне. Всего исследовано 6 пашен и 6 выгонов. Граничат с кварталами 82, 58, 72, 64, 60, 56, 55. Сообщества 3.1-3.5 – березняки неморальные на пашнях, примыкающие к старовозрастным дубравам. Сообщества 3.6-3.13 – березняки неморально-лугово-опушечные в промежуточных зонах пашен и в краевых зонах выгонов. Сообщества 3.14 – 3.17 – березняки лугово-опушечные в центральных зонах пашен. Сообщества 3.18 – 3.23 – березовые редколесья лугово-опушечные в промежуточных и центральных зонах выгонов. Сообщество 3.24 – березняк неморально-лугово-опушечный с подростом *Q. robur* на второй надпойменной террасе Дубенки.

Зарастающие луга. Сообщества 4.1-4.4 расположены на водоразделах р. Дубенки и ее притоков (4.1 – у заброшенной деревни Труд; 4.2 – между деревнями Труд и Кирейково; 4.3 – на просеке в смешанном лесу у деревни Ягодное; 4.4 – поляна восточнее деревни Труд, подрост *Q. robur* поврежден копытными). Сообщества 4.5-4.7 расположены в частично затапливаемых поймах Дубенки и Вытебети (4.5 – в районе д. Труд; 4.6 – южная часть южного участка

заповедника; 4.7 – у д. Ягодное). Сообщества 4.8-4.10 расположены в центральных частях выгонов 9, 10 и 13.

Москва. Исследовали генеративные особи *Q. robur* в лесопарковой зоне (Битцевский, Кусковский, Терлецкий, Останкинский парки, насаждения аллеяного типа в районе Лианозово). Описывали организацию кроны с архитектурно-модульных позиций.

В дальнейшем в тексте, а именно в главах 3 и 4, при характеристике конкретных ценопопуляций в скобках приводится номер сообщества, в котором расположена ценопопуляция, в соответствии с табл. 1 и 2 в Приложении.

2.3. Методы исследований

Мы использовали популяционно-демографические, морфометрические, количественно-биоморфологические, качественно-архитектурные и статистические методы при исследовании популяционной структуры и особенностей онтогенеза *Q. robur* в Московской и Калужской областях, а также в г. Москва (табл. 3). Зброшенные пашни и выгоны в ГПЗ «Калужские Засеки», каждый (-ая) из которых состоит из нескольких зон, рассматриваются как отдельная категория. ПП – пробная площадь.

Таблица 3

Число исследованных ценопопуляций, особей и побеговых систем *Quercus robur* в Московской и Калужской областях, г. Москве

№ сообщества	Тип анализа, счетная единица				
	Демографический, число ПП	Морфометрический, особь	Ход роста, особь	Архитектурный, особь	Количественный анализ побеговых систем, элементарный побег
Московская область					
Широколиственные леса неморальные					
1.1	1	26		26	
1.2	4	29		29	
1.3		3		3	
1.4		12		12	
1.5		19		19	
1.6		14		14	
1.7		49		49	

№ сооб- щества	Тип анализа, счетная единица				
	Демографиче- ский, число ПП	Морфомет- рический, особь	Ход роста, особь	Архитектур- ный, особь	Количественный анализ побеговых систем, элемен- тарный побег
1.8	4	31	18	31	95
1.9		10		10	32
Сосняки ксерофитно-зеленомошные и бореально-неморальные					
2.1	26	59	30	59	131
2.2	4	23		23	34
2.3	3	21		21	
2.4	5			6	
2.5	7		28		
2.6	2	11	6	11	51
2.7	7		13	17	
2.8	7	40		55	211
2.9	2				
Березняки неморальные и лугово-опушечные					
3.1	3	25		25	
3.2	3	31		31	156
3.3		10		14	32
3.4				10	46
3.5	1	12	6	12	
3.6	4	16	15	16	43
3.7	10	52		52	
3.8	5	16		16	78
Зарастающие луга					
4.1	3	58	27	58	216
Калужская область					
Широколиственные леса неморальные					
1.1		30		30	
1.2					
1.3		9		9	
1.4		10		10	
1.5		9		9	
Сосняки ксерофитно-зеленомошные и бореально-неморальные					
2.1		31		31	
Березняки неморально-лугово-опушечные					
3.24		10		10	39

№ сообщ- щества	Тип анализа, счетная единица				
	Демографиче- ский, число ПП	Морфомет- рический, особь	Ход роста, особь	Архитектур- ный, особь	Количественный анализ побеговых систем, элемен- тарный побег
Заброшенные сельхозугодья (пашни и выгоны)					
Пашня 1	16	25		25	141
Пашня 2	12				
Пашня 3	9				
Пашня 4	2				
Пашня 5	7	13		13	46
Пашня 6	6				
Выгон 1	13	17		17	27
Выгон 2	11				
Выгон 3	13				
Выгон 4	8				
Выгон 5	4				
Выгон 6	3				
Зарастающие луга					
4.1		15		15	98
4.2		5		5	28
4.3		3		3	
4.4		4		4	19
4.5				25	
4.6		16		16	
4.7		8		8	
Лесопарковая зона г. Москвы					
Б				20	
К				5	
Т				4	
О				17	
Ч				12	

Примечание. Номера сообществ соответствуют их номерам в табл. 1 и 2 в Приложении 3.

Обозначения объектов в лесопарковой зоне Москвы: Б – Битцевский лесопарк, К – Кусковский лесопарк, Т – Терлецкий лесопарк, О – Останкинский лесопарк, Ч – зеленые насаждения на ул. Череповецкая

Анализ демографической, виталитетной и пространственной структуры ценопопуляций *Q. robur* проводили для оценки их состояния и перспектив поддержания

потока поколений. В качестве единицы анализа мы выбрали ценопопуляцию (ЦП), поскольку фитоценотический покров в районе исследований сильно фрагментированный, мелкоконтурный, не образует непрерывные серии сообществ (Заугольнова, 1994). В Московской области учеты проводили на временных пробных площадях 10*10 м. Число пробных площадей в сообществе подбирали, исходя из степени его горизонтальной неоднородности и необходимости учета особей всех онтогенетических групп, представленных в сообществе. На заброшенных сельхозугодьях в ГПЗ «Калужские Засеки» демографическую структуру ЦП изучали на ПП 2*2 м на трансектах (1-4 шт.), заложенных от опушки широколиственного леса к центральной зоне бывших пашни или выгона. Онтогенетическое состояние и жизненность определяли по методике, разработанной для древесных растений (Диагнозы и ключи, 1989; Evstigneev, Korotkov, 2016). При этом при определении онтогенетических состояний использовали относительно константные, качественные критерии. Имматурное и виргинильное состояния подразделяли на две подгруппы в соответствии со степенью разветвленности, числом и размерами скелетных ветвей (Диагнозы и ключи, 1989; Evstigneev, Korotkov, 2016). Количественные показатели биометрических (морфометрических) признаков, приведенные в «Диагнозах и ключах», использовались как вспомогательные как при оценке правильности определения возрастного состояния, так и при определении категории жизненности (Ценопопуляции..., 1976). Проростки учитывались только на ПП в ГПЗ «Калужские Засеки». Выделяли три категории жизненности: нормальная, пониженная и низкая, или сублетальная (Диагнозы и ключи, 1989) с использованием помимо принятой методики собственных биоморфологических подходов, подробно описанных при архитектурном анализе кроны. В целом, особи нормальной жизненности определяли по хорошо выраженной лидерной оси от основания до вершины особи и максимальным для соответствующих условий освещения длинам приростов на лидерной оси и скелетных ветвях; особи пониженной жизненности – по частично выраженной лидерной оси, многочисленным перевершиниваниям осей разных порядков, высокой доле приростов средней и низкой длины; особи низкой, или сублетальной жизненности – по тем же критериям для выделения особей пониженной жизненности и, кроме того, широкому развитию процессов отмирания в кроне. Тип онтогенетического спектра определяли по схемам, разработанным Т.А. Работновым (1950) с изменениями (Миркин и др., 2001; Смирнова и др., 2001); А.А. Урановым и О.В. Смирновой (1969); Л.А. Животовским (2001), интегрируя подходы указанных исследователей. Пространственную структуру оценивали визуально, выделяя случайное и контагиозное размещение особей (Ценопопуляции..., 1988).

Морфометрическое описание особей. В модельных сообществах у особей разных онтогенетических и виталитетных состояний измеряли высоту с помощью оптического высотомера, диаметр ствола на уровне почвы и на высоте груди с помощью рулетки, максимальные радиусы проекции кроны по четырем направлениям. Для модельных особей определяли абсолютный возраст: у ювенильных, имматурных, части виргинильных – через подсчет числа почечных колец на годовых побегах лидерной оси, у остальных – с помощью возрастного бура.

Описание хода роста особей. В модельных сообществах у ряда прегенеративных особей (преимущественно имматурных и единичных виргинильных первой подгруппы) измеряли длины всех годовых побегов от основания до вершины особи.

Описание строения кроны на качественном уровне. В модельных сообществах описывали основные черты строения кроны на различных иерархических уровнях побеговой системы у особей каждого онтогенетического и виталитетного состояния.

Количественный анализ элементов побеговой системы. В качестве единиц анализа строения побеговой системы выбраны элементарный и годовые побеги в понимании И.А. Грудзинской (1960), а также двухлетняя побеговая система (ДПС) в понимании И.С. Антоновой и соавторов (Антонова и др., 2012). Однако мы рассматривали ДПС на базе не годового, а элементарного побега. Выбирали по две-три последовательно расположенные ДПС в терминальных зонах 2-4 скелетных ветвей разных частей кроны и лидерной оси. Измеряли длины элементарных побегов и число узлов на них, длины побегов из пазушных почек и число узлов на них; на элементарных побегах отмечали номера узлов, образовавших боковые побеги на второй год развития ДПС. Тип почки побега определяли по схеме, предложенной Т.Н. Астаповой (1954). Также учитывали особенности летнего побегообразования: число элементарных побегов в годовом, наличие дополнительного сезонного роста у побегов из пазушных почек.

Статистические методы. При статистической обработке данных при морфометрическом описании и количественном анализе побеговых систем для выборок с объемом $n \geq 3$ приводили значения математического ожидания и ошибки среднего, для выборок с объемом $n \geq 5$ также рассчитывали коэффициент вариации (CV) в %. Достоверность различий устанавливали между выборками, объем которых составляет $n \geq 5$. Использовали непараметрические критерии Mann-Whitney и Wilcoxon при уровне значимости $p = 0,05$. Оценивая изменение значений морфометрических параметров для выборок объемом $n < 5$, говорили о тенденции, а не достоверности различий. Статистическую обработку проводили в программе Microsoft Excel 2010 с использованием модуля XLSTAT.

Оценка освещенности и группировка сообществ при анализе. Объекты исследования расположены в сообществах, сходных между собой по богатству и влажности почвы. От большинства сообществ по данным показателям отличается только сосняк ксерофитно-зеленомошный в Московской области (2.1). Кроме того, в нем благодаря различиям в дунном микрорельефе и проективном покрытии зеленых мхов наблюдается разнообразие почвенно-гидрологических условий. Из-за слабых отличий по почвенно-гидрологическим условиям между большинством сообществ мы рассматривали освещенность в качестве главного экологического фактора. Мы применяли интегральную оценку освещенности в исследованных сообществах, не прибегая к точным количественным замерам с помощью измерительных приборов, поскольку нас интересовали относительные и притом стабильные показатели в виде характеристик верхушечного и бокового освещения независимо от погодных условий, а не точные значения показателей светового потока. Были выделены следующие световые режимы:

- 1) мощное боковое и верхушечное затенение в сомкнутых широколиственных лесах;
- 2) относительно равномерное боковое и верхушечное затенение разной степени в сосняках ксерофитно-зеленомошных и бореально-неморальных и березняках неморальных и лугово-опушечных с сомкнутым пологом древостоя (в том числе с небольшими окнами и просветами – до 5-10 м в диаметре) и переменной плотностью подлеска;
- 3) боковое затенение в ветровальных окнах диаметром 15-20 м в пологе широколиственно-мелколиственных лесов;
- 4) мозаичное боковое и верхушечное затенение в светлых разреженных (парковых) березняках лугово-опушечных;
- 5) полное освещение на зарастающих лугах до смыкания крон у особей и в солитерных парковых насаждениях.

Мы комбинировали два метода группировки сообществ в целях конкретного вида анализа: эколого-флористический и структурный (соответствующий набору световых режимов). Для анализа онтогенетической структуры популяций сообщества не группировали. При морфометрическом анализе и анализе хода роста особей в высоту сообщества группировали по эколого-флористическому принципу с выделением нескольких групп для широколиственных лесов. При количественно-биоморфологическом анализе разделяли березняки неморальные в Московской и Калужской областях из-за ряда существенных различий в организации побеговых систем, остальные сообщества были сгруппированы по эколого-флористическому принципу. Группы широколиственных лесов соответствуют световым режимам 1 и 3, сосняки ксерофитно-зеленомошные и неморально-бореальные, березняки неморальные и березняки лугово-опушечные в Московской области с номерами 3.5 и

3.6 и в Калужской области с номерами 3.6-3.13 соответствуют световому режиму 2. Березняки лугово-опушечные в Московской области с номерами 3.7 и 3.8, в Калужской области с номерами 3.14-3.23 соответствуют световому режиму 4. Зарастающие луга в Московской и Калужской областях, посадки вдоль ул. Череповецкая в Москве соответствуют световому режиму 5. В случаях, когда в лесоводственном описании лесных фитоценозов присутствуют низкие значения показателей сомкнутости подъярусов А1 и А2 древостоя (менее 0,5), а эти сообщества отнесены к световому режиму 2, такое кажущееся противоречие объясняется преобладанием в соответствующих сообществах парцелл с более высокой сомкнутостью древостоя. При архитектурно-биоморфологическом анализе мы руководствовались схемой световых режимов, особо оговаривая архитектурные различия между особями в сосняках и березняках, а также такие особенности побеговых структур в сосняках, которые обусловлены сомкнутостью яруса подлеска. Поскольку такие различия и особенности немногочисленны, при анализе строения кроны на качественном уровне мы сочли возможным рассматривать особи *Q. robur*, произрастающие в сосняках и березняках, в одной группе, и ввести для них световой режим 2. Кроме того, описывая строение крон, мы поместили в одну группу с особями, произрастающими в крупных ветровальных окнах в широколиственно-мелколиственных лесах, и имматурные особи, обнаруженные в мелких элементах горизонтальной неоднородности широколиственных и широколиственно-мелколиственных лесов, из-за сходства онтоморфогенеза на начальных стадиях развития.

Анализируя морфометрические показатели особей и ход их роста в высоту, мы объединили все особи *Q. robur*, произрастающие в березняках лугово-опушечных, в одну группу. Для целей описания кроны на качественном уровне мы рассматриваем их в двух группах, соответствующих световым режимам 2 и 4. Расхождение объясняется тем, что по морфометрическим показателям различия между особями, произрастающими в березняках лугово-опушечных с разной сомкнутостью древостоя, менее значительны, чем между особенностями строения их побеговых систем.

Следует также отметить, что результаты количественного анализа побеговых систем, полученные в сообществах 1.9 и 3.6. в Московской области, не включены в соответствующий раздел диссертации, но использованы как вспомогательный материал при характеристике строения кроны на качественном уровне.

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

Чтобы оценить перспективы поддержания потока поколений в популяциях *Q. robur*, мы проанализировали демографическую, виталитетную и пространственную структуру в ценопопуляциях (ЦП) в широколиственных лесах (3 ЦП в Московской области), сосняках ксерофитно-зеленомошных (3 ЦП в Московской области), сосняках бореально-неморальных (6 ЦП в Московской и 1 ЦП в Калужской областях), березняках неморальных (2 ЦП в Московской области), березняках лугово-опушечных (4 ЦП в Московской области), на зарастающем лугу (1 ЦП в Московской области). Скопления особей на каждой бывшей пашне и выгоне в заповеднике «Калужские Засеки» и его охранной зоне рассмотрены нами как одна ценопопуляция, несмотря на наличие зон с разной сомкнутостью березового древостоя. Проанализирована демографическая структура ЦП на 6 бывших пашнях и 6 бывших выгонах.

Широколиственные леса. ЦП в широколиственных лесах без элементов оконной мозаики (1.1. и 1.2) являются регрессивными, ЦП в липо-осиннике с оконной мозаикой (1.8) – инвазионная (рис. 1). Численность особей на ЦП 1.1 и 1.2 составляет 227-600 особей/га, в липо-осиннике – 200-3000 особей/га. Большие значения численности в липо-осиннике связаны с гетерогенностью сообщества: парцеллы с наиболее высокой численностью соответствуют окнам.

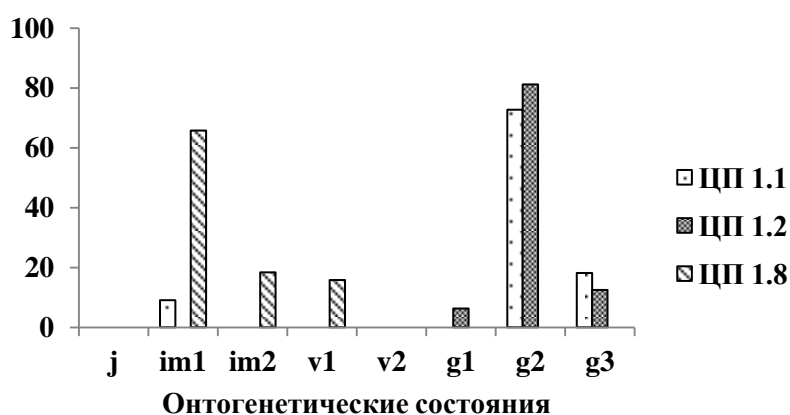


Рис. 1. Демографическая структура ценопопуляций *Quercus robur* в широколиственных лесах Южного Подмосковья. Номера ЦП соответствуют номерам фитоценозов в табл. 1 Приложения 3. По оси ординат – доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности, %

В ЦП 1.1 и 1.2 преобладают особи нормальной жизненности, поскольку средневозрастные и старые генеративные деревья находятся в ярусе древостоя и получают достаточное количество света для развития. В ЦП 1.8 преобладание особей пониженной жизненности связано с недостаточным освещением даже в элементах оконной мозаики (рис. 2).

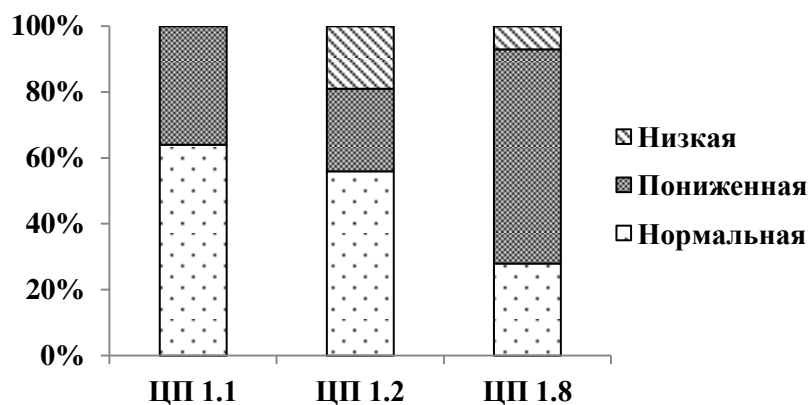


Рис. 2. Виталитетная структура ценопопуляций *Quercus robur* в широколиственных лесах Южного Подмосковья. Номера ЦП соответствуют номерам в табл. 1 Приложения 3. В легенде приведены категории жизненности. По оси ординат – доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности в долях единицы

Исследования последних десятилетий в Юго-Западном Нечерноземье и природно-историческом заповеднике «Горки» в Подмосковье (Восточноевропейские, 1994; Сукцессионные процессы, 1999; Оценка и сохранение, 2000), в ГПЗ «Калужские Засеки» (Бобровский, 2004), в южной части Среднерусской возвышенности (Рябцев, 2009, 2014), в Прихоперье (Антропогенная динамика., 2010) и Саратовском правобережье (Грищенко, 2008) подтвердили широко известный факт отсутствия устойчивого возобновления *Q. robur* в широколиственных лесах. Геоботаническое и популяционное обследование участков широколиственных лесов в окрестностях г. Пущино (Заугольнова, Жукова, 1990) в конце 1980-х годов также показало отсутствие устойчивого возобновления *Q. robur*, поскольку лишь единичные особи достигали имматурного состояния. Наши исследования в участках широколиственных лесов без оконной мозаики (1.1 и 1.2) согласуются с данными результатами. Ветровальные окна в липо-осиннике (1.3) примерно соответствуют по площади средним окнам (Чистякова, 1991), в которых возможно устойчивое поддержание популяций только теневыносливых видов. Кроме того, в окнах резко возрастает скорость роста в высоту других широколиственных видов, с которыми *Q. robur* не может конкурировать. В частности, при исследовании возобновления древесных видов в окнах, образовавшихся при катастрофическом ветровале в широколиственных лесах южного участка заповедника «Калужские Засеки», мы

отметили преобладание особей *P. tremula* и *T. cordata* в составе подроста (Стаменов, Бобровский, 2010). А наиболее высокая скорость роста характерна для *Populus tremula* и *Ulmus glabra* (Стаменов, Бобровский, 2010). Поэтому можно ожидать достижения виргинильного состояния второй подгруппы или молодого генеративного состояния отдельными уже имеющимися в окне виргинильными особями первой подгруппы *Q. robur* и длительного пребывания особей в этих состояниях с замедлением скорости онтогенеза. Имматурные особи, произрастающие под сомкнутым пологом липо-осинника, обладают пониженной жизненностью, в связи с чем достижение ими виргинильной стадии представляется маловероятным.

Сосняки. ЦП, в которых представлены молодые генеративные особи, можно отнести к переходным между инвазионными и нормальными неполночленными (2.1, 2.4, 2.7, 2.8 в Московской области). ЦП, в которых представлены прегенеративные, молодые и средневозрастные генеративные особи, мы относим к нормальным неполночленным (2.2 и 2.3; 2.1 в Калужской области). Инвазионными являются ЦП 2.5, 2.6 и 2.9 (рис. 3).

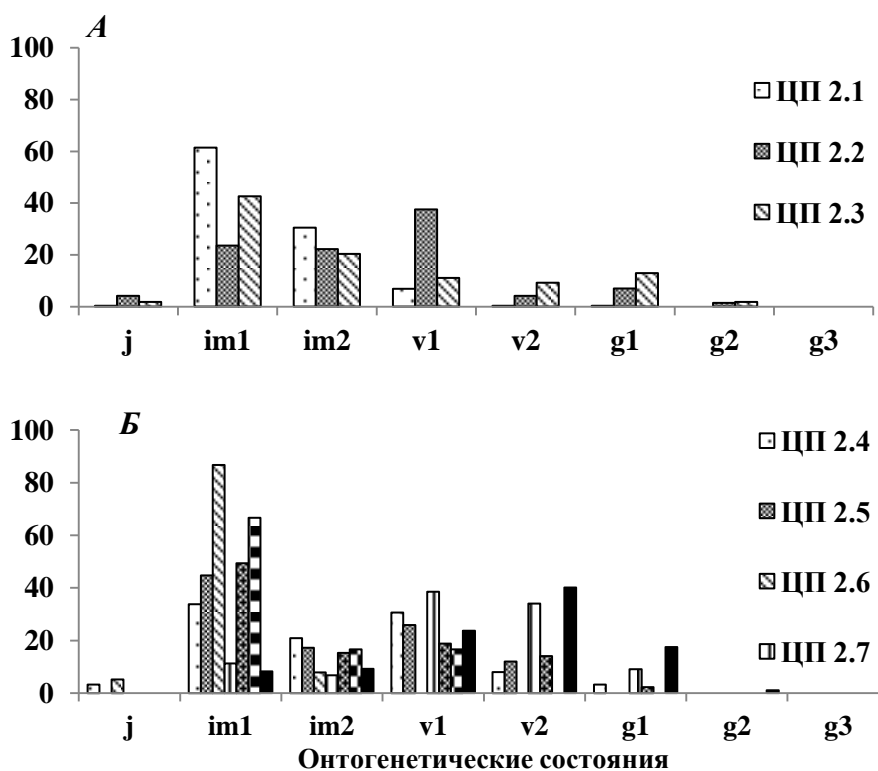


Рис. 3. Демографическая структура ценопопуляций *Quercus robur* в сосняках ксерофитно-зеленомошных (А) и бореально-неморальных (Б) Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки» (ЦП в КЗ). Номера ЦП с 2.1 по 2.9 соответствуют номерам в табл. 1 Приложения 3. По оси ординат – доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности, %

Для большинства сосняков характерно существенное варьирование численности по пробным площадям в пределах сообщества, особенно при выраженной мозаике парцелл с различиями в микрорельефе и обилии зеленых мхов (2.1) – 248-2400 особей/га или в величине просветов в пологе первого подъяруса древостоя (2.4, 2.6, 2.8) – 310-3333 особей/га. Минимальная численность особей в ЦП 2.1 характерна для парцелл с 80-100% покрытием зеленых мхов, в ЦП 2.5, 2.6, 2.9 – для парцелл с наиболее сомкнутыми подъярусами древостоя и подлеска. Численность особей в ЦП 2.2 и 2.3 – 509-2292 особей/га, в ЦП 2.5, 2.7, 2.9 – 255-1000 особей/га, в ЦП в сосняке в ГПЗ «Калужские Засеки» - 50-475 особей/га. В этих ЦП колебания численности особей по ПП обусловлены главным образом интенсивностью семеношения генеративных особей как внутри ЦП, так и за их пределами.

Особи нормальной жизненности преобладают только в ЦП с максимумом на виргинильных особях (2.2, 2.7), часть из которых достигает второго подъяруса древостоя и получает достаточное для подпологовых условий количество света. В то же время во всех ЦП с максимумами на имматурных особях преобладают особи пониженной жизненности, а при почвенно-гидрологических условиях отдельных парцелл сосняков ксерофитно-зеленомошных (2.1) или высокой рекреационной нагрузке (2.6) значительна доля и особей низкой жизненности. При низкой гетерогенности сообщества и высокой сомкнутости подъярусов А1 и А2 и виргинильные особи в ЦП обладают преимущественно пониженной жизненностью, как в ЦП 2.1 в «Калужских Засеках» (рис. 4, 5).

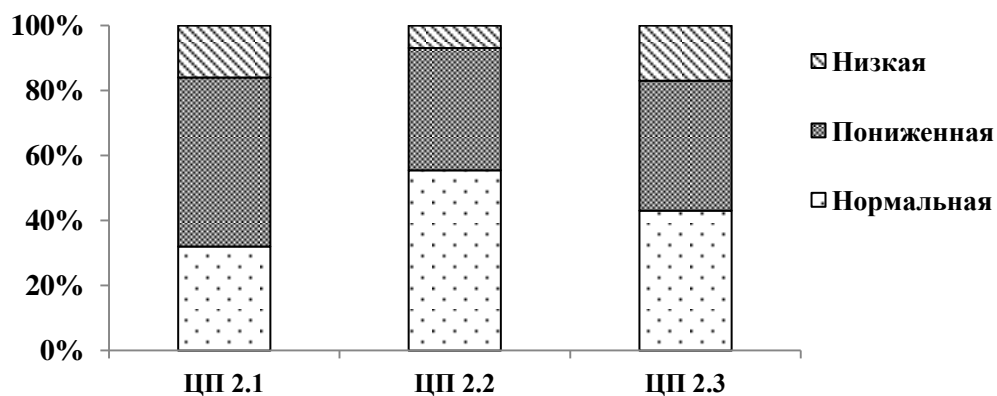


Рис. 4. Виталитетная структура ценопопуляций *Quercus robur* в сосняках ксерофитно-зеленомошных Южного Подмосковья. Номера ЦП соответствуют номерам в табл. 1 Приложения 3. В легенде приведены категории жизненности. По оси ординат – доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности в долях единицы

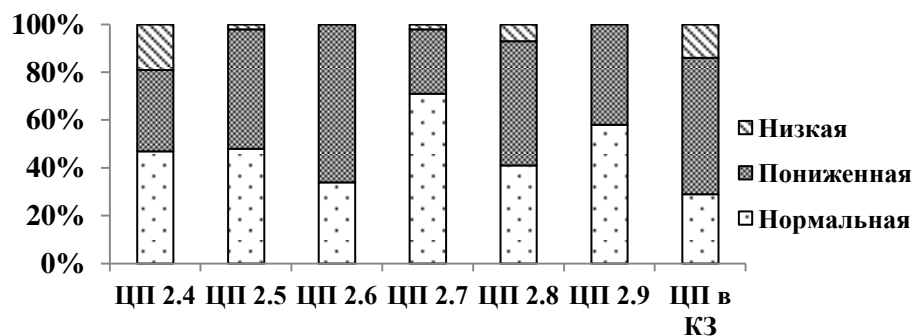


Рис. 4. Виталитетная структура ценопопуляций *Quercus robur* в сосняках бореально-неморальных Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки» (ЦП в КЗ). Номера ЦП соответствуют номерам в табл. 1 Приложения 3. В легенде приведены категории жизненности. По оси ординат – доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности в долях единицы

Благодаря хорошим условиям освещения сосняки считаются одной из наиболее благоприятных формаций для развития *Q. robur* (Фардеева, Исламова, 2007). Возможность достижения особями *Q. robur* генеративного периода онтогенеза в зеленомошных и разнотравных сосняках при различных вариантах сукцессионных смен в условиях Неруссо-Деснянского полесья показана О.И. Евстигнеевым (2010). Исследование демографической структуры ЦП *Q. robur* в сосняках Приокско-Тerrasного заповедника выявило преобладание инвазионных и нормальных ЦП (Оценка и сохранение, 2000). Стабильное присутствие иматурных и виргинильных особей в неморальных и борových сосняках ГПЗ «Калужские Засеки» показано и М.В. Бобровским (2004). Во всех исследованных нами ЦП в сосняках виргинильные особи с высокой вероятностью достигнут генеративного периода. Успешное прохождение онтогенеза ювенильными и иматурными особями *Q. robur* можно ожидать в сосняках с наличием одной или нескольких из следующих структурных особенностей: низкая плотность широколиственных видов в ярусе подлеска и втором подъярусе древостоя, присутствие парцелл с разреженным древостоем, ветровальные окна. Такими характеристиками обладают сосняк ксерофитно-зеленомошный (2.3) и сосняки бореально-неморальные (2.4, 2.5, 2.8, 2.9). В то же время в ЦП с преобладанием виргинильных особей (2.7; 2.1 в «Калужских Засеках») по мере дальнейшего онтогенеза *Q. robur* будет все больше затрудняться приживание иматурных особей. Помимо уровня освещения лимитируют развитие ЦП в сосняках также почвенно-гидрологические условия, созданные большим проективным покрытием зеленых мхов (2.1), и высокая рекреационная нагрузка (2.6).

Березняки в Московской области. ЦП 3.1 и 3.5 являются инвазионными, 3.6 и 3.8 – переходными от инвазионных к нормальным, 3.2 и 3.7 – нормальными. Для ЦП в березняках характерно образование скоплений имматурного подроста, что обуславливает высокую численность особей на 1 га на отдельных ПП. В частности, в ЦП 3.1, 3.7, 3.8 численность особей/га составляет 357-13333, в остальных ЦП – 192-1458. Варьирование численности особей связано с расстоянием до ближайшей генеративной особи и интенсивностью ее семеношения. Демографические спектры ЦП в березняках неморальных и лугово-опушечных показаны на рис. 5А и 5Б соответственно.

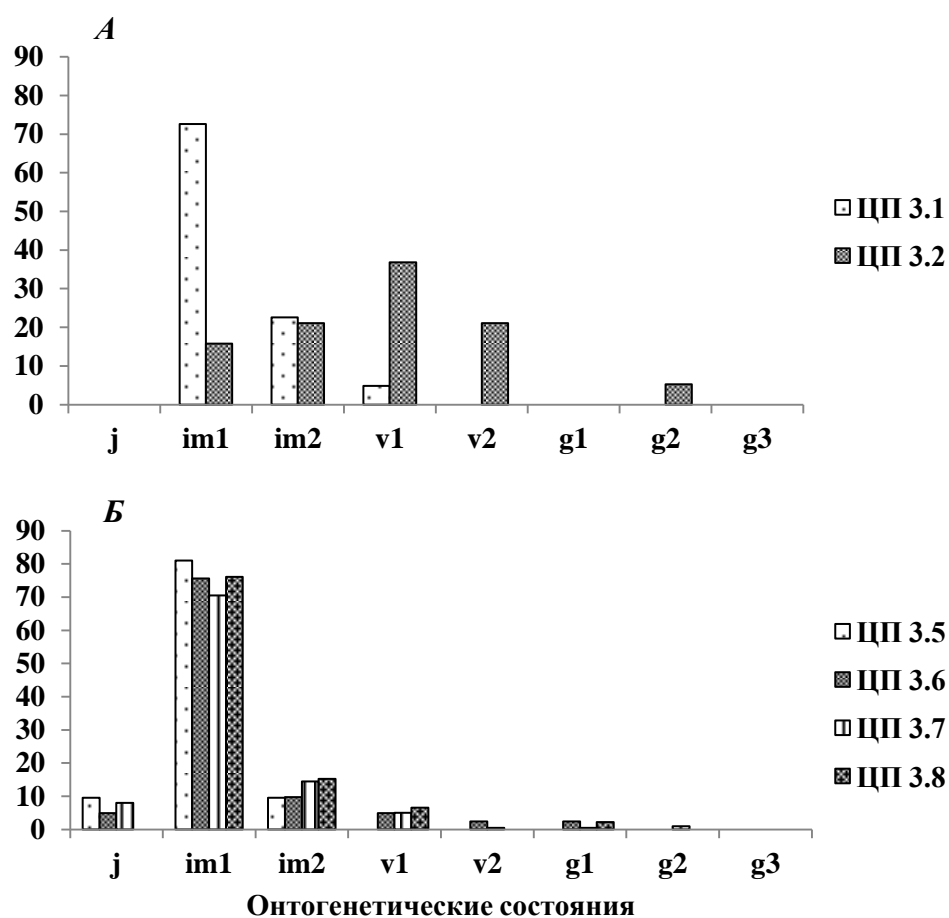


Рис. 5. Демографическая структура ценопопуляций *Quercus robur* в березняках неморальных (А) и лугово-опушечных (Б) Южного Подмосковья. Номера ЦП соответствуют номерам в табл. 1 Приложения 3. По оси ординат – доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности, %

В ЦП в березняках неморальных распределение особей по категориям жизненности сходно с ЦП в сосняках. В березняках лугово-опушечных благодаря наиболее благоприятным условиям освещенности по сравнению с остальными лесными сообществами в 3 ЦП преобладают особи нормальной жизненности. Виталитетные спектры ЦП в березняках неморальных и лугово-опушечных показаны на рис. 6А и 6Б соответственно.

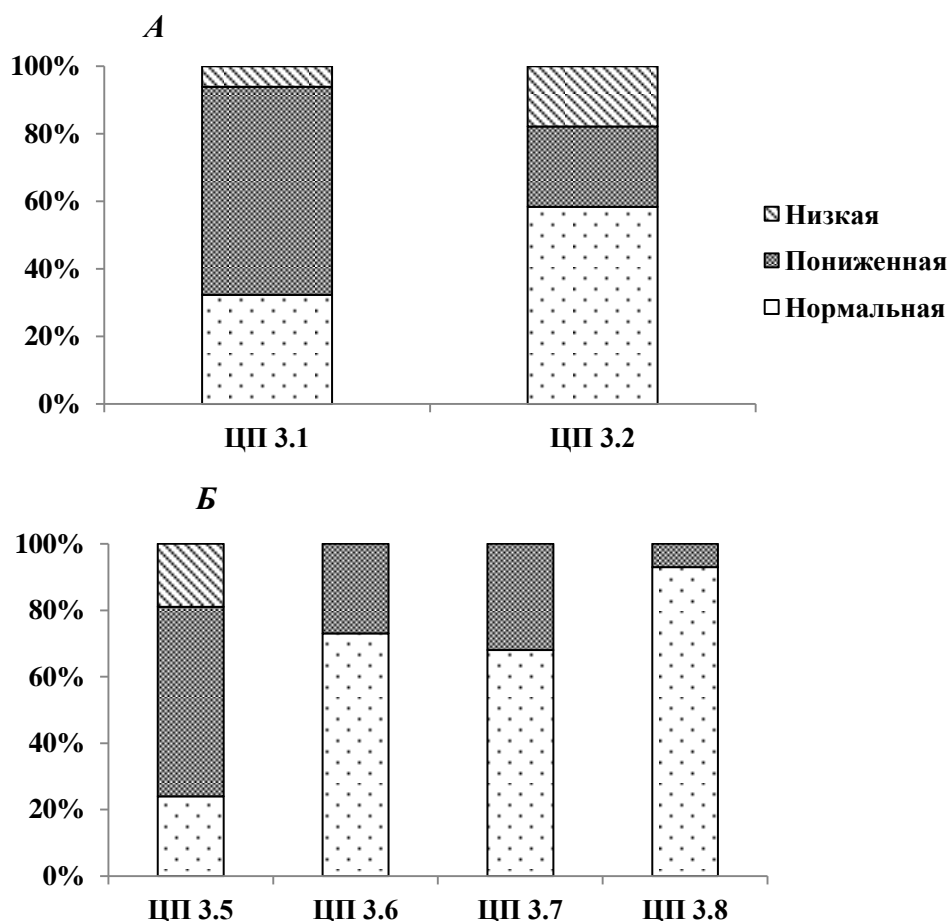


Рис. 6. Виталитетная структура ценопопуляций *Quercus robur* в березняках неморальных (А) и лугово-опушечных (б) Южного Подмосковья. Номера ЦП соответствуют номерам в табл. 1 Приложения 3. В легенде приведены категории жизненности. По оси ординат – доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности в долях единицы

Как и в сосняках, во всех исследованных нами ЦП в березняках в Московской области также можно прогнозировать переход виргинильных особей в молодое генеративное состояние. При этом достижение виргинильного состояния ювенильными и имматурными особями *Q. robur* наиболее вероятно только в березняках лугово-опушечных из-за благоприятной световой обстановки, обусловленной низкой сомкнутостью яруса подлеска и небольшим числом особей подроста широколиственных видов. В березняках неморальных наблюдается сильное затенение в ярусе подлеска, в первую очередь, из-за разрастания кустов *Corylus avellana*, что вызывает задержку развития имматурных особей и влияет на их жизненность.

Березняки и зарастающие луга в «Калужских Засеках». В отличие от Московской области, березняки в ГПЗ «Калужские Засеки» относительно молодые, поскольку их формирование началось после забрасывания пашен и выгонов в конце 1980-х – начале 1990-х гг. Инвазионные спектры ЦП *Q. robur* обусловлены небольшим временем, прошедшим с момента вселения вида. Численность особей на бывших пашнях варьирует в пределах 200-5000

особей/га, на бывших выгонах – 50-3889 особей/га. Варьирование численности вызвано различиями в доле генеративных особей *Q. robur* в соседних с березняками и луговыми полянами полидоминантных широколиственных лесах и во времени начала сукцессий на выведенных из оборота сельхозугодьях. Демографическая структура ЦП на заброшенных пашнях и выгонах в ГПЗ «Калужские Засеки» показана на рис. 7 и 8 соответственно.

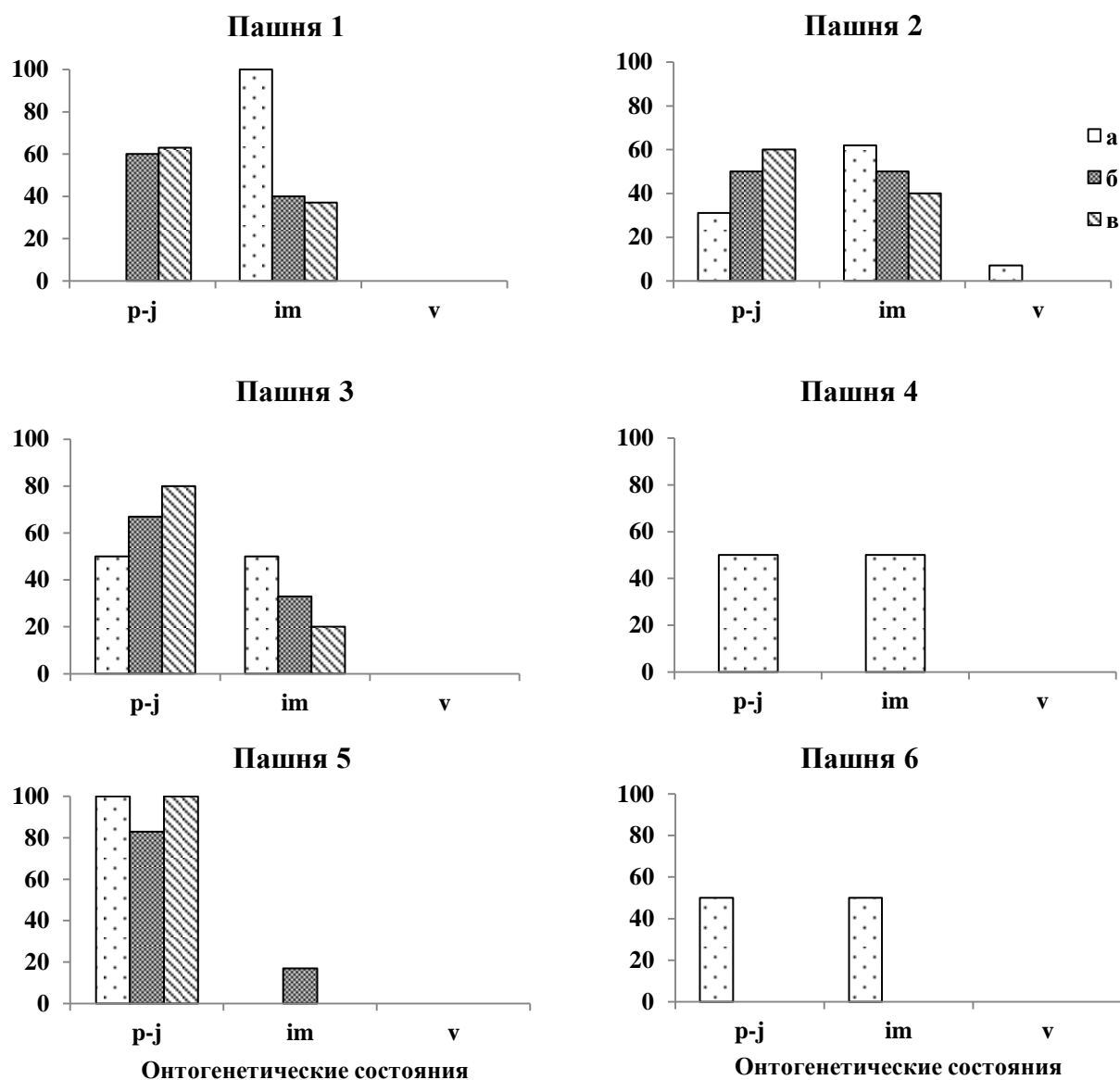


Рис. 7. Демографическая структура ЦП *Quercus robur* на заброшенных пашнях в ГПЗ «Калужские Засеки». По оси ординат указана доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности, %. В легенде указаны зоны зарастающей пашни: а – березняк неморальный, б – березняк неморально-лугово-опушечный, в – березняк лугово-опушечный

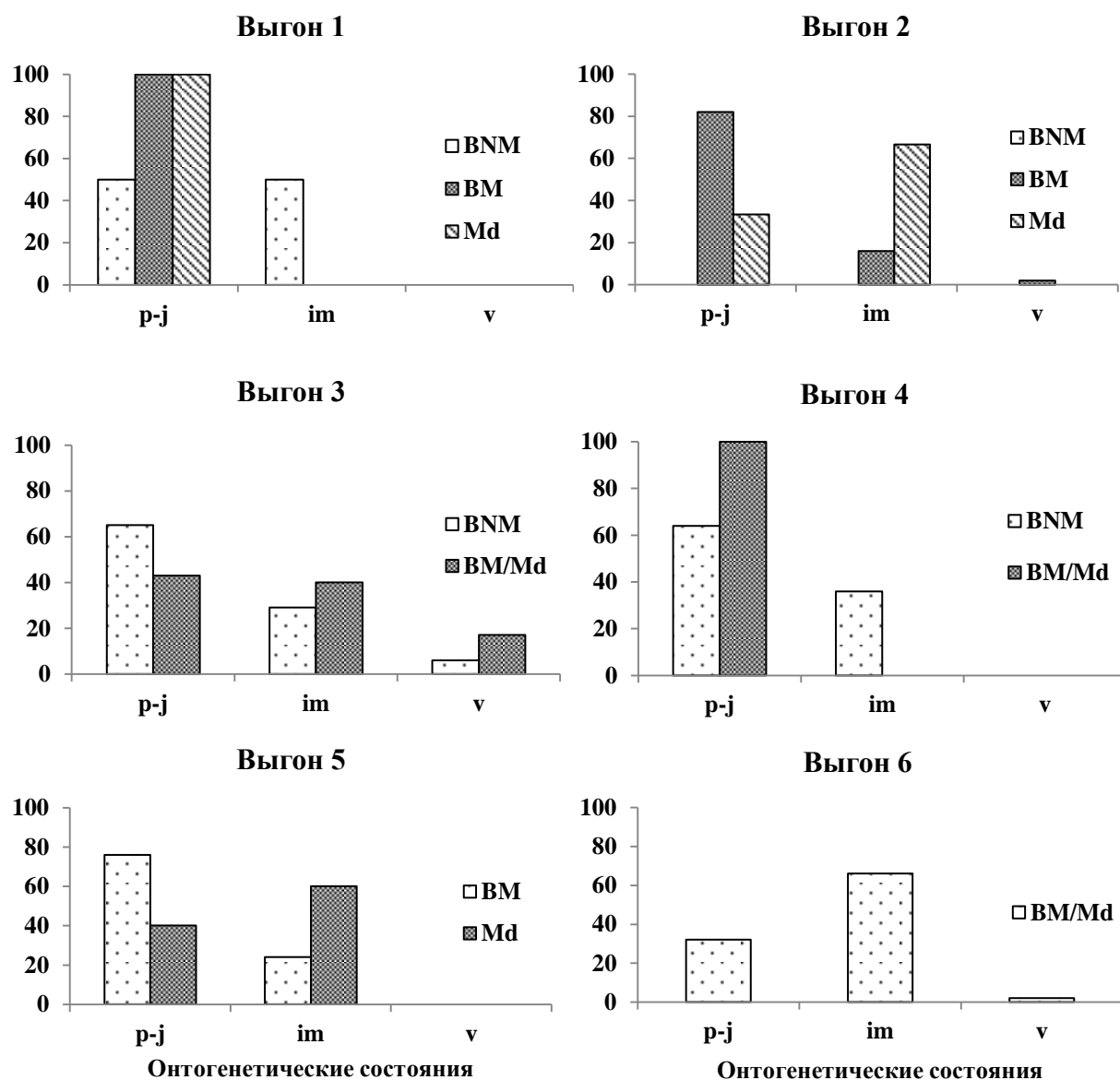


Рис. 8. Демографическая структура ЦП *Quercus robur* на заброшенных выгонах в ГПЗ «Калужские Засеки». По оси ординат указана доля особей каждого онтогенетического состояния от общей численности, %. В легенде указаны зоны зарастающей пашни: BNM – березняк неморально-лугово-опушечный, BM – березовое редколесье лугово-опушечное, Md – мезофитный зарастающий луг, BM/Md – группы берез («колки») на зарастающих лугах

Как и в более старых березняках Московской области, в заброшенных сельхозугодьях на территории ГПЗ «Калужские Засеки» переход в виргинильное состояние достаточного числа имматурных особей следует ожидать в березняках и березовых редколесьях лугово-опушечных. Онтонетические спектры показывают, что полный набор прегенеративных онтогенетических групп может быть выявлен в краевой и промежуточной зонах бывших сельхозугодий, в то время как в центральной зоне особи *Q. robur* зачастую отсутствуют из-за удаленности от широколиственных лесов. В краевой зоне березняков на бывших пашнях, несмотря на наиболее

высокую численность особей, дальнейший онтогенез *Q. robur* затруднен из-за высокой численности прегенеративных особей быстро растущих широколиственных видов (*Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*). На мезофитных лугах особям *Q. robur* угрожает повреждение фитофагами, прежде всего, лосем.

Состояние ЦП *Q. robur* в березняках с различной историей формирования, описанных нами в Московской и Калужской областях, сходно с описаниями онтогенетических спектров *Q. robur* в неморальных и послепашотных березняках природно-исторического заповедника «Горки» (Сукцессионные..., 1999).

В Московской области мы исследовали только одну ЦП *Q. robur* на зарастающем лугу. Она состоит из нескольких участков. Наиболее высокая численность прегенеративных особей отмечена в радиусе 5-15 м от двух отдельно стоящих средневозрастных генеративных особей *Q. robur* (800-1300 особей/га), преобладают иматурные особи первой подгруппы, также отмечены ювенильные, иматурные особи второй подгруппы и виргинильные первой подгруппы. На расстоянии 50-200 м отмечены единичные виргинильные особи второй подгруппы и молодые генеративные особи. Жизненность у большинства особей нормальная. Численность прегенеративных особей других видов деревьев низкая.

В условиях полной освещенности на зарастающих лугах у *Q. robur* прегенеративный период онтогенеза проходит в значительно более короткие сроки, чем при подпологовом затенении в лесах, а значения ряда показателей побеговой системы максимальны. Характеристики онтогенеза и количественных параметров побеговых систем, подтверждающие оптимальность условий полного освещения для роста и развития *Q. robur*, приведены в следующих главах. Особи в данной ЦП не повреждаются фитофагами, но им угрожают весенние палы и сенокосение из-за близости к городу. Хорошие перспективы для развития ЦП *Q. robur* на зарастающих лугах отмечены и для других регионов Европейской России (Евстигнеев, Воеводин, 2013).

Заключение по главе. Все исследованные нами ЦП *Q. robur* онтогенетически неполночленные. Полночленность же является одним из критериев дефинитивного состояния ЦП (Заугольнова, 1994). Нормальные и переходные между инвазионными и нормальными ЦП обладают характерным для деревьев левосторонним спектром с максимумом на иматурных особях первой подгруппы в большинстве ЦП (Заугольнова, 1971, 1994; Смирнова и др., 2001).

Преобладание особей нормальной жизненности (доля особей около 60% и более от общей численности ЦП) характерно для тех ЦП, в которых значительную долю составляют особи, вышедшие в первый или второй подъярус дровостоя. Во всех ЦП с наличием виргинильных особей второй подгруппы и молодых генеративных особей в указанных

онтогенетических группах преобладают особи нормальной жизненности, поскольку яруса древостоя в условиях конкуренции за свет достигают преимущественно особи нормальной жизненности, с высоким ростовым потенциалом. В то же время для теневых лесов разных типов в имматурном состоянии первой подгруппы характерно либо преобладание особей пониженной жизненности, либо значительная доля особей низкой жизненности. Помимо условий освещения, большая доля особей пониженной и/или низкой жизненности может быть связана с влиянием почвенно-гидрологических условий (сосняки ксерофитно-зеленомошные) и высокого уровня рекреационной нагрузки. Имматурные особи первой подгруппы нормальной жизненности преобладают в условиях хорошего освещения в ряде ЦП в березняках и на зарастающем лугу.

Исследованные нами ЦП *Q. robur* обладают случайным и контагиозным распределением особей в пространстве. Мы выделили следующие типы пространственной неоднородности в исследованных ЦП:

- скопления имматурных особей в парцеллах или микрогруппировках фитоценоза (широколиственные леса и сосняки с оконной мозаикой);
- скопления имматурных особей, связанные с диссеминацией ближайшей генеративной особи независимо от мозаичности ценоза (березняки, зарастающий луг);
- отдельные особи в парцеллах или микрогруппировках фитоценоза (сосняки с мозаикой окон и условий микрорельефа).

Мы отметили увеличение минимальной площади выявления всего набора онтогенетических групп по мере приближения онтогенетической структуры ЦП к наиболее полночленной. Так, все онтогенетические группы инвазионных и регрессивных ЦП выявляются на сравнительно небольшой площади – как правило, до 500 м². Мы связываем это как с относительно однородной структурой сообщества так и с формированием локусов прегенеративных особей в отдельных парцеллах. Полный набор онтогенетических групп молодых нормальных ЦП с молодыми и средневозрастными генеративными особями обнаружен нами на достаточно большой площади (2000-8000 м², иногда 30000 м²), как и в малонарушенных ценозах (Смирнова и др., 1988).

Результаты анализа демографической, виталитетной и пространственной структуры ЦП *Q. robur* в различных типах сообществ Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки» подтвердили гипотезу (Смирнова, Бобровский, 2001), что *Q. robur* не способен поддерживать поток поколений 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 и самоподдержание ЦП *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 (1980), 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, способствовавшей усилению гетерогенности сообществ за счет формирования мозаики окон и экотонов (Смирнова, 1998; Vera, 2000). Результаты исследований популяционной и ценотической организации сообществ в других регионах центральной части Европейской России подтвердили 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*

4.1. Морфометрические характеристики онтогенеза *Quercus robur*

Для количественной характеристики стадий онтогенеза *Q. robur* мы выбрали три главных параметра: общая высота особи, диаметр ствола на уровне почвы и усредненное значение радиуса кроны по четырем проекциям кроны. Для целей анализа мы сгруппировали ЦП *Q. robur* по типам сообществ: дубо-кленовник, культуры *Q. robur*, олиго- и полидоминантные широколиственные леса, липо-осинник с оконной мозаикой и редким подлеском, парковые дубравы, сосняки ксерофитно-зеленомошные, сосняки бореально-неморальные, березняки неморальные, березняки лугово-опушечные, зарастающие луга. Исследования в полидоминантных широколиственных лесах проводились только в ГПЗ «Калужские Засеки», в парковых дубравах, сосняках бореально-неморальных и на зарастающих лугах – в Южном Подмосковье и ГПЗ «Калужские Засеки», в остальных сообществах – только в Южном Подмосковье.

Широколиственные леса. В генеративном периоде онтогенеза в условиях широколиственных лесов активный рост в высоту резко замедляется, а наибольшая вариабельность, а также последовательное увеличение значений в онтогенезе наблюдается по параметрам, характеризующим прирост в ширину – по радиусу проекции кроны и по диаметру ствола. Значения диаметра ствола ($U_{кр} = 41$, $U_{эмп} = 10$) и радиуса проекции кроны ($U_{кр} = 41$, $U_{эмп} = 28$) достоверно увеличиваются в онтогенезе только в парковых дубняках Московской и Калужской областей, в то время как в олигодоминантных дубняках и в старовозрастных полидоминантных широколиственных лесах демонстрируют тенденцию увеличения значений этих параметров. В условиях более высокой плотности особей в культурах и дубо-кленовнике кроны деревьев характеризуются меньшей протяженностью. В олигодоминантных дубняках неморальных у средневозрастных генеративных особей выявлены достоверные различия для диаметра ствола ($U_{кр} = 62$, $U_{эмп} = 33,5$) и радиуса проекции кроны ($U_{кр} = 62$, $U_{эмп} = 25$) между категориями нормальной и пониженной жизненности.

При сравнении значений морфометрических признаков между сообществами достоверные отличия отмечены для высоты ($U_{кр} = 27$, $U_{эмп} = 11$) и диаметра ствола ($U_{кр} = 27$, $U_{эмп} = 15$) в молодом генеративном состоянии между ветровальным окном с дубо-кленовником и культурами *Q. robur*, а также в средневозрастном генеративном состоянии между олигодоминантными дубняками и парковыми дубравами для высоты ($U_{кр} = 146$, $U_{эмп} = 22$) и диаметра ствола ($U_{кр} = 146$, $U_{эмп} = 118$). Более низкие значения признаков у особей в культурах

объясняются, вероятно, взаимным угнетающим влиянием особей. В то же время некоторая «низкорослость» особей в относительно разреженных парковых дубравах, по всей видимости, связана с ослаблением апикального доминирования при усилении роста скелетных ветвей в условиях низкой плотности особей. В то же время у средневозрастных генеративных особей значения диаметра достоверно выше в парковых дубравах по сравнению с олигодоминантными дубняками неморальными (табл. 4 и значения $U_{эмп}$ выше).

Таблица 4

Морфометрические характеристики онтогенетических состояний у особей *Quercus robur*, произрастающих в широколиственных лесах

Онтогенетическое состояние, жизненность	Высота, м, $M \pm m_M$; CV	Диаметр ствола на уровне почвы, см, $M \pm m_M$; CV	Радиус проекции кроны, м, $M \pm m_M$; CV
Дубо-кленовник			
g_1 пон., n = 11	22±0,7; 10%	40±1,9; 15%	3±0,4; 50%
Культуры <i>Q. robur</i>			
g_1 пон., n = 9	18±0,3; 5%	33±0,9; 8%	3±0,4; 46%
Олигодоминантные дубняки в Подмоскowie			
g_1 норм., n = 3	23±0,9	53±4,5	5±0,8
g_1 пон., n = 4	22±0,6	48±5,8	4±0,5
g_2 норм., n = 20	23±0,3; 5%	69±2,3; 15%	6±0,4; 31%
g_2 пон., n = 10	22±0,3; 7%	52±2,3; 34%	5±0,5; 37%
g_3 норм., n = 4	24±1,2	115±14,9	9±1,1
Полидоминантные старовозрастные ш/л леса в «Калужских Засаеках»			
g_2 норм., n = 8	32±0,5; 4%	111±5,6; 13%	8±1,1; 32%
g_3 норм., n = 6	33±0,8; 5%	128±6,8; 12%	10±1,2; 30%
Липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами			
im_1 норм., n = 5	1±0,2; 29%	1±0,2; 37%	0,5±0,1; 44%
im_1 пон., n = 14	1±0,1; 47%	1±0,2; 80%	0,4±0,1; 58%
im_2 норм., n = 5	3±0,1; 9%	3±0,4; 31%	1±0,1; 37%
im_2 пон., n = 5	2±0,1; 13%	3±0,5; 32%	1±0,2; 40%
Парковые дубравы в Подмоскowie и в «Калужских Засаеках»			
g_2 норм., n = 21	19±0,3; 7%	81±4; 21%	7±0,5; 34%
g_3 норм., n = 7	19±0,4; 5%	134±18; 33%	9±1; 32%

Примечание: im_1 , im_2 – имматурное состояние первой и второй подгруппы соответственно, g_1 , g_2 и g_3 – молодое, средневозрастное и старое генеративное состояние соответственно; «пон.», «норм.»,- нормальная и пониженная жизненность соответственно; n – величина выборки; $M \pm m_M$ – математическое ожидание и ошибка среднего; CV – коэффициент вариации (%)

В полидоминантных старовозрастных дубравах Калужских Засек у особей, средний возраст которых превосходит 200 лет (в то время как максимальный возраст подмосковных особей редко превышает 110 лет), средняя высота превышает 30 м (табл. 4). Средневозрастные генеративные особи *Q. robur* в полидоминантных широколиственных лесах Калужских Засек достоверно выше особей в олигодоминантных дубняках Подмосковья ($U_{кр} = 47$, $U_{эмп} = 0$) и парковых дубравах ($U_{кр} = 49$, $U_{эмп} = 0$). По значениям диаметра ствола различия аналогичные ($U_{кр} = 49$, $U_{эмп} = 16$ при сравнении с особями в олигодоминантных дубняках и $U_{кр} = 47$, $U_{эмп} = 2,5$ при сравнении с особями в парковых дубравах). Значения радиуса проекции кроны у средневозрастных генеративных особей в полидоминантных широколиственных лесах Калужских Засек достоверно больше, чем у особей в олигодоминантных дубняках в Подмосковье ($U_{кр} = 32$, $U_{эмп} = 19$) и достоверно не отличаются от значений у особей в парковых дубравах ($U_{кр} = 34$, $U_{эмп} = 35$). В старом генеративном состоянии особи *Q. robur* из полидоминантных широколиственных лесов Калужских Засек достоверно выше особей из парковых дубрав ($U_{кр} = 8$, $U_{эмп} = 0$). При переходе от средневозрастного к старому генеративному состоянию у особей *Q. robur* в полидоминантных лесах Калужских Засек достоверно увеличивается радиус проекции кроны ($U_{кр} = 7$, $U_{эмп} = 0$).

У прегенеративных особей в липо-осиннике значения всех морфометрических признаков (табл. 4) достоверно увеличиваются в онтогенезе как при нормальной ($U_{эмп} = 0$ для высоты и $U_{эмп} = 1,5$ для диаметра ствола при $U_{кр} = 4$; $U_{кр} = 138$, $U_{эмп} = 70$ для радиуса проекции кроны), так и при пониженной жизненности ($U_{эмп} = 2,5$ для высоты и $U_{эмп} = 6$ для диаметра ствола при $U_{кр} = 16$; $U_{кр} = 420$, $U_{эмп} = 95,5$ для радиуса проекции кроны).

Сосняки. В сосняках ксерофитно-зеленомошных значения морфометрических признаков достоверно увеличиваются от имматурного состояния первой подгруппы к виргинильному состоянию второй подгруппы. При сравнении выборок по парам im_1 и im_2 , im_2 и v_1 , v_1 и v_2 у особей нормальной жизненности значения $U_{кр}$ составляют 62, 77 и 17 соответственно, значения $U_{эмп}$ для высоты – 0, 11 и 2 соответственно; значения $U_{эмп}$ для диаметра ствола – 8,5, 6, и 1,5 соответственно; значения $U_{эмп}$ для радиуса проекции кроны – 7, 11 и 6 соответственно. У особей пониженной жизненности при сравнении выборок по парам im_1 и im_2 , im_2 и v_1 значения $U_{кр}$ составляют 46 и 23 соответственно, значения $U_{эмп}$ для высоты – 0 и 3,5 соответственно; значения $U_{эмп}$ для диаметра ствола – 4 и 2 соответственно; значения $U_{эмп}$ для радиуса проекции кроны – 9 и 20 соответственно. Переход в генеративный период онтогенеза не сопровождается достоверным возрастанием средних значений признаков (для пары выборок v_2 и g_1 значение $U_{кр} = 12$, значения $U_{эмп}$ для высоты, диаметра ствола и радиуса проекции кроны – 26,5, 16,5 и 25 соответственно). В сосняках бореально-неморальных

значения морфометрических признаков достоверно увеличиваются и при переходе от виргинильного к молодому генеративному состоянию, при этом, в отличие от сосняков ксерофитно-зеленомошных, особенно существенное увеличение значений признаков наблюдается при переходе от имматурного к виргинильному состоянию. Достоверные отличия по значениям диаметра ствола между особями первой и второй подгрупп имматурного состояния у особей *Q. robur* нормальной жизненности, произрастающих в сосняках бореально-неморальных, не выявлены. При сравнении выборок по парам im_1 и im_2 , im_2 и v_1 , v_1 и v_2 , v_2 и g_1 у особей нормальной жизненности значения $U_{кр}$ составляют 18, 33, 50 и 27 соответственно, значения $U_{эмп}$ для высоты – 5, 3, 6,5 и 0 соответственно; значения $U_{эмп}$ для диаметра ствола – 18,5, 0, 9 и 7 соответственно; для радиуса проекции кроны значения $U_{кр}$ составляют 15, 153, 1069 и 621 соответственно, $U_{эмп}$ – 6,5, 0, 621,5 и 289,5 соответственно. При сравнении выборок по парам im_1 и im_2 , im_2 и v_1 , v_1 и v_2 , у особей пониженной жизненности значения $U_{кр}$ составляют 26, 15 и 15 соответственно, значения $U_{эмп}$ для высоты – 4, 0 и 11 соответственно; значения $U_{эмп}$ для диаметра ствола – 0,5, 0 и 14 соответственно; для радиуса проекции кроны значения $U_{кр}$ составляют 610, 370 и 370 соответственно, $U_{эмп}$ – 108,5, 174 и 367,5 соответственно.

Достоверные различия между особями нормальной и пониженной жизненности отмечены в сосняках ксерофитно-зеленомошных для имматурного состояния обеих подгрупп по значениям высоты (для im_1 $U_{кр} = 41$, $U_{эмп} = 1$; для im_2 $U_{кр} = 69$, $U_{эмп} = 44$) и в имматурном состоянии первой подгруппы по значениям диаметра ствола ($U_{кр} = 41$, $U_{эмп} = 25$).

В сосняках ксерофитно-зеленомошных в имматурном состоянии варьирование значений диаметра и радиуса проекции кроны больше, чем значений высоты; наибольшее варьирование значений параметров отмечено для радиуса проекции кроны у имматурных особей первой подгруппы пониженной жизненности. В сосняках бореально-неморальных у особей пониженной жизненности для значений радиуса проекции кроны также характерно сильное варьирование. Это обусловлено разнообразием вариантов организации кроны – от узкокронных до ширококронных стелющихся и близких к стелющимся форм.

При прохождении онтогенеза в сосняках ксерофитно-зеленомошных особи нормальной жизненности характеризуются достоверно более высокими значениями морфометрических признаков в имматурном состоянии первой и второй подгрупп и более низкими – в виргинильном состоянии первой подгруппы (для всех признаков) и второй подгруппы (для высоты и радиуса проекции кроны) по сравнению с особями, произрастающими в сосняках бореально-неморальных. При сравнении имматурных особей первой подгруппы $U_{кр} = 24$, $U_{эмп}$ для высоты, диаметра ствола и радиуса проекции кроны – 14,5, 16 и 2 соответственно; имматурных особей второй подгруппы - $U_{кр} = 47$, $U_{эмп}$ для высоты, диаметра ствола и радиуса

проекции кроны – 18, 10 и 16,5 соответственно; виргинильных особей первой подгруппы - $U_{кр} = 55$, $U_{эмп}$ для высоты, диаметра ствола и радиуса проекции кроны – 14, 28,5 и 7 соответственно; виргинильных особей второй подгруппы - $U_{кр} = 16$, $U_{эмп}$ для высоты, диаметра ствола и радиуса проекции кроны – 0, 17,5 и 12 соответственно. На наш взгляд, такой характер различий связан с более высоким уровнем освещенности в сосняках ксерофитно-зеленомошных из-за низкой плотности подлеска и наличия просветов и окон в древостое, в то время как менее благоприятная световая обстановка в сосняках бореально-неморальных вынуждает особи *Q. robur* стремиться достичь верхнего яруса древостоя (табл. 5).

Таблица 5

Морфометрические характеристики онтогенетических состояний у особей *Quercus robur*, произрастающих в сосняках

Онтогенетическое состояние, жизненность	Высота, м, $M \pm m_M$; CV	Диаметр ствола на уровне почвы, см $M \pm m_M$; CV	Радиус проекции кроны, м $M \pm m_M$; CV
Сосняки ксерофитно-зеленомошные			
im_1 норм., n = 10	2±0,1; 12%	2±0,2; 31%	1±0,1; 28%
im_1 пон., n = 14	1±0,1; 23%	2±0,2; 41%	1±0,1; 46%
im_2 норм., n = 20	3±0,1; 15%	5±0,3; 23%	1 ±0,1; 30%
im_2 пон., n = 11	2±0,2; 26%	4±0,4; 30%	1±0,1; 35%
v_1 норм., n = 12	4±0,3; 22%	9±0,5; 18%	2±0,1; 25%
v_1 пон., n = 8	4±0,2; 17%	9±0,7; 21%	2±0,2; 33%
v_2 норм., n = 6	7±0,2; 8%	16±2,6; 37%	3±0,3; 25%
g_1 норм., n = 9	7±0,7; 30%	13±1,1; 24%	2±0,2; 22%
Сосняки бореально-неморальные			
im_1 норм., n = 9	1±0,1; 37%	2±0,3; 49%	0,3±0,1; 54%
im_1 пон., n = 14	1±0,1; 37%	1±0,1; 46%	0,2±0,0; 65%
im_2 норм., n = 8	2±0,2; 24%	2±0,4; 38%	1±0,1; 43%
im_2 пон., n = 7	2±0,2; 27%	4±0,5; 32%	1±0,9; 84%
v_1 норм., n = 15	7±0,5; 24%	12±0,7; 24%	2±0,1; 27%
v_1 пон., n = 9	6±0,6; 28%	10±0,8; 23%	2±0,1; 41%
v_2 норм., n = 11	11±0,7; 21%	19±1,3; 21%	3±0,1; 25%
v_2 пон., n = 7	11±1,8; 40%	14±1,9; 33%	3±0,3; 63%
g_1 норм., n = 9	19±0,4; 6%	32±3,1; 27%	5±0,5; 38%

Примечания те же, что и к табл. 4. v_1 и v_2 – онтогенетическое состояние первой и второй подгруппы соответственно

Березняки. В березняках неморальных достоверны различия по значениям признаков между имматурным и виргинильным состояниями и между подгруппами виргинильного

состояния. При сравнении выборок по парам im_1 и v_1 , v_1 и v_2 у особей нормальной жизненности значения $U_{кр}$ составляют 10 и 8 соответственно, значения $U_{эмп}$ для высоты – 0 и 0 соответственно; значения $U_{эмп}$ для диаметра ствола – 3,5 и 0 соответственно; значения $U_{эмп}$ для радиуса кроны – 0 и 2 соответственно. Отмечено значительное увеличение значений признаков при переходе от первой ко второй подгруппе виргинильного состояния. В березняках лугово-опушечных малый объем выборки не позволяет говорить о достоверности различий между онтогенетическими состояниями по значениям морфометрических признаков, однако выражена тенденция увеличения значений признаков в онтогенезе с каждым последующим состоянием. Вероятно, значения морфометрических признаков между двумя типами березняков достоверно не различаются для каждого онтогенетического и виталитетного состояния (табл. 6).

Таблица 6

Морфометрические характеристики онтогенетических состояний у особей *Quercus robur*, произрастающих в березняках

Онтогенетическое состояние, жизненность	Высота, м, $M \pm m_M$; CV	Диаметр ствола на уровне почвы, см, $M \pm m_M$; CV	Радиус проекции кроны, м, $M \pm m_M$; CV
Березняки неморальные			
im_1 норм., n = 8	2±0,2; 36%	2±0,5; 79%	0,3±0,0; 25%
im_1 пон., n = 18	1±0,1; 47%	1±0,2; 55%	0,3±0,1; 62%
im_2 норм., n = 4	3±0,1	4±1	1±0,2
im_2 пон., n = 11	2±0,2; 29%	3±0,4; 51%	0,4±0,1; 42%
v_1 норм., n = 6	6±0,8; 32%	9±2; 53%	2±0,4; 52%
v_2 норм., n = 7	13±0,5; 9%	17±0,5; 8%	4±0,4; 23%
Березняки лугово-опушечные			
im_1 норм., n = 12	1±0,1; 26%	2±0,1; 27%	0,4±0,0; 33%
im_1 пон., n = 11	1±0,1; 38%	1±0,2; 55%	0,3±0,0; 55%
im_2 норм., n = 9	3±0,2; 23%	4±0,5; 40%	1±0,1; 35%
im_2 пон., n = 3	2±0,1	3±0,7	1±0,1
v_1 норм., n = 3	5±0,4	9±2,4	2±0,4
v_1 пон., n = 3	3±0,1	5±1,2	1±0,4
v_2 норм., n = 4	12±0,2	17±0,3	3±0,4
g_1 норм., n = 4	15±3	26±7,9	4±0,4

Примечания те же, что и к табл. 4 и 5.

Зарастающие луга. У особей нормальной жизненности значения высоты и диаметра ствола на уровне почвы достоверно увеличиваются последовательно в онтогенезе от имматурного состояния первой подгруппы до виргинильного состояния второй подгруппы и достоверно не изменяются при переходе в генеративный период онтогенеза. Значения радиуса

проекция кроны достоверно увеличиваются от имматурного состояния второй подгруппы к виргинильному состоянию второй подгруппы и также не достоверно не изменяется при переходе в молодое генеративное состояние. При сравнении выборок по парам im_1 и im_2 , im_2 и v_1 , v_1 и v_2 , v_2 и g_1 у особей нормальной жизненности значения $U_{кр}$ составляют 138, 154, 97 и 26 соответственно, значения $U_{эмп}$ для высоты – 45,5, 53, 31,5 и 29,5 соответственно; значения $U_{эмп}$ для диаметра ствола – 62,5, 48, 15 и 47,5 соответственно. Для радиуса проекции кроны при сравнении выборок по парам im_2 и v_1 , v_1 и v_2 , v_2 и g_1 у особей нормальной жизненности значения $U_{кр}$ составляют 473, 336 и 180 соответственно, значения $U_{эмп}$ – 28, 150,5 и 236,5 соответственно. В имматурном состоянии первой и второй подгрупп отмечены достоверные различия между особями с нормальной и пониженной жизненностью: по всем признакам в имматурном состоянии первой подгруппы и по диаметру ствола. Для im_1 $U_{кр} = 101$, значения $U_{эмп}$ для высоты, диаметра ствола и радиуса проекции кроны – 11, 43 и 4,5 соответственно. Обращает на себя внимание достоверно более высокие значения диаметра ствола на уровне почвы в имматурном состоянии второй подгруппы у особей пониженной жизненности по сравнению с особями нормальной жизненности ($U_{кр} = 25$, $U_{эмп} = 7,5$). Это связано с подавлением роста в высоту млекопитающими-фитофагами, обгрызающими верхушечные годичные побеги, что вызывает более интенсивный прирост ствола в толщину.

Наибольшее варьирование значений признаков наблюдается в молодом генеративном состоянии. Это свидетельствует о возможности ускоренного прохождения онтогенеза в условиях оптимального освещения, благоприятствующего развитию особей различных генотипов (табл. 7).

Таблица 7

Морфометрические характеристики онтогенетических состояний у особей *Quercus robur*, произрастающих на зарастающих лугах

Онтогенетическое состояние, жизненность	Высота, м, $M \pm m_M$; CV	Диаметр ствола на уровне почвы, см, $M \pm m_M$; CV	Радиус проекции кроны, м, $M \pm m_M$; CV
im_1 норм., n = 19	1 \pm 0,1; 23%	2 \pm 0,2; 34%	0,4 \pm 0,0; 31%
im_1 пон., n = 16	1 \pm 0,0; 19%	1 \pm 0,1; 35%	0,2 \pm 0,0; 57%
im_2 норм., n = 21	2 \pm 0,1; 22%	5 \pm 0,5; 52%	1 \pm 0,0; 38%
im_2 пон., n = 5	2 \pm 0,1; 8%	8, \pm 0,3; 6%	1 \pm 0,9; 59%
v_1 норм., n = 21	3 \pm 0,2; 34%	8 \pm 0,4; 18%	1 \pm 0,1; 25%
v_1 пон., n = 2	2 \pm 0,1	6 \pm 1,2	1 \pm 0,3
v_2 норм., n = 14	5 \pm 0,4; 22%	16 \pm 1,7; 29%	2 \pm 0,2; 41%
g_1 норм., n = 7	8 \pm 1,5; 58%	22 \pm 6,9; 78%	3 \pm 0,6; 61%

Примечания те же, что и к табл. 4 и 5.

Анализ изменения значений морфометрических признаков в онтогенезе у особей *Q. robur* в разных типах сообществ выявил ряд закономерностей (рис. 9).

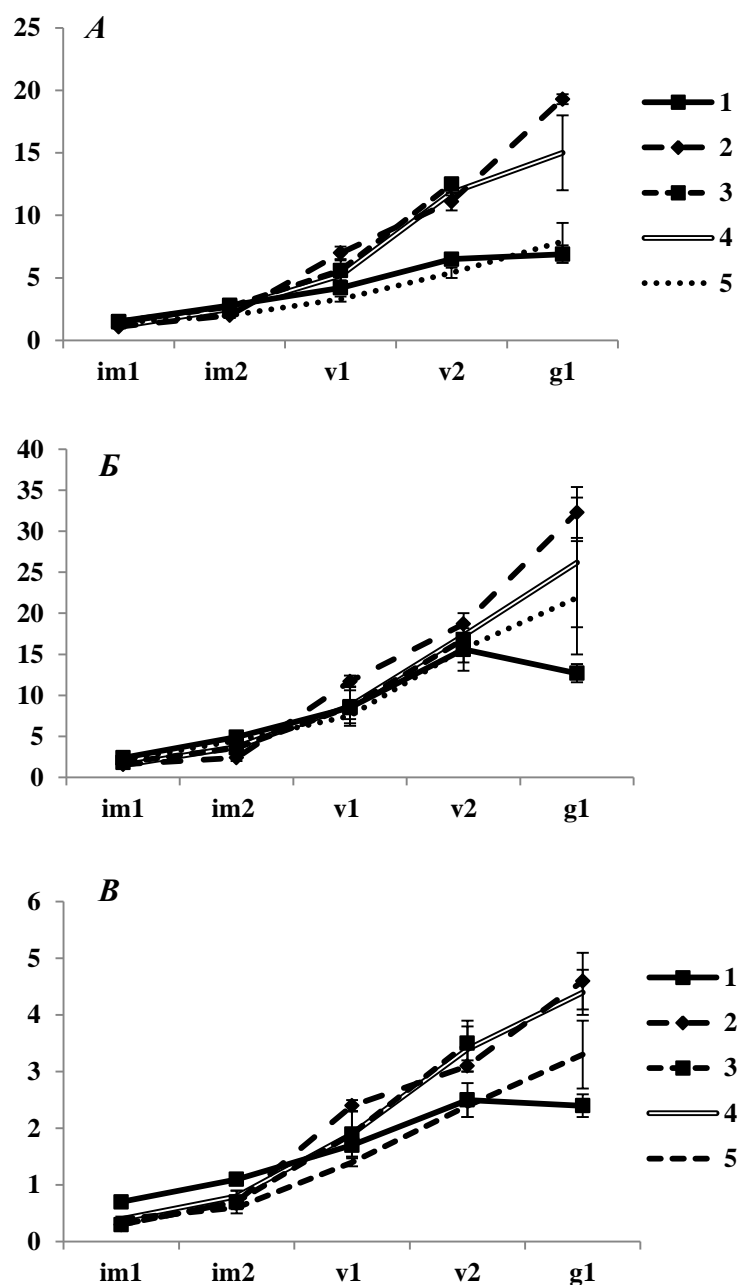


Рис. 9. Динамика средних значений высоты (А), диаметра ствола на уровне почвы (Б) и радиуса проекции кроны (В) в онтогенезе у особей *Quercus robur* нормальной жизненности в разных типах сообществ Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки». По оси абсцисс – индексы онтогенетических состояний, по оси ординат – средние значения высоты, м (А), диаметра ствола на уровне почвы, см (Б) и радиуса проекции кроны, м (В). 1 – сосняки ксерофитно-зеленомошные, 2 – сосняки бореально-неморальные, 3 – березняки неморальные, 4 – березняки лугово-опушечные, 5 – зарастающие мезофитные луга

При росте на зарастающих лугах и в сосняках ксерофитно-зеленомошных достижение генеративного периода происходит при таких значениях морфометрических признаков, которые в 2,5-3 раза ниже, чем в сосняках бореально-неморальных и березняках. Кроме того, на зарастающих лугах и в сосняках ксерофитно-зеленомошных переход в молодое генеративное состояние не сопровождается достоверным увеличением значений морфометрических признаков. В то же время в других типах вторичных сообществ значения признаков в каждом последующем онтогенетическом состоянии выше, чем в предыдущем, а существенное увеличение значений происходит при переходе от имматурного к виргинильному состоянию или от первой ко второй подгруппе виргинильного состояния. В благоприятных световых условиях (зарастающие луга и сосняки ксерофитно-зеленомошные) особи могут приступать к плодоношению в нижних ярусах сообщества, в то время как при конкуренции с подлеском, вторым ярусом древостоя они вначале должны достичь более высоких уровней сообщества с большим количеством доступного света. В генеративном периоде онтогенеза происходит замедление роста в высоту при сохранении роста по диаметру ствола и увеличении радиуса кроны.

В литературе относительно немногочисленны данные по морфометрическим характеристикам онтогенеза у особей *Q. robur* в фитоценозах различных сукцессионных стадий. Среди основных работ можно упомянуть методические разработки для студентов биологических специальностей (Диагнозы и ключи, 1989), исследования в пойменных хвойно-широколиственных лесах Марий Эл (Браславская, 2014) и географически близкого Раифского участка Волжско-Камского заповедника (Фардеева, Исламова, 2007). В «Диагнозах и ключах» указан очень широкий диапазон значений для каждого онтогенетического состояния. При сравнении с данными Т.Ю. Браславской (2014) видно, что значения высоты, указанные ею для виргинильных и молодых генеративных особей, наиболее близки к полученным нами данным по соснякам бореально-неморальным и березнякам и значительно выше, чем измеренные нами значения признаков в сосняках ксерофитно-зеленомошных и на зарастающих лугах. Значения морфометрических признаков прегенеративных и отчасти молодых генеративных особей в более сухих и светлых хвойно-широколиственных лесах Раифского участка Волжско-Камского заповедника (Фардеева, Исламова, 2007), напротив, ближе к полученным нами данным для сосняков ксерофитно-зеленомошных и зарастающих лугов. Близкие данные, но уже для всего Татарстана, привела К.К. Ибрагимова в своей диссертации (1999).

4.2. Соотношение между абсолютным и биологическим возрастом особей у *Quercus robur*

Измерение возрастных показателей каждого онтогенетического состояния у *Q. robur* позволяет оценить ритмологическую поливариантность (Жукова, Комаров, 1990) данного вида. Мы измерили возраст у имматурных, части виргинильных и молодых генеративных особей как через подсчет почечных колец на лидерной оси, так и с помощью возрастного бура у деревьев, достигших подъяруса А2 древостоя (табл. 8).

Таблица 8

Абсолютный возраст по онтогенетическим состояниям у *Quercus robur*

Онтогенетическое и виталитетное состояния	Возраст, годы, $M \pm m_M$; CV	Диапазон значений возраста, годы
Липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами		
im_1 норм., n = 6	16 \pm 2,1; 29%	8-21
im_1 пон., n = 13	21 \pm 2; 34%	8-36
im_2 норм., n = 4	22 \pm 0,9	20-24
im_2 пон., n = 5	31 \pm 1,8; 12%	25-36
Сосняки ксерофитно-зеленомошные		
im_1 норм., n = 9	16 \pm 1,2; 20%	11-21
im_1 пон., n = 15	20 \pm 1,1; 21%	15-32
im_2 норм., n = 5	20 \pm 1,7; 17%	16-25
im_2 пон., n = 7	22 \pm 1,6; 18%	17-28
Сосняки бореально-неморальные		
im_1 норм., n = 28	8 \pm 0,6; 41%	2-18
im_1 пон., n = 22	13 \pm 0,9; 34%	4-18
im_2 норм., n = 12	15 \pm 1,3; 30%	9-23
im_2 пон., n = 8	20 \pm 1,3; 17%	14-25
v_1 норм., n = 5	29 \pm 3,7; 25%	15-35
v_1 пон., n = 2	31 \pm 7,5	23-38
v_2 пон., n = 3	36 \pm 8,7	20-50
g_1 норм., n = 4	57 \pm 4	48-66
Березняки неморальные		
im_1 норм., n = 9	10 \pm 1,2; 36%	6-18
im_1 пон., n = 12	13 \pm 1,3; 34%	6-19
im_2 норм., n = 3	15 \pm 1,8	12-18
im_2 пон., n = 8	21 \pm 1,7; 21%	13-27
v_1 норм., n = 4	24 \pm 2,8	19-32
v_1 пон., n = 5	28 \pm 0,7; 5%	25-29
Березняки лугово-опушечные		
im_1 норм., n = 35	8 \pm 0,4; 31%	5-15
im_1 пон., n = 12	9 \pm 1; 37%	4-16

Онтогенетическое и виталитетное состояния	Возраст, годы, $M \pm m_M$; CV	Диапазон значений возраста, годы
im_2 норм., n = 16	$14 \pm 1,2$; 33%	9-25
v_1 норм., n = 6	$21 \pm 1,9$; 20%	19-26
v_1 пон., n = 2	26 ± 4	22-30
Зарастающие мезофитные луга		
im_1 норм., n = 22	$9 \pm 0,5$; 25%	4-13
im_1 пон., n = 15	$8 \pm 0,6$; 28%	3-11
im_2 норм., n = 16	$9 \pm 0,8$; 34%	5-17
im_2 пон., n = 2	$15 \pm 0,5$	14, 15
v_1 норм., n = 14	$10 \pm 0,6$; 24%	6-15
v_2 норм., n = 6	$15 \pm 2,5$; 38%	7-25
g_1 норм., n = 5	$13 \pm 3,5$; 54%	6-25

Примечания те же, что и к табл. 4 и 5.

На рис. 10 дано графическое отображение динамики абсолютного возраста особей *Q. robur* в онтогенезе.

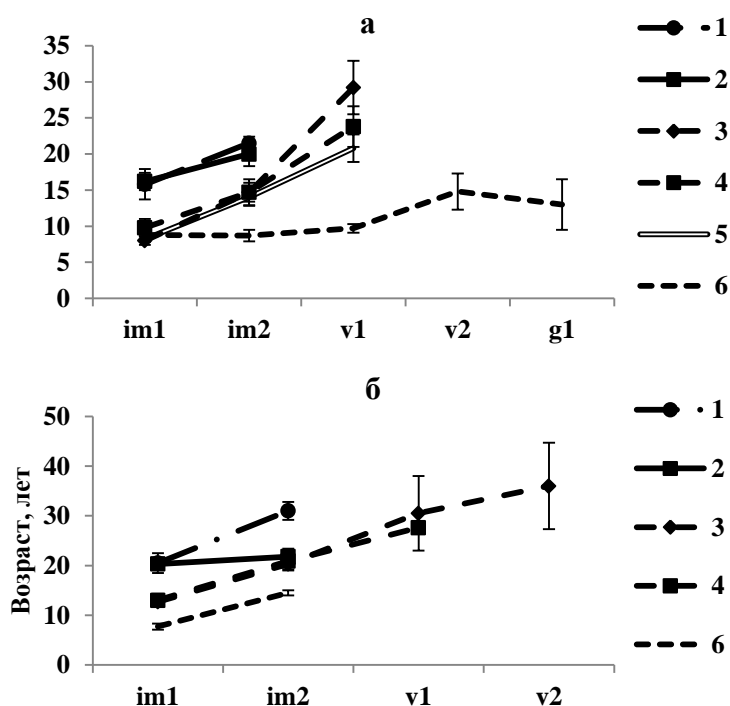


Рис. 10. Соотношение календарного и биологического возраста у особей *Quercus robur* нормальной (а) и пониженной (б) жизненности в разных типах сообществ Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засеки». 1 – липо-осинник осоковый с парцеллами с ветровальными окнами и редким подлеском, 2 – сосняки ксерофитно-зеленомошные, 3 – сосняки бореально-неморальные, 4 – березняки неморальные, 5 – березняки лугово-опушечные, 6 – зарастающие мезофитные луга. По оси абсцисс – индексы онтогенетических состояний

Достоверное увеличение абсолютного возраста особей в онтогенезе с каждым последующим состоянием наблюдается в сосняках бореально-неморальных и в березняках лугово-опушечных. При сравнении выборок по парам im_1 и im_2 , im_2 и v_1 в сосняках бореально-неморальных у особей нормальной жизненности $U_{кр} = 111$ и 13 соответственно, $U_{эмп} = 28$ и 5 соответственно, у особей пониженной жизненности в паре im_1 и im_2 $U_{кр} = 52$, $U_{эмп} = 15,5$. При сравнении выборок по парам im_1 и im_2 , im_2 и v_1 в березняках лугово-опушечных у особей нормальной жизненности $U_{кр} = 198$ и 25 соответственно, $U_{эмп} = 59,5$ и $12,5$ соответственно. Тенденция увеличения абсолютного возраста отмечена у особей *Q. robur*, произрастающих в березняках неморальных. На зарастающих лугах достоверное увеличение возраста происходит только при переходе от первой ко второй подгруппе виргинильного состояния ($U_{кр} = 21$, $U_{эмп} = 17,5$).

Достоверные различия по возрасту между особями нормальной и пониженной жизненности отмечены в имматурном состоянии в сосняках бореально-неморальных (для im_1 $U_{кр} = 223$, $U_{эмп} = 96,5$; для im_2 $U_{кр} = 26$, $U_{эмп} = 17$) и березняках неморальных (для im_1 $U_{кр} = 30$, $U_{эмп} = 26,5$).

По абсолютному возрасту особи имматурного состояния в липо-осиннике осоковом и сосняках ксерофитно-зеленомошных достоверно не различаются и в то же время достоверно старше имматурных особей в сосняках бореально-неморальных, в березняках и на зарастающих лугах. Однако в случае с особями пониженной жизненности в имматурном состоянии второй подгруппы отмечены как отсутствие достоверных различий по абсолютному возрасту (между особями в сосняках ксерофитно-зеленомошных, с одной стороны, и особями в сосняках бореально-неморальных и березняках неморальных, с другой), так и достоверно больший возраст у особей в липо-осиннике осоковом по сравнению с особями в сосняках ксерофитно-зеленомошных (табл. 9).

Таблица 9

Достоверность различий особей *Quercus robur* по абсолютному возрасту между сообществами

	Б	В	Г	Д	Е
А	im_1 н.: 12/26 im_2 п.: 6/2	im_1 н.: 47/17 im_1 п.: 94/46 im_2 п.: 8/0,5	im_1 н.: 12/8,5 im_1 п.: 47/27,5 im_2 п.: 8/1	im_1 н.: 59/19 im_1 п.: 47/9,5	im_1 н.: 36/15,5 im_1 п.: 61/8,5
Б	-	im_1 н.: 79/9,5 im_1 п.: 111/25,5 im_2 н.: 13/10,5 im_2 п.: 13/23,5	im_1 н.: 21/7 im_1 п.: 55/18,5 im_2 п.: 13/26,5	im_1 н.: 100/8,5 im_1 п.: 55/2 im_2 н.: 19/11,5	im_1 н.: 60/6 im_1 п.: 72/0 im_2 н.: 19/1,5

Продолжение таблицы 9

	Б	В	Г	Д	Е
В	-	-	im_1 н.: 79/83,5 im_1 п.: 85/118,5 im_2 п.: 15/28,5	im_1 н.: 370/448 im_1 п.: 85/57,5 im_2 н.: 60/87,5 v_1 н.: 5/5	im_1 н.: 223/231 im_1 п.: 111/36,5 im_2 н.: 60/21 v_1 н.: 16/0,5
Г	-	-	-	im_1 н.: 100/119,5 im_2 п.: 42/31,5	im_1 н.: 60/87 im_2 п.: 55/24
Д	-	-	-	-	im_1 н.: 284/321 im_1 п.: 55/76 im_2 н.: 83/31,5 v_1 н.: 21/1

Примечания. Обозначения сообществ: А – липо-осинник осоковый, Б – сосняки ксерофитно-зеленомошные, В – сосняки бореально-неморальные, Г – березняки неморальные, Д – березняки лугово-опушечные, Е – зарастающие мезофитные луга. Число слева от косой черты – значение $U_{кр}$, число справа от косой черты – значение $U_{эмп. н. и п.}$ – нормальная и пониженная жизненность соответственно. Обозначения индексов онтогенетических состояний те же, что и к табл. 4.

Между сосняками бореально-неморальными и в березняках не выявлены достоверные различия по возрасту имматурных особей, за исключением особей пониженной жизненности имматурного состояния первой подгруппы в березняках лугово-опушечных (последние достоверно моложе, чем особи в сосняках). В имматурном состоянии второй подгруппы и виргинильном состоянии первой подгруппы особи на зарастающих лугах достоверно моложе особей в сосняках бореально-неморальных и березняках лугово-опушечных.

Таким образом, можно говорить о трех ритмологических вариантах онтогенеза у *Q. robur*, различающихся по скорости прохождения прегенеративного периода онтогенеза. В относительно неблагоприятных условиях освещения (липо-осинник осоковый) и при более низком богатстве почв в отдельных парцеллах (сосняки ксерофитно-зеленомошные) наблюдается длительное пребывание в имматурном состоянии. В условиях освещенности, характерных для большинства сосняков и березняков, отмечены средние скорости прохождения онтогенеза, приблизительно соответствующие описанным в литературе (Диагнозы и ключи, Фардеева, Исламова, 2007; Браславская, 2014). При полном освещении на зарастающих лугах наблюдается наибольшая поливариантность темпов развития, благодаря которой часть имматурных особей первой подгруппы и молодых генеративных особей имеют одинаковый возраст, составляющий менее 10 лет. В условиях полного освещения происходит наиболее

ранний переход в генеративный период онтогенеза, что можно считать показателем ускоренного прохождения онтогенеза.

4.3. Ход роста в высоту у прегенеративных особей *Quercus robur*

Мы рассмотрели изменение одного из важнейших морфометрических признаков – высоты – не только в связи с биологическим, но и с абсолютным возрастом особи. У *Q. robur* L. ход роста в высоту описан преимущественно в культурах (Труды..., 1939; Лосицкий, 1963; Лукинас, 1967; Шутяев, 2002; Куза, 2010). Проанализированы имматурные и отчасти виргинильные особи, произрастающие в липо-осиннике осоковом (1.8), сосняке ксерофитно-зеленомошном (2.1), березняках лугово-опушечных (3.5 и 3.6) и на зарастающем лугу (4.1) в Московской области. В лесных сообществах прослежен ход роста до 25-26 лет, на зарастающем лугу – у 10-11-летних особей из-за потери различимости границ годовичных приростов у более взрослых особей (рис. 11).

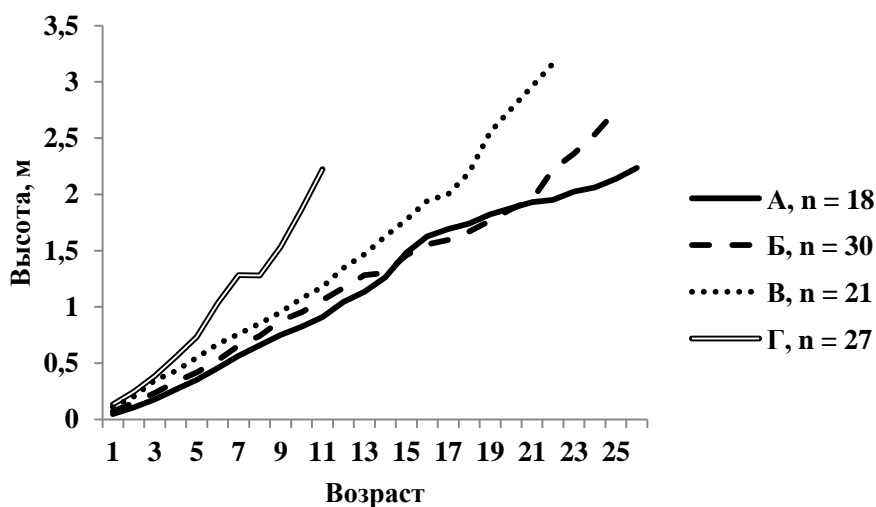


Рис. 11. Кривые хода роста в высоту у прегенеративных особей *Quercus robur* в сообществах с разным уровнем освещенности. Обозначения в легенде: А – липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами, Б – сосняк ксерофитно-зеленомошный, В – березняки лугово-опушечные, Г – зарастающий мезофитный луг. n – число измеренных особей

Наибольшая скорость роста в высоту отмечена в условиях полного освещения на зарастающем лугу, наименьшая – в липо-осиннике осоковом. Наши данные расходятся с результатами ряда лесоводственных исследований, свидетельствующими о том, что примерно до 13-15 лет *Q. robur* растет быстрее под пологом леса, чем на лесосеке (Труды, 1939, Куза,

2010). В то же время кривая хода роста в высоту особей *Q. robur* под пологом липо-осинника близка к кривой, приведенной для роста торчков под пологом дубрав зеленчуковых в Тульских и Калужских Засаках (Мерзленко, Котуранов, 2008). Значения высоты у десятилетних культур *Q. robur* в условиях Клинско-Дмитровской гряды и Владимирского Ополя являются промежуточными между измеренными нами значениями во вторичных лесах и на зарастающем лугу. Однако десятилетние особи в культурах Тульских и Калужских Засек выше описанных нами особей на зарастающем лугу.

Заключение по главе. Анализ результатов изучения размерной поливариантности, соотношения между календарным и биологическим возрастом и ходом роста в высоту у особей *Q. robur*, произрастающих в фитоценозах различных сукцессионных стадий Южного Подмосковья и ГПЗ «Калужские Засаки», позволил обобщенно выделить различные варианты прохождения прегенеративного и начальной части генеративного периодов онтогенеза у данного вида. В условиях широколиственно-мелколиственных лесов при наличии оконной мозаики (липо-осинник осоковый) особи надолго задерживаются в имматурном состоянии и только единицы достигают виргинильного. В почвенно-гидрологических условиях сосняков ксерофитно-зеленомошных также наблюдается задержка в имматурном состоянии, а достижение генеративного периода онтогенеза происходит при меньших значениях высоты, чем в большинстве других типов сосняков и в березняках. Более слабый рост в высоту в сосняках ксерофитно-зеленомошных связан как с почвенно-гидрологическими условиями, в значительной степени способствующими подавлению апикального доминирования у лидерной оси, так и с достаточным количеством света в нижних ярусах сообщества. В сосняках бореально-неморальных и в березняках особь должна выйти из яруса подлеска и достичь второго подъяруса древостоя для начала плодоношения. При полном освещении на зарастающих лугах достижение генеративного периода происходит при относительно низких значениях морфометрических параметров, как и в сосняках ксерофитно-зеленомошных, но с наиболее высокими темпами развития и наименьшей продолжительностью пребывания в каждом онтогенетическом состоянии. В целом, в условиях полного освещения отмечено как сокращение продолжительности стадий онтогенеза, так и изменение морфометрических соотношений древовидной биоморфы, усиление роли ветвей в организации кроны. Вероятно, в таких условиях происходит и наиболее интенсивное наращивание биомассы. С другой стороны, при полном освещении часть особей 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).

Глава 5. Количественный анализ побеговых систем у *Quercus robur*

В настоящей главе мы рассматриваем структурные и количественные характеристики минимальных единиц строения кроны *Q. robur*: элементарных и годичных побегов, а также двухлетних побеговых систем. Исследования проводились на имматурных особях и виргинильных особях первой подгруппы в широколиственно-мелколиственных лесах, сосняках, березняках и на зарастающих лугах в Южном Подмосковье и в ГПЗ «Калужские Засеки».

В отечественной литературе при описании онтогенеза деревьев чаще рассматривают изменения значений разнородного комплекса признаков, характеризующих возрастное состояние. К ним относятся собственно биометрические (высота, диаметр, проекция кроны), некоторые интегральные биоморфологические (порядок ветвления, форма кроны), морфофизиологические (соотношение процессов новообразования и отмирания). Типизации побеговых систем, изменению разнообразия их набора, преобразованию архитектуры кроны при этом отводится подчиненная роль. Детальное рассмотрение изменения побеговых систем разного уровня в онтогенезе присутствует только в работах И.С. Антоновой с соавторами (Антонова и др., 2011, Антонова, Шаровкина, 2012; Антонова, Гниловская, 2013). Видоспецифичный пространственный рисунок формы дерева формируется за счет пространственных отношений между стволом, скелетными ветвями и осями высших порядков (Антонова, Азова, 1999) и определенным набором вариантов ветвления, формирующих «ткань» кроны (Антонова, Фатьянова, 2013). Поэтому основными иерархическими единицами, важными для понимания строения побегового тела *Q. robur*, мы считаем двухлетнюю побеговую систему (ДПС), скелетную ветвь и ствол с определенным набором формируемых им ветвей.

5.1. Структурные и количественные характеристики минимальных единиц строения кроны у прегенеративных особей *Quercus robur*

Разнообразие и характеристики двухлетних побеговых систем у *Quercus robur*. В отличие от ряда других древесных видов, у *Q. robur* выделяется комплекс верхушки побега (Астапова, 1954): венечные и венечные чешуепазушные почки, окружающие кольцом апикальную почку. Из них образуются самые мощные по силе роста побеги (Астапова, 1954) и скелетные ветви. Следовательно, у *Q. robur* возможно ветвление как из одного, так и из двух

типов почек. Побег из венечных почек проявляют совместно с побегом из апикальной почки апикальное доминирование. Как и у других древесных видов (Горошкевич, 2011), ростовой потенциал ветви *Q. robur* зависит от размера почки и ее положения по отношению к центру апикального доминирования, что обуславливает акротонный тип ветвления на уровне скелетных ветвей у *Q. robur*, независимо от фитоценологических условий. Однако на уровне более мелких единиц побеговой системы варианты ветвления и заполнения пространства более разнообразны.

С учетом топологических характеристик и функциональной роли в кроне мы типизировали ДПС у иматурных и виргинильных особей первой подгруппы *Q. robur* (Стаменов, 2016б), их схема (с небольшими изменениями) приведена на рис. 12.

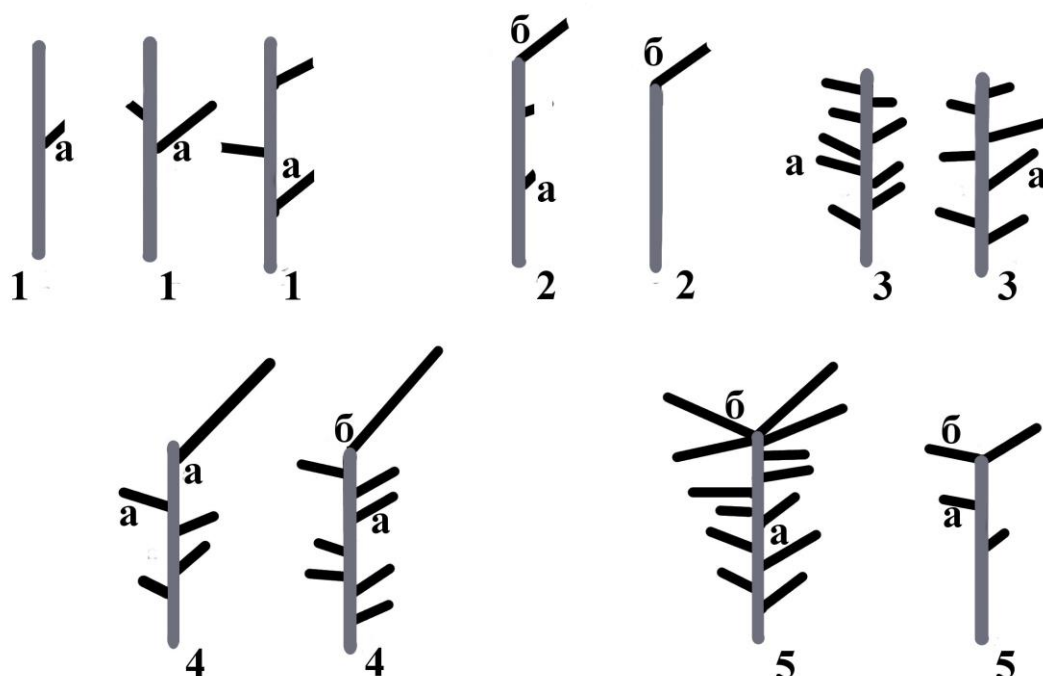


Рис 12. Типы двухлетних побеговых систем у регенеративных особей *Quercus robur*. Цифрами указаны названия типов ДПС: 1 – стохастические, 2 – рогатковидные, 3 – щетковидные, 4 – кистевидные, 5 – короновидные. Серым цветом показан побег предыдущего года (элементарный побег). Буквами обозначено происхождение побегов с учетом типа почки элементарного побегам: а – побеги из боковых почек, б – побеги из венечных почек

Мы приводим расширенное описание каждого типа ДПС с варьированием показателей боковых побегов в исследованных типах сообществ.

1) Стохастические (случайно ветвящиеся). Побег образуется только из боковых почек. Побег расположен на материнской оси случайным образом, в середине или второй половине

оси, в последнем случае ветвиться могут соседние узлы, образуя группы по 2-3 побега. У особей в липо-осиннике осоковом ДПС этого типа чаще несут группы из двух побегов в средней части или во второй половине материнской оси, с 5-6 узлами и длиной 3-8 см; также характерны ДПС с одним очень коротким (менее 1 см) побегом из 2-3 узлов в разных частях материнской оси. У особей в сосняках ксерофитно-зеленомошных стохастические ДПС формируют различные пространственные варианты (один побег, 2-3 и 3-4 в разных зонах материнской оси, группы по 2-3 побега в средней зоне материнской оси); боковые побеги преимущественно с 5-7 узлами и длиной 1-4 см у имматурных особей и 7-9 узлами и длиной 7-13 см у виргинильных особей. У особей в сосняках бореально-неморальных стохастические ДПС образуют сходные с ДПС особей сосняков ксерофитно-зеленомошных варианты размещения боковых побегов, но с более вариабельными длинами. У особей в березняках неморальных с плотным подлеском стохастические ДПС несут только один короткий побег не более 2 см длиной из 3-4 узлов. У особей в березняках неморальных с подлеском средней плотности возможны все варианты пространственного размещения боковых побегов, при этом отдельные побеги имеют длину 12-15 см и 8-12 узлов. У особей в березняках лугово-опушечных в Московской области стохастические ДПС несут по 2-3 побега с групповым или разрозненным расположением, длиной 6-15 см, состоящие из 5-8 узлов. У особей в березняках лугово-опушечных в Калужской области, кроме того, представлены стохастические ДПС с одним боковым побегом. У особей на зарастающих лугах представлены стохастические ДПС с 1-3 боковыми побегами, которые являются достаточно вариабельными по длине и числу междоузлий, а также положению боковых побегов на материнской оси. В условиях полной освещенности у стохастических ДПС число боковых побегов увеличивается в онтогенезе. Стохастические ДПС выполняют функцию заполнения кроны, особенно в неблагоприятных световых условиях. Обычно образуются в составе скелетных ветвей (на зарастающих лугах – в нижней зоне кроны), а не лидерной оси (рис 12.1).

2) Рогатковидные. Несут один развитый побег из венечной почки, возможно наличие 1-2 слаборазвитых побегов из боковых почек. Характерны для особей в лесных сообществах, как для лидерной оси, так и для скелетных ветвей в разных частях кроны. Длина побега из венечной почки обычно составляет 5-9 см, он несет 4-7 узлов, в виргинильном состоянии число узлов и длина побега из венечной почки увеличивается у ряда ДПС у особей в сосняках ксерофитно-зеленомошных и в липо-осиннике осоковом. У отдельных особей в светлых молодых березняках лугово-опушечных в «Калужских Засаках» длина побега из венечной почки превышает 20 см, он несет 11 узлов. Выполняют функции формирования каркаса кроны в составе моноподиально нарастающих зон скелетных ветвей, в качестве монохазиев в

понимании Н.Н. Ляшенко (1968) участвуют в симподиальном нарастании извилистых перевершиненных зон ветвей и систем разветвлений с псевдодихотомической организацией (рис. 12.2). Рогатковидные ДПС при отмирании апикальной почки можно отнести к частному случаю акротонного ветвления (Хохряков, Мазуренко, 1977).

3) Щетковидные. Главная особенность данного типа ДПС – преимущественно сплошное (возможны отдельные неветвящиеся узлы или их группы) расположение побегов из боковых почек. Соответствуют мезотонному типу ветвления при расположении самых длинных дочерних побегов в средней части материнской оси и равномерному ветвлению при отсутствии заметных различий между значениями количественных признаков боковых побегов. Особенно характерны для особей на зарастающих лугах, где расположены на скелетных ветвях преимущественно средней и верхней зон кроны. Количественные признаки боковых побегов переменны, однако у особей на зарастающих лугах в данном типе представлены в большей степени длинные боковые побеги (до 13-17 узлов, 13-27 см), а в лесных сообществах – короткие и средние (5-7 узлов, 2,5-9 см). В условиях оптимальной освещенности число боковых побегов варьирует в пределах 4-17, при этом в онтогенезе плотность боковых побегов возрастает, также увеличиваются их длины и число узлов. У имматурных особей в сосняках несут обычно 4 боковых побега, у отдельных имматурных особей – до 12, в липо-осиннике осоковом и березняках неморальных – 4-6. У отдельных имматурных особей в березняках лугово-опушечных с низкой сомкнутостью в «Калужских Засаках» число боковых побегов составляет 8-9. В виргинильном состоянии в сосняках и березняках число боковых побегов увеличивается до 6-10. В лесных сообществах щетковидные ДПС расположены обычно на лидерной оси и на ветвях верхней зоны кроны. На зарастающих лугах выполняют функции ассимиляции и заполнения кроны (рис. 12.3).

4) Кистевидные. Несут побеги из боковых и зачастую из вечнозеленых почек. У побегов из боковых почек расположение сплошное или разрозненное, самый длинный побег один, его формирует верхняя боковая или вечнозеленая почка. Соответствует акротонному типу ветвления. У особей в условиях оптимальной освещенности на зарастающих лугах в имматурном состоянии несут 3-10 боковых побегов, в виргинильном состоянии преобладают ДПС с 8 боковыми побегами, максимальное число составляет 17 побегов. У особей в имматурном состоянии в сосняках несут 3-4 боковых побега, в березняках – 4-5 боковых побегов, в липо-осиннике осоковом – 5-6 боковых побегов. В виргинильном состоянии в лесных сообществах кистевидные ДПС могут нести 6-10 боковых побегов. У особей, произрастающих в условиях полного освещения длина наиболее длинного побега составляет 14-20 см, он образован 10-12 узлами, на лидерных осях значения могут достигать 35 см и 17 узлов. У особей в сосняках

длина самого длинного побега составляет 7-8 см и 7-9 узлов в имматурном состоянии и 14-25 см и 7-12 узлов в виргинильном состоянии; в березняках – 14-19 см и 8-13 узлов (особенно в виргинильном состоянии); в липо-осиннике – 9-11 узлов и 8-11 см, на отдельных лидерных осях 15-35 см. При росте на зарастающих лугах такие ДПС формируются в составе как лидерной оси, так и скелетных ветвей средней и верхней зон кроны, и выполняют, прежде всего, скелетную функцию. У особей в лесных сообществах расположены на лидерной оси и выполняют скелетные, ассимиляционные и заполняющие функции, поскольку в условиях затенения на них образуется наибольшее число боковых побегов, в том числе длинных (рис. 12.4).

5) Короновидные. Характерная особенность данного типа ДПС – наличие т.н. псевдомутовки из венечных почек, определяющей акротонный тип ветвления. Ветвление из боковых почек при этом достаточно вариабельно. У особей на зарастающих лугах обычно формируют большое число боковых побегов (5-10 в имматурном и 8-17 в виргинильном состоянии) и по 2-4 побега из венечных почек. У особей в лесных сообществах ветвление из боковых почек зачастую близко к стохастическому типу (1-3 побега), из венечных почек формируется обычно два побега. При полном освещении побеги псевдомутовки достигают длины 15-35 см, состоят из 13-18 узлов. В сосняках ксерофитно-зеленомошных побеги псевдомутовки у имматурных особей имеют длину 4-7 см и состоят из 4-7 узлов, у отдельных ДПС виргинильных особей – 16-20 см и 9-10 узлов; у особей в сосняках бореально-неморальных – 10-15 см и 6-10 узлов; в березняках в Московской области – 5-10 см и 5-10 узлов; в липо-осиннике осоковом – 2,5-3 см и 5 узлов у имматурных особей и 10-11 см и 7-8 узлов у виргинильных особей. В Калужской области в березняках неморальных длина побегов псевдомутовки может составлять 16-25 см, 16-19 узлов, отдельные ДПС несут по три побега в псевдомутовке, при этом число побегов из боковых почек в этих сообществах может составлять 4-5. У особей на зарастающих лугах формируются в большей степени в составе лидерной оси и, наряду с кистевидными ДПС, играют ключевую роль в формировании скелета кроны, характерного для открытых пространств, поскольку на основе мощных побегов из венечных почек развиваются наиболее долгоживущие скелетные ветви кроны (рис. 12.5). Ранее (Стаменов, 2016б) нами было установлено, что у особей, произрастающих в лесных сообществах, в прегенеративном периоде онтогенеза короновидные ДПС не играют большой роли в формировании скелета кроны. Дальнейшие исследования показали, что короновидные ДПС с двумя побегами из венечных почек и слабыми или отсутствующими побегами из боковых почек наряду с рогатковидными ДПС образуют системы развилок лидерной оси и скелетных ветвей при проявлениях полиархической организации в кроне у особей,

произрастающих в лесах разных типов (особенно в сосняках). В то же время у особей нормальной жизненности в лесных сообществах короновидные ДПС действительно формируются спорадически, зачастую в виде укороченных ветвей второго порядка, не несущих скелетные функции. Короновидные ДПС с двумя побегами из венечных почек и с отмершей апикальной почкой, отмеченные в лесных сообществах, соответствуют дихазию (Ляшенко, 1968). Образование псевдомутовок из сближенных побегов в верхней части материнской оси отмечено и у других видов рода *Quercus* (Антонова и др., 2011).

У отдельных стохастических ДПС на скелетных ветвях имматурных особей, произрастающих в сосняках ксерофитно-зеленомошных и липо-осиннике осоковом, отмечено плоскостное строение: угол расхождения между боковыми побегами близок к 180°. Однако большинство ДПС как стохастического, так и других типов имеют объемное (т.е. трехмерное) строение.

Описанные нами типы ДПС выделены на основе элементарного, а не годовичного побега. Мы также рассмотрели варианты сочетаний ДПС на основе элементарных побегов при наличии двух и более элементарных побегов в составе годовичного побега (табл. 10).

Таблица 10

Сочетания двухлетних побеговых систем на базе весеннего и летнего побегов в пределах годовичного побега у особей *Quercus robur* в сообществах заповедника «Калужские Засеки»

Тип ДПС на базе летнего элементарного побега	Тип ДПС на базе весеннего элементарного побега					
	Нв	Ст	Рг	Щт	Кс	Кр
Березняк неморальный						
Нв	2	2				
Ст		1		2		
Рг						
Щт	1	1				
Кс						
Кр	1					
Березняк лугово-опушечный						
Нв	1	1				1
Ст		3		1		
Рг				1		
Щт		1		2		1
Кс						
Кр						
Зарастающий мезофитный луг						
Нв	2	2		1	1	
Ст				2	1	1

Тип ДПС на базе летнего элементарного побега	Тип ДПС на базе весеннего элементарного побега					
	Нв	Ст	Рг	Щт	Кс	Кр
Рг						
Щт		5		6	1	
Кс		2			1	2
Кр				2	1	

Примечание. Типы ДПС: Нв – неветвящийся, Ст – стохастический, Рг – рогатковидный, Щт – щетковидный, Кс – кистевидный, Кр – короновидный

С увеличением уровня освещенности возрастает и число возможных комбинаций типов ДПС. При полной освещенности наиболее характерны годовые побеги из двух щетковидных либо стохастической и щетковидной ДПС, в то время как при весеннем неветвящемся побеге летний также не ветвится.

Мы рассмотрели соотношение между неветвящимися и всеми ветвящимися типами ДПС, а также распределение ветвящихся типов (табл. 11).

Таблица 11

Соотношение между неветвящимися двухлетними побеговыми системами (ДПС) и совокупностью ветвящихся типов ДПС у особи *Quercus robur*

Онтогенетическое состояние, размер выборки	Доля ДПС от общего числа, %	
	Неветвящиеся	Все ветвящиеся
Липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами		
$im_1, n = 62$	42	58
$im_2, n = 15$	20	80
$v_1, n = 19$	26	74
Сосняки ксерофитно-зеленомошные		
$im_1, n = 25$	36	64
$im_2, n = 106$	43	57
$v_1, n = 34$	15	85
Сосняки бореально-неморальные		
$im_1, n = 98$	53	47
$im_2, n = 53$	53	47
$v_1, n = 12$	17	83
Березняки неморальные в Московской области		
$im_1, n = 45$	58	42
$im_2, n = 42$	40	60
$v_1, n = 17$	18	82

Продолжение таблицы 11

Онтогенетическое состояние, размер выборки	Доля ДПС от общего числа, %	
	Неветвящиеся	Все ветвящиеся
Березняки неморальные в «Калужских Засаках»		
$im_1, n = 83$	33	67
$im_2, n = 55$	53	47
Березняки лугово-опушечные в «Калужских Засаках»		
$im_1, n = 57$	37	63
Зарастающие мезофитные луга		
$im_1, n = 43$	23	77
$im_2, n = 53$	6	94
$v_1, n = 102$	7	93

Примечание. Индексы онтогенетических состояний: im_1 и im_2 – имматурное состояние первой и второй подгруппы соответственно, v_1 – виргинильное состояние первой подгруппы

При переходе к стадии благонадежного подроста (виргинильное состояние первой подгруппы) доля неветвящихся ДПС во всех сообществах и условиях освещения существенно ниже, чем в имматурном состоянии первой подгруппы. Мы связываем это с усилением ассимиляционных процессов при переходе к устойчиво выраженной древовидной форме. В то же время значительная перестройка организации кроны может происходить и в имматурном состоянии второй подгруппы, в первую очередь, в стабильных условиях равномерного и полного освещения на зарастающих лугах. А при затенении в лесах различных типов складывается достаточно неоднородная световая обстановка, обусловленная пространственной и временной динамикой световых пятен из-за различий в плотности ярусов. Поэтому у имматурных особей, произрастающих в лесах, при переходе ко второй подгруппе имматурного состояния изменение доли неветвящихся ДПС не имеет единообразного характера.

В табл. 12 показано соотношение между ветвящимися типами ДПС у прегенеративных особей *Q. robur* для каждого онтогенетического состояния по типам сообществ.

Таблица 12

Распределение ветвящихся типов двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей

Quercus robur

Онтогенетическое состояние, размер выборки	Доля ДПС от общего числа, %				
	Ст	Рг	Щт	Кс	Кр
Липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами					
$im_1, n = 36$	59	14	14	0	13
$im_2, n = 12$	33	0	17	25	25
$v_1, n = 14$	43	29	7	14	7

Онтогенетическое состояние, размер выборки	Доля ДПС от общего числа, %				
	Ст	Рг	Щт	Кс	Кр
Сосняки ксерофитно-зеленомошные					
<i>im</i> ₁ , n = 16	75	19	0	0	6
<i>im</i> ₂ , n = 60	77	5	5	2	11
<i>v</i> ₁ , n = 29	52	17	11	10	10
Сосняки бореально-неморальные					
<i>im</i> ₁ , n = 46	65	15	9	9	2
<i>im</i> ₂ , n = 25	68	0	8	8	16
<i>v</i> ₁ , n = 10	70	10	10	10	0
Березняки неморальные в Московской области					
<i>im</i> ₁ , n = 19	84	5	11	0	0
<i>im</i> ₂ , n = 25	76	4	8	12	0
<i>v</i> ₁ , n = 14	36	7	14	14	29
Березняки неморальные в «Калужских Засаках»					
<i>im</i> ₁ , n = 56	75	5	14	0	6
<i>im</i> ₂ , n = 26	46	4	27	12	11
Березняки лугово-опушечные в «Калужских Засаках»					
<i>im</i> ₁ , n = 36	61	3	22	3	11
Зарастающие мезофитные луга					
<i>im</i> ₁ , n = 33	45	6	22	3	24
<i>im</i> ₂ , n = 50	52	4	14	14	16
<i>v</i> ₁ , n = 95	24	0	46	18	12

Примечание. Типы ДПС: Ст – стохастический, Рг – рогатковидный, Щт – щетковидный, Кс – кистевидный, Кр – короновидный. Индексы онтогенетических состояний см. в табл. 11

В имматурном состоянии первой подгруппы *Q. robur* во всех лесных сообществах доля стохастических ДПС существенно выше 50%. Менее половины от общей доли стохастические ДПС составляют только на зарастающих лугах. В условиях полного освещения также наиболее выражено увеличение доли ДПС с регулярным ветвлением (щетковидный тип) в онтогенезе – от имматурного к виргинильному состоянию. В лесных сообществах у особей в виргинильном состоянии формируются кистевидные и короновидные ДПС, зачастую отсутствующие у имматурных особей. В то же время в условиях полного освещения все типы ветвящихся ДПС уже представлены в имматурном состоянии, а онтогенетические преобразования на уровне ДПС осуществляются, в первую очередь, через увеличение варьирования числа и значений количественных характеристик боковых побегов. Кроме того, в виргинильном состоянии ветвящиеся ДПС на зарастающих лугах образуют максимальное число боковых побегов. В лесных сообществах у стабильных элементов конструкции кроны – стохастических ДПС – в

онтогенезе наблюдаются увеличение значений количественных признаков боковых побегов, а также изменение их топологических характеристик, выражающееся, в частности, в «группировании» ветвящихся узлов на материнской оси.

У других видов деревьев, в частности, у *Tilia platyphyllos* Scop. в теневых условиях число боковых побегов на ДПС выше, чем при полной освещенности (Антонова, Шаровкина, 2012). Поскольку *T. platyphyllos* относится к толерантным видам, в отличие от конкурентного *Q. robur*, то можно полагать, что число боковых побегов, таким образом, является одним из показателей принадлежности вида к фитоценотической стратегии на уровне побеговых систем.

Мы соотнесли выделенные нами типы ДПС с классификациями Г.П. Белостокова (1983) и И.С. Антоновой с соавторами (2012), которая впервые и предложила термин «двухлетняя побеговая система».

В целом, ветвящиеся ДПС можно отнести к выделенным Г.П. Белостоковым (1983) побеговым системам с ассимилирующими листьями: одноструктурным на базе удлиненных годовичных побегов (кистевидные и короновидные ДПС с длинными побегами из пазушных почек), одноструктурным на базе укороченных годовичных побегов (отдельные рогатковидные и стохастические ДПС в условиях затенения), разноструктурным на базе удлиненных годовичных побегов (все типы ветвящихся ДПС со значительным различием в длине материнской оси и побегов из пазушных почек). При рассмотрении ДПС как части скелетной ветви она может наделяться функциями структурно-биологического комплекса (Белостоков, 1983).

Выделенные нами типы ДПС сопоставлены с морфофункциональной классификацией побеговых систем (ПС), предложенной И.С. Антоновой с соавторами (Антонова и др., 2012). Кистевидные и короновидные ДПС с очень длинными побегами из верхних боковых и венечных почек, расположенные на стволе и скелетных ветвях, можно соотнести с ростовыми ПС как по морфологическим характеристикам, так и функционально. Кистевидные и короновидные ДПС, с одной стороны, и ростовые ПС, с другой, характеризуются относительной немногочисленностью в кроне. Основные ПС, определяющие видоспецифичный рисунок кроны (2012), у *Q. robur*, на наш взгляд, правильнее выделять в конкретных экологических условиях, а не в качестве наследственно обусловленной системы, как у других видов (2012). Нам представляется, что при полной освещенности основным ПС у *Q. robur* соответствуют варианты мезотонных щетковидных ДПС, кистевидных и короновидных ДПС с многочисленными побегами из пазушных почек, расположенные преимущественно на скелетных ветвях; при затенении – стохастические ДПС. Кистевидные и короновидные ДПС, соответствующие основным ПС, отличаются от тех представителей своего типа, которые соответствуют ростовым ПС, не только формированием в составе скелетных ветвей, но и

меньшей разницей в длинах между самыми верхними и остальными побегами. Узкоконтурным ПС, которые И.С. Антонова выделила только у генеративных особей (Антонова и др., 2012), соответствуют и некоторые щетковидные ДПС с относительно короткими боковыми побегами преимущественно у виргинильных особей на зарастающих лугах. ПС, заполняющим пространство кроны, в наибольшей степени морфофункционально соответствуют неветвящиеся и стохастические ДПС, а морфологически – рогатковидные и в меньшей степени короновидные ДПС при иерархически-полиархической и полиархической организации кроны.

Таким образом, ДПС у прегенеративных особей *Q. robur* достаточно лабильны и на уровне морфофункционального типа, а типы обладают несколькими функциями, позволяющими приспособиться к различным условиям освещенности. При этом у различных типов ДПС, особенно у щетковидного, выражены и модальные классы для числа боковых побегов, что свидетельствует о квантированности ряда признаков ДПС. Квантированное распределение значений других количественных признаков, в частности, числа узлов элементарных побегов, отмечено у различных представителей рода *Quercus* О.Б. Михалевской (1994), которая рассматривала его как характерное свойство рода, обусловленное эндогенным ритмом развития побегов.

Количественные характеристики элементарных побегов по типам двухлетних побеговых систем. Длина побега определяется числом узлов и длиной междоузлий. Анализ значений количественных характеристик элементарных побегов позволяет сравнить стабильность числа узлов и длины междоузлия при онтогенетических перестройках и изменениях световых условий, выявить связь между интенсивностью ветвления и длиной материнской оси. Для количественного анализа побеговых систем мы рассматривали побеги весенней и летней стадий роста у виргинильных особей на зарастающих лугах заповедника «Калужские Засеки» и его охранной зоны совместно из-за отсутствия достоверных различий по значениям количественных признаков между весенними ($n = 55$) и летними ($n = 34$) приростами (для длины побегов $U_{эмп} = 798,5$, $U_{кр} = 739$; для числа узлов $U_{эмп} = 910,5$, $U_{кр} = 725$). В Московской области у виргинильных особей на зарастающих лугах рассматривали ДПС на базе побегов весенней стадии роста.

Мы приводим обобщенное графическое представление значений длин и числа узлов элементарных побегов прегенеративных особей *Q. robur* без разделения по онтогенетическим состояниям (рис. 13).

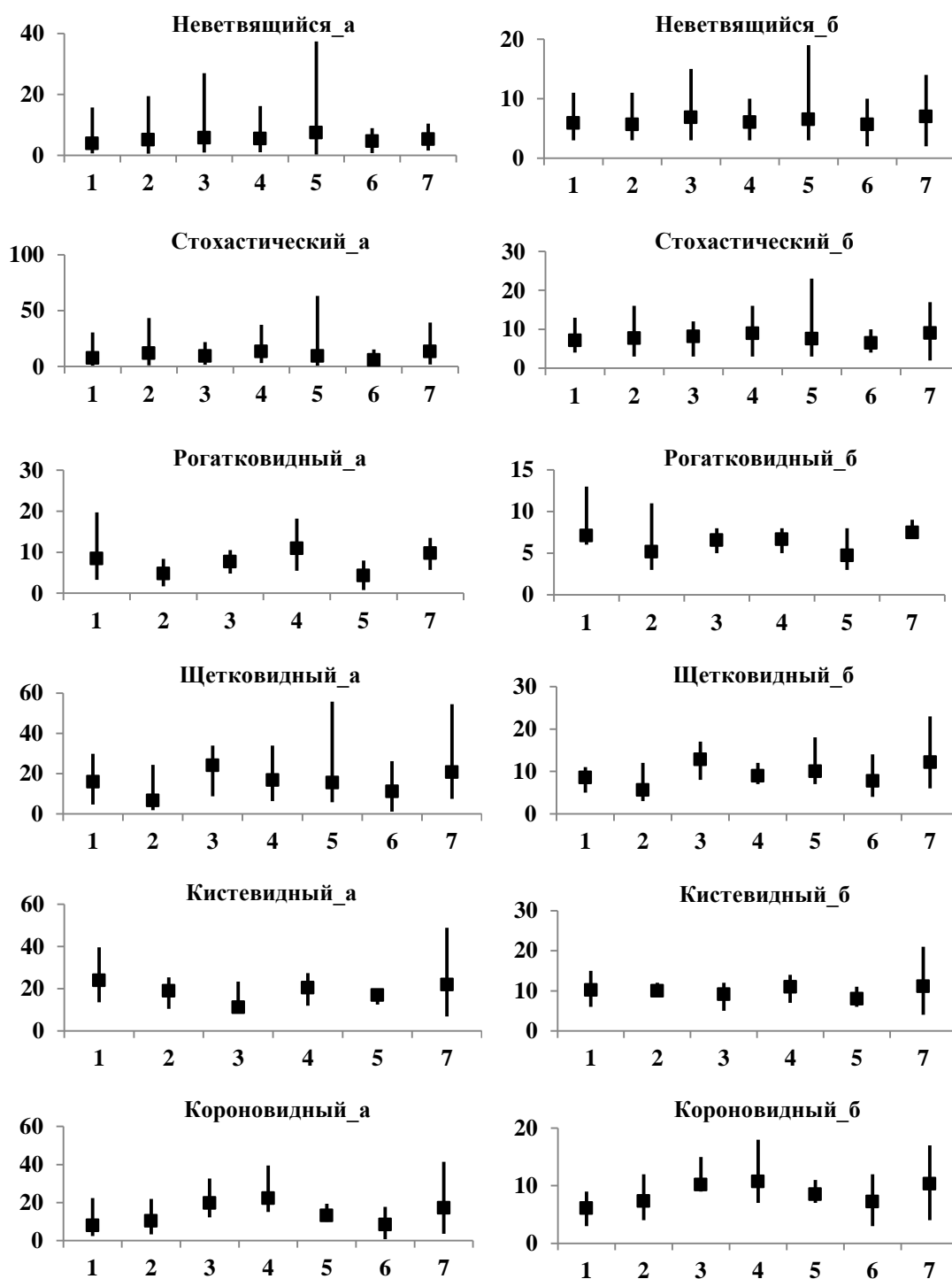


Рис. 13. Значения количественных признаков элементарных побегов прегенеративных особей *Quercus robur* по типам двухлетних побеговых систем. а – длина побега, см; б – число узлов. По оси абсцисс – типы сообществ: 1 – липо-осинник осоковый, 2 – сосняки ксерофитно-зеленомошные, 3 – сосняки бореально-неморальные, 4 – березняки неморальные в Московской области, 5 – березняки неморальные в Калужской области, 6 – березняки лугово-опушечные в Калужской области, 7 – зарстающие мезофитные луга

В табл. 13 мы приводим значения количественных признаков элементарных побегов для трех онтогенетических состояний.

Таблица 13

Средние значения длины элементарного побега и числа его узлов по типам двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur*

Онтогенетическое состояние	Значения количественных характеристик типов ДПС, $M \pm m_M$					
	Нв	Ст	Рг	Щг	Кс	Кр
Липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами						
im_1	4±0,6	6±0,6	7±1,5	14±2,9		4±0,9
	6±0,3	7±0,5	6±0,2	8±1		6±0,3
im_2		13±6,3 7±1,7				
v_1	6±2,7	10±2,6	11±3,3			
	8±1,2	7±1,1	8±1,7			
Сосняки ксерофитно-зеленомошные						
im_1	5±2	6±1,2				
	6±0,8	6±0,8				
im_2	5±1	11±1,5				8±1,2
	6±0,5	7±0,5				7±0,7
v_1	7±2,8	19±1,8	5±1		18±3,1	
	7±1,1	10±0,6	5±0,6		10±0,3	
Сосняки бореально-неморальные						
im_1	6±0,7	8±0,8	8±0,7	25±5,8	12±3,6	20±4,3
	7±0,3	8±0,3	7±0,4	14±2	8±1,5	11±1,5
im_2	6±0,7	12±1,4				
	7±0,4	9±0,5				
v_1		10±2,3				
		8±0,7				
Березняки неморальные в Московской области						
im_1	5±0,5	11±2				
	6±0,4	8±0,8				
im_2	6±1	15±1,8				
	6±0,5	10±0,7				
v_1		17±2,9				22±5,8
		9±1,2				11±2,5
Березняки неморальные в «Калужских Засаках»						
im_1	5±0,9	8±0,8		16±3,6		
	6±0,5	7±0,4		9±0,9		
im_2	10±2,5	15±4,7		21±5,9		
	7±0,6	10±1,4		11±1,3		

Онтогенетическое состояние	Значения количественных характеристик типов ДПС, $M \pm m_M$					
	Нв	Ст	Рг	Щг	Кс	Кр
Березняки лугово-опушечные в «Калужских Засаках»						
im_1	5±0,6	6±0,7		11±3,1		8±3,8
	6±0,4	7±0,3		8±1,4		7±1,8
Зарастающие мезофитные луга						
im_1	6±0,6	10±0,8		17±1,4		14±1,3
	6±0,7	8±0,4		10±1		10±0,7
im_2		14±1,1		17±2,5	24±1,6	25±3,4
		10±0,5		10±1	11±0,7	12±1,2
v_1	5±0,9	15±2,1		22±1,3	20±1,9	14±2,4
	8±1,4	9±0,8		13±0,6	13±2,1	9±1,3

Примечание. Первая строка каждой ячейки – длина побега, см, вторая строка – число узлов. Обозначения типов ДПС см. в табл. 10; $M \pm m_M$ – математическое ожидание и ошибка среднего; im_1 и im_2 – имматурное состояние первой и второй подгруппы соответственно, v_1 – виргинильное состояние первой подгруппы

Считается, что брахи- и ауксибласты у *Q. robur* не выражены в явной форме, по крайней мере, у древовидной биоморфы (Астапова, 1954), а наблюдаются только у кустовидного подростка (Белостоков, 1974). Мы проверили применимость этих представлений по отношению к исследованным нами элементарным побегам разных типов ДПС ввиду того, что у части типов ДПС в имматурном состоянии отмечены более высокие значения среднего числа узлов по сравнению со средней длиной побега. К брахибластам, в отличие от И.Г. Серебрякова (1952), мы отнесли такие элементарные побеги, общая длина которых составляет менее 5 см, а средняя длина междоузлия – менее 1 см. За ауксибласты в нашем исследовании мы приняли элементарные побеги с общей длиной более 20 см и средней длиной междоузлия более 2 см, а также элементарные побеги с общей длиной более 30 см, независимо от средней длины междоузлия. Побеги с длиной от 5 до 20 см можно отнести к промежуточным. Результаты анализа распределения показали, что среди неветвящихся ДПС от 55 до 90% элементарных побегов можно отнести к брахибластам, особенно велика их доля в имматурном состоянии первой подгруппы во всех лесных сообществах, в имматурном состоянии второй подгруппы доля остается большой в липо-осиннике осоковом и в сосняках ксерофитно-зеленомошных. Среди стохастических ДПС доля брахибластов наиболее высока у особей, произрастающих в липо-осиннике осоковом и в сосняках ксерофитно-зеленомошных: 40-60% в имматурном состоянии первой подгруппы. В других сообществах она составляет 20-40% от общего числа стохастических ДПС. Доля ауксибластов наиболее велика у щетковидных, кистевидных и

короновидных ДПС у имматурных особей второй подгруппы и виргинильных особей первой подгруппы на зарастающих лугах – 20-40%. Следовательно, образование укороченных побегов связано, в первую очередь, с начальными стадиями онтогенеза, а также неблагоприятными почвенными и световыми условиями. Интенсивность формирования удлиненных побегов увеличивается по мере взросления особи.

Известно, что для побегов древесных растений, в первую очередь, весеннего заложения, характерен линейный рост, заключающийся в равномерном растяжении и новообразовании клеток заложеного в предыдущем году вегетации побега (Серебряков, 1952). При этом соотношение между числом узлов и длиной междоузлий является, по-видимому, видоспецифичной характеристикой. У ряда видов число узлов (метамеров) не определяет длину побега (Михалевская, 2008). В частности, у *Populus tremula* длина элементарного побега больше связана с числом узлов (Бобровский, Бобровская, 1998), а у *Acer platanoides* и *Tilia plathyphyllos* Scop. – с длиной междоузлия (Бобровский, Бобровская, 1998; Антонова, Шаровкина, 2012). Мы провели сравнения выборок для оценки вклада длины междоузлия и числа узлов в изменение длины побега при переходах между типами ДПС, улучшении условий освещения и в онтогенезе (табл. 14-16).

Таблица 14

Достоверность различий значений количественных признаков между типами двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur* в пределах одного онтогенетического состояния по сообществам

Онтогенетическое состояние	Значения количественных признаков	
	Длина побега	Число узлов
Липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами		
im_1	Нв < Ст < Щг, Нв < Рг 195/133; 26/16; 33/27	Нв < Щг, 33/21,5
v_1	Различия недостоверны, 5/7	Различия недостоверны, 5/14
Сосняки ксерофитно-зеленомошные		
im_1	Различия недостоверны, 30/31	Различия недостоверны, 30/47,5
im_2	Нв < Ст, 284/193	Нв < Ст, 284/258
v_1	Нв < Ст, 19/9	Нв < Ст, 19/11,5
Сосняки бореально-неморальные		
im_1	Нв < Ст, 608/491	Нв < Ст, 608/463,5
im_2	Нв < Ст, 167/92	Нв < Ст, 167/121
Березняки неморальные в Московской области		
im_1	Нв < Ст, 143/83	Нв < Ст, 143/97
im_2	Нв < Ст, 109/42,5	Нв < Ст, 109/59

Онтогенетическое состояние	Значения количественных признаков	
	Длина побега	Число узлов
Березняки неморальные в «Калужских Засаках»		
im_1	Нв < Ст < Щт, 432/402,5, 105/83	Нв < Щт, 65/37,5
im_2	Нв < Ст, 116/102,5,	Нв < Ст, 116/102
Березняки лугово-опушечные в «Калужских Засаках»		
im_1	Нв < Щт, 49/46,5	Различия недостоверны, 162/179, 49/62,5
Зарастающие мезофитные луга		
im_1	Нв < Ст < Щт, 44/18, 28/9	Нв < Щт, 17/11
im_2	Ст < Кс, Ст < Кр, 53/15, 62/31	Ст < Кс, Ст < Кр, 53/50,5, 62/57
v_1	Нв < Ст < Щт, 50/28,5, 397/305,5	Ст < Щт, 397/270,5

Примечание: приведены сокращенные обозначения типов ДПС: Нв – неветвящийся, Ст – стохастический, Рг – рогатковидный, Щт – щетковидный, Кс – кистевидный, Кр – короновидный. Число слева от косой черты – значение $U_{кр}$, число справа от косой черты – значение $U_{эмп}$. При достоверных различиях значения $U_{кр}$ и $U_{эмп}$ приведены для каждой сравниваемой пары, при недостоверных по всем парам – для пар с минимальными и максимальными наблюдаемыми различиями средних значений признака (при наличии более одной пары). Знак < показывает достоверно более высокие значения признака. Отсутствие достоверных различий между частью пар сравнений не указано

Таблица 15

Достоверность различий значений количественных признаков между онтогенетическими состояниями для типов двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur* по сообществам

Тип ДПС	Значения количественных признаков	
	Длина побега	Число узлов
Липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами		
Нв	Различия недостоверны, 33/51,5	Различия недостоверны, 33/37,5
Ст	Различия недостоверны, 34/40	Различия недостоверны, 34/55
Сосняки ксерофитно-зеленомошные		
Нв	Различия недостоверны, 45/68, 20/25	Различия недостоверны, 45/73, 20/29
Ст	$im_2 < v_1$, 265/143,5	$im_2 < v_1$, 265/160
Сосняки бореально-неморальные		
Нв	Различия недостоверны, 564/728	Различия недостоверны, 564/726,5
Ст	$im_1 < im_2$, 180/157	Различия недостоверны, 180/189,5, 33/57

Тип ДПС	Значения количественных признаков	
	Длина побега	Число узлов
Березняки неморальные в Московской области		
Ст	$im_1 < im_2$, 101/90	Различия недостоверны, 101/102, 23/45
Березняки неморальные в «Калужских Засаках»		
Нв	Различия недостоверны, 290/336,5	Различия недостоверны, 290/334
Ст	$im_1 < im_2$, 172/163,5	$im_1 < im_2$, 172/161
Щт	Различия недостоверны, 13/22	Различия недостоверны, 13/21
Зарастающие мезофитные луга		
Нв	Различия недостоверны, 17/27,5	Различия недостоверны, 17/28,5
Ст	$im_1 < im_2$, 133/121	$im_1 < im_2$, 133/107
Щт	Различия недостоверны, 11/23, 88/97	Различия недостоверны, 11/23, 88/90
Кс	Различия недостоверны, 37/45	Различия недостоверны, 37/63,5
Кр	$im_1 < im_2$, 15/8,5	Различия недостоверны, 15/19,5, 18/21

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 14

Таблица 16

Достоверность различий значений количественных признаков между сообществами по типам двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur* для каждого онтогенетического состояния

Тип ДПС	Значения количественных признаков	
	Длина побега	Число узлов
im_1		
Нв	Липо-осиник осоковый < Сосняки бореально-неморальные, 520/439,5	Липо-осиник осоковый < Сосняки бореально-неморальные, 520/461
Ст	Липо-осинник осоковый, сосняки ксерофитно-зеленомошные < Зарастающие луга, березняки неморальные в Московской области, 113/100,5	Сосняки ксерофитно-зеленомошные < березняки неморальные в Московской области, 60/48,5
Щт	Различия между всеми сообществами недостоверны, 8/15, 13/16	Различия между всеми сообществами недостоверны, 8/19, 13/25,5

Тип ДПС	Значения количественных признаков	
	Длина побега	Число узлов
im_2		
Нв	Различия между всеми сообществами недостоверны, 167/184, 173/191	Различия между всеми сообществами недостоверны, 96/110, 173/178
Ст	Сосняки ксерофитно-зеленомошные < березняки неморальные в Московской области, 322/254	Сосняки ксерофитно-зеленомошные < сосняки бореально-неморальные, березняки неморальные, зарастающие луга, 284/252,5
Щт	Различия между всеми сообществами недостоверны, 11/24	Различия между всеми сообществами недостоверны, 11/24,5
Кр	Сосняки ксерофитно-зеленомошные < зарастающие луга, 13/0	Сосняки ксерофитно-зеленомошные < зарастающие луга, 13/4
v_1		
Нв	Различия между всеми сообществами недостоверны, 6/16,5, 6/14	Различия между всеми сообществами недостоверны, 4/9, 6/13
Ст	Липо-осинник осоковый, сосняки бореально-неморальные < Сосняки ксерофитно-зеленомошные, 25/15,5	Липо-осинник осоковый < Сосняки ксерофитно-зеленомошные, 25/21

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 14

Сравнение значений и коэффициента вариации у числа узлов и длин элементарных побегов *Q. robur* между типами ДПС при смене режимов освещенности и в онтогенезе показывают, что число узлов является более стабильной характеристикой, чем длина междоузлия. У всех типов ДПС в большинстве онтогенетических состояний в каждом сообществе варьирование более сильное у длины побега, чем у числа узлов. Однако вклад увеличения длины междоузлий в возрастание длин элементарных побегов у прегенеративных особей *Q. robur* менее значительный, чем это отмечено для *Acer platanoides* (Бобровский, Бобровская, 1998). Наиболее регулярной морфогенетической закономерностью является удлинение побега при переходе от неветвящихся ДПС к ветвящимся и от стохастически к регулярно ветвящимся, особенно в условиях полного освещения. У некоторых других видов деревьев, в частности, у *Tilia platyphyllos*, в условиях полного освещения также выявлены достоверные различия между значениями количественных признаков по типам ДПС (Антонова, Шаровкина, 2012). Кроме того, Р. Raimbault и М. Tanguy (1993) отметили, что у наиболее длинных и мощных элементарных побегов, формирующихся в кронах молодых особей деревьев, образуется наибольшее число побегов из пазушных почек.

О.Б. Михалевская, исследуя элементарные побеги у представителей рода *Quercus*, выявила высокую степень варьирования для числа метамеров на уровне кроны одной особи и всей ценопопуляции (1994). Несмотря на большее постоянство числа узлов по сравнению с длиной элементарного побега, мы также установили достаточно высокое варьирование числа узлов у исследованных нами ДПС. В имматурном состоянии в лесных сообществах варибельность длин и числа узлов элементарных побегов более высокая, чем на зарастающих лугах. В целом, варьирование значений признаков усиливается в онтогенезе. Явная связь степени варьирования значений признаков с типом ДПС нами не отмечена.

5.2. Летнее побегообразование у прегенеративных особей *Quercus robur*

Летнее побегообразование является характерной особенностью *Q. robur*, его причины связаны как с благоприятным световым и термическим режимом (Серебряков, 1962), так и с сочетанием достаточного количества осадков и суммой эффективных температур при меньшей зависимости от условий освещения (Грудзинская, 1960). Мы проанализировали распределение летних элементарных побегов по сообществам для имматурного состояния и виргинильного состояния первой подгруппы, используя в качестве счетной единицы не ДПС, а годичный побег (табл. 17).

Таблица 17

Распространенность полициклических годичных побегов у прегенеративных особей *Quercus robur*

Онтогенетическое состояние, размер выборки	Доля годичных побегов с двумя и более элементарными побегами от общего числа годичных побегов, %
Липо-осинник осоковый с парцеллами с редким подлеском и ветровальными окнами	
<i>im</i> ₁ , n = 58	5
<i>im</i> ₂ , n = 13	15
<i>v</i> ₁ , n = 19	0
Сосняки ксерофитно-зеленомошные	
<i>im</i> ₁ , n = 25	0
<i>im</i> ₂ , n = 105	1
<i>v</i> ₁ , n = 31	10
Сосняки бореально-неморальные	
<i>im</i> ₁ , n = 138	1
<i>im</i> ₂ , n = 94	2
<i>v</i> ₁ , n = 27	0

Онтогенетическое состояние, размер выборки	Доля годовых побегов с двумя и более элементарными побегами от общего числа годовых побегов, %
Березняки неморальные в Московской области	
$im_1, n = 87$	2
$im_2, n = 82$	5
$v_1, n = 34$	9
Березняки неморальные в «Калужских Засаках»	
$im_1, n = 77$	8
$im_2, n = 53$	4
Березняки лугово-опушечные в «Калужских Засаках»	
$im_1, n = 48$	19
Зарастающие мезофитные луга	
$im_1, n = 51$	25
$im_2, n = 76$	34
$v_1, n = 90$	40

Примечание. Индексы онтогенетических состояний: im_1 и im_2 – имматурное первой и второй подгрупп соответственно, v_1 – виргинильное первой подгруппы

Наибольшая доля летних, или Ивановых побегов отмечена в условиях полного освещения на зарастающих лугах, в других сообществах их формирование отмечалось спорадически. На зарастающих лугах наблюдается увеличение интенсивности летнего побегообразования в онтогенезе.

Мы проверили достоверность различий между весенними и первыми летними элементарными побегами одного годового побега (независимо от наличия ветвления и его характеристик) по значениям количественных признаков на зарастающем лугу в Московской области. На зарастающих лугах заповедника «Калужские Засаки» и его охранной зоны мы не измеряли значения количественных признаков у летних побегов имматурных особей, а для побегов весенних и летних стадий роста у виргинильных особей, как было указано выше, не выявлены значимые различия по значениям количественных признаков. В связи с этим данные по количественным признакам летнего побегообразования в Калужской области мы не приводим (табл. 18). Длина побега и число узлов летних элементарных побегов достоверно больше, чем у весенних, во всех онтогенетических состояниях (у im_1 $T_{кр} = 6,5$, $T_{эмп}$ для длины побега и числа узлов – 1 и 3 соответственно; у im_2 $T_{кр} = 30$, $T_{эмп}$ для длины побега и числа узлов – 9 и 5,5 соответственно; у v_1 $T_{кр} = 21$, $T_{эмп}$ для длины побега и числа узлов – 18 и 17 соответственно). Достоверное увеличение длины побега у летних элементарных побегов наблюдается от первой ко второй подгруппе имматурного состояния ($U_{кр} = 36$, $U_{эмп} = 33$).

Единичные летние побеги достигают длины 90 см, годовичные побеги, содержащие их в своем составе, соответствуют материнским осям гигантских суперростовых ПС, выделенных И.С. Антоновой для *Diospyros lotus* L., *Ulmus laevis* Pall., *Acer* sp. и т.д. (Антонова и др., 2012).

Таблица 18

Средние значения количественных признаков элементарных побегов у прегенеративных особей *Quercus robur* весенней и летней стадий роста на зарастающем лугу в Московской области

Онтогенетическое состояние, число годовичных побегов	Весенние побеги		Летние побеги	
	Длина побега, см	Число узлов	Длина побега, см	Число узлов
im_1 , n = 8	8±2	8±1,2	24±3,4	14±1,1
im_2 , n = 16	20±2,3	12±0,8	36±3,6	17±1,1
v_1 , n = 13	19±2,7	12±0,8	34±4	17±1,8

Примечания те же, что к табл. 17

Обращает на себя внимание достоверное различие между побегами весенней и летней стадий роста в виргинильном состоянии первой подгруппы, в отличие от зарастающих лугов Калужской области. Мы предполагаем, что такие отличия в росте летних побегов связаны не столько с действием абиотических факторов (заповедник «Калужские Засеки» расположен почти на 200 км южнее района исследований в Московской области и, следовательно, в условиях открытых пространств получает большее количество солнечной радиации), сколько с гетерогенным происхождением виргинильных особей *Q. robur* в Калужской области. Часть особей на зарастающих лугах в районе «Калужских Засек» представляет собой географические культуры, при этом географическое происхождение семенного материала, из которого они выросли, сейчас невозможно установить. Следовательно, количественные признаки летних побегов, характер летнего побегообразования можно отнести к своеобразным диагностическим признакам, свидетельствующим об успешности районирования особей *Q. robur* при создании географических культур. Кроме того, в виргинильном состоянии на интенсивность летнего побегообразования могут в большей степени, чем в имматурном состоянии, влиять погодные условия, поскольку по мере взросления дерева способность образовывать летние побеги снижается (Грудзинская, 1960), следовательно, эндогенный ритм побегообразования становится более чувствительным к внешним воздействиям. Поэтому различия в значениях количественных признаков летних побегов у виргинильных особей *Q. robur* в относительно близких участках ареала и аналогичных условиях освещения могут быть вызваны и различиями в погодных режимах тех вегетационных сезонов, в которые происходил рост летних побегов.

Летнее побегообразование выражается в распускании не только апикальной, но и боковых и венечных почек на элементарном побеге. Это явление отнесено И.А. Грудзинской к пролептическому побегообразованию (1960). А.П. Хохряков и М.Т. Мазуренко (2010) считали его видоспецифичным признаком. Аналогичное явление описано для хвойных видов деревьев (Матюхин, 2012). Мы изучали пролепсис не только у элементарного побега, но и у побегов из пазушных почек, образовавшихся на второй год жизни ДПС. При этом распускание апикальных почек у побегов, развившихся из пазушных почек, мы также рассматривали в качестве пролептического побегообразования (табл. 19).

Таблица 19

Число двухлетних побеговых систем с пролептическим побегообразованием у прегенеративных особей *Quercus robur* на зарастающих лугах

Онтогенетическое состояние	Пролептическое ветвление элементарных побегов	Пролептическое ветвление побегов из пазушных почек
im_1	5	10
im_2	12	18
v_1, v_2	2	2

Примечания те же, что и к табл. 17, а также v_2 – виргинильное состояние второй подгруппы

Наиболее интенсивное пролептическое побегообразование характерно для имматурного состояния второй подгруппы, однако наиболее сложные варианты его структурной организации, как показано ниже, наблюдаются в виргинильном состоянии.

У имматурных особей первой подгруппы пролептически ветвятся побеги псевдомутовки из венечных почек, также образуя псевдомутовку из собственных венечных почек. У имматурных особей второй подгруппы пролепсис элементарных побегов выражается в формировании либо удлиненного летнего побега (до 30-32 междоузлий) из одного из дистальных узлов весеннего, либо двух относительно коротких или средних по длине летних побегов первой и второй стадий роста в середине или второй половине материнской оси.

Пролепсис побегов из пазушных почек у имматурных особей второй подгруппы заключается в образовании длинных летних побегов из апикальных почек на двух-четырёх побегах, сформированных боковыми почками первой половины или середины элементарного побега. Кроме того, у имматурных особей второй подгруппы распускаются почки в одном-двух дистальных узлах весенних приростов побегов из боковых почек, расположенных в разных зонах элементарного побега. У имматурных особей второй подгруппы на побегах,

сформированных из вечнозеленых почек элементарного побега, также образуются один-три летних побега из собственных вечнозеленых почек.

У виргинильных особей первой подгруппы при пролептическом ветвлении элементарного побега ДПС образуются один-три относительно коротких побега из боковых почек в разных частях элементарного побега. При летнем распускании апикальных почек на побегах из боковых почек материнской оси ДПС побеги с двумя летними приростами в большинстве случаев расположены в дистальной части или во второй половине элементарного побега, в отдельных случаях - в его базальной части. Летние приросты побегов из боковых почек обычно длиннее весенних. При летнем распускании боковых и вечнозеленых почек пазушных побегов ДПС отмечены следующие закономерности. На элементарных побегах с четырьмя узлами побег с пролептическим ветвлением обычно развивается из почки третьего узла. На элементарных побегах с большим числом узлов побег с пролептическим ветвлением обычно расположен в верхней половине или в дистальной части элементарного побега. На элементарных побегах редко формируется несколько пролептически ветвящихся побегов из пазушных почек. Пролептически образовавшийся побег чаще всего формируется из почки седьмого или восьмого узла бокового побега (если длина несущего его побега из боковой почки больше восьми междоузлий), при большой длине несущего бокового побега первые пролептические побеги могут быть укорочены. Преобладают боковые побеги с одним пролептическим побегом, максимальное число пролептически образовавшихся побегов – пять. Летние приросты побегов из пазушных почек редко ветвятся пролептически. Длина побегов пролептического происхождения и характер изменения значений их длин в зависимости от положения на боковом побеге являются наиболее переменными характеристиками.

В условиях полного освещения на зарастающих лугах в центральной части ареала *Q. robur* (на примере Московской и Калужской областей) формирование Ивановых побегов у прегенеративных особей *Q. robur* позволяет максимально полно использовать световые ресурсы, ускоряя прирост в высоту лидерной осью и захват пространства скелетными ветвями. Пролептическое побегообразование способствует более плотному заполнению кроны. Полициклизм у других древесных видов, например, у представителей рода *Acer*, также связывается с комплексом эволюционных черт, предназначенных для поглощения света (Verdu, Climent, 2007). Кроме того, значения длины и числа узлов у вторых и последующих сезонных приростов могут служить индикатором оптимальности местообитания для интродуцированных из других частей ареала особей *Q. robur* в виргинильном состоянии. Так, у особей местного происхождения в Московской области летние побеги значительно превосходят весенние и по средней длине междоузлия, и по числу узлов. В то же время у посаженных особей различного

географического происхождения на зарастающих лугах Калужской области, при сходном благоприятном режиме освещения и несущественных отличиях от Подмосковья по прочим абиотическим факторам летние побеги сопоставимы с весенними либо более короткие.

Заключение по главе. Результаты анализа количественных и структурных признаков ДПС у прегенеративных особей *Q. robur* показали, 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. Тем самым, адаптация *Q. robur* к различиям в эколого-ценотических условиях, связанным с сукцессионным статусом сообщества, носит структурно-количественный характер и существенно отличается от поведения древесных видов других фитоценотических стратегий. В частности, у *Tilia platyphyllos*, обладающей пациентной (толерантной) стратегией, у побеговых систем в различных климатических условиях варьируют именно значения количественных признаков, а конструкция сохраняет относительное постоянство (Шаровкина, Антонова, 2011). Как и у других видов деревьев (Антонова и др., 2012, Недосеко, 2012), у *Q. robur* наибольшее разнообразие побеговых систем в прегенеративном периоде формируется в виргинильном состоянии. Специфика увеличения разнообразия организации побеговых систем различна для условий затенения и полного освещения. В условиях затенения по мере прохождения онтогенеза формируются наиболее разветвленные типы ДПС, отсутствующие на начальных стадиях; в условиях полного освещения в ходе развития особи усиливается варьирование интенсивности ветвления, в том числе за счет летнего побегообразования, а также увеличивается число боковых побегов.

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

В данном разделе рассмотрены принципы выделения жизненных форм и их подразделений (морфотипов) у *Q. robur* в сообществах в центральной части ареала вида. Описаны периоды роста ствола с формированием специфических ярусов ветвей, основные варианты скелетных 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.

6.1. Иерархические уровни побеговых систем у *Quercus robur*

Жизненная форма. При описании наблюдаемого разнообразия габитусов деревьев исследователи оперируют несколькими основными иерархическими категориями. Наиболее часто применяется высшая категория – жизненная форма (ЖФ). В основу выделения ЖФ положены особенности роста самых крупных осей, такие, как соотношение интенсивности роста главной оси и ветвей, длительность существования главной оси, степень ее ортотропности, число главных осей и ряд других признаков. Предложено несколько классификаций ЖФ деревьев, наиболее известными из которых являются иерархическая (Серебряков, 1962) и «популяционно-онтогенетическая» (Восточноевропейские, 1994; Smirnova et al., 1999). Кроме того, для описания разнообразия форм роста прегенеративных особей *Q. robur* в зависимости от ориентации побеговых систем в пространстве предложен большой набор терминов с уподоблением различным геометрическим фигурам и предметам (Белостоков, 1974, 1980; Иванова, Мазуренко, 2013).

Для систематизации и более полного описания изученного нами морфологического разнообразия особей *Q. robur* мы ввели собственную классификацию ЖФ. К важнейшим критериям разграничения ЖФ мы относим долю, которую составляет первичная главная ось от общей высоты особи, число биологически главных осей (одна первичная или несколько вторичных), направление их роста (ортотропное, плагиотропное, косо-наклонное). Биологически главная, или лидерная ось является более широким понятием, чем ствол, так как

включает в себя не только ортотропную ось, развивающуюся из гипокотилия (первичная ось), но и те оси, которые принимают на себя функции ствола (размещение ветвей и рост особи в высоту), т.е. вторичные оси. В соответствии с убыванием той доли, которую составляет высота первичной биологически главной (лидерной) оси, или ствола, от общей высоты особи, выделены следующие ЖФ:

1) Древоподобная одноосная (рис. 14.1). Первичная лидерная ось прослеживается на всем протяжении высоты особи, в верхней четверти у средневозрастных генеративных особей возможно образование нескольких осей замещения, обычно ортотропных. К данной ЖФ также относятся особи с перевершиниваниями ствола и отдельными осями из развилок ствола, которые значительно уступают по силе развития лидерной оси;

2) Древоподобная многоосная (рис. 14.2). Потеря первичной биологически главной оси обычно происходит после выхода особи в виргинильное состояние, в первой половине либо в третьей четверти высоты особи. Функцию лидерной оси принимает на себя одна или несколько осей замещения исходного ствола. Вариации особей данной ЖФ обусловлены различным углом прикрепления осей замещения ствола. В частности, отмечены варианты с Y-образной конфигурацией двух-трех основных осей замещения, с кроной из плагиотропно-поникающих осей замещения в форме, напоминающей раскрытый зонтик, а также переходные вариации между этими двумя основными. Варьирование особей внутри ЖФ также связано с числом последовательных развилок на осях замещения ствола;

3) Штамбовидная (рис. 14.3). В основных чертах сходна с древоподобной многоосной ЖФ, но замещение ствола вторичными лидерными осями происходит в имматурном состоянии, до формирования характерного древесного габитуса, обычно на высоте менее 1-1,5 м;

4) Одноствольный и кустовидный торчок (рис. 14.4);

5) Стланик. Лидерная ось растет плагиотропно на поверхности почвы, ориентация части скелетных ветвей может быть ортотропной (рис. 14.5).

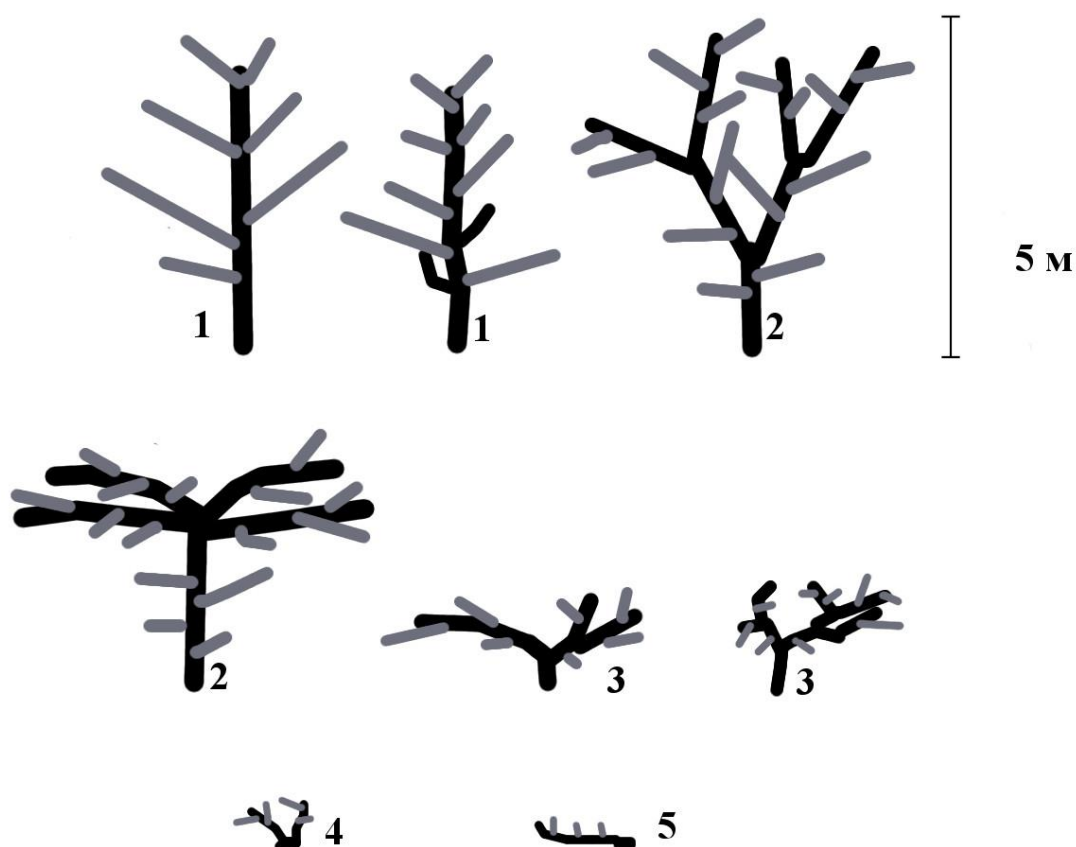


Рис. 14. Схемы жизненных форм у *Quercus robur*. 1 – древовидная одноосная, 2 – древовидная многоосная, 3 – штамбовидная, 4 – торчок (кустовидный), 5 – стланик. Черным цветом показаны первичная и вторичные биологически главные оси, серым цветом – скелетные ветви

ЖФ 1-3 включительно соответствуют жизненной форме одноствольного дерева на разных стадиях его онтогенеза, а ЖФ 5 – факультативному стланику в классификации, применяемой при популяционно-онтогенетических исследованиях (Восточноевропейские, 1994; Smirnova et al., 1999). У ЖФ 1-3 включительно отмечены особи с одним-двумя или большим числом относительно тонких осей из базальных спящих почек лидерной оси ближе к корневой шейке, но из-за низкой силы развития мы не сочли возможным отнести такие вариации к ЖФ немногоствольного и многоствольного дерева, присутствующим в популяционно-онтогенетической классификации (Восточноевропейские, 1994; Smirnova et al., 1999). Древовидная многоосная и штамбовидная ЖФ принципиально отличаются от ЖФ немногоствольного и многоствольного дерева наличием ствола, от которого отходят оси замещения, в отличие от «куста» из стволов, который напоминают эти две ЖФ. Древовидная многоосная и штамбовидная ЖФ могут формироваться в результате усыхания или обламывания

ствола. В виргинильном и молодом генеративном состояниях возможен переход ЖФ 1 в ЖФ 2. Иматурные особи второй подгруппы штамбовидной ЖФ могут приобретать древовидную многоосную ЖФ при дальнейшем онтогенезе.

У прегенеративных особей *Q. robur* широко известны т.н. одноствольные и кустовидные торчки (Смирнова и др., 1984; Истомина, 1993; Восточноевропейские, 1994; Evstigneev, Korotkov, 2016), которые, согласно исследованиям Г.П. Белостокова (1974, 1980), являются частным случаем кустовидного подростка. Важнейшая особенность кустовидного подростка – наличие многолетнего основания (ксилоподия) со спящими почками, из которых периодически развиваются надземные оси. У многих описанных нами особей штамбовидной ЖФ наблюдаются общие с кустовидным подростком черты, такие, как частые перевершинивания и симподиальное нарастание осей, отмирание части элементарных побегов. Однако многолетнее основание у особей штамбовидной ЖФ отсутствует или слабо развито, а вторичное побегообразование играет очень слабую роль в формировании побеговых систем. С другой стороны, собственно торчки мы наблюдали нечасто и, ввиду их хорошей изученности, специально не исследовали.

Основные критерии выделения категорий жизненности описаны в разделе «Объекты и методы». В соответствии с ними, нормальной жизненностью обладают только особи древовидной одноосной ЖФ. Особи древовидной многоосной и штамбовидной ЖФ, а также стланик обладают пониженной жизненностью. Дополнительные биоморфологические критерии для диагностирования категорий нормальной и пониженной жизненности у особей древовидных ЖФ рассмотрены нами при описании преобразования кроны *Q. robur* в онтогенезе в конкретных эколого-ценотических условиях. При отмирании элементарных побегов текущего года и низкой плотности ветвей высших порядков за счет отмирания ДПС, заполняющих крону, мы относим соответствующие особи всех ЖФ к категории низкой жизненности.

Морфотипы. Иерархически более низкая единица разнообразия крон деревьев не имеет общепринятого названия. Изменчивость габитусов деревьев на этом уровне связана с характеристиками ветвления: от расположения скелетных ветвей на стволе до характера заполнения кроны ветвями высших порядков. Несмотря на отсутствие широко распространенного термина, варианты строения кроны в различных эколого-ценотических условиях изучали И.Г. Серебряков (1962), Ю.В. Разумовский (1991), Н.Л. Казакова и И.С. Антонова (2015). Ряд французских исследователей при описании вариантов строения кроны плодовых деревьев использовали понятие «идеотип» (Costes et al., 2006).

В качестве иерархического подразделения ЖФ в связи с разнообразием вариантов строения кроны в сообществах различных сукцессионных стадий мы ввели категорию

морфотипа. Для разделения морфотипов использовали такие характеристики структуры кроны, как набор типов двухлетних побеговых систем (ДПС), организация скелетных ветвей и особенности их расположения на стволе, а также форма контура кроны. Всего выделено четыре морфотипа:

1) «Теневой широколиственных лесов». Характерен для особей широколиственных лесов разных типов. Онтогенез описан только в генеративном периоде. Чередование моно- и симподиального нарастания у ствола и скелетных ветвей. Форма кроны и контур скелетных ветвей могут быть достаточно переменными. Иерархически-полиархическая и полиархическая организация с образованием дихазиев играет основную роль в заполнении кроны.

2) «Теневой вторичных лесов». Характерен для особей сомкнутых сосняков и березняков. Онтогенез 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 значительной части осей разного порядка характерно слабое ветвление или его отсутствие. По мере взросления и старения особи усиливается полиархическая организация.

3) «Опушечный». Отмечен у особей разреженных березняков лугово-опушечных и их опушек с пятнами прямого солнечного света, а также для наиболее светлых участков ветровальных окон. Онтогенез устойчиво прослеживается в прегенеративном периоде. Для особей характерно сочетание высокого ростового потенциала у большинства элементарных побегов ствола и скелетных ветвей, интенсивного акро- и мезоакротонного ветвления, образования большого числа боковых побегов с формированием слаборазветвленных и симподиально нарастающих осей на ряде ветвей более высоких порядков. В ходе онтогенеза усиливается разнообразие форм, связанное с различным соотношением признаков высокого и низкого потенциала роста и ветвления.

4) «Луговой». Характерен для особей, произрастающих в условиях полного освещения. Онтогенез прослеживается на всем протяжении. Особь визуально напоминает систему из ярусов дугообразных ветвей разного размера, «вложенных» друг в друга. Нарастание осей неустойчиво-моноподиальное в течение длительного времени жизни особи. Для большинства осей разного порядка характерна высокая интенсивность ветвления с образованием большого числа боковых побегов, а также высокий потенциал роста, который проявляется в образовании удлиненных элементарных побегов и летнем побегообразовании с

формированием сложных побеговых комплексов. При регулярной закладке в составе ствола суперростовых побеговых систем (Антонова и др., 2012) с ветвлением из боковых и венечных почек, образующих псевдомутовку, возможно ускоренное достижение генеративного периода онтогенеза.

Для оценки роли развилок в формировании побеговых систем на уровне ствола, скелетных ветвей, ветвей третьего порядка мы пользуемся категориями иерархии и полиархии, предложенными С. Édelin (1991). Оси с минимумом развилок мы обозначаем как иерархические, с чередованием моно- и симподиально нарастающих осей, ветвящихся из боковых почек всех типов, и развилок – как смешанные иерархически-полиархические, с частым образованием развилок и минимумом ветвящихся из боковых почек осей, продолжительность нарастания которых составляет два года и более, – как полиархические. Также к полиархическим мы относим такие системы побегов, которые образованы почти исключительно симподиальными осями без ветвления из средних и верхних боковых почек. Контур таких осей воспринимается визуально как изломанный. К терминам «моно-, ди- и плейоказий», употребляемыми, в частности, Н.Н. Ляшенко (1968). По числу осей замещения в развилке мы выделяем ди-, три- и плейоказии, вслед за Н.Н. Ляшенко (1968), использующим эти термины для описания ветвления у тропических растений. Перегиб оси при симподиальном нарастании мы обозначаем как моноказий.

Периоды роста ствола. Ствол так же, как и скелетные ветви, играет неотъемлемую роль в кроне, объединяя группы и ярусы ветвей (Шитт, 1952; Мазуренко, Хохряков, 1991; Антонова, Азова, 1999; Антонова и др., 2012). Зонирование кроны по высоте с выделением отличающихся групп ветвей проводилось при исследовании ряда видов деревьев, в частности, *T. cordata* в городских условиях (Разумовский, 1991). Иностранные исследователи для вертикального зонирования ствола с ярусами ветвей использовали понятие «архитектурного градиента» с выделением в акропетальном направлении зон, подверженных базальному эффекту, акротонии и реитерации (Costes et al., 2006). По отношению к последовательности элементарных и годовых побегов лидерной оси *Q. robur*, отличающихся относительным единообразием в образовании скелетных ветвей, мы используем понятие «период роста». Кроме того, выделение периода роста ствола или лидерной оси отражает диалектическое единство разнокачественности ствола и ветвей, с одной стороны, и общности приростов ствола и ветвей в пределах одного цикла роста (Мазуренко, Хохряков, 1991).

Во всех вариантах путей преобразования кроны *Q. robur* в онтогенезе мы выделяем три основных периода роста (Стаменов, 2016а). Первый – неветвящийся, соответствует ювенильному онтогенетическому состоянию. Второй – слабоветвящийся: образование первых

ветвей со значительной долей стохастических ДПС в условиях оптимального освещения и неветвящихся ДПС при затенении. Соответствует имматурному состоянию, особенно первой его подгруппе. Образованные в нем ветви, в основном, недолговечны. Недолговечность первых по времени образования ветвей отмечена и в литературе (Серебряков, 1962).

Третий – характерный для ценогически обусловленной формы роста ритм закладки скелетных ветвей определенного типа. Начинается в имматурном состоянии второй подгруппы – виргинильном состоянии первой подгруппы и продолжается на протяжении генеративного периода онтогенеза. Начало виргинильной стадии в целом соответствует окончанию формирования описанной И.Г. Серебряковым четко выраженной древовидной формы (1962).

Дальнейшие исследования показали, что можно говорить и о четвертом периоде роста, который начинается с потерей биологически главной оси и образованием осей замещения, обычно в средневозрастном генеративном состоянии. Потеря выраженной биологически главной оси свидетельствует о завершении активного роста особи в высоту и переходе ее к периоду медленного роста, близкого к отмеченному И.Г. Серебряковым (1962).

Варианты строения скелетных ветвей. Вопрос типизации скелетных ветвей, ветвей от ствола, по терминологии И.С. Антоновой (Антонова, Белова, 2008; Антонова и др., 2012), описания их морфофункционального разнообразия, рассматривается разными исследователями, но с меньшим вниманием, чем элементарные и годовичные побеги. В частности, визуально-морфологическое описание ветвей у кустовидного подростка *Q. robur* предложено Г.П. Белостоковым (1974), групп ветвей у *Tilia cordata* – Ю.В. Разумовским (1991). Г.П. Белостоков также исследовал комплекс ветвей высших порядков, последовательно образуемых в составе скелетной ветви *Betula pubescens* Ehrh. (Белостоков, 1966а). Учитывая разнокачественность почек годовичного побега, П.Г. Шитт предложил очень удачное разделение ветвей на скелетные и обрастающие (Шитт, 1952). Наиболее разработан вопрос выделения типов ветвей с учетом их морфологических особенностей и функциональной роли в кроне у И.С. Антоновой с соавторами (Антонова, Тертерян, 1997; Антонова, Белова, 2008; Антонова и др., 2012). Мы типизировали разнообразие скелетных ветвей прегенеративных особей *Q. robur* на основании их геометрического контура, преобладающих типов ДПС, соотношения моноподиального и симподиального нарастания:

1) анизотропно-дугообразные ветви, слабонаклонные в своей базальной зоне и близкие к ортотропным в дистальной, преобладает иерархическая организация (рис. 15.1). В составе ветвей формируются длинные побеги из вечнозеленых почек псевдомутовки и заполняющие пространство побеги из боковых почек. Характерны для особей на зарастающих

лугах. Дугообразные ветви морфологически напоминают силлептические реитеранты в понимании P. Raimbault, M. Tanguy (1993);

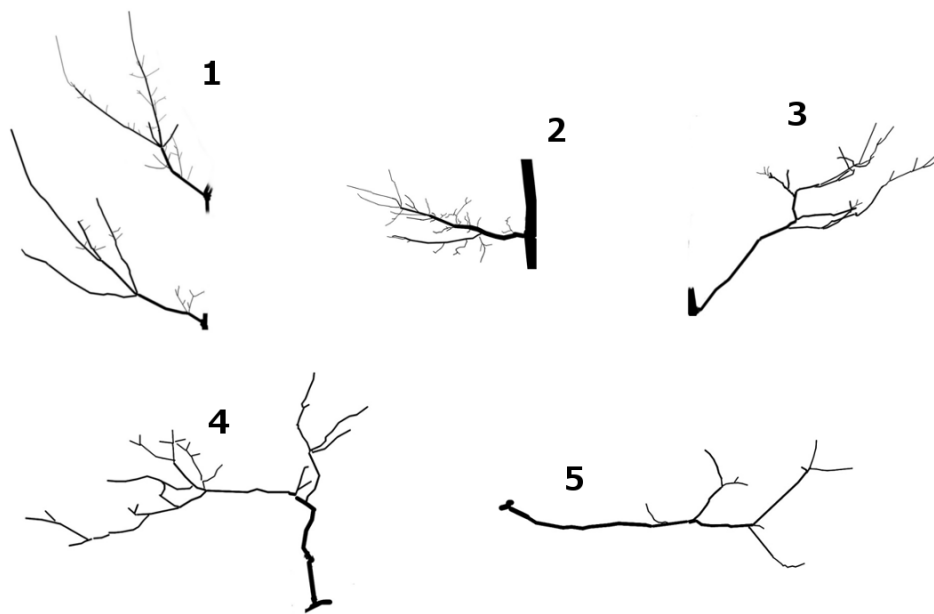


Рис. 15. Схемы вариантов организации скелетных ветвей у виргинильных особей *Quercus robur*. Обозначения см. в тексте

2) слабодугообразные ветви: длина плагиотропного отрезка ветви значительно превышает длину изогнутого, также преобладает иерархическая организация (рис. 15.2). Формируются в нижней части ствола у особей, произрастающих на зарастающих лугах, особенно в поймах малых рек, а также у особей в сосняках и березняках с редким подлеском и низкой сомкнутостью древостоя. Нарастание ветвей неустойчиво-моноподиальное, она состоит как из стохастических и рогатковидных, так и из короновидных и кистевидных ДПС. Ветви третьего порядка состоят в большей степени из стохастических ДПС;

3) плагиотропные и наклонные ветви с системами развилок (преобладание полиархической организации). Образуются у особей в лесных сообществах (сосняки, особенно включающие парцеллы с разреженным подлеском; ветровальные окна липо-осинника, см. рис. рис. 15.3, 15.4). Щетковидные, кистевидные и короновидные ДПС с большим числом побегов из боковых почек в составе таких ветвей формируются редко. При усилении полиархической организации на базе скелетной ветви формируются структуры, составленные из систем объемных развилок. Такие структуры особенно характерны для особей пониженной жизненности во всех типах лесов. Формируются и у особей нормальной жизненности в отдельных зонах ствола при старении ветвей и общем старении кроны;

4) наклонные ветви с широким континуумом переходов по углу прикрепления и со смешанной иерархически-полиархической организацией. Преобладают в лесных сообществах (рис. 15.5). Особенно характерны для средней и верхней зон кроны. Могут включать удлиненные неветвящиеся элементарные побеги, а также кистевидные ДПС с очень длинными и зачастую многочисленными побегами из боковых и венечных почек.

Скелетная ветвь может быть образована всеми выявленными и описанными выше типами ДПС. Последовательность расположения типов ДПС может быть непостоянной даже в пределах одного яруса ветвей. Вариабельность положения ДПС в системе ветви объясняется комплексом эндогенных (возраст ветви и коррелятивные отношения с ветвями других порядков) и экзогенных факторов (Белостоков, 1983). Преобладающий тип ДПС в составе скелетной ветви и тип ее нарастания, как выяснилось, достаточно тесно связаны. При преобладании в составе ветви щетковидных, кистевидных и интенсивно ветвящихся короновидных ДПС нарастание ветви преимущественно моноподиальное. У ветвей, образованных главным образом неветвящимися, стохастическими и рогатковидными ДПС, выше частота отдельных перевершиниваний и целых зон с симподиальным нарастанием. При преобладании рогатковидных ДПС и короновидных ДПС упомянутых ранее (в главе 5) «лесных» вариантов ветвь представляет собой систему развилок.

В целом, у особей в условиях полного освещения на зарастающих лугах основную роль в организации кроны и скелетных ветвей играют иерархические побеговые системы, в лесах разных типов – смешанные иерархически-полиархические и полиархические. У иерархически устроенных скелетных ветвей наблюдается наибольшее заполнение пространства благодаря распусканию почек разных зон элементарного побега, а ветви более высоких порядков, формируемые скелетной ветвью, также характеризуются регулярными паттернами заполнения пространства. Смешанные варианты развития скелетной ветви обычно не сохраняют биологически главную ось на всем протяжении ветви, а ее дочерние ветви переходят при дальнейшем развитии к полиархии разной степени выраженности. Они напоминают выделенные Г.П. Белостоковым (1974) вильчатые и зигзагообразные (при объемном искривлении ветви) скелетные ветви у кустовидного подростка *Q. robur*. При этом у скелетных ветвей смешанных вариантов отдельные зоны несут ДПС с регулярным – равномерным или акротонным – расположением побегов из боковых почек. При усилении отмирания апикальных почек на элементарных побегах различных частей кроны дальнейшее заполнение кроны происходит за счет образования систем развилок. У большинства особей в лесных сообществах развитие скелетных ветвей происходит по смешанному типу, что детально рассматривается при описании преобразования кроны в онтогенезе.

При описании положения ветвей третьего и более высоких порядков по отношению к «родительской» ветви мы используем термины «гипо-» и «эпитрофный» в понимании И.Г. Серебрякова (1952): у гипотрофных ветвей максимальный рост дочерних побегов наблюдается на нижней стороне, у эпитрофных, соответственно, на верхней. Для обозначения преобладания в определенном участке кроны гипо- или эпитрофных ветвей мы употребляем термины «гипо-» и «эпитония» соответственно в понимании Р. Raimbault и М. Tanguy (1993).

Преобразование кроны в онтогенезе описано в соответствии с перечисленными в «Объектах и методах» световыми режимами и приведенным выше набором морфотипов. Расположение глав, посвященных строению кроны в условиях определенного светового режима, в целом соответствует последовательности режимов в схеме (см. «Материалы и методы»). Исключение составляет глава 6.3, соответствующая световому режиму 3 и частично – «опушечному» морфотипу, но приведенная после описания особей в широколиственных лесах (режим 1).

Главная ось (ствол) выделена на ряде рисунков, отображающих организацию кроны, серым цветом для различения ствола и ветвей.

6.2. Особенности формирования кроны *Quercus robur* в широколиственных лесах без элементов оконной мозаики

Организация кроны у *Q. robur* рассмотрена преимущественно на примере средневозрастных генеративных особей древовидной одноосной и многоосной ЖФ в парковых дубняках. Эти сообщества выбраны в качестве модельных для отображения вариантов организации кроны у морфотипа *Q. robur* в разных типах широколиственных лесов ввиду относительно низкой плотности древостоя, позволяющей сфотографировать и зарисовать кроны особей без перекрытия соседними особями. Описана трансформация побеговых систем при переходе в старое генеративное состояние. Приведены отличия от побеговых систем особей, произрастающих в сомкнутых олигодоминантных лесах Подмосковья и полидоминантных дубравах «Калужских Засек».

Главной общей особенностью организации кроны у средневозрастных генеративных особей *Q. robur* во всех типах широколиственных лесов является способ ее заполнения. Ветви высших порядков состоят из цепочек рогатковидных и неветвящихся ДПС, а также отдельных стохастических ДПС и короновидных ДПС с двумя побегами из венечных почек. Акротонные

и мезоакротонные ДПС с большим числом побегов нехарактерны и формируются достаточно редко. Слабая разветвленность побеговых систем в генеративном периоде онтогенеза, усиливающаяся по мере старения особи, очевидно, является свойством, общим для древесных растений, поскольку отмечена и у других видов (Raimbault, Tanguy, 1993).

Межценотическая вариабельность в организации кроны *Q. robur* обусловлена, прежде всего, преобладающим углом прикрепления скелетных ветвей в сообществах с принципиально отличающимся световым режимом. По этому критерию выделяются особи с преобладанием наклонных ветвей смешанного иерархически-полиархического типа (см. типизацию скелетных ветвей в главе 6.1) в сомкнутых и парковых олиго- и полидоминантных широколиственных лесах и особи с преимущественно плагиотропными ветвями на опушках сомкнутых и разреженных дубняков. Следующие особенности организации ветвей, уже на более низких иерархических уровнях их строения, обуславливают как внутри-, так и межценотическую изменчивость: преобладающий тип нарастания главной оси ветви (неустойчиво-моноподиальное или симподиальное) и характер нарастания и ветвления дистальной зоны скелетных ветвей и ветвей третьего порядка на них. Кроме того, вклад в разнообразие вариантов строения кроны вносят наличие иррегулярных ветвей с функциями реитерантов или ветвей на основе водяных побегов, вариации по плотности ветвей на стволе. Мы рассматриваем организацию крон *Q. robur* в широколиственных лесах в следующей иерархической последовательности: характер нарастания и ветвления дистальной зоны скелетных ветвей, отличия между неустойчиво-моноподиальными и симподиальными скелетными ветвями, влияние эндогенного ритма и ценотических условий на угол прикрепления скелетной ветви, плотность ветвей на стволе, общие геометрические особенности кроны. На каждом иерархическом уровне сравниваются ценотически обусловленные особенности организации. Отдельно рассмотрены особи нормальной и пониженной жизненности.

У ветвей с неустойчиво-моноподиальным нарастанием по степени выраженности биологически главной оси в дистальной зоне скелетной ветви, а также ветвей третьего порядка можно несколько условно говорить о суженном и расширенном контурах ветви. При этом ветви третьего порядка на скелетных ветвях с преобладанием моноподиального нарастания, образовавшиеся до прекращения моноподиального роста у скелетной ветви, преимущественно гипотрофные.

Суженный контур образуется при сохранении биологически главной оси даже при перевершиниваниях, за счет чего угол расхождения между побегами из венечной и апикальной почки или двух венечных почек относительно небольшой (обычно не превышает 50-60°). В дистальной зоне ветви с узким контуром эпитрофные и гипотрофные ветви более высоких

порядков представлены в близких соотношениях, поэтому эпитония или гипотония не выражены. У скелетных ветвей с узкоконтурной дистальной зоной хронологически более ранние ветви третьего порядка отходят под острыми углами и, как правило, также обладают узкоконтурностью (рис. 16.1).



Рис. 16. Варианты организации кроны у генеративных особей *Quercus robur* в разреженном дубняке. 1–2, 5–7 – средневозрастное генеративное состояние. 3 и 4 – старое генеративное состояние. 1–4 – нормальная жизненность, 5–6 – пониженная жизненность, 7 – переход от пониженной к нормальной жизненности. Описание особенностей строения см. в тексте

Расширенный контур формируется у скелетных и ветвей более высоких порядков, наряду с их осями замещения, при полной потере биологически главной оси, замещением ее комплексом из развилок с большими углами расхождения между побегами из венечных почек, а также усилением ветвей третьего порядка, образование которых произошло до потери осью ветви апикального доминирования. Ортодропные ветви на вершине кроны чаще ширококонтурные. У скелетных ветвей с широким дистальным контуром ветви третьего порядка обладают большим разнообразием: они могут отходить от скелетной ветви под прямым углом, быть поникающими, включать оси с моноподиальным и симподиальным нарастанием. Дистальные зоны ветвей третьего порядка на таких скелетных ветвях представляют собой

большое разнообразие систем развилок – дихазиев и иногда плейоказиев. У средневозрастных генеративных особей, произрастающих в разреженных дубняках, гипотрофные ветви третьего порядка часто придают кроне поникающий облик (рис. 16.2).

Зачастую два упомянутых варианта заполнения дистальной зоны ветви трудно отграничить. Кроме того, они могут проявляться совместно в пределах кроны, образуя ряд переходов.

Помимо ветвей с преобладанием на большей части своей оси моноподиального нарастания, особи в широколиственных лесах формируют ветви с симподиальным нарастанием, визуально воспринимаемые как ломанные и многократно искривленные, напоминающие зигзагообразные, выделенные Г.П. Белостоковым (1974). В разреженных парковых дубняках такие ветви соответствуют силлептическим реитерантам в понимании Р. Raimbault и М. Tanguy (1993); их дистальная часть достигает вершины кроны. Вдоль симподиальных ветвей, помимо гипотрофных, формируются эпитрофные ветви третьего порядка (рис. 16.3, 16.4). В сомкнутых широколиственных лесах симподиальное нарастание выявлено не только у реитерантов, но и у остальных скелетных ветвей.

На угол прикрепления скелетных ветвей влияет не только режим освещения, но и эндогенный ритм развития особи. Регулярное образование ветвей под острым углом свидетельствует о снятии апикального доминирования, характерном для взрослых деревьев (Raimbault, Tanguy, 1993). Наши наблюдения показали, что прикрепление ветвей под острым углом наиболее характерно для особей нормальной жизненности в относительно однородных условиях освещения. У особей, произрастающих на опушках в условиях ассиметричного освещения, ветви с плагиотропной конфигурацией продолжают закладываться и после снятия апикального доминирования, а нижние, наиболее плагиотропные, ветви не отмирают, в отличие от наблюдений Р. Raimbault и М. Tanguy (1993).

Достаточно большие визуальные различия между кронами различных особей в пределах одного сообщества и между сообществами обусловлены гетерогенностью распределения скелетных ветвей вдоль ствола. У ряда особей с узкоконтурным строением дистальных зон скелетных ветвей скелетные ветви с высокой плотностью расположены в верхней половине ствола, что визуально придает особи вид широкого веника или пучка стрел (рис. 16.1). Особенно такие зоны повышенной плотности характерны для особей, произрастающих в разреженных дубняках. В сомкнутых широколиственных лесах расположение ветвей более равномерное. У особей с широким или промежуточным контуром ветвей в дистальной зоне ветви расположены относительно неравномерно, но не связаны с зонами кроны (рис. 16.2). В дубо-кленовниках с высокой плотностью особей, сформировавшихся при заполнении

ветровальных окон, плотность ветвей на стволе наиболее высокая, в результате чего ствол выглядит покрытым «шапкой» относительно коротких ветвей, отчасти напоминая *Picea abies*, *Populus tremula*, *P. pyramidalis* узкопирамидальной формы. Такие высокая плотность вторичных ветвей и интенсивное побегообразование из спящих почек возникают при резком увеличении освещенности, например, при усыхании части особей древостоя и снижения плотности крон (Пятницкий, 1963). При преобладании живых деревьев и более сильном затенении вторичные ветви расположены на стволе относительно редко, а первичные ветви, напротив, отмирают в меньшей степени.

Общие особенности геометрии кроны обусловлены степенью ортотропности ствола и расположением кроны на стволе. В разреженных дубняках ствол на большем протяжении сохраняет ортотропную ориентацию, коленчатые перегибы и вилочные оси замещения формируются редко, в отличие от сомкнутых широколиственных лесов. У старых генеративных особей на опушках разреженных дубняков крона расположена ниже по сравнению с особями внутри древостоя и в более сомкнутых сообществах (рис. 16.4). Достаточно низкое расположение кроны отмечено и у солитерных особей *Q. robur* в условиях южной тайги и подтайги (Дятлов, 2007), а также у особей *T. cordata* в одиночных и разреженных городских насаждениях (Разумовский, 1991).

В разреженных дубняках прослежено преобразование кроны в онтогенезе от средневозрастного до старого генеративного состояния. У особей со суженным контуром дистальной зоны ветвей в течение средневозрастного генеративного состояния наблюдается акропетальное усыхание скелетных ветвей и формирование отдельных удлиненных ветвей, выходящих за контур кроны либо достигающих ее вершины. Усиливается вариабельность ветвей третьего порядка в верхней зоне кроны. При переходе к старому генеративному состоянию отмирает большая часть скелетных ветвей, кроме массива ветвей верхушечной зоны и отдельных реитеративных. У основания высохших ветвей развиваются короткие (до 2 м) плагиотропные вторичные ветви. У особей с ширококонтурными ветвями в течение средневозрастного генеративного состояния интенсивно развиваются комплексы дихазиев на гипотрофных ветвях третьего порядка и в дистальных зонах скелетных ветвей. Одновременно с этим усиливается роль эпитрофных ветвей в периферической зоне кроны, особенно у скелетных ветвей опушечных особей, обращенных в открытое пространство. В старом генеративном состоянии на большинстве скелетных ветвей нижней и средней зоны преобладают эпитрофные комплексы ветвей высших порядков. Усиливаются позиции реитеративных ортотропных симподиально нарастающих ветвей с зонтичными дистальными зонами из плагиотропных осей. Плагиотропный рост усиливается и у ветвей третьего порядка в различных зонах кроны.

Нарастает симподизация кроны как на уровне скелетных ветвей, так и при замещении ствола рядом конкурирующих осей. Кроме того, в кроне формируются отдельные секторы с более высокой плотностью генеративных побегов. Эти секторы формируются преимущественно на сгруппированных удлинённых моноподиально нарастающих осях из кистевидных ДПС, формируемых на реитерантах. Вероятно, таким образом происходит частичное омоложение побеговых систем особи (рис. 16.3, 16.4). Длинные побеги у стареющих особей в составе частичных пролептических эпитонных реитерантов выполняют, кроме того, функцию поддержания массы фотосинтезирующих побегов (Raimbault, Tanguy, 1993). Усиление позиций эпитрофных ветвей, особенно частичных пролептических реитерантов, сопутствует общему старению особи (Raimbault, Tanguy, 1993).

Особи пониженной жизненности в разреженных дубняках не достигают старого генеративного состояния. В средневозрастном генеративном состоянии для них характерны: частое образование плагиотропных симподиальных скелетных ветвей, низкая плотность ветвей третьего порядка во всех зонах скелетных ветвей, образование коротких эпитрофных (в значительной степени вторичных) ветвей вдоль скелетной ветви, образование плагиотропных перевершиниваний ствола и множественных осей его замещения (рис. 16.6).

При радикальном улучшении световых условий в разреженных дубняках (например, при выпадении соседних деревьев из древостоя) у особей пониженной жизненности увеличивается плотность коротких эпитрофных ветвей третьего порядка, формируются ветви из спящих почек ствола, в терминальных зонах скелетных ветвей формируются плоскостные ди- и трихазии с широким углом расхождения. В таком случае, на наш взгляд, происходит переход особи в категорию нормальной жизненности (рис. 16.7).

В сомкнутых дубняках онтогенетические перестройки кроны в общих чертах сходные: отмирание ряда скелетных ветвей, возрастание роли эпитрофных ветвей. Однако при большем затенении выше роль отдельно расположенных, выбивающихся из общего контура кроны ветвей, в том числе реитерантов. Менее характерен плагиотропный рост ветвей третьего порядка в старом генеративном состоянии. Образование секторов с цепочками удлинённых хорошо разветвлённых ДПС для условий сомкнутых широколиственных лесов нехарактерно. У «ширококонтурных» особей в старовозрастном генеративном состоянии в условиях старовозрастных полидоминантных широколиственных лесов заповедника «Калужские Засеки» можно наблюдать особенно выраженные эпитрофные комплексы ветвей третьего порядка на верхних скелетных ветвях, зачастую имеющие вид мини-деревьев, т.е. в полной мере соответствующих представлениям о пролептической реитерации на скелетных ветвях на поздних стадиях развития дерева (Raimbault, Tanguy, 1993).

По сравнению с разреженными дубняками, в сомкнутых широколиственных лесах значительно большую роль в сложении кроны играют оси замещения ствола из его псевдомутовок и перевершиниваний, в том числе в нижней части ствола (рис. 16.5). Эти оси зачастую нарастают преимущественно симподиально. У многих особей пониженной жизненности наблюдается плагиотропное искривление ствола в верхушечной части, а также преобладание плагиотропных скелетных ветвей. Кроме того, для особей пониженной жизненности в сомкнутых широколиственных лесах характерно образование на стволе псевдомутовок с острыми углами расхождения, из которых отходят более тонкие и молодые, чем скелетные, ветви.

Анализ преобразования кроны *Q. robur* в генеративном периоде онтогенеза в разных типах широколиственных лесов показывает, что успешность прохождения онтогенеза, максимальную его длительность в значительной степени определяет сбалансированное соотношение моноподиальных и симподиальных, иерархических и полиархических единиц в кроне особи. Особи с преобладанием моноподиального нарастания или длительного сохранения биологически главной оси у скелетных ветвей и их дочерних единиц, по-видимому, менее жизнеспособны в условиях сильного затенения от собственной и соседних крон, чем особи с симподиальным нарастанием ветвей третьего и более высоких порядков. Длительное сохранение моноподиального нарастания направлено, очевидно, на линейный захват пространства, проблематичный в условиях лесного сообщества. Преобладание симподиального нарастания увеличивает шансы ветви занять более светлое положение в затененном пространстве. В свою очередь, иерархически-полиархические и полиархические системы, сопутствующие симподиальному нарастанию, способствует более плотному заполнению пространства. Развитие процессов реитерации наиболее выражено у особей второго типа. При этом полная пролептическая реитерация (Raimbault, Tanguy, 1993) у исследованных нами особей не отмечена. По всей видимости, она соответствует постгенеративному периоду онтогенеза.

6.3. Формирование кроны *Quercus robur* в широколиственных и широколиственно-мелколиственных лесах с элементами горизонтальной неоднородности

Мы рассмотрели особенности строения и преобразования в онтогенезе крон *Q. robur* в парцеллах с редким или отсутствующим подлеском, а также в ветровальных окнах разной

степени зарастания в дубняках, липо-осиннике и липо-березняке. Описаны особи древовидной одноосной и штамбовидной ЖФ (рис. 17).

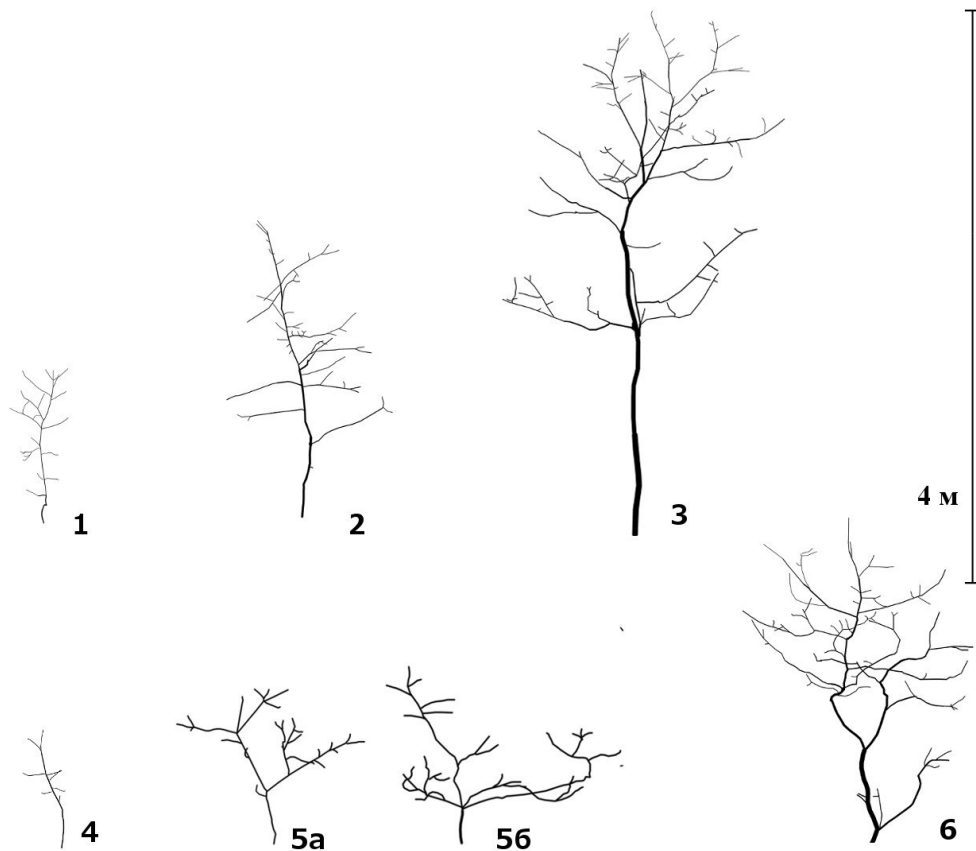


Рис. 17. Организация побеговой системы у имматурных и виргинильных особей *Quercus robur* под пологом древостоя и в ветровальных окнах в широколиственно-мелколиственных лесах. 1-3 – древовидная одноосная ЖФ: имматурное состояние первой (1) и второй (2) подгрупп, виргинильное состояние первой подгруппы (3). 4-6 – штамбовидная ЖФ: имматурное состояние первой (4, 5) и второй (6) подгрупп

Из-за сильного затенения в парцеллах с редким или отсутствующим подлеском в широколиственных лесах с преобладанием *Q. robur* нами обнаружены только имматурные особи первой подгруппы пониженной жизненности. Их возраст составляет 12-14 лет, нарастание неустойчиво-моноподиальное, ветвление начинается на 7-8-м годах жизни, с образованием рогатковидных ДПС с одним, реже двумя плагиотропными короткими побегами из вечных почек. Через несколько лет на лидерной оси образуется дихазий. В дальнейшем эти особи погибают.

В сомкнутом древостое липо-осинника и липо-березняка описано строение только у ювенильных особей и имматурных особей нормальной и пониженной жизненности. В

ветровальном окне в пределах липо-осинника описано преобразование побеговых систем от ювенильного до виргинильного состояния первой подгруппы у особей нормальной и пониженной жизненности, при этом в виргинильном состоянии особи обладают нормальной жизненностью. Особи нормальной жизненности соответствуют древовидной одноосной ЖФ, пониженной жизненности – штабмовидной ЖФ.

У особей нормальной жизненности древовидной одноосной ЖФ во всех состояниях выражена биологически главная ось с преимущественно моноподиальным ортотропным ростом. В ювенильном состоянии нарастание лидерной оси неустойчиво-моноподиальное, длины элементарных побегов составляют 5-10 см. В имматурном состоянии первой подгруппы выражено два периода роста ствола, нарастание у него также неустойчиво-моноподиальное. До 10 лет жизни особи сохраняются сходные длины элементарных побегов, после 10 лет зачастую формируются длинные и сверхдлинные годичные побеги с двумя элементарными общей длиной 50-60 см. Первая ветвь обычно образуется в первые 5 лет жизни особи из стохастической или рогатковидной ДПС с углом прикрепления 50-70°. Образование первой ветви часто сопровождается перевершиниванием лидерной оси. Первые ветви составлены стохастическими ДПС. Ветвление лидерной оси происходит не каждый сезон. Второй период роста обычно начинается после 10 лет и сопровождается образованием в составе лидерной оси не только стохастических, но и щетковидных, кистевидных и короновидных ДПС с ветвлением из боковых и венечных почек. У щетковидных ДПС боковые побеги зачастую плагиотропны, у кистевидных и короновидных отходят под углом 45-70°. Ветвление лидерной оси у большинства особей в этом периоде регулярное. Ветви, образованные во второй период роста лидерной оси, в имматурном состоянии первой подгруппы образуют преимущественно стохастические ДПС и отдельные неветвящиеся ДПС (рис. 17.1). С переходом в имматурное состояние второй подгруппы кистевидные и короновидные ДПС на стволе образуются более регулярно с сохранением угла прикрепления скелетной ветви (рис. 17.2). В виргинильном состоянии первой подгруппы на стволе регулярно образуются длинные кистевидные ДПС и короновидные ДПС с двумя побегами из венечных почек и слабым развитием побегов из боковых почек. В дистальной зоне скелетных ветвей, заложенных в имматурном состоянии второй подгруппы, а также в базальной зоне ветвей, заложенных в виргинильном состоянии, формируются такие же длинные ДПС, отличающиеся меньшей длиной побегов из венечных почек. Однако через 3-4 года на ряде скелетных ветвей происходит замена ДПС на стохастические, что отмечено нами и при количественном анализе ДПС. Формирование ветвей с удлиненными ДПС, обладающими ярко выраженной акротонией, соответствует выходу оси ветви за пределы тени, создаваемой заполняющим окно подлеском, и наблюдается у особей в

центральных зонах окна (рис. 17.3). В периферических зонах больше выражено краевое затенение от крон древостоя, размер светового пятна меньше, поэтому ветви во время своего роста периодически попадают в зону затенения и переходят к слабому ветвлению.

У особей пониженной жизненности штамбовидной ЖФ наблюдается чередование периодов моноподиального и симподиального нарастания, биологически главная ось либо не выражена, либо отличается ломанной, извилистой конфигурацией (рис. 17.4-17.6). Особь переходит в имматурное состояние первой подгруппы в 7-10 лет с образованием развилки-дихазия из двух наклонных либо наклонной и плагиотропной осей. Каждая ось замещения формирует развилку еще один или два раза. Оси составлены рогатковидными, стохастическими и неветвящимися ДПС. В имматурное состояние второй подгруппы выходят особи с двумя наклонными осями замещения. Их нарастание становится почти исключительно симподиальным. Формируется либо выраженная полиархическая конструкция кроны с переходом к плагиотропному росту осей замещения из дихазиев, либо иерархически организованная ось замещения из рогатковидных ДПС, образующая длинные плагиотропные и слабонаклонные ветви. Ветви составлены, в основном, из неветвящихся ДПС и нарастают симподиально. Одна из осей замещения начинает отставать в развитии.

В условиях крупных окон особи с одной выраженной лидерной осью накапливает весь набор типов ДПС к виргинильному состоянию благодаря сохранению упрощенных типов в нижней части кроны и формированию выраженных акротонных ДПС в верхней зоне кроны в условиях лучшей освещенности. Тем самым, характерное для виргинильных и молодых генеративных особей древесных растений наибольшее разнообразие побеговых систем в онтогенезе (Антонова и др., 2012, Недосеко, 2012) при росте в окнах достигается в условиях неоднородной освещенности. В малых окнах, а также под пологом древостоя широколиственно-мелколиственных лесов развитие особей с одной осью замедляется или приостанавливается в имматурном состоянии первой подгруппы, в периоде роста с нерегулярным образованием слаборазвитых ветвей. Другим способом адаптации к условиям освещения под сомкнутым пологом является переход к полиархической организации кроны с образованием как минимум двух осей замещения отмершей апикальной почки. Онтогенез таких особей осуществляется только при ослаблении роста одной из осей и стремлении к доминированию второй оси, несмотря на многочисленные перевершинивания. В противном случае особи с полиархической конструкцией кроны задерживаются в имматурном состоянии.

6.4. Развитие кроны *Quercus robur* в сомкнутых березняках и сосняках

Ниже мы приводим описания путей преобразования кроны у особей *Q. robur* в онтогенезе преимущественно на примере особей, произрастающих в сосняках ксерофитно-зеленомошных и бореально-неморальных ввиду большей численности особей и представленности онтогенетических групп в данных типах сообществ по сравнению с березняками неморальными и лугово-опушечными.

В условиях сомкнутых вторичных лесов у *Q. robur* отмечены все описанные ЖФ. Особи древовидной одноосной ЖФ, биологически главная ось у которых сохраняется на протяжении прегенеративного периода онтогенеза и доживает до средневозрастного генеративного состояния, формирующие преимущественно иерархические оси в составе ствола, базальных и медиальных зон скелетных ветвей и развивающие полиархические побеговые системы в дистальных зонах скелетных ветвей по мере их старения, мы относим к категории нормальной жизненности. У особей древовидной одноосной ЖФ в виргинильном и молодом генеративном состояниях может происходить переход ортотропной лидерной оси к плагиотропному росту с образованием диско- или зонтиковидной структуры из в целом плагиотропных осей с формированием древовидной многоосной ЖФ. Кроме того, если у имматурных особей с Y-образной конструкцией кроны одна из осей в ходе дальнейшего развития приобретает более ортотропную ориентацию и опережает по темпам роста другую ось, то особь переходит в виргинильное состояние и приобретает древовидный облик. Особи древовидной многоосной ЖФ с плагиотропной зонтиковидной кроной и широким распространением полиархических побеговых систем на уровне скелетных ветвей и лидерной оси мы относим к категории пониженной жизненности.

У особей нормальной жизненности древовидной одноосной ЖФ ветвление начинается обычно до 5 лет. В имматурном состоянии первой подгруппы выделяются два периода роста, различающиеся по силе развития скелетных ветвей. В первом периоде ветви образуются нерегулярно, их формируют рогатковидные ДПС. Ветви тонкие, слаборазвитые, медленно растущие, отмирающие еще в течение имматурного состояния, почти не ветвятся. Во втором периоде роста формируются более стабильные и регулярные плагиотропные и слабонаклонные ветви (иногда – с углом прикрепления 40-60°), не только из рогатковидных, но и из короновидных ДПС. Скелетные ветви, образованные во втором периоде роста лидерной оси, формируют впоследствии неветвящиеся, стохастические и рогатковидные ДПС (рис. 18.1).

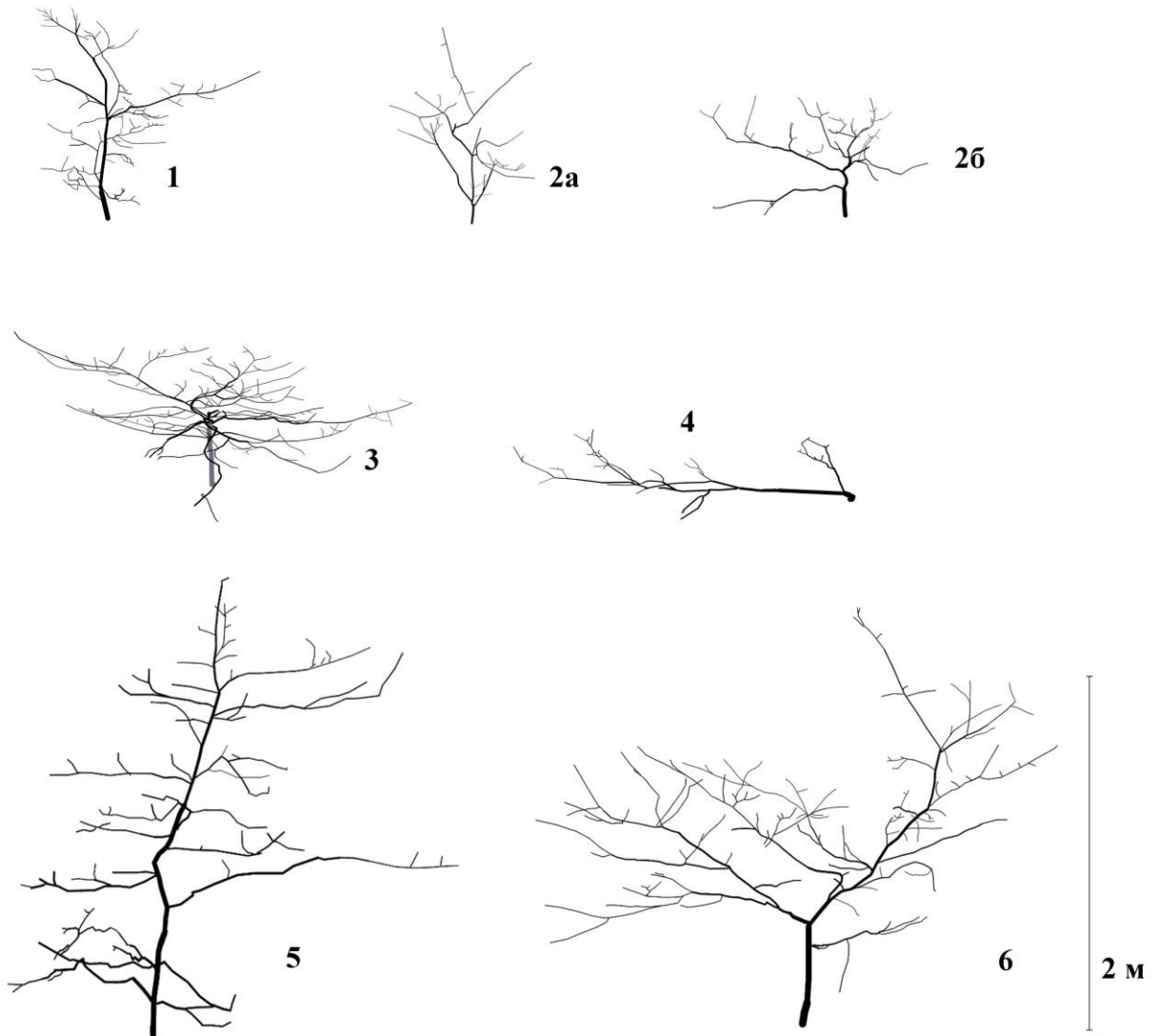


Рис. 18. Особи древовидной одноосной и штамбовидной ЖФ, а также стланика *Quercus robur* в имматурном состоянии первой (1-4) и второй (5-6) подгрупп в сомкнутых сосняках и березняках. 1, 5 – Древовидная одноосная ЖФ, нормальная жизненность. 2, 3, 6 – штамбовидная ЖФ (2а – с сохранением ортотропного роста на уровне всей особи, 2б – с потерей ортотропного роста). 4 – Стланик

В березняках лугово-опушечных первый период роста в имматурном состоянии первой подгруппы укорочен, может составлять 1-2 года. За ним следует образование щетковидных и кистевидных ДПС на стволе, в том числе с образованием длинных боковых побегов.

Образование в конце имматурного состояния первой подгруппы плагиотропных и слабонаклонных ветвей соответствует началу периода роста с плагиотропно-наклонного ветвлением и симподиальным или неустойчиво-моноподиальным нарастанием. Этот период

захватывает и генеративные стадии онтогенеза, что выражается в образовании характерной этажированной кроны с постоянными включениями скелетных ветвей, прикрепленных под углом менее 50-60°. В сосняках и березняках неморальных скелетные ветви образуются из рогатковидных ДПС, короновидных ДПС с двумя побегами из венечных почек (часто с острым углом расхождения между ними), редко – из кистевидных ДПС. В березняках лугово-опушечных скелетные ветви в имматурном состоянии чаще образуются из кистевидных ДПС.

В имматурном состоянии второй подгруппы лидерная ось эпизодически в сосняках и более регулярно в березняках лугово-опушечных формирует щетковидные ДПС с длинными побегами из боковых почек. На скелетных ветвях чередуются периоды моноподиального и симподиального нарастания, при последнем ветвь часто приобретает извилистую форму. Характерной особенностью является формирование удлиненных элементарных побегов (35-40 см) на лидерной оси, реже – на скелетных ветвях: раз в 5-6 лет – в сосняках и березняках неморальных, раз в 2-3 года – в березняках лугово-опушечных. При формировании удлиненных побегов на лидерной оси крона уже в имматурном состоянии второй подгруппы приобретает неоднородно-ярусный, «рыхлый» вид. На плагиотропных ветвях они являются основой стохастических ДПС и несут 3-4 побега из боковых почек, на наклонных ветвях им соответствуют щетковидные ДПС, число боковых побегов на которых в отдельных случаях достигает 10-12. Удлиненным элементарным побегам также соответствуют неветвящиеся и рогатковидные ДПС. Разнообразие типов ветвления у длинных побегов характерно для сосняков с редким подлеском и березняков лугово-опушечных, очевидно, ввиду более благоприятного светового режима (рис. 18.5).

Уже в имматурном состоянии второй подгруппы намечается дифференциация скелетных ветвей по потенциалу роста, усиливающаяся при дальнейшем развитии (рис. 20.5). Ветви с преимущественно короткими и средними элементарными побегами через 5-6 лет после распускания почки на материнской оси ствола начинают формировать систему развилок с преобладанием гипотрофных осей замещения. В имматурном состоянии формируются 2-3 дихазия или развилки. Ветви, содержащие длинные элементарные побеги (как с регулярным ветвлением, так и слабо- и вообще неветвящиеся), сохраняют биологически главную ось значительно дольше. Ветви, образованные в имматурном состоянии первой подгруппы, также развиваются с образованием систем развилок. Значения количественных признаков элементарных побегов в составе ДПС виргинильных особей в сосняках бореально-неморальных, приведенные нами ранее, измерены именно для ветвей нижней и средней зон кроны, т.е. заложенных в имматурном состоянии.

В виргинильном состоянии и генеративном периоде онтогенеза существенные различия по особенностям развития побеговой системы между особями, произрастающими в березняках и сосняках, в отличие от имматурного состояния, уже не выявляются (рис. 19). Однако у отдельных виргинильных особей в сомкнутых березняках лугово-опушечных с редким подлеском строение кроны ближе к описываемым ниже особям, произрастающим в опушечных и разреженных березняках лугово-опушечной группы.



Рис. 19. Виргинильные особи первой (1) и второй (2) подгрупп, средневозрастная генеративная особь (3) древовидной одноосной ЖФ *Quercus robur* в сомкнутых сосняках и березняках. Особи (1) и (2) также могут соответствовать молодому генеративному состоянию

В виргинильном состоянии первой подгруппы ствол частично очищается от ветвей первого периода роста имматурного состояния особи. Системы развилок развиваются на большинстве скелетных ветвей, образованных в имматурном состоянии. Цепи ДПС между развилок сформированы, в основном, неветвящимися и стохастическими ДПС. Часть ветвей, заложенных в виргинильном состоянии, в первые годы формирует удлиненные элементарные побеги, а через 1-2 года – короновидные ДПС с отмиранием апикальной почки,

т.е. ди- и трихазии. Также образуются ветви с более длительным моноподиальным нарастанием и формированием щетковидных и кистевидных ДПС с 6-10 побегами из боковых почек. Такие ветви обычно расположены в верхней зоне кроны виргинильной особи. Ветви третьего порядка из таких хорошо разветвленных ДПС через 1-2 года формируют рогатковидные и короновидные ДПС (рис. 19.1).

В виргинильном состоянии второй подгруппы сохраняются одна-две ветви, образованные в конце имматурного состояния первой подгруппы. Также часто отмирает часть ветвей, образованных в имматурном состоянии второй подгруппы, в результате чего крона несколько разреживается, в ней становятся визуальны различимы ярусы. Отмирают гипотрофные ветви третьего порядка в нижней и средней зонах кроны. На плагиотропных ветвях в нижней и средней зонах кроны формируется подобие «нависающей шапки» из эпитрофных ветвей третьего и четвертого порядков, базально ортотропных, далее переходящих к плагиотропному росту. Они формируются как при дальнейшем развитии верхних осей замещения из ранее сформированных развилок, так и не на базе осей замещения. Также развиваются многочисленные ортотропные эпитрофные слабоветвящиеся ветви третьего порядка в разных зонах скелетных ветвей. В верхней зоне кроны ветви, образовавшиеся в виргинильном состоянии первой подгруппы, также начинают формировать дихазии, как протяженные, так и с широким углом расхождения, вытянутые по вертикали. Новые скелетные ветви формируют рогатковидные и короновидные ДПС без боковых побегов или с малым их числом, доля кистевидных и щетковидных ДПС довольно низкая. Длинные элементарные побеги продолжают закладываться. Таким образом, наибольшее разнообразие побеговых систем в сомкнутых лесах наблюдается в виргинильном состоянии первой подгруппы и уменьшается с приближением генеративного периода онтогенеза (рис. 19.2).

Переход в генеративный период онтогенеза не сопровождается существенными перестройками побеговых систем особи. Мы обнаружили желуденосные побеги на особях с побеговой системой, организация которой соответствует виргинильному состоянию не только второй, но и первой подгруппы (рис. 19.1, 19.2). При дальнейшем развитии особи в молодом генеративном состоянии и самые молодые ветви образуют системы развилок, причем не только объемных, но и плоскостных. Также усиливается эпитония и на верхних ветвях. В средневозрастном генеративном состоянии формируются вторичные короткие ветви в нижней части ствола. Ствол в верхней четверти замещается системой из 4-6 развилок (преимущественно дихазиев), каждая из которых нарастает с образованием преимущественно короновидных ДПС. Замещение ствола осями соответствует силлептической реитерации в понимании Р. Rainbault и М. Tanguy (1993). Сходным образом развиваются и дистальные зоны

верхних скелетных ветвей. Кроме того, на некоторых верхних скелетных ветвях появляются элементы частичной пролептической реитерации (Raimbault, Tanguy, 1993) – ортотропные ветви третьего порядка с ДПС более молодых онтогенетических состояний, в первую очередь, щетковидными. Гипотрофные ветви третьего порядка массово отмирают на нижних и средних скелетных ветвях (рис. 19.3).

Мы установили, что даже у особей древовидной одноосной ЖФ с нормальной жизненностью наблюдаются проявления полиархии. Вначале они локализируются в дистальных зонах скелетных ветвей, а впоследствии, в ходе генеративного периода онтогенеза, охватывают и зону нарастания лидерной оси. Если образование развилок начинается в первые годы жизни скелетных ветвей, а также захватывает всю лидерную ось ранее средневозрастного генеративного состояния, приводя к образованию своего рода осей-конкурентов при каждом переворачивании главной оси, то жизненность особи снижается.

Выше показано, что в сомкнутых сосняках и березняках значительную роль в кроне играют плагиотропные скелетные ветви. При полном их доминировании в кроне и подавлении роста ветвей под острым углом лидерная ось со временем перестает нарастать ортотропно, формируя своеобразный «диск» из радиально отходящих плагиотропных ветвей, сформированных из короновидной ДПС при отмирании апикальной почки, или же сама становится одной из плагиотропных ветвей. Р. Raimbault и М. Tanguy (1993) связывали плагиотропную ориентацию ветвей с сильным апикальным доминированием, при котором наблюдается хорошо развитая лидерная ось. Однако в исследованных нами фитоценозах правильнее объяснять плагиотропность кроны необходимостью максимально полно улавливать солнечную радиацию. У деревьев третьего яруса влажного тропического леса, произрастающих при сильном затенении, П. Ричардс также отметил преимущественно плагиотропные ветви (1961).

Переход к полиархической организации, с одной стороны, и к преобладанию плагиотропного роста большинства главных осей кроны, с другой стороны, приводят к той или степени утрачивания биологически главной оси. Оба эти явления могут наблюдаться в каждом онтогенетическом состоянии как по отдельности, так и совместно.

При переходе к полиархической конструкции кроны в имматурном состоянии первой подгруппы лидерная ось прекращает свой рост на высоте до 1 м (обычно 40-50 см) и заменяется двумя осями замещения, ветвящимися из рогатковидных ДПС и короновидных ДПС без боковых побегов. Оси замещения лидерной оси формируют по 2-3 развилки-дихазия с потерей биологически главной оси, ортотропные и гипотонные оси – также по 2-3 разветвления. Сходным образом формируется полиархическая конструкция и в имматурном состоянии

второй подгруппы, но обычно на высоте менее 1,5 м и с сохранением плагиотропных ветвей ниже на стволе, а число осей замещения может составлять более трех. Кроме того, в имматурном состоянии второй подгруппы при усилении роли полиархических побеговых систем проявляются черты побегообразования, характерные для особей нормальной жизненности – короновидные ДПС с удлиненными побегами из псевдомутовки, удлиненные неветвящиеся и рогатковидные ДПС. Сформировавшееся строение кроны позволяет отнести особь к штамбовидной ЖФ (рис. 18.2, 18.6).

В виргинильном и молодом генеративном состоянии распространение полиархических систем сочетается с переходом к плагиотропному росту осей замещения и скелетных ветвей. Сохраняется древовидный облик, но жизненность становится пониженной за счет переход от одноосной к многоосной ЖФ. Возможно разделение ствола на две оси замещения либо формирование подобия диска из плагиотропных осей замещения. В первом случае одна из осей замещения ствола опережает по развитию другую. На ней формируется две-три развилки-дихазия, оси замещения формируют такое же число дихазиев. Верхняя зона кроны представлена плагиотропными осями, формирующими преимущественно удлиненные рогатковидные ДПС с длинными побегами из вечнозеленых почек. Ветви третьего порядка из этих ДПС, в основном, эпитрофные, также удлиненные и образованные рогатковидными ДПС. Гипотрофными являются в большей степени оси замещения в развилках (рис. 20.1). Во втором случае, при формировании дисковидно-зонтиковидной кроны, образуется 3-5 осей замещения, каждая из которых формирует 1-2 дихазия. Ветви третьего порядка на них плоскостные и эпитрофные. Гипотрофные ветви третьего порядка как на радиально расходящихся осях замещения в «диске», так и на заложенных ранее в онтогенезе скелетных ветвях массово усыхают в базальной и медиальной зонах, сохраняясь только в дистальных дихазиях. Эпитрофные ветви третьего порядка, формируемые осями замещения, создают значительно более выраженную, чем у особей нормальной жизненности, «нависающую шапку», переходя через несколько лет к плагиотропному росту и формируя ортотропные ветви уже четвертого порядка. У ветвей высших порядков моноподиальное нарастание сохраняется обычно не более двух лет. Ветви третьего и более высоких порядков состоят, в основном, из рогатковидных ДПС и короновидных ДПС без боковых побегов (рис. 20.2).



Рис. 20. Виргинильные и молодые генеративные особи древовидной многоосной ЖФ *Quercus robur* в сомкнутых сосняках и березняках. 1 – Y-образная вариация. 2 – Дисквиднo-зонтиковидная крона

При образовании дисквидной кроны в имматурном состоянии, особенно первой подгруппы, можно говорить о переходных к стелющимся особях. Высота стволика обычно не превышает 50 см, число осей замещения составляет 2-5, длина отдельных из них составляет 2 м. Они образуют два-три преимущественно плоскостных дихазия. Оси замещения и ветви третьего порядка образованы в основном стохастическими и рогатковидными ДПС (рис. 18.3). У отдельных особей одна ось стелется по поверхности почвы, достигая длины 1,5 м. Такие особи фактически соответствуют факультативному стланнику (Восточноевропейские, 1994). Нарастание оси преимущественно симподиальное, развилки образуются через 5-6 лет после начала плагиотропного роста, после чего длины побегов уменьшаются. Ветвление слабое, из стохастических ДПС в дистальной зоне оси (рис. 18.4).

В сосняках при усыхании ствола у виргинильных и реже молодых генеративных особей у основания ствола формируется «кольцо» из 6-10 осей из спящих почек нижней зоны ствола с преимущественно симподиальным нарастанием и короновидными ДПС. Сходное побегообразование наблюдается при обломе ствола ниже зоны первичной кроны. Для семенных особей *Q. robur* характерно образование большого числа спящих почек на корневой шейке и на первом осевом побеге (Пятницкий, 1963). В березняках неморальных с сильным затенением

подлеском побеги из спящих почек появляются в разных зонах ствола и остатках скелетных ветвей, но отличаются меньшей длиной.

Потенциал особи, перешедшей к иерархически-полиархической и полиархической организации кроны, усилению плагиотропных ветвей или смешанной конструкции (сочетание плагиотропно растущих и Y-образных осей) в виргинильном или молодом генеративном состоянии, на наш взгляд, снижается в большей степени в фитоценоотическом, чем в морфогенетическом смысле. Особь продолжает формировать хорошо разветвленные побеговые системы и плодоносить, но уже не может достичь яруса древостоя. В то же время при утрачивании биологически главной оси в имматурном состоянии можно говорить о снижении потенциала развития особи, ее жизненности ввиду упрощения побеговых систем, снижения интенсивности ветвления, выбора особью таких способов заполнения кроны, которые больше характерны для стареющих деревьев (Raimbault, Tanguy, 1993). В этом смысле формирование стелющихся, «розеточных» форм соответствует их пониманию Г.П. Белостокова (1981) как формирующихся при неизменности неблагоприятных условий при росте кустовидного подроста.

Имматурные особи первой подгруппы *Q. robur* с полиархической организацией побеговой системы в определенной степени визуально соответствуют описанным в литературе «торчкам», квазисенильным особям (Смирнова и др., 1984) и кустовидному подросту, исследованному Г.П. Белостоковым (1974, 1980). Однако ключевым отличием описанных нами особей от «торчков» и кустовидного подроста является преимущественно первичное, а не вторичное побегообразование, отсутствие или слабая развитость многолетнего основания, слабо выраженные процессы отмирания побеговых систем.

В лесных сообществах при наличии нескольких выраженных ЖФ наблюдается большое разнообразие вариаций внутри ЖФ за счет разной степени проявления полиархии и плагиотропности на каждом иерархическом уровне побеговой системы, вариабельности углов прикрепления скелетных ветвей, неоднородности ветвления лидерной оси. Особенно выражено разнообразие форм при переходе от древовидной одноосной к многоосной ЖФ и от штамбовидной ЖФ к стланику. Разнообразие полустланцевых и стланцевых форм роста отмечено и в условиях Жигулевских гор (Белостоков, 1980; Иванова, Мазуренко, 2013), что авторы связывали с неблагоприятными условиями местообитания. В условиях Жигулевских гор морфологические проявления кустовидности подроста более разнообразные (Белостоков, 1974, 1980), чем изученные нами варианты организации форм. Кроме того, мы не отметили у описанных нами особей штамбовидной ЖФ выраженной многолетней основы (Белостоков, 1980), или ксилоподия (Серебряков, 1962). В исследованных нами сообществах условия

экотопа, безусловно, более благоприятны, чем в Жигулевских горах, однако именно затенение является лимитирующим фактором в лесных ценозах (Смирнова и др., 1989). К тому же в сосняках ксерофитно-зеленомошных, в которых наблюдается наибольшее разнообразие форм с пониженной жизненностью, достаточно мозаичные почвенно-гидрологические условия из-за разрастания моховин. Поэтому особи древовидных ЖФ могут соседствовать с полустланниковыми и стелющимися особями.

6.5. Преобразование кроны *Quercus robur* в разреженных березняках лугово-опушечных с неоднородной пространственной структурой древостоя

Мы описали преобразование кроны в онтогенезе при различных вариантах ее формирования у особей древовидной одноосной ЖФ *Q. robur* в светлых разреженных березняках лугово-опушечных с неоднородной пространственной структурой. Онтогенез изучен от имматурного состояния первой подгруппы до молодого генеративного состояния.

В имматурном состоянии формирование побеговой системы происходит, в целом, сходно с особями, произрастающими под пологом сомкнутых березняков неморальных и лугово-опушечных. Отличия связаны с улучшением освещенности и особенно выражены при произрастании особи в «пятне» прямого освещения. В частности, снижена доля перевершиниваний, в сложении лидерной оси и ветвей второго порядка принимают участие преимущественно длинные элементарные побеги (25-40 см), в составе годичных побегов уже в имматурном состоянии первой подгруппы формируются летние элементарные побеги. На 5-6 году жизни могут формироваться короновидные ДПС с длинными побегами из пазушных почек: 2-3 из верхних боковых почек и 2-3 из венечных почек. Боковые побеги отходят под разным углом (рис. 21.1).

У имматурных особей второй подгруппы и у виргинильных особей наблюдается образование особых побеговых структур на ветвях третьего порядка в различной части кроны при их частичном отмирании. Они замещаются осями четвертого порядка, образованными брахибластными побегами длиной 1-3 см, таких осей формируется от одной до четырех. Эти побеговые структуры могут образовывать подобие «ежа» в дистальных частях скелетных ветвей при их базипетальном отмирании, если ветви третьего и четвертого порядков собраны в пучок и ориентированы эпитрофно (рис. 21.2).

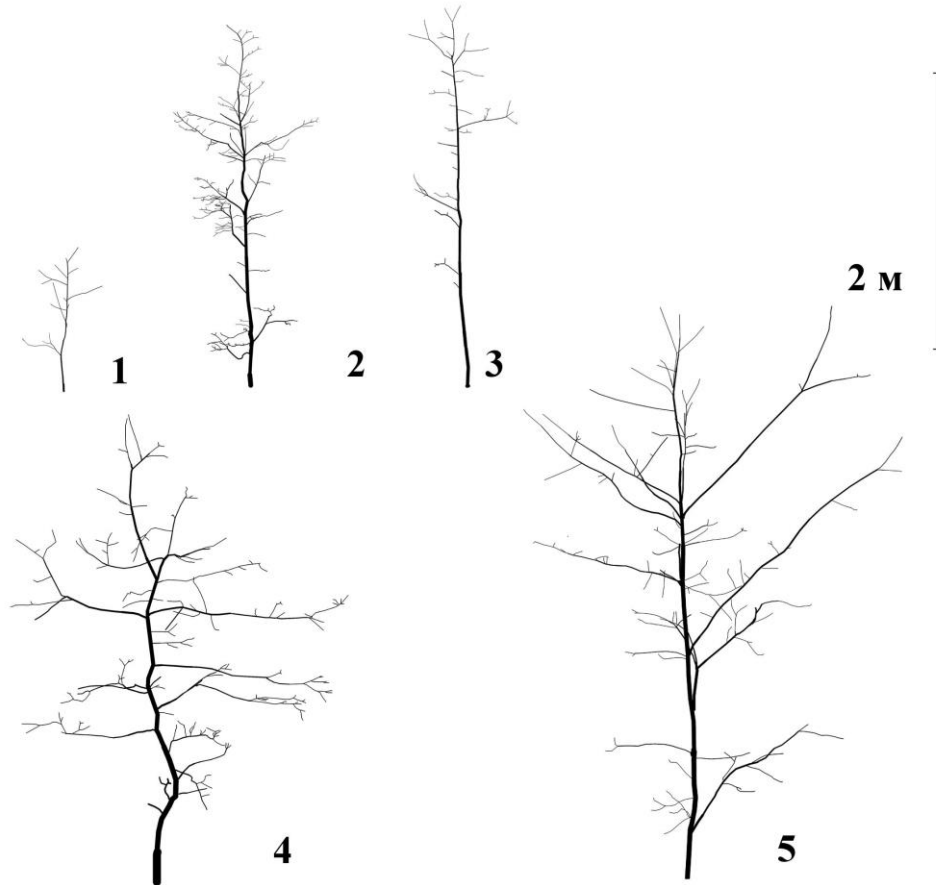


Рис. 21. Прегенеративные особи древовидной односной ЖФ у *Quercus robur* в разреженных и парковых березняках лугово-опушечных. Имматурное состояние первой (1) и второй (2, 3) подгрупп, виргинильное состояние первой подгруппы (4, 5). 1, 2, 4, 5 – нормальная жизненность, 3 – пониженная жизненность

В виргинильном состоянии наблюдается несколько форм кроны, а также переходов между ними. В частности, формируются «лесные» варианты, в значительной степени подобные описанным ранее, в разделе про преобразования кроны у особей *Q. robur*, произрастающих под пологом сомкнутых сосняков и березняков. В условиях разреженных березняков лугово-опушечных у таких виргинильных особей первой подгруппы нарастание симподиальное, что придает стволу вид ломанной кривой. ДПС ствола, формирующие скелетные ветви, преимущественно рогатковидные и кистевидные, образуются и короновидные ДПС с двумя плагиотропными ветвями. В верхней зоне кроны формируются короновидные ДПС, соответствующие дихазиям. Ветви, образованные в имматурном состоянии первой подгруппы, в виргинильном состоянии образуют укороченные элементарные побеги, могут образовывать системы развилок либо описанные выше «ежовидные» структуры. Ветви, заложенные в имматурном состоянии второй подгруппы и виргинильном состоянии первой подгруппы,

характеризуются, как и ствол, симподиальным нарастанием с образованием длинных элементарных побегов, стохастических и рогатковидных ДПС. Через 3-4 года после заложения ветви она может переходить к росту под углом в 40-60° к лидерной оси и формировать короновидные ДПС, как с отмиранием, так и с сохранением апикальной почки. У особей «лесного» типа с плагиотропными ветвями в нижней и средней зонах кроны по мере приближения к верхней зоне кроны в виргинильном состоянии отмечена тенденция уменьшения угла прикрепления скелетной ветви к стволу, а также увеличения числа и длины боковых побегов на материнской оси. В виргинильном состоянии второй подгруппы у таких особей верхняя зона кроны представлена уже 3-5 развилками-дихазиями – короновидными ДПС почти без боковых побегов, однако лидерная ось может сохраняться и выделяться в кроне. Если лидерная ось сохраняется в ходе дальнейшего онтогенеза, то в виргинильном состоянии второй подгруппы на ней образуются ветви, прикрепленные под углом 45-60° и образованные кистевидными ДПС с 4-7 боковыми побегами и рогатковидными ДПС (рис. 21.4).

При росте по периферии подкоронового пространства на границе с мезофитными лугами виргинильные особи первой и второй подгрупп развиваются в значительной степени сходно с особями, произрастающими в условиях полной освещенности. Нарастание лидерной оси преимущественно моноподиальное, годовые побеги включают по два элементарных, элементарные побеги длинные. Скелетные ветви отходят из кистевидных и короновидных ДПС (по 2 побега в псевдомутовке) под углом 35-60°. У некоторых особей скелетные ветви впоследствии приобретают дугообразную форму за счет выпрямления. На скелетных ветвях на 2-3 год роста формируются, в основном, щетковидные и кистевидные ДПС. Щетковидные несут 5-6 относительно коротких боковых побегов, кистевидные – 5-6 длинных боковых побегов (рис. 21.5).

В виргинильном состоянии у части особей наблюдается асимметрия кроны, выражающаяся в более интенсивном росте у ветвей, обращенных в открытое пространство. Неравнобокость кроны у прегенеративных особей с односторонним боковым затенением у особей на опушках полей и по периметру крупных окон отмечена и в условиях южной тайги и подтайги (Дятлов, 2007).

На опушках березняков лугово-опушечных и внутри тех березняков, которые примыкают к сомкнутым березнякам неморальным, мы наблюдали произрастание имматурных особей второй подгруппы *Q. robur* по соседству с кустами *Corylus avellana*. Кусты *C. avellana* высотой 2-3 м создают боковое одностороннее затенение. В затененной зоне кроны также образуются удлиненные элементарные побеги на стволе и скелетных ветвях, скелетные ветви образуются преимущественно из рогатковидных ДПС и отходят под углом 40-50°. Ветви в зоне

затенения ветвятся слабо, с образованием стохастических ДПС и 1-2 побегами средней длины. Часть ветвей третьего порядка через 1-2 года прекращает моноподиальное нарастание, зачастую формируя дихазии из брахибластов.

Мы описали только одну особь генеративного периода онтогенеза в разреженных березняках лугово-опушечных и отнесли ее к молодому генеративному состоянию. У нее выявлено преимущественно моноподиальное нарастание ствола с несколькими существенными перевершиниваниями, вызывающими сдвиг оси. Нижние скелетные ветви, сохранившиеся от имматурного состояния второй подгруппы, преимущественно плагиотропные. Они образуют плагиотропные гипотрофные ветви третьего порядка в базальной и медиальной зонах, но по мере удаления от лидерной оси и ослабления затенения от верхних ярусов кроны выпрямляются и переходят к почти ортотропному росту. Таким образом, на самых ранних, нижних ветвях можно говорить о конкуренции между гипо- и эпитрофными ветвями, что соответствует представлениям Р. Raimbault и М. Tanguy о проявлении гипо- и эпитонии у взрослых деревьев (1993). При этом для ветвей высших порядков характерно образование кистевидных ДПС длиной 20-30 см с 2-3 побегами из боковых почек и одним – из венечной. Боковые побеги очень вариабельны по длине. Скелетные ветви, заложенные позднее и расположенные выше на стволе, являются наклонными и дугообразными. На них преобладают гипотрофные ветви третьего порядка вплоть до верхней зоны кроны. В дистальных зонах верхних скелетных ветвей и на лидерной оси преобладают кистевидные ДПС с 2-4 боковыми побегами, в основном, длинными. Также формируются короновидные ДПС в виде дихазиев и трихазиев.

Пониженная жизненность в условиях разреженных березняков лугово-опушечных проявляется не столько в переходе к преобладанию полиархической организации, сколько в уменьшении значений количественных показателей скелетных ветвей. Резкое уменьшение длины скелетных ветвей и снижение их плотности на стволе отмечено нами у части имматурных особей второй подгруппы. На лидерных осях таких особей наблюдается проростость, вероятно, связанная с повреждением ствола человеком или копытными (рис. 21.3).

Таким образом, в условиях разреженных березняков лугово-опушечных достаточно полно проявляются потенциальные способности *Q. robur* к ветвлению, с одной стороны, и проявляются черты более «примитивного» побегообразования, связанные с формированием систем развилок, с другой стороны. Поливариантность в формировании кроны особенно выраженная в виргинильном состоянии и тесно связана с локальными условиями освещения: расположением относительно зоны затенения, создаваемой кроной *Betula pendula*, световых пятен между кронами и открытого пространства.

6.6. Развитие кроны *Quercus robur* в условиях открытых пространств

Для описания трансформации кроны особей *Q. robur* в условиях полной освещенности мы составили пространственный ряд, в котором прегенеративные особи и часть молодых генеративных особей произрастают на зарастающих мезофитных лугах, а генеративные особи являются солитерами в парковых насаждениях. Также рассмотрены единично произрастающие на зарастающих лугах средневозрастные и старые генеративные особи, не образующие древостои (в отличие от описанных выше разреженных дубняков).

На зарастающих лугах представлены особи древовидной одноосной и штабмовидной ЖФ, в парковых насаждениях – только древовидной одноосной ЖФ. Особи древовидной одноосной ЖФ обладают преимущественно нормальной жизненностью.

У древовидной одноосной ЖФ также выделены особи семенного и порослевого происхождения, между которыми установлен ряд различий в особенностях формирования побеговой системы. Порослевые особи формируются в результате повреждения молодых имматурных особей при сенокосении или обгрызании фитофагами. У порослевых особей всегда выражен главный ствол, значительно опережающий по силе развития второстепенные оси. У порослевых особей чаще всего представлена одна дополнительная ось, у некоторых особей их число составляет 5-6. Описанные нами кустовидные формы у порослевых особей *Q. robur* несколько напоминают формы кустовидного подростка, выделенные Г.П. Белостоковым (1974, 1980), благодаря наличию нескольких осей. Однако в отличие от классического кустовидного подростка, формирующегося в условиях угнетения и в течение онтогенеза накапливающего признаки старения (Белостоков, 1981), изученные нами порослевые особи *Q. robur* произрастают в достаточно благоприятных условиях. У них не формируется ксилоподий, или многолетнее основание (Серебряков, 1962; Белостоков, 1974), а в первые годы жизни длина годичных побегов лидерной и других осей может достигать 40 см. Формирование длинных годичных побегов в первые годы жизни порослевых особей обусловлено несоответствием между площадью питания корневой системы и поверхностью вегетативных органов (Серебряков, 1952; Грудзинская, 1960). При семенном происхождении можно установить возраст самой особи, при порослевом – возраст главной ортотропной оси.

На зарастающих лугах мы выделили два пути формирования кроны в онтогенезе у особей древовидной одноосной ЖФ. Они различаются по длительности пребывания в имматурном состоянии (особенно первой подгруппы) и в меньшей степени – по роли псевдомутовок, образующихся на лидерной оси особи, в формировании кроны.

При первом пути онтогенеза происходит ускоренное достижение генеративного периода: в возрасте 10-12 лет образуются первые желуденосные побеги. Ведущую роль в организации кроны играют псевдомутовки, или ярусы ветвей. При втором пути онтогенеза длительность пребывания в имматурном состоянии первой подгруппы составляет не менее 10 лет. Достижение виргинильной стадии может происходить к 15-20 годам. У части особей псевдомутовки на стволе формируются нерегулярно. Первый путь онтогенеза условно обозначен нами как ускоренный, второй – как нормальный.

Ускоренный путь онтогенеза *Q. robur* на зарастающих лугах. При ускоренном прохождении онтогенеза на зарастающих лугах первым онтогенетическим состоянием, которое устойчиво фиксируется у особей, является имматурное второй подгруппы. Ювенильное и имматурное состояние первой подгруппы быстро преодолеваются особью (по 1-2 года на каждое состояние). Особенности организации побеговых систем в этих состояниях можно установить по длинам первых годовичных побегов и первым ветвям особи. В ювенильном состоянии длины элементарных побегов очень вариабельны в зависимости от того, семенным или порослевым происхождением обладает особь, но годовичный побег образован одним элементарным. В имматурном состоянии первой подгруппы у ряда особей на лидерной оси формируется летний побег в составе годовичного, сходный по длине с весенним элементарным побегом. Плагиотропные скелетные ветви образуются из рогатковидных, и реже - стохастических ДПС. Как и в других ценологических условиях, самые первые ветви при последующем развитии особи отстают в развитии от образованных позднее скелетных ветвей. Это выражается в слабом ветвлении ДПС первых ветвей, сравнительно частом перевершинивании, образовании существенно более коротких элементарных побегов и слабом летнем побегообразовании. В виргинильном состоянии некоторые подобные ветви частично выпрямляются, на них образуются псевдомутовки, число боковых побегов на них возрастает. Тем не менее, первые ветви особи при росте в условиях полного освещения всегда существенно отличаются по геометрическому контуру от образованных позднее ветвей.

В имматурном состоянии второй подгруппы длина весенних элементарных побегов лидерной оси составляет 15-25 см, летних – 20-35 см (отдельные достигают 50, 60 и даже 90 см), большинство годовичных побегов включает два элементарных. В имматурном состоянии второй подгруппы у особи закладывается характерный ритм образования ветвей, который продолжается в виргинильном состоянии и генеративном периоде онтогенеза до средневозрастного генеративного состояния. Ежегодно или раз в два-три года лидерная ось формирует короновидную ДПС с псевдомутовкой, образованной 2-3, иногда 4-5 побегами из вечнозеленых почек с вариабельным углом прикрепления (30-70°). Псевдомутовка может быть и

относительно «рыхлой» в том случае, если в ее образовании принимают участие 2-3 длинных побега из верхних боковых почек, а длины междоузлий в дистальной зоне материнского элементарного побега составляют около 5 мм. В имматурном состоянии второй подгруппы у особей ускоренного пути онтогенеза псевдомутовки образуются ежегодно. Весенние элементарные побеги формируют псевдомутовки регулярно, в отличие от летних. В имматурном состоянии второй подгруппы короновидные ДПС лидерной оси с псевдомутовками очень вариабельны по числу побегов из боковых почек. При сильном апикальном доминировании за счет наличия «рыхлой» псевдомутовки на материнской оси ДПС образуется 1-4 побега из боковых почек, зачастую в 2-2,5 раза более коротких, чем побеги из псевдомутовки. При меньшем числе побегов в псевдомутовке (2-3) на материнской оси формируется 5-10 побегов из боковых почек, как коротких, так и средних по длине, при этом верхние боковые побеги обычно более длинные. Побеги из боковых почек на ДПС лидерной оси характеризуются вариабельным углом прикрепления даже в пределах одной ДПС. В имматурном состоянии второй подгруппы скелетные ветви составлены преимущественно кистевидными и короновидными ДПС, несущими меньшее, по сравнению с ДПС лидерной оси, число побегов из пазушных почек (рис. 22.1).

В кроне особей *Q. robur* ускоренного пути онтогенеза на зарастающих лугах, начиная с имматурного состояния второй подгруппы, зачастую формируются оси, конкурирующие со стволом. Обычно они связаны с перевершиниванием лидерной оси, при котором происходит смещение биологически главной оси, как у *Theobroma cacao* L. (Ляшенко, 1968), и развиваются на базе одной из ветвей из псевдомутовки. Частично их можно уподобить побегам формирования по классификации А.П. Хохрякова и М.Т. Мазуренко (1977) и силлептическим реитерантам по Р. Raimbault и М. Tanguy (1993). Наибольшая конкуренция с главной осью наблюдается у близких к ортотропным осей из перевершиниваний (с углом отхождения от материнской ДПС в 10-30°). Если скорость роста конкурирующей оси не замедляется с выходом в молодое генеративное состояние, то в средневозрастном генеративном состоянии расположение скелетных ветвей на двух осях при их близком соседстве друг с другом становится противонаправленным. Мы не рассматриваем образование силлептических реитерантов как снижение жизнеспособности особи, поскольку на вновь образовавшихся осях сохраняется характерное для условий полной освещенности побегообразование.

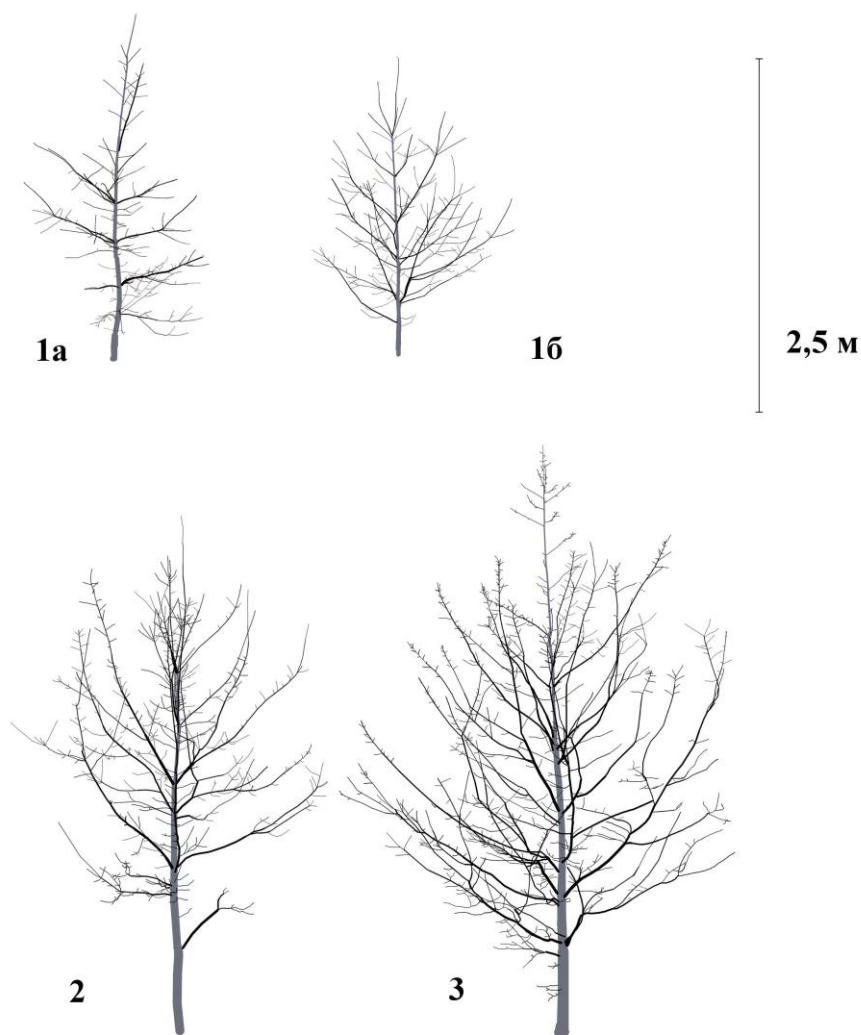


Рис. 22. Строеие кроны у особей *Quercus robur* ускоренного пути онтогенеза при росте в условиях зарастающих лугов. 1а и 1б – имматурное состояние второй подгруппы, 2 и 3 – виргинильное состояние первой и второй подгрупп

Переход в виргинильное состояние первой подгруппы сопровождается усилением ортотропности скелетных ветвей из псевдомутовок, образованных в имматурном состоянии второй подгруппы, что придает всей ветви дугообразный контур. Снижается регулярность образования псевдомутовок на стволе, поскольку на нем формируются ДПС не только с короновидными, но и с щетковидными или кистевидными ДПС. Щетковидные ДПС развиваются и на скелетных ветвях, в дистальных зонах скелетных ветвей наблюдается переход от акротонного к мезоакротонному, мезотонному и равномерному ветвлению. Число побегов из боковых почек составляет обычно не менее 8-10 и достигает 14-17, максимальное число наблюдается на лидерной оси. Гипо- или эпитония среди ветвей третьего порядка обычно еще не выражена. Увеличение роли щетковидных ДПС в кроне свидетельствует об усилении

процессов ее заполнения. Достигается наибольшее разнообразие вариантов летнего побегообразования, описанных ранее. Скелетные ветви, заложенные в имматурном состоянии второй подгруппы и виргинильном состоянии первой подгруппы, сохраняются в качестве нижних ветвей в генеративных состояниях (рис. 22.2).

В виргинильном состоянии второй подгруппы начинается очищение ствола от слаборазвитых плагиотропных ветвей, образовавшихся в имматурном состоянии первой подгруппы. Часть ветвей из боковых почек ДПС ствола, образовавшихся в имматурном состоянии второй подгруппы, также отмирает. На стволе хорошо дифференцированы скелетные ветви, образованные короновидными и кистевидными ДПС, и прочие ветви второго порядка. Ветви второго порядка из боковых почек, не несущие скелетную функцию, во многом сходны с первыми ветвями особи, образованными в имматурном состоянии первой подгруппы. В терминальной зоне ветвей третьего порядка преобладают щетковидные ДПС, несущие более 10 боковых побегов. Терминальные ДПС самих скелетных ветвей также представлены преимущественно щетковидными и кистевидными ДПС с единичными псевдомутовками, в то время как на стволе продолжается образование псевдомутовок, чередующихся с щетковидными и кистевидными ДПС. Выявлены особи с различной длиной боковых побегов на щетковидных и кистевидных ДПС – с очень короткими (3-5 см) и, напротив, длинными (до 25 см). В пределах одной особи обычно преобладают ДПС с одинаковым характером длин боковых побегов на скелетных ветвях, образованных в виргинильном состоянии второй подгруппы, при этом в терминальной части ствола образуются щетковидные и кистевидные ДПС с более длинными боковыми побегами. Следовательно, мы можем охарактеризовать виргинильное состояние второй подгруппы у особей ускоренного пути онтогенеза на зарастающих лугах как стадию развития систем заполнения кроны, особенно на ветвях высших порядков и второстепенных ветвях второго порядка, и дифференциации особей по количественным характеристикам систем заполнения кроны (рис. 22.3).

У особей с морфологическими характеристиками первой, но чаще – второй подгруппы виргинильного состояния, при появлении желуденосных побегов происходит переход в молодое генеративное состояние. Видимые изменения строения кроны наблюдаются значительно позже, в середине или конце состояния, и рассматриваются совместно для двух путей онтогенеза.

Нормальный путь онтогенеза *Q. robur* на зарастающих лугах. Длительность ювенильного состояния составляет два-четыре года. Длина элементарных побегов – 6-15 см, вторые летние побеги в составе годичных побегов не образуются.

В имматурном состоянии первой подгруппы особь проходит через два периода роста. В начале состояния на стволе образуются рогатковидные и стохастические ДПС, ветви из венечных почек относительно короткие и плагиотропные, также возможно формирование более развитых осей замещения или псевдомутовок при перевершиниваниях. Более развитые ветви в первые годы жизни не ветвятся, впоследствии образуют рогатковидные и стохастические ДПС с тремя-четырьмя побегами из боковых почек. Этот период занимает большую часть имматурного состояния первой подгруппы. Первый период роста соответствует нахождению особи на уровне лугового разнотравья. Вторым периодом роста у имматурных особей первой подгруппы является образование стволом годичных побегов с двумя элементарными, длина каждого из которых составляет около 20-25 см. Формируются щетковидные, реже кистевидные ДПС с 4-8 побегами из боковых почек. У некоторых особей возможно формирование отдельных псевдомутовок (рис. 23.1).



Рис. 23. Строение кроны у регенеративных особей *Quercus robur* нормального пути онтогенеза, произрастающих на зарастающих лугах. Имматурное состояние первой (1) и второй (2) подгрупп, 3 – виргинильное состояние

Длительность имматурного состояния второй подгруппы составляет 3-6 лет. Годичные побеги ствола включают два элементарных. На стволе формируются щетковидные ДПС с 10-12

средними и длинными боковыми побегами, в том числе мезотонные, и несколько кистевидных ДПС с небольшим числом боковых побегов и выраженной акротонией. Обычно наблюдается чередование щетковидных ДПС, обеспечивающих заполнение ствола, и кистевидных ДПС, формирующих скелетные ветви. При преобладании на стволе кистевидных ДПС крона зачастую имеет относительно сжатый, цилиндрический вид. Ветви, образованные в конце имматурного состояния первой подгруппы, в имматурном состоянии второй подгруппы постепенно приобретают ортотропную направленность. На них формируются преимущественно кистевидные и рогатковидные ДПС с небольшим числом боковых побегов и длинными побегами из верхних боковых и венечных почек. В отличие от особей ускоренного пути онтогенеза, у особей с длительным имматурным состоянием псевдомутовки на лидерной оси образуются спорадически, чаще при ее перевершиниваниях, они образованы несколькими неравными осями замещения с разной ориентацией и играют меньшую роль в организации кроны (рис. 23.2).

Различия между виргинильными особями первой и второй подгрупп у *Q. robur* при нормальном пути онтогенеза выражены в большей степени по значениям морфометрических признаков, чем по характеристикам побеговой системы. У многих виргинильных особей нормального пути онтогенеза четче выражено различие в силе роста скелетных ветвей и лидерной оси по сравнению с особями ускоренного пути. Часть особей формирует преимущественно кистевидные ДПС на стволе, однако большинство особей нормального пути онтогенеза в виргинильном состоянии развивает скелетные ветви преимущественно из псевдомутовок. В течение виргинильного состояния также усиливается заполненность объема кроны за счет ветвей из боковых почек ствола на щетковидных и кистевидных ДПС. На скелетных ветвях формируются преимущественно кистевидные ДПС с небольшим числом побегов из средних боковых почек. Угол прикрепления ветвей по мере приближения к верхней зоне кроны становится более острым, как и у особей основного пути развития. Наиболее длинные ветви расположены в средней, а не в нижней, части кроны за счет удлинённого имматурного состояния (рис. 23.3). Наибольшая ширина кроны в средней ее части у особей, растущих на открытых пространствах, отмечена и в южной тайге и подтайге Европейской России (Дятлов, 2007).

Начиная примерно с середины молодого генеративного состояния особи *Q. robur* развиваются по общему пути онтогенеза. На стволе одна псевдомутовка приходится на 2-3 скелетные ветви из кистевидных ДПС. В зоне, приблизительно соответствующей верхней четверти ствола, лидерная ось разделяется вначале обычно на две оси, которые можно считать силлептическими реитерантами (Raimbault, Tanguy, 1993). Оси замещения ствола отходят от

него под углом 10-20°. Обычно они образуют еще 3-5 дихазиев, но, в отличие от проявлений псевдодихотомии в сомкнутых лесах разных типов, ДПС на ветвях высших порядков у отдельно стоящих молодых генеративных особей преимущественно кистевидные, короновидные и реже щетковидные. Число побегов из боковых почек на них составляет 5-8, на щетковидных ДПС боковые побеги обычно короткие. Длина элементарных побегов составляет 20-30 см, интенсивность летнего побегообразования снижена. На самых нижних скелетных ветвях ветви третьего порядка гипотрофны, ветви высших порядков в большей степени эпитрофны. На более верхних скелетных ветвях доля эпитрофных ветвей четвертого и более высоких порядков значительно увеличивается. На нижних скелетных ветвях наиболее выражена дифференциация ветвей высших порядков по отношению к полюсу роста всей особи. Гипотрофные ветви состоят в значительной степени из стохастических ДПС с небольшим числом боковых побегов. Эпитрофные ветви образованы преимущественно кистевидными и короновидными ДПС с 5-6 средними и длинными боковыми побегами. На ветвях высших порядков более поздних скелетных ветвей также значительное участие у щетковидных ДПС. Число боковых побегов у ДПС ветвей высших порядков в средней зоне кроны составляет 8-10 (рис. 24).



Рис. 24. Пример строения кроны у молодой генеративной особи *Quercus robur* при росте на открытых пространствах в середине онтогенетического состояния. Высота особи – 15 м

В средневозрастном генеративном состоянии усиливается акропетальное отмирание ветвей как на стволе (особенно из боковых почек), так и на скелетных ветвях. На самых нижних скелетных ветвях возрастает конкуренция между гипо- и эпитрофными ветвями третьего порядка. Отдельные скелетные ветви, особенно сформированные из псевдомутовок, приобретают черты силлептических реитерантов, приобретая некоторую автономность в формировании ветвей более высоких порядков. В частности, они могут образовывать плагиотропные и ломано-зигзагообразные ветви третьего порядка. В.В. Дятлов (2007) для условий подтайги и южной тайги указал на сужение общего контура скелетной ветви у средневозрастных генеративных особей при движении вверх по кроне, причем наименьшее сужение наблюдается у особей, растущих на открытом пространстве, наибольшее – в липняках. Относительно округлый контур нижних ветвей у особей открытых пространств Костромской области можно сопоставить с выделенными нами силлептическими реитерантами. По всей кроне в сложении ветвей четвертого и более высоких порядков по-прежнему принимают участие преимущественно кистевидные и короновидные ДПС, обычно с 5-6 боковыми побегами, и щетковидные ДПС с 5-8 более короткими боковыми побегами. Образование дихазиев наблюдается уже и в дистальных зонах скелетных ветвей, а не только в дистальной зоне ствола. Длины элементарных побегов, в целом, соответствуют молодому генеративному состоянию (рис. 25).



Рис. 25. Примеры строения кроны *Quercus robur* в средневозрастном генеративном состоянии при росте на открытых пространствах. Высота особей – 18-20 м

В старом генеративном состоянии в дистальных зонах всех скелетных ветвей усиливается симподизация: формируются системы развилок из 3-4 дихазиев. Однако ветви высших порядков сохраняют неустойчиво-моноподиальное нарастание и образуют кистевидные, реже короновидные ДПС с 3-6 боковыми побегами. На нижних ветвях развиваются эпитрофные зигзагообразные ветви третьего порядка, на которых формируются многочисленные кистевидные и щетковидные ДПС, в том числе из спящих почек. В целом, системы замещения скелетных ветвей соответствуют стадии конкуренции между гипо- и эпитонией, описанной Р. Raimbault и М. Tanguy (1993). Однако ветви, растущие активнее и лучше ветвящиеся, преимущественно эпитрофны (рис. 26).



Рис. 26. Пример строения кроны особи *Quercus robur* старого генеративного состояния при росте на открытых пространствах. Высота особи – 20 м

Общими особенностями организации побеговой системы особей разных путей онтогенеза при оптимальной освещенности являются тенденция к анизотропному и ортотропному росту скелетных ветвей и наибольшая (по сравнению с остальными световыми режимами) разветвленность ДПС. Различия в характере онтогенеза при оптимальной освещенности заключаются в длительности прегенеративного периода и степени участия комплекса верхушки элементарного побега в формировании кроны. При ускоренном прохождении онтогенеза наблюдается наиболее полное развитие венечных почек с формированием нескольких ветвей, образующих ярус кроны. Пользуясь терминологией И.С. Антоновой с соавторами (Антонова и др., 2012), можно отметить, что короновидные ДПС с псевдомутовками выступают в роли суперростовых ДПС. Вероятно, именно «суперростовая»

конструкция у особей ускоренного пути онтогенеза на зарастающих лугах из ствола и псевдомутовок, образующих ярусы ветвей, свидетельствует о большом потенциале особи, позволяющем ей в короткие сроки создать конструкцию, обеспечивающую переход в генеративный период онтогенеза. Кроме того, большой потенциал роста позволяет преодолеть затенение от яруса травостоя, уменьшая конкуренцию с разнотравьем суходольных лугов. В генеративном периоде онтогенеза образование псевдомутовок становится нерегулярным, поскольку на первый план выступает развитие систем заполнения кроны. По мере старения особи формирование псевдомутовок превращается в фактор дезинтеграции в активно растущей части кроны, приводя к образованию силлептических реитерантов. Дезинтеграция кроны, формирование обособленных секторов, по-видимому, является одной из особенностей старения деревьев, произрастающих на открытых пространствах. Подобный процесс описан П.Г. Шиттом (1952).

Оптимальные условия освещения открытых пространств обеспечивают существование двух типов организации кроны и прохождения онтогенеза при сохранении особями нормальной жизненности, в отличие от условий светового угнетения разной степени, в которых поливариантность онтогенеза связана с разнообразием форм пониженной и низкой жизненности.

Онтогенез особей штамбовидной ЖФ. При повреждении фитофагами, заморозками или чрезмерном затенении травостоем наблюдается потеря биологически главной оси и образование серии осей замещения. Визуально такие формы могут напоминать многочисленные формы кустовидного подроста, описанные Г.П. Белостоковым (1974, 1980), однако принципиально отличаются от них отсутствием многолетнего основания и слабой или отсутствующей ролью спящих почек в формировании осей замещения. Штамбовидная ЖФ может быть выделена в имматурном состоянии.

В имматурном состоянии первой подгруппы основной причиной формирования штамбовидной ЖФ выступают повреждения заморозками или сильное затенение травостоем. После образования трех-четырех рогатковидных ДПС с относительно плагиотропными ветвями наблюдается отмирание главной оси и замещение ее несколькими осями (до четырех-пяти), часть из которых также через два-три года отмирает. Такая структура подобна выделенному Г.П. Белостоковым для осей более высоких порядков плейохазию (Белостоков, 1983). Также возможно раннее отмирание главной оси еще до выхода из яруса травостоя либо симподиальное нарастание с единичными укороченными побегами из вечнозеленых почек. Особи штамбовидной ЖФ в имматурном состоянии первой подгруппы обнаружены нами в Московской области (рис. 27).



Рис. 27. Примеры организации побеговой системы у имматурных особей первой подгруппы штамбовидной ЖФ *Quercus robur*. Высота особей – около 50 см

В имматурном состоянии второй подгруппы при регулярном обгрызании копытными на зарастающих лугах в ГПЗ «Калужские Засеки» и его охранной зоне формируются плейохазии на скелетных ветвях либо на осях замещения ствола в зависимости от места и регулярности обкусывания. При редком или единичном обкусывании апикальной почки у особи с хорошо выраженными стволом и несколькими скелетными ветвями образуется дихазий из двух осей замещения ствола, впоследствии они также образуют систему развилок (по 3-4 раза). При этом каждая из осей вновь образованного дихазия несколько лет нарастает моноподиально и образует короновидные и стохастические ДПС. В результате частичного ослабления апикального доминирования усиливается рост скелетных ветвей на ДПС, образовавшем дихазий при повреждении почки. Однако апикальные почки, образованные на 2-3 год моноподиального роста таких ветвей, обычно также повреждаются, что приводит к формированию ди- и плейохазиов (по 3-4 оси замещения), которые впоследствии практически не образуют развилки, в отличие от осей замещения ствола, и состоят преимущественно из рогатковидных и кистевидных ДПС. И для осей замещения ствола, и для ветвей третьего порядка на скелетных ветвях характерны летнее побегообразование с длинными элементарными побегами, многие весенние побеги также длинные. Крона в целом сильно загущена (рис. 28).

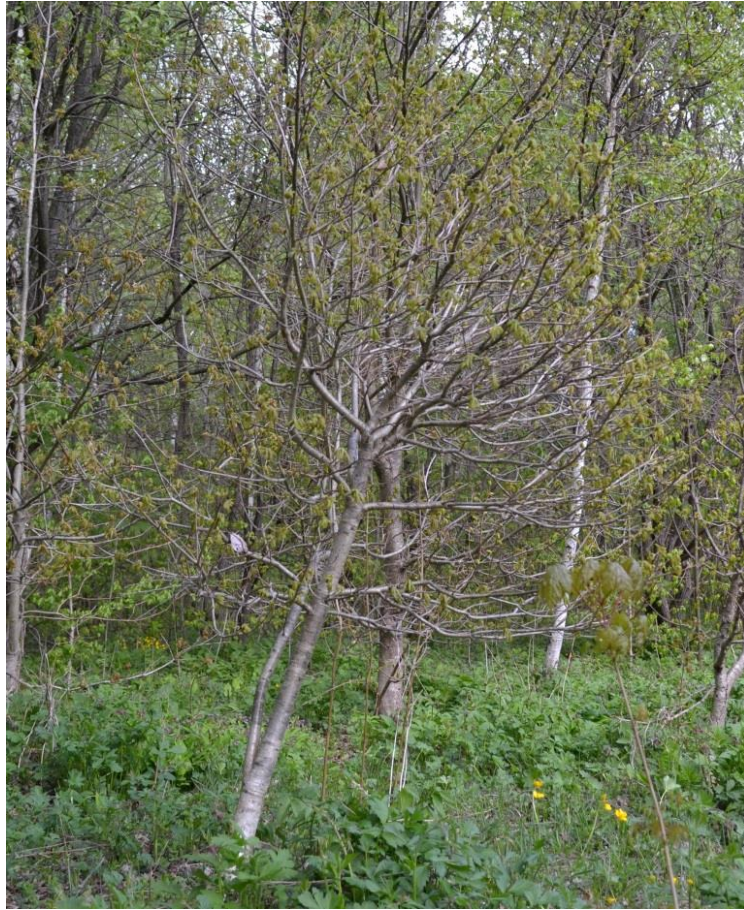


Рис. 28. Пример строения имматурных особей второй подгруппы штабмовидной ЖФ *Q. robur* с редким обгрызанием копытными-фитофагами, произрастающих на зарастающих лугах. Высота особи – 1,6 м

При более интенсивном обгрызании обычно повреждаются скелетные ветви, от которых сохраняются один-два первых годичных побега, образующих в средней и иногда в базальной части одно-двухгодичные ветви, также с базимезотонным ветвлением. Вместе с тем, при повреждении только дистальной зоны ветви образуются и плейохазии. В базальной части осей замещения могут пробуждаться спящие почки 1-2-летнего возраста. Поврежденный ствол замещается обычно двумя симподиально нарастающими осями с короткими (10-15 см) элементарными побегами с рогатковидными и стохастическими ДПС, формирующими основную массу повреждаемых копытными-фитофагами ветвей. Период симподиального нарастания длится 5-10 лет и сменяется образованием 2-3-летних удлиненных моноподиально нарастающих осей с летними побегами. Они образованы щетковидными и кистевидными ДПС с 6-10 побегами (рис. 29).



Рис. 29. Пример строения имматурных особей второй подгруппы *Quercus robur* с редким обгрызанием копытными-фитофагами, произрастающих на зарастающих лугах. Высота – 1,2 м

При повреждении ствола на высоте ниже 50 см происходит формирование полустланцево-кустовидной формы из 2-4 основных осей, приподнятых над поверхностью почвы и переходящих к наклонному направлению роста в дистальной зоне кроны. Каждая ось образует дихазий 2-4 раза, в дистальной зоне формируются 1-2-летние псевдомутовки из 3-5 осей, также удлиненные побеги развиваются из верхних боковых почек. Для этих малолетних осей характерно образование до трех элементарных побегов длиной свыше 50 см с летним пролептическим побегообразованием. На отдельных первых летних побегах из пазушных почек развиваются нехарактерные для *Q. robur* силлептические побеги: по 2-3 в дистальной зоне побега (рис. 30).



Рис. 30. Пример полустланцево-кустовидной формы *Quercus robur* в имматурном состоянии второй подгруппы с интенсивным обгрызанием копытными-фитофагами у особей, произрастающих на зарастающих лугах. Высота особи – 1 м

6.7. Морфологическая поливариантность и разнообразие путей онтогенеза у *Quercus robur* в условиях центра Европейской России

Исследование строения крон *Q. robur* и их трансформации в онтогенезе в разных типах сообществ центра Европейской России с архитектурно-модульных позиций позволило нам типизировать разнообразие форм роста и типов кроны. Описанные нами ЖФ отражают соотношение между силой ортотропного и плагиотропного роста у особи и в целом близки к применяемым в популяционно-онтогенетических исследованиях ЖФ (Восточноевропейские, 1994; Smirnova et al., 1999). Существенное различие заключается в понимании однородности древовидных форм и форм, промежуточных между деревом и стлаником. Такие варианты организации кроны, у которых несколько осей берут на себя функцию лидерной оси, пусть и в ослабленном виде, после прекращения роста ствола, рассмотрены в пределах ЖФ дерева. В то же время формы, габитуально близкие к введенной нами штамбовидной ЖФ у имматурных особей, известны в лесоводстве как торчки и как квазисенильные особи в популяционной биологии (Смирнова и др., 1984; Восточноевропейские, 1994; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016). Частично сходные формы описаны как кустовидный подрост (Белостоков, 1974, 1980, 1981). Описанные нами особи штамбовидной ЖФ развились в условиях более благоприятного освещения (сосняки ксерофитно-зеленомошные и бореально-неморальные),

чем торчки, поэтому в формировании их скелета не играют принципиальной роли пробуждение спящих почек и процессы отмирания в кроне. Жизненный потенциал особей штамбовидной ЖФ выше, чем у торчков, что заключается, в частности, в формировании достаточно длинных элементарных побегов.

Еще И.Г. Серебряков отмечал различия в строении кроны у деревьев *Q. robur* при развитии в условиях полного освещения и при затенении (1962). В развитие его идей представляется правильным исследовать строение кроны на разных иерархических уровнях в сообществах с различным уровнем освещенности. Мы выделили у древовидной одноосной и многоосной ЖФ *Q. robur* четыре основных морфотипа как специфических способа организации конструкции и заполнения кронового пространства. У морфотипов прослеживается ряд по уменьшению интенсивности ветвления и доли хорошо разветвленных осей разных порядков в кроне, переходу от полной реализации потенциала роста и ветвления ДПС в условиях открытых пространств к минимальной его реализации в условиях теневых широколиственных лесов. В теневых сообществах хорошо выражен процесс снижения интенсивности ветвления в онтогенезе. Сходное явление описано Р. Raimbault и М. Tanguy (1993).

Принципиальные черты строения кроны у базовых морфотипов обусловлены, очевидно, адаптацией к световому режиму, поскольку именно уровень освещенности является одним из важнейших факторов, влияющих на формирование кроны (Антонова, Фатьянова, 2013). Особенно ярко это выражено у особей, произрастающих под пологом сомкнутых лесных ценозов. Особенности строения кроны таких особей обусловлены, прежде всего, потребностью максимально эффективно использовать поступающий свет. Это обуславливает плагиотропное и слабонаклонное положение скелетных ветвей у особей *Q. robur* в лесных сообществах под пологом первого яруса древостоя, при этом ветви второго порядка «обрастают» сверху и в плоскости своего поперечного сечения побеговыми комплексами, ДПС высших порядков ветвления на которых заполняют пространство по принципу неравной псевдодихотомии. Образование плагиотропных побеговых структур разного иерархического уровня отмечено как у *Q. robur* (Пятницкий, 1963), так и у других древесных видов в условиях затенения, что также объясняется необходимостью наиболее эффективно улавливать солнечное излучение (Шаровкина, Антонова, 2011; Мазуренко, Хохряков, 1991; Rozenbergar, Diaci, 2014). В условиях затенения на ветвях высших порядков у *Q. robur* нередко формируются кладифицированные комплексы с плоскостным ветвлением, однако их массового формирования не наблюдается, как и большинства других покрытосеменных деревьев (Мазуренко, Хохряков, 1991). При росте в более темных широколиственных лесах происходит упрощение побеговых систем, которое отмечено даже у ветвей верхнего яруса кроны. Однообразие побеговых систем деревьев в

целом характерно для условий угнетения (Антонова, Фатьянова, 2013). При росте в условиях полного освещения за счет наиболее полной реализации потенциальных способностей к росту и ветвлению у особей наблюдается наибольшая плотность ветвей разных порядков. Такое явление отмечено и в других климатических зонах. В частности, в подзонах подтайги и южной тайги у средневозрастных генеративных особей *Q. robur*, произрастающих на открытых пространствах, также наблюдается большее число скелетных ветвей и более высокая густота кроны по сравнению с особями, произрастающими в менее благоприятных световых условиях широколиственных лесов (Дятлов, 2007).

Вероятно, формирование годичным побегом *Q. robur* комплекса верхушки побега снимает полное апикальное доминирование с побега из апикальной почки при распускании нескольких венечных почек. За счет своего рода «распределенного» (между побегами из апикальной и венечных почек) апикального доминирования побеги, формирующие псевдомутовку, в первый год жизни обладают различным углом прикрепления, обычно более острым, чем 70° . При этом плагиотропными являются только некоторые побеги из боковых почек. Еще П.Г. Шитт отмечал, что почки в верхней зоне материнской оси у многих плодовых деревьев образуют побеги, отходящие под острым углом, а более слабые почки в нижней и средней зонах оси – почти под прямым углом (Шитт, 1952). Связь дифференциации почек элементарного побега с углом отхождения образуемых ими боковых побегов он объяснял адаптацией конструкции растения к выносу ассимиляционного аппарата вверх в условиях хорошего освещения. Подобное изменение угла прикрепления боковых побегов вдоль материнской оси ДПС у *Q. robur* также лучше всего выражено в условиях полного освещения.

Для каждого морфотипа характерно внутреннее разнообразие форм. В условиях полного освещения оно связано с регулярностью образования псевдомутовок на стволе и ведущих ветвях, соотношением между акротонными, мезоакротонными и мезотонными паттернами ветвления в кроне, степенью ортотропности у дугообразных ветвей. В условиях разреженных и сомкнутых лесов разнообразие форм связано с соотношением между полноценно и упрощенно ветвящимися побеговыми системами разных порядков. Кроме того, в условиях сомкнутых вторичных и широколиственных лесов дополнительное разнообразие форм обеспечивается за счет различных способов сочетания неветвящихся и ветвящихся ДПС на стволе и скелетных ветвях. Чередование ветвящихся и неветвящихся материнских побегов в составе осей разных порядков, возможно, является характерной особенностью рода *Quercus*, т.к. отмечено и у других его видов (Антонова и др., 2011).

Общим для всех морфотипов является усиление эпитонии, дезинтеграции кроны и процессов реитерации по мере прохождения генеративного периода онтогенеза, сходно с

процессами, описанными Р. Raimbault и М. Tanguy (1993). Кроме того, по мере развития особи наблюдается дифференциация ветвей третьего и более высоких порядков, разделение кроны на структурные ярусы, снижение интенсивности ветвления на ветвях высших порядков. Появление новых типов ветвей у древесных растений считается одним из признаков перехода в следующее онтогенетическое состояние (Антонова, Фатьянова, 2013б). Ослабление ростового потенциала ветвей, уменьшение числа распускающихся почек с увеличением порядка и биологического возраста оси отмечено у разных видов деревьев (Шитт, 1952; Белостоков, 1966а, 1966б; Антонова, Тертерян, 1997).

Исследователи, изучавшие развитие недревовидных жизненных форм у *Q. robur*, обычно отмечали наличие многолетнего основания (Белостоков, 1974, 1980), вторичного побегообразования, торчковой формы роста (Смирнова и др., 1984; Белостоков, 1974, 1980; Иванова, Мазуренко, 2013). У описанных нами недревовидных форм столь сильные процессы отмирания и вторичного побегообразования не выражены. Видимо, это связано с более благоприятными условиями эко- и биотопа в исследованных нами сообществах.

Условия освещения определяют скорость прохождения онтогенеза. При полном освещении особенно ускоряется прохождение прегенеративного периода и молодого генеративного состояния. Очевидно, освещенность является одним из ключевых факторов, определяющих характер онтогенеза у деревьев умеренной зоны, поскольку исследования онтогенетических перестроек кроны видов с более высокой теневыносливостью приводят к сходным заключениям (Разумовский, 1991).

Особенности морфогенеза побеговых систем различных иерархических уровней специфичны для фитоценотической стратегии, к которой принадлежит вид (Бобровский, Бобровская, 1998; Бобровская, 2001). В частности, у реактивных светолюбивых видов структурно-функциональные оси низкого и высокого порядков ветвления дифференцированы по функциям и скоростям роста, в то время как теневыносливые виды с толерантной стратегией слабее образуют промежуточные по функциям оси со средней скоростью роста и на низких, и на высоких порядках ветвления (Бобровская, 2001). На примере *Q. robur* мы можем показать особенности морфогенеза элементов кроны вида с конкурентной фитоценотической стратегией. Особи *Q. robur* формируют структурно и функционально различные для осей низкого и высокого порядков ветвления побеговые системы. Скорость роста осей снижается с усилением затенения, особенно существенно – для осей высоких порядков ветвления.

У *Q. robur* в условиях центра Европейской России мы отметили не только морфологическую поливариантность, но и разнообразие путей онтогенеза. Мы составили схему переходов в онтогенезе у *Q. robur* в исследованных нами сообществах (табл. 20).

Переходы между онтогенетическими состояниями у *Quercus robur* при различных режимах освещения и в разных типах сообществ

Жизненная форма	Схема переходов
Сомкнутые широколиственные леса	
Древовидная одно- и многоосная	$g_2 \rightarrow g_3$
Дубо-кленовник в ветровальном окне	
Древовидная одноосная	g_1 g_2
Широколиственно-мелколиственные леса	
Штамбовидная	$j \rightarrow im_1$
Ветровальные окна в широколиственно-мелколиственных лесах	
Древовидная одноосная	$j \rightarrow im_1 \rightarrow im_2 \rightarrow v_1$
Штамбовидная	$j \rightarrow im_1$ $j \rightarrow im_1 \rightarrow im_2$
Сомкнутые сосняки и березняки	
Древовидная одно- и многоосная	$j \rightarrow im_1 \rightarrow im_2 \rightarrow v_1 \rightarrow (v_2) \rightarrow g_1 \rightarrow g_2$
Штамбовидная	$j \rightarrow im_1$ $j \rightarrow im_1 \rightarrow im_2$
Стланик	im_1
Разреженные и парковые березняки лугово-опушечные	
Древовидная одноосная	$j \rightarrow im_1 \rightarrow im_2 \rightarrow v_1 \rightarrow v_2 \rightarrow g_1$ $im_1 \rightarrow im_2$
Зарастающие мезофитные луга, солитеры в парках и на лугах	
Древовидная одноосная	Ускоренный путь: $im_2 \rightarrow v_1 \rightarrow (v_2) \rightarrow g_1$ Нормальный путь: $j \rightarrow im_1 \rightarrow im_2 \rightarrow v \rightarrow g_1$ Общий путь в генеративном периоде: $g_1 \rightarrow g_2 \rightarrow g_3$
Штамбовидная	$j \rightarrow im_1$ $j \rightarrow im_1 \rightarrow im_2$

Прохождение всех стадий онтогенеза наблюдается только у древовидной одно- и многоосной ЖФ. Достижение виргинильного состояния уже свидетельствует о достаточной биологической зрелости особи и готовности к переходу к плодоношению после некоторого пребывания в данном состоянии, поскольку на особях с характеристиками виргинильного состояния первой подгруппы нами обнаружены желуденосные побеги. У других видов деревьев появление первых генеративных органов также отмечено при такой конструкции, которая характерна для виргинильных особей (Антонова, Фатьянова, 2013б). Вторая стадия виргинильного состояния необходима, очевидно, для образования достаточной для перехода к

устойчивому плодоношению биомассы, а в условиях сомкнутых сообществ – и для достижения яруса древостоя и обеспечения доступа того количества света, которое достаточно для дальнейшего онтогенеза. С другой стороны, можно предположить, что особи с более поздним переходом к плодоношению образуют некий резерв в ценопопуляции, обеспечивают одновременность ее инспермации.

Заключение по главе. Полученные нами данные показали, что *Q. robur* в условиях центра Европейской России демонстрирует как структурные, так и количественные трансформации при онтогенетических перестройках и изменении условий среды. На самых общих уровнях формирования ЖФ (появление ветвления, формирование древовидной формы, соотношение процессов новообразования и отмирания) онтогенетические перестройки протекают сходно в сообществах разных сукцессионных стадий, различаясь в большей степени по количественным показателям, что отмечено и для других видов (Ценопопуляции, 1976). В то же время на уровне формирования кроны и ее побеговых систем различных иерархических уровней в разных экологических условиях конструкция существенно варьирует именно по структурным признакам. Это отмечается как при сопоставлении особей одного онтогенетического состояния, так и при сравнении трансформации их побеговых систем в онтогенезе. Одними из наиболее существенных наследственно обусловленных онтогенетических трансформаций побегового тела *Q. robur* являются процессы усложнения организации побеговых систем и смены периодов роста ствола в онтогенезе.

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*, введенные еще И.Г. Серебряковым (1962). Кроме того, описанные варианты организации кроны в разных типах сообществ позволяют развить идею ценоэкотипов (Селекция., 1982) с морфологических позиций. 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 теневыми широколиственными лесами. Таким образом, и с позиций архитектуры кроны мы можем подтвердить представления об «опушечной» природе *Q. robur*. Наши представления о разнообразии побеговых систем и их трансформации в онтогенезе у *Q. robur* в связи с различиями в режимах освещенности вносят вклад в дальнейшее развитие популяционно-онтогенетического направления в исследовании древесных видов растений.

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.

Литература

1. Алексеев, Ю.Е. Растительный покров окрестностей Пущина / Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, Н.Г. Прилепский. – Пущино: ОНТИ ПНЦ, 1992. – 177 с.
2. Алексеев, В.А. Световой режим леса / В.А. Алексеев. – М.: Наука, 1975. – 228 с.
3. Алехин, В.В. Растительность СССР в основных зонах: учебное пособие для университетов и педвузов / В.В. Алехин. – 2-е изд. – М.: Советская наука, 1951. – 512 с.
4. Анненская, Г. Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние / Г. Н. Анненская, В. К. Жучкова, В. Р. Калинина, И. И. Мамай, В. А. Низовцев, М. А. Хрусталёва, Ю. Н. Цесельчук. Смоленск: Изд-во СГУ, 1997. – 299 с.
5. Антонова, И.С. Развитие побеговых систем у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) / И.С. Антонова, Р.А. Тертерян // Бот. журн. – 1997. – № 9. С. – 39–53.
6. Антонова, И.С. Архитектурные модели кроны древесных растений / И.С. Антонова, О.В. Азова // Бот. журн. – 1999. Т. 84, № 3. – С. 10–28.
7. Антонова, И.С. Особенности структуры кроны *Frangula alnus* (Rhamnaceae) / И.С. Антонова, Н.В. Николаева // Бот. журн. – 2002. – Т. 87, № 10. – С. 90–101.
8. Антонова, И.С. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией / И.С. Антонова, О.А. Белова // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С. 10–16.
9. Антонова, И.С. Некоторые особенности строения ветвей *Diospyros lotus* L. (Ebenaceae) на средней и поздней генеративных стадиях в разных условиях обитания / И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: Материалы Всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». – Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. – С. 314–320.
10. Антонова, И.С. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны / И.С. Антонова, О.В. Азова, Ю.В. Елсукова // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. – 2011. – Вып. 2. – С. 67–77.
11. Антонова, И.С. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) / И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова, Ю.В. Зайцева, А.А. Гниловская // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Материалы II всероссийской школы-семинара с международным участием. – Киров: Радуга-Пресс, 2012. – С. 390–403.
12. Антонова, И.С. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях

- умеренно-континентального климата / И.С. Антонова, М.М. Шаровкина // Бот. журн. – 2012. – Т. 97, № 9. – С. 1192–1205.
13. Антонова, И.С. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях / И.С. Антонова, А.А. Гниловская // Бот. журн. – 2013. – Т. 98, № 1. – С. 53–68.
 14. Антонова, И.С. Форма кроны дерева и мультимасштабность побеговых систем / И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова // Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического общества. – Тольятти. – 2013. – Т. 1. – С. 31–33. (а)
 15. Антонова, И.С. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний / И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2013. – Вып. 32, № 31. – С. 7–24. (б).
 16. Антонова, И.С. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники / И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова // Бот. журн. – 2014. – Т. 99, № 12. – С. 1305–1316.
 17. Антонова, И.С. К вопросу о зональности побега на примере побегов *Acer negundo* L. / И.С. Антонова, В.А. Барт // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2015. – № 4. – С. 143–159.
 18. Антропогенная динамика структуры и биоразнообразия пойменных дубрав Среднего Прихоперья / А. И. Золотухин, А. А. Шаповалова, А. А. Овчаренко, М.А. Занина. – Балашов: Николаев, 2010. – 164 с.
 19. Аргунова, М.В. Популяционная организация дубово-грабовых лесов Западной Украины и оптимизация их структуры: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Аргунова Марина Вячеславовна. – М., 1992. – 18 с.
 20. Астапова, Т.Н. Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмоскovie / Т.Н. Астапова // Ученые записки Московского городского пед. ин-та им. В.П. Потемкина. – 1954. – Т. 37. – С. 135–155.
 21. Афонин, А.А. 2011. Сравнительная морфодинамика однолетних побегов ив Брянского лесного массива: монография / А.А. Афонин. – Брянск: Курсив, 2011. – 144 с.
 22. Белостоков, Г.П. Морфологическая структура скелетной ветви березы пушистой / Г.П. Белостоков // Ученые записки Смоленского гос. пед. ин-та. – 1966. – Вып. 16. – С. 94–100. (а)
 23. Белостоков, Г.П. Морфологическая структура удлиненных годичных побегов лиственных древесных растений / Г.П. Белостоков // Ученые записки Смоленского гос. пед. ин-та. – 1966. – Вып. 16. – С. 81–93. (б)

24. Белостоков, Г.П. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (*Fagaceae*) / Г.П. Белостоков // Бот. журн. – 1974. – Т. 59, № 4. – С. 578–588.
25. Белостоков, Г.П. Габитус кустовидного подроста древесных растений / Г.П. Белостоков // Бот. журн. – 1980. – Т. 65, № 3. – С. 391–404.
26. Белостоков, Г.П. Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений / Г.П. Белостоков // Бот. журн. – 1981. – Т. 66, № 1. – С. 86–98.
27. Белостоков, Г.П. Системы стеблесложения подроста древесных растений / Г.П. Белостоков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1983. – Т. 88, Вып. 1. – С. 87–94.
28. Бобровская, Н.Е. Формирование структуры крон лиственных и хвойных деревьев в онтогенезе: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Бобровская Наталья Евгеньевна. – М., 2001. – 295 с.
29. Бобровский, М.В. Структурно-функциональные элементы кроны и их пространственные отношения у *Acer platanoides* (*Aceraceae*) и *Populus tremula* (*Salicaceae*) / М.В. Бобровский, Н.Е. Бобровская // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, № 4. – С. 114–125.
30. Бобровский, М.В. Разнообразие растительности и почв заповедника «Калужские Засеки» и его связь с традиционным природопользованием: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Бобровский Максим Викторович. – Пущино, 2004. – 231 с.
31. Браславская, Т.Ю. Структура хвойно-широколиственных старовозрастных пойменных лесов в связи с вопросами их динамики / Т.Ю. Браславская // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 1(3). – С. 852–857.
32. Бугаев В.А. Дубравы европейской части России / В.А. Бугаев, А.Л. Мусиевский, В.В. Царалунга // Лесной вестник. – 2004. – № 2. – С. 7–13.
33. Буланая, М.В. Жизненные формы жостера слабительного и крушины ломкой / М.В. Буланая // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 16–17.
34. Быков, Б.А. Экологический словарь / Б.А. Быков. – Алма-Ата: Наука, 1983. – 216 с.
35. Вахрамеева, М.Г. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена / М.Г. Вахрамеева // Вестник МГУ. – 1975. – № 6. – С. 116–119.
36. Вишницкая, О.Н. Формирование жизненной формы *Menyanthes trifoliata* (*Menyanthaceae*) / О.Н. Вишницкая, Н.П. Савиных // Растительные ресурсы. – 2008. – Т. 44, № 3. – С. 1–8.
37. Воронцов, А.И. Новая волна усыхания дуба (в ряде областей юго-востока РСФСР) / А. И. Воронцов // Науч. тр. Московского лесотехнического института. – 1971. – Вып. 38. – С. 197–199.
38. Восточноевропейские широколиственные леса. – М.: Наука, 1994. – 364 с.

39. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с. – Кн. 2. – 575 с.
40. Гатцук, Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела / Л.Е. Гатцук // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. 79, № 1. – С. 100–113.
41. Гашева, Н.А. Классификация элементарных побегов *Salix myrtilloides* L. по морфометрическим показателям / Н.А. Гашева // Вестник Тюменского государственного университета. – 2009. – № 3. – С. 215–222.
42. Гетманец, И.А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук: 03.02.08 / Гетманец Ирина Анатольевна. – Омск, 2011. – 36 с.
43. Горошкевич, С.Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедра сибирского: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01 / Горошкевич Сергей Николаевич. – Томск, 2011. – 37 с.
44. Горчаковский, П.Л. Растения восточноевропейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала / П.Л. Горчаковский // Труды института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. – Свердловск, 1968. – Вып. 59. – 207 с.
45. Грищенко, К.Г. Демографическая структура ценопопуляций видов-эдификаторов производных липовых и кленовых лесов в Саратовском правобережье: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Грищенко Кристина Григорьевна. – Саратов, 2008. – 20 с.
46. Грудзинская, И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация / И.А. Грудзинская // Бот. журн. – 1960. – Т. 43, № 7. – С. 968–978.
47. Грудзинская, И.А. Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба (*Quercus robur* L.) / И.А. Грудзинская // Бот. журн. – 1964. – Т. 49, № 3. – С. 321–337.
48. Денисов, А. К. Послеледниковая динамика северной границы ареала дуба черешчатого в СССР и филогенез дубрав севера / А.К. Денисов // Лесоведение. – 1980. – № 1. – С. 3–11.
49. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтинкина, И.С. Кутьина, Н.Н. Лашинский; под ред. О.В. Смирновой. – М.: Прометей, 1989. – 105 с.
50. Добрявлянский, В. Я. Очерк по осмотру некоторых лесов России, представленный совету Санкт-Петербургского лесного института / В.Я. Добрявлянский // ЕПЛИ. – 1886. – С. 74–102.
51. Добрынин, А.П. Самые северные дубравы России / А.П. Добрынин, М.Г. Комиссарова. – Вологда, 2012. – 188 с.

52. Дятлов, В.В. Структура популяций дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в пойменных лесах подзон южной тайги и подтайги (на примере Костромской области): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Дятлов Владимир Валентинович. – Кострома. 2007. – 242 с.
53. Евстигнеев, О.И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности / О.И. Евстигнеев // Бот. журн. – 1988. – Т. 73, № 12. – С. 1730–1736.
54. Евстигнеев, О.И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса / О.И. Евстигнеев // Лесоведение. – 1996. – № 6. – С. 26–35.
55. Евстигнеев, О.И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных ценозов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08 / Евстигнеев Олег Иванович. – Нижний Новгород, 2010. 48 с.
56. Евстигнеев, О.И. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) / О.И. Евстигнеев, П.В. Воеводин // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 2013. – Т. 118, Вып. 4. – С. 64–70.
57. Евстигнеев, О.И. Сукцессии сосновых лесов задровой местности в Неруссо-Деснянском полесье / О.И. Евстигнеев, В.Н. Коротков // Бюллетень Брянского отделения РБО. – 2013. – № 1(1). – С. 31–41.
58. Ермолова, Л.С. Морфологические особенности и сезонное развитие березы повислой в молодых древостоях на залежах / Л.С. Ермолова, Я.И. Гульбе, Т.А. Гульбе // Лесоведение. – 2012. – № 6. – С. 30–43.
59. Ерусалимский, В.И. Как сохранить дубравы? / В.И. Ерусалимский // Лесн. хоз-во. – 2000. – № 5. – С. 13–15.
60. Животовский, Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций / Л.А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
61. Жмылев, П.Ю. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. – 2-е изд., испр. и доп. – М.: Гриф, 2005. 256 с.
62. Жукова, Л.А. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений / Л.А. Жукова, А.С. Комаров // Журн. общ. биологии. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 450–461.
63. Журавлева, И.А. Структура монокарпических побегов полукустарника *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) / И.А. Журавлева, Ю.А. Бобров // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2012. – № 1 (17). – С. 32–42.

64. Заугольнова, Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) / Л.Б. Заугольнова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 81-102. (а)
65. Заугольнова, Л.Б. Онтогенез и возрастные спектры популяций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зоны: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 094 / Заугольнова Людмила Борисовна. – М., 1968. – 21 с. (б)
66. Заугольнова, Л.Б. Численность и возрастные спектры ценопопуляций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон Европейской части СССР / Л.Б. Заугольнова // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1971. – Т. 76, № 6. – С. 112–121.
67. Заугольнова, Л.Б. Характеристика состояния участков широколиственных лесов в окрестностях г. Пущина // Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова / Сборник «Биоценозы окрестностей Пущина», серия «Экология малого города». – Пущино: Институт почвоведения и фотосинтеза АН СССР. – 1990. – С. 74–80.
68. Заугольнова, Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблема их мониторинга: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Заугольнова Людмила Борисовна. – СПб, 1994. – 72 с.
69. Заугольнова, Л.Б. Определитель типов леса Европейской России [Электронный ресурс] / Л.Б. Заугольнова, В.Б. Мартыненко // 2014. – Режим доступа: <http://www.cepl.rssi.ru/bio/forest/>.
70. Злобин, Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю.А. Злобин // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769–780.
71. Ибрагимова, К.К. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций дуба черешчатого в северо-восточной части ареала: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Ибрагимова Кадрия Камилевна. – Казань, 1999. – 129 с.
72. Иванов, Л. А. Роль света и влаги в жизни наших древесных пород / Л.А. Иванов. – М.: изд-во АН СССР, 1946. – 125 с.
73. Иванова, Н.Е. Рост дубовых молодняков на темно-серых лесных суглинистых почвах нагорных дубрав лесостепи / Н.Е. Иванова. – М.: изд-во АН СССР, 1953. – 166 с.
74. Иванова, А.В. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области / А.В. Иванова, М.Т. Мазуренко // Бот. журн. – 2013. – Т. 98, № 8. – С. 1014–1030.
75. Истомина, И.И. Квазисенильность и ее роль в жизни древесных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Истомина Ирина Игоревна. – М., 1993. – 16 с.

76. Казакова, Н.Л. Форма кроны *Araucaria araucana (molina)* К. Koch в разных возрастных состояниях и экологических условиях естественных местообитаний / Н.Л. Казакова, И.С. Антонова // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2015. – № 3. – С. 135–153.
77. Калинин, В.А. Жизненные формы *Trifolium pacificum* Vobr. / В.А. Калинин // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – Вып. 6. – С. 14–17.
78. Комарова, Т.А. Онтоморфогенез пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня / Т.А. Комарова, А.Д. Трофимова, О.Н. Ухваткина, У-Сан Ким // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – Вып. 5. – С. 93–101.
79. Комарова, Т.А. Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня / Т.А. Комарова, О.Н. Ухваткина, А.Д. Трофимова // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – Вып. 5. – С. 81–92.
80. Корона, В. В. Основы структурного анализа в морфологии растений / В.В. Корона. – Свердловск: Изд-во УрГУ, 1987. – 272 с.
81. Корона, В. В. О сходстве и различиях морфологических концепций Линнея и Гете / В.В. Корона // Журн. общ. биологии. – 2002. – Т. 63, № 3. – С. 227–235.
82. Коротков, В. Н. Новая парадигма в лесной экологии / В.Н. Коротков // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 7–20.
83. Костина, М.В. Значение концепции реитерации для изучения и описания крон деревьев умеренной зоны / М.В. Костина // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, 28-31 мая 2014 г. – Киров, 2014. – С. 50–54.
84. Куза, П.А. Особенности роста генеративного потомства дуба черешчатого в Молдове / П.А. Куза // Лесоведение. – 2010. – № 1. – С. 31–37.
85. Курнаев, С.Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала / С.Ф. Курнаев. – М.: Наука, 1980. – 316 с.
86. Леса южного Подмосковья. – М.: Наука, 1985. – 280 с.
87. Лосицкий, К.Б. Восстановление дубрав / К.Б. Лосицкий. – М.: Сельхозиздат, 1963. – 360 с.
88. Лохматов, Н.А. О естественном возобновлении дубрав и его использовании / Н.А. Лохматов // Лесоводство и агролесомелиорация. – 1988. – № 76. – С. 16–21.
89. Лукинас, Н. В. Дубравы и их восстановление в Литовской ССР / Н.В. Лукинас. – М.: Лесная промышленность, 1967. – 115 с.

90. Ляшенко, Н.Н. О симподиальном ветвлении древесных растений на примере *Theobroma cacao* / Н.Н. Ляшенко // Бот. журн. – 1968. – Т. 53. – С. 1196–1208.
91. Магомедмирзаев, М.М. Введение в количественную морфогенетику / М.М. Магомедмирзаев. – М.: Наука, 1990. – 232 с.
92. Магомедмирзаев, М.М. Эколого-генетические аспекты метамерной организации побеговой системы растений / М.М. Магомедмирзаев, Л.А. Гриценко // Журн. общ. биологии. – 1986. – Т. 47, № 2. – С. 198–208.
93. Магомедмирзаев, М.М. Количественный морфологический анализ системы годичных побегов (на примере алычи) / М.М. Магомедмирзаев, Л.А. Гриценко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1987. – Т. 92, № 3. – С. 93–103.
94. Мазуренко, М.Т. Классы метамеров деревьев / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Журн. общ. биологии. – 1991. – Т. 52, № 3. – С. 409–421.
95. Мазуренко, М.Т. Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде ива (*Salix* L., *Salicaceae*) / М.Т. Мазуренко // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – Вып. 7. – С. 3–22.
96. Мазуренко, М.Т. Некоторые понятия биоморфологии / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – № 5. – С. 106–116.
97. Мальцева, Т.А. Биоморфология *Caltha palustris* L. / Т.А. Мальцева, Н.П. Савиных // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. – 2008. – № 12. – С. 257–271.
98. Марфенин, Н.Н. Концепция модульной организации в развитии / Н.Н. Марфенин // Журн. общ. биологии. – 1999. – Т. 60. – № 1. – С. 6–17.
99. Матюхин, Д.Л. Системы элементарных моноритмических побегов у хвойных / Д.Л. Матюхин // Известия ТСХА. – 2012. – Вып. 1. – С. 142–152.
100. Меницкий, Ю.Л. Дубы Азии / Ю.Л. Меницкий. – Л.: Наука, 1984. – 316 с.
101. Мерзленко, Т.Д. Насаждения дуба черешчатого в Средней полосе России / Т.Д. Мерзленко, Д.А. Котуранов. – М.: Издательский дом Рученькиных, 2008. – 144 с.
102. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности: учебник / Б. М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
103. Михалевская, О.Б. Ритмичность процесса роста и морфогенеза побегов в роде *Quercus* L. / О.Б. Михалевская // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 33–38.

104. Михалевская, О.Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге / О.Б. Михалевская // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. – М.: Прометей, 1995. – С. 70–76.
105. Михалевская, О.Б. Ритмы роста на разных этапах морфогенеза побега у древесных растений / О.Б. Михалевская // Онтогенез. – 2008. – Т. 39, № 2. – С. 85–93.
106. Морозов, Г. Ф. К вопросу о восстановлении дубрав / Г.Ф. Морозов // Лесной журнал. – 1918. – Вып. 9–10. – С. 383.
107. Морозов, Г.Ф. Биология наших лесных пород / Г.Ф. Морозов. – М.: Изд-во Наркомзема "Новая Деревня", 1922. – 106 с.
108. Морозов, Г.Ф. Учение о лесе / Г.Ф. Морозов. – 5-е изд. – М., Л.: Госуд. изд-во, 1930. – 440 с.
109. Неволина, Е.И. Изменчивость побегов ветвления при формировании жизненной формы у сирени обыкновенной / Е.И. Неволина // Вестник Челябинского государственного университета. Экология. Природопользование. – 2005. – № 01 (1). – С. 48–50.
110. Недосеко, О.И. Типы побегов и побеговых систем в кроне ивы черниковидной *Salix myrtilloides* L. / О.И. Недосеко // Мир науки, культуры, образования. – 2012. – № 1 (32). – С. 306–308.
111. Николаева, С.А. Онтогенез кедра сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья / С.А. Николаева, С.Н. Велисевич, Д.А. Савчук // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2008. – № 3. – С. 24–34.
112. Новосельцев, В. Д. Дубравы / В. Д. Новосельцев, В.А. Бугаев. – М.: Агропромиздат, 1985. – 214 с.
113. Орлов, М. М. Дубовые леса европейской России / М. М. Орлов // Лесной журнал. – 1895. – № 6. – С. 769–782.
114. Османова, Г.О. Поливариантность развития побегов у некоторых видов рода *Plantago* Juss. / Г.О. Османова // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – № 5. – С.127–131.
115. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский, В.Н. Коротков, О.И. Евстигнеев, Н.А. Торопова, В.Э. Смирнов, С.А. Шепелева, О.В. Пчелинцева, А.В. Славгородский, Е.М. Глухова, Е.В. Пономаренко, Е.С. Есипова, Г.Ю. Офман, А.М. Романовский, Е.П. Сарычева; отв. ред. Л.Б. Заугольнова. – М.: Научный мир, 2000. – 196 с.

116. Пичугина, Е.В. Особенности онтогенеза *Jurinea cyanooides* (Asteraceae) на северной границе ареала / Е.В. Пичугина, Н.П. Савиных // Растительные ресурсы. – 2006. –Т. 42, № 3. – С. 10–24.
117. Полтинкина, И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав клена полевого в широколиственных лесах Европейской части СССР / И.В. Полтинкина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1985. –Т. 90, № 2. – С. 79–88.
118. Пятницкий, С.С. Вегетативный лес / С.С. Пятницкий. – М.: Сельхозиздат, 1963. – 448 с.
119. Работнов, Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. Бот. ин-та АН СССР им. В.Л. Комарова. Сер. III (Геоботаника). – Вып. 6. – С. 7–204.
120. Разумовский, Ю.В. Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе / Ю.В. Разумовский // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 151–160.
121. Растительность европейской части СССР / С.А. Грибова, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. – Л.: Наука, 1980. – 431 с.
122. Ричардс, П. Тропический дождевой лес / П. Ричардс. – М.: изд-во иностр. лит-ры, 1961. – 448 с.
123. Рысин, Л. П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса / Л.П. Рысин // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. – М., 1970. – С. 7–53.
124. Рябцев, И.С. Подпологовое возобновление лесообразующих пород в широколиственных лесах разного возраста с господством дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) / И.С. Рябцев, М.Ю. Тиходеева, И.М. Рябцева // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. – 2009. – Вып. 2. – С. 11– 21.
125. Рябцев, И.С. Возобновление широколиственных пород под пологом древостоя: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Рябцев Иван Сергеевич. – СПб, 2014. – 180 с.
126. Савиных, Н.П. Специализация и автономизация вегетативного тела цветковых растений / Н.П. Савиных // Вестник Вятского государственного гуманитарного университета. – 2005. – № 13. – С. 158–164.
127. Савиных, Н.П. Модуль у растений как структура и категория / Н.П. Савиных, Т.А. Мальцева // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С. 227–233.
128. Савиных, Н.П. Биоморфология: современное состояние и перспективы / Н.П. Савиных, В.А. Черёмушкина // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22, № 5. – С. 659–670.

129. Селекция лесных пород / П.И. Молотков, И.Н. Патлай, Н.И. Давыдова, Ф.Л. Щепотьев, А.И. Ирошников, В.И. Мосин, Д.М. Пирагс, Л.И. Милютин. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 223 с.
130. Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г. Серебряков. – М.: Советская наука, 1952. – 391с.
131. Серебряков, И.Г. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы европейской части СССР / И.Г. Серебряков // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1954. – Т. 59. № 1. – С. 53–69.
132. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – М.: Высшая школа, 1962. – 380 с.
133. Смирнова, О.В. Анализ фитоценологических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов Европейской части СССР / О.В. Смирнова, А.А.Чистякова // Журн. общ. биологии. 1980. – Т. 41, № 3. – С. 350–362.
134. Смирнова, О.В. Квасисенильность как одно из проявлений фитоценологической толерантности растений / О.В. Смирнова, А.А. Чистякова, И.И. Истомина // Журн. общ. биологии. – 1984. – Т. 45, № 2. – С. 216–225.
135. Смирнова, О.В. Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины / О.В. Смирнова, А.А. Чистякова, Т.И. Дробышева // Журн. общ. биологии. 1987. – Т. 48, № 2. – С. 200–212.
136. Смирнова, О. В. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза / О.В. Смирнова, Р.В. Понадюк, А.А. Чистякова // Бот. журн. – 1988. –Т. 73, № 10. – С. 1423–1433.
137. Смирнова, О.В. Сохранить естественные дубравы / О.В. Смирнова, А.А. Чистякова // Природа. – 1988. – № 3. – С. 40–45.
138. Смирнова, О.В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов / О.В. Смирнова, А.А. Чистякова, Р.В. Попадюк // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 48–58.
139. Смирнова, О.В. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов / О.В. Смирнова, М.В. Бобровский, Л.Г. Ханина // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2001. – Т. 106, Вып. 5. – С.25–33.
140. Смирнова, О.В. Дуб-кочевник / О.В. Смирнова, М.В. Бобровский // Природа. – 2004. – № 12. – С. 26–30.
141. Смирнова, О.В. Популяционная парадигма в экологии и экосистемные процессы / О.В. Смирнова, Н.А. Горопова, Д.Л. Луговая, А.А. Алейников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2011. – Т. 116, Вып. 4. – С. 41–47.

142. Ставрова, Н.И. Структура популяций древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий в лесах Европейского севера России / Н.И. Ставрова // Актуальные проблемы геоботаники: III Всерос. школа-конференция: лекции. – Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007. – С. 397–407.
143. Стаменов, М.Н. Динамика древесной растительности после массового ветровала на территории заповедника «Калужские Засеки» / М.Н. Стаменов, М.В. Бобровский // Биология – наука XXI века: 15-ая Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых (Пущино, 18 – 22 апреля 2011 года). Сборник тезисов. – Пущино, 2011. – С. 234.
144. 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. – Вып. 1. – С. 66–71.(а).
145. 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. – Вып. 1. – С. 49–61. (б).
146. Ткаченко, М.Е. Общее лесоводство / М.Е. Ткаченко. – М.-Л: Гослесбумиздат, 1952. – 596 с.
147. Труды по лесному опытному делу Тульских засек. – Выпуск III Государственного лесного заповедника «Тульские Засеки». – М., 1939. – 258 с.
148. Тюрин, А.В. Дубравы водоохранной зоны и способы их восстановления (общий очерк) / А.В. Тюрин // Дубравы СССР. – М.: Гослесбумиздат, 1949. – Т. 1. – С. 5–29.
149. Уранов, А.А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, Вып. 1. – С. 119–134.
150. Уранов, А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений / А.А. Уранов // Тезисы докладов V делегатского съезда Всес. Бот. об-ва. – Киев, 1973. – С. 217–219.
151. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – № 2. С. 7–33.
152. Ухваткина, О.Н. Онтоморфогенез ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня / О.Н. Ухваткина, Т.А. Комарова, А.Д. Трофимова // Бюллетень ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – Вып. 5. – С. 150–159.

153. Фардеева, М.Б. Особенности популяционной организации древесных видов хвойно-широколиственных лесов / М.Б. Фардеева, Г.Р. Исламова // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета. – 2007. – № 2-3 (9-10). – С. 112–121.
154. Фатьянова, Е.В. Развитие кроны хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L., Ebenaceae) в условиях Черноморского побережья Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Фатьянова Елена Витальевна. – СПб, 2010. – 16 с.
155. Хитрово, А. А. К вопросу о судьбе дубрав средней России / А.А. Хитрово // Лесной журнал. – 1908. – Вып. 1. – С. 42–58.
156. Хохряков, А.П. Структура и морфогенез кустарников / А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко. – М.: Наука, 1977. – 160 с.
157. Хохряков, А.П. Базальные и медиальные девиации в эволюции жизненных форм высших растений / А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко // Журн. общ. биологии. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 45–53.
158. Цельникер, Ю.Л. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев (литературный обзор) / Ю.Л. Цельникер, М.Д. Корзухин, Б.Б. Зейде. – М.: Мир Урании, 2000. – 94 с.
159. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, В.Н. Егорова, И.М. Ермакова, Л.А. Жукова, Л.Б. Заугольнова, Е.И. Курченко, А.Р. Матвеев, Т.Д. Михайлова, Е.А. Просвирнина, О.В. Смирнова, Н.А. Торопова, Л.Д. Фаликов, Н.И. Шорина. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
160. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
161. Чистякова, А.А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной / А.А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83, Вып. 2. – С. 129–137.
162. Чистякова, А.А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ / А.А. Чистякова // Биол. науки. – 1991. – № 8 (332). – С. 30–45.
163. Шаровкина, М.М. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях / М.М. Шаровкина, И.С. Антонова // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. – 2011. – Вып. 3. – С. 26–36.
164. Шафранова, Л.М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») / Л.М. Шафранова // Журн. общ. биологии. – 1990. – Т. 51, № 1. – С. 72–89.

165. Шафранова, Л.М. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система / Л.М. Шафранова, Л.Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 6–7.
166. Шитт, П.Г. Биологические основы агротехники плодовогодства / П.Г. Шитт. – М.: гос. изд-во с/х лит-ры, 1952. – 360 с.
167. Шутяев, А.М. Влияние экотипов и среды на рост географических культур дуба черешчатого / А.М. Шутяев // Лесоведение. – 2002. – № 3. – С. 23–33.
168. Юницкий, А. А. О возобновлении дуба «торчками» / А.А. Юницкий // Лесоведение и лесоводство. – 1927. – №. 4. – С. 190–193.
169. Barthélemy, D. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny / D. Barthélemy, Y. Caraglio // Ann. bot. – 2007. – Vol. 99. – P. – 375–407.
170. Březina, I. Natural regeneration of sessile oak under different light conditions / I. Březina, L. Dobrovolný // Journal of forest science. – 2011. – Vol. 57. – № 8. – P. 359–368.
171. Buck-Sorlin, G.H. A quantification of shoot shedding in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) / G.H. Buck-Sorlin, A.D. Bell // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1998. – Vol. 127. – Is. 4. – P. 371–391.
172. Caraglio, Y. Architecture et dynamique de croissance du platane *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) {Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.} / Y. Caraglio, C. Édelin // Bull. Soc. bot. Fr. – 1990. – 137. – P. 279–291.
173. Castellanos, C. Architectural analysis of *Buxus vahlii* Baill. (Buxaceae) in two different environments in Puerto Rico / C. Castellanos, D.A. Kolterman // Adansonia. Ser. 3. – 2011. – 33 (1). – P. 71–80.
174. Costes, E. Analyzing Fruit Tree Architecture: Implications for Tree Management and Fruit Production / E. Costes, P. É. Lauri, J. L. Regnard // Horticultural Reviews. – 2006. – Vol. 32. – 61 p.
175. Durand, M. Architecture and growth strategy of two evergreen species of the Western Ghats (South India) *Knema attenuata* (Myristicaceae) and *Vateria indica* (Dipterocarpaceae) / M. Durand // Pondy papers in ecology. – 1997. – № 3. – 43 p.
176. Édelin, C. Strategie de reiteration et edification de la cime chez les conifers / C. Édelin // Naturalia monspeliensia. Colloque international sur l'Arbre. – 1986. – P. 139–158.
177. Édelin, C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // L'Arbre: Biologie et Développement / C. Édelin // Naturalia Monspeliensia, 2nd International Tree Conference. – Montpellier, 1991. – P. 127–154.

178. Evstigneev, O.I. Ontogenetic stages of trees: an overview / O.I. Evstigneev, V.N. Korotkov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). – P. 1-31. – DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1
179. Fisher, J.B. A quantitative study of *Terminalia* branching / J.B. Fisher // Tropical Trees as Living Systems; ed. by P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann. – New York: Cambridge University Press, 1978. – P. 285–320.
180. Granville, J-J. Life forms and growth strategies of Guyanan palms as related to their ecology / J-J. Granville // Bull. inst. fr. etudes andines. – 1992. – Vol. 21 (2). – P. 533–548.
181. Hallé, F. Essai sur l'architecture et dynamique de la croissance des arbres tropicaux / F. Hallé, R.A. Oldeman. – Paris: Masson and Co., 1970. – 192 p.
182. Hallé, F. Tropical trees and architectural analysis / F. Hallé, R.A. Oldeman, P.B. Tomlinson – Berlin, Heidelberg, New York: Springer - Verlag, 1978. – 445 p.
183. Hallé, F. Modular growth in seed plants / F. Hallé // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. – 1986. – Vol. 313, Is. 1159. – P. 77–87.
184. Maillette, L. Structural dynamics of silver birch / L. Maillette // Journal of applied ecology. – 1982. – Vol. 19, № 1. – P. 203–238.
185. Maillette, L. Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula cordifolia* near tree line / L. Maillette // Ecology. – 1987. – Vol. 68, № 5. – P. 1251–1261.
186. Noble, J.C. The Population Biology of Plants with Clonal Growth: I. The Morphology and Structural Demography of *Carex Arenaria* / J.C. Noble, A.D. Bell, J.L. Harper // Journal of Ecology. – 1979. – Vol. 67, № 3. – P. 983–1008.
187. Raimbault, P. La gestion des arbres d'ornement. 1re partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne / P. Raimbault, M. Tanguy // Revue forestière française. – 1993. – Vol. 25, № 2. – P. 97–117.
188. Rosenberger, D. Architecture of *Fagus sylvatica* regeneration improves over time in mixed old-growth and managed forests / D. Rosenberger, J. Diaci // Forest Ecology and Management. – 2014. – Vol. 318. – P. 334–340.
189. Roloff, A. Entwicklung und Flexibilität der Baumkrone und ihre Bedeutung als Vitalitätsweiser / A. Roloff // Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen. – 1989. – W.140. – I – N 9. – S. 775–789; II – N 11. – S. 943–963.
190. Shukla, R.P. Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to successional status / R.P. Shukla, P.S. Ramakrishnan // Journal of Ecology. – 1986. – Vol. 74, № 3. – P. 3–46.
191. Smirnova, O.V. Ontogeny of a tree / O.V. Smirnova, A.A. Chistyakova, L.B. Zaigolnova, O.I. Evstigneev, R.V. Popadiouk, A.M. Romanovskii // Бот. журн. – 1999. – Т. 84, № 12. – С. 8-20.

192. Takanobu, Y. Relationships between shoot size and branching patterns in 10 broad-leaved tall tree species in a Japanese cool-temperate forest / Y. Takanobu // *Canadian Journal of Botany*. – 2006. – V. 84, № 12. – P. 1894–1907.
193. The mosaic-cycle concept of ecosystem / Ed. H. Remmert. – Berlin: Heidelberg, N.Y.: Springer-Verlag, 1991. – 168 p.
194. Vera, F.W.M. Grazing ecology and forest history / F.W.M. Vera. – N.Y.: Oxon, 2000. – 507 p.
195. Verdu, M. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (*Sapindaceae*) / M. Verdu, J. Climent // *American Journal of Botany*. – 2007. – Vol. 94, № 8. – P. 1316–1320.

Приложение 1. Карты-схемы расположения фитоценозов с объектами исследования

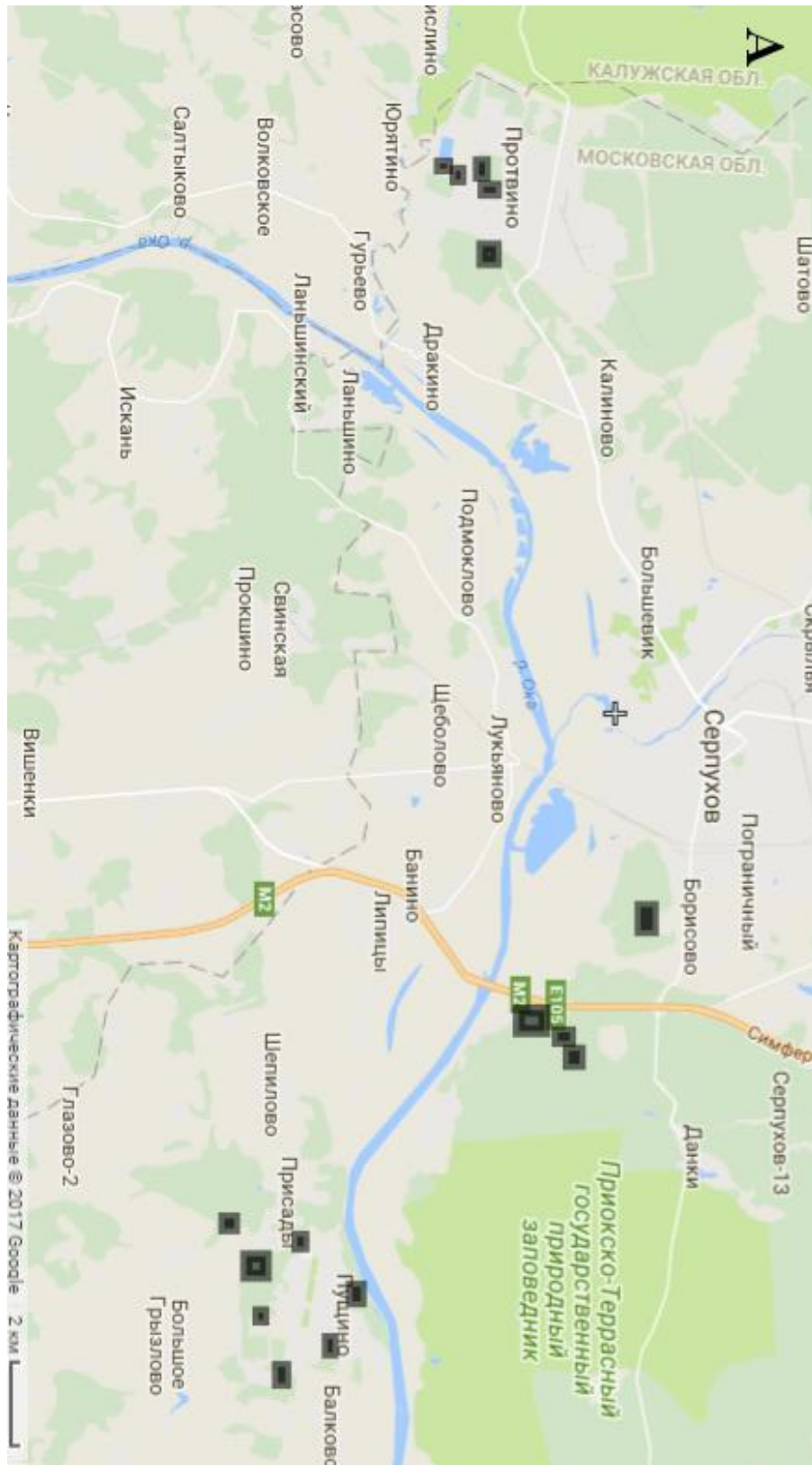


Рис. 1. Московская область. При близком расположении ценопопуляций *Quercus robur* несколько ценопопуляций показаны одним четырехугольником

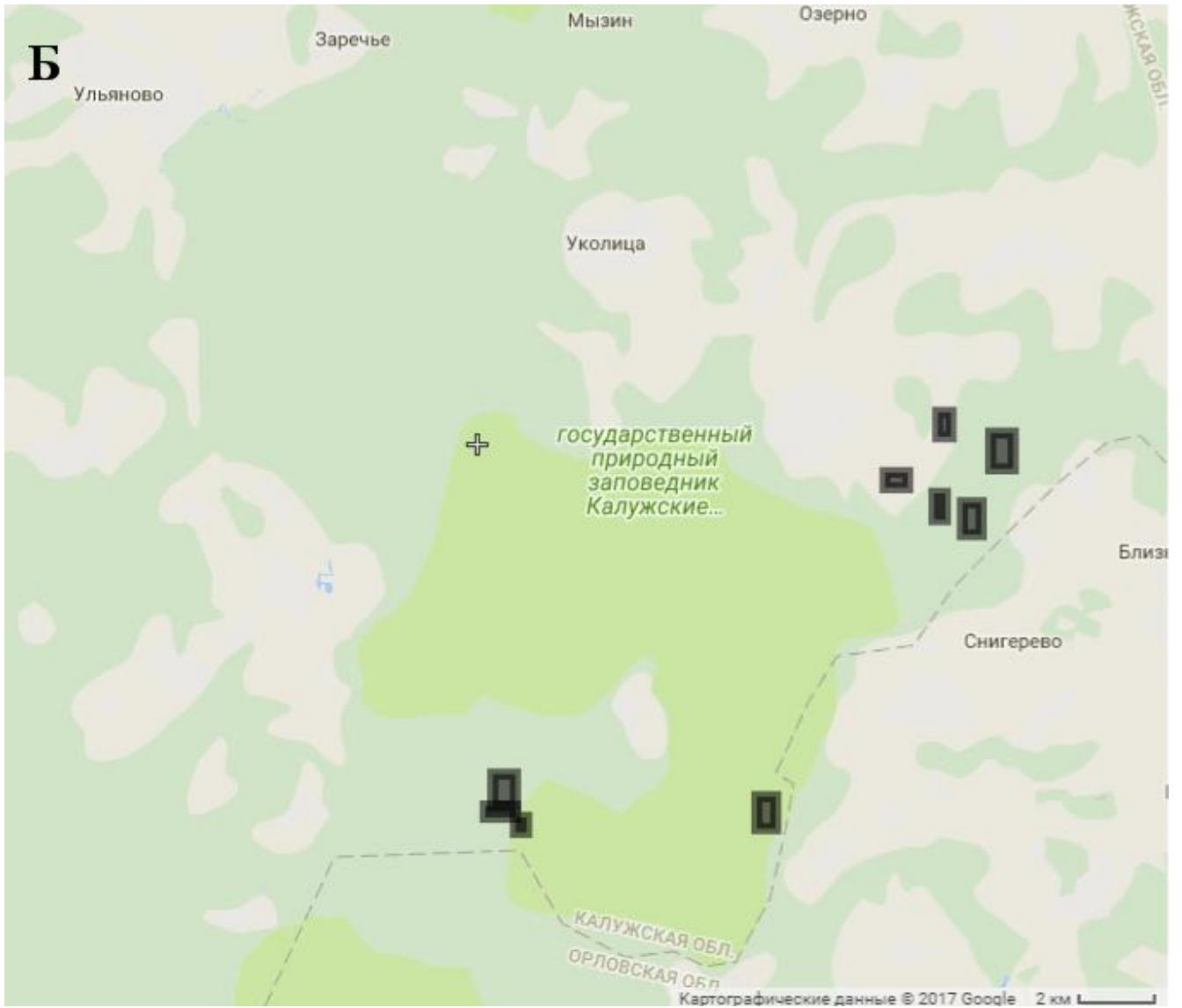


Рис. 2. Калужская область. Условные обозначения те же, что на рис. 1

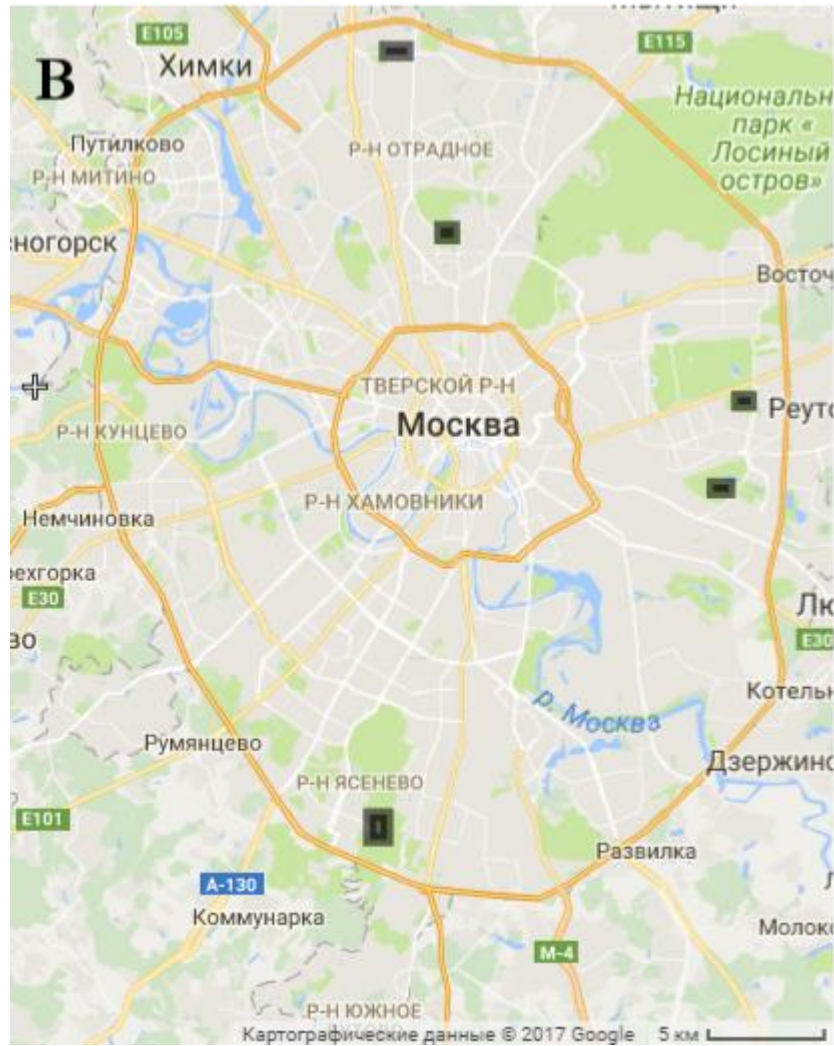


Рис. 3. г. Москва. Условные обозначения те же, что на рис. 1

Приложение 2. Фотографии фитоценозов с объектами исследования

Рис. 1. Широколиственные леса неморальные



Рис. 2. Сосняки ксерофитно-зеленомошные



Рис. 3. Сосняки бореально-неморальные



Рис. 4. Березняки неморальные



Рис. 5. Березняки лугово-опушечные



Рис. 6. Зарастающие мезофитные луга

Приложение 3. Характеристика растительных сообществ

Таблица 1

Характеристика растительных сообществ Московской области

Номер сообщества	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый и моховой ярусы
Широколиственные леса неморальные			
1.1 Дубняк снытевый	A1 – 10Д; 19-20 м, 0,6-0,9	Не выражен	ОПП – 100% <i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Mercurialis perrenis</i> L., <i>Rubus idaeus</i> L.
1.2 Дубняк медунице- вый	A1 – 10Д; 23-27 м, 0,6-0,8	<i>Corylus avellana</i> (L.) H.Karst, <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Prunus padus</i> L., <i>Frangula alnus</i> (L.) R.Gaertn.; 7 м, 0,6-0,8	ОПП – 80% <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort., <i>Glechoma hirsuta</i> Waldst.& Kit. Листовой опад, валеж разных размеров
1.3 Дубо-лип- няк про- леснико- вый	A1 – 7Лп2Д1КлО; 24-26 м, 0,9; A2 – 5Лп5КлО; 12-15 м, 0,8	<i>Corylus avellana</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Euonymus verrucosus</i> Scop.; 3-9 м, 0,5-0,8	ОПП – 70% <i>Mercurialis perrenis</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> L.
1.4 Липо-дуб- няк осоко- вый	A1 – 7Д1Лп1Ос1Б; 21-23 м, 0,8 A2 – 8Лп2Вяз; 14-16 м, 0,8-0,9	<i>Corylus avellana</i> , <i>Acer platanoides</i> ; 3-6 м, 0,5-0,9	ОПП – 90% <i>Carex pilosa</i> Scop., <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Pulmonaria obscura</i>
1.5 Дубняк медунице- вый	A1 – 10Д; 16-20 м, 0,9 A2 не выражен	<i>Corylus avellana</i> , <i>Prunus padus</i> , <i>Tilia cordata</i> ; 4-8 м, 0,1- 1	ОПП – 90% <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> L. Листовой и веточный опад
1.6 Дубо-кле- новник пролесни- ковый	A1 – 6Кл4Д +Я; 23-26 м, 0,4-0,6 A2 – 10Д; 17-19 м, 0,1	<i>Acer platanoides</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Lonicera xylosteum</i> L.; 4-6 м, 0,2-0,9	ОПП – 40-50% <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> ОПП листового опада – 70%

Номер сообщества	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый и моховой ярусы
1.7 Осино-березо-дубняк снытево-копытецевый	A1 – 4Д ЗБЗОс; 22-24 м, 0,8-0,9 A2 – 10Л, 15 м, 0,6-0,8	<i>Tilia cordata</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Prunus padus</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Corylus avellana</i> ; 6-10 м, 0,8	ОПП – 50-80% <i>Acer podagraria</i> , <i>Asarum europaeum</i> L., <i>Lamium galeobdolon</i> L., <i>Impatiens noli-tangere</i> Листовой опад – 90%
1.8 Липо-осинник осоковый	A1 – 5ЛОс+Б,Д; 25 м, 0,8-0,9 Оконная мозаика	<i>Acer platanoides</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> ; 2-7 м, 0,1-0,2	ОПП – 90% <i>Carex pilosa</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh. <i>Q. robur</i>
1.9 Липо-березняк осоковый	A1 – 7ЛЗБ; 20-22 м, 0,6-0,8 A2 не выражен	<i>Tilia cordata</i> ; 2 м, 0,1	ОПП – 60-80% <i>Carex pilosa</i> , <i>Stellaria holostea</i> L., <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> <i>Q. robur</i>
Сосняки ксерофитно-зеленомошные и бореально-неморальные			
2.1 Сосняк вейниково-ландышевый	A1 – 10С; 23-25 м, 0,7-0,9	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Quercus robur</i> , местами <i>Tilia cordata</i> , <i>Euonymus verrucosus</i> , <i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill., <i>Rubus idaeus</i> ; 1-7 м, 0,1-0,2	ОПП яруса С – 5-90% <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth., <i>Convallaria majalis</i> L. <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce., местами <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull., <i>Fragaria vesca</i> , <i>Lamium galeobdolon</i> , <i>Melampyrum pratense</i> L. <i>Q. robur</i> , <i>S. aucuparia</i> ОПП яруса D – 20-100%
2.2 Сосняк вейниково-ландышевый	A1 – 10С; 25 м, 0,4-0,8 A2 – 5Б5КЛО; 15-17 м, 0,1-0,2	<i>Quercus robur</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Frangula alnus</i> ; 1-8 м, 0,3-0,8	ОПП яруса С – 40-60% <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , <i>Luteum galeobdolon</i> , <i>Rubus saxatilis</i> L., <i>Veronica incana</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i> L. <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> ОПП яруса D – 10-100%
2.3. Сосняк вейниково-ландышевый	A1 – 10С; 25 м, 0,3-0,7 A2 – 3БЗС4Д; 15 м, 0,1	<i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> ; 2-8 м, 0,2-0,4	ОПП яруса С – 10-100% <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Veronica incana</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Betula pendula</i> , <i>Pinus sylvestris</i> ОПП яруса D – 20-100%

Номер сообщества	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый и моховой ярусы
2.4 Сосняк ландышево-костяничный	A1 – 10С; 22-24 м, 0,3-0,8 A2 – не выражен либо 6Л4Д; 15-10 м, 0,2-0,6	<i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Acer platanooides</i> , <i>Corylus avelana</i> , <i>Sambucus racemosa</i> L., <i>Frangula alnus</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Lonicera xylosteum</i> 1-7 м, 0,3-1	ОПП яруса С – 30-60% <i>Convallaria majalis</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> L., <i>Melampyrum nemorosum</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Geum urbanum</i> L., <i>Asarum europaeum</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Carex pilosa</i> <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> ОПП яруса D на одной из парцелл – 100%, на других зеленые мхи не представлены
2.5 Сосняк ландышево-вейниковый	A1 – 10С; 23-24 м, 0,7 A2 – 8Л2Вяз; 15-18 м, 0,1-0,4	<i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Lonicera xylosteum</i> , <i>Euonymus verrucosus</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Rubus idaeus</i> ; 2-10 м, 0,2-0,8	ОПП яруса С – 70-80% <i>Convallaria majalis</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> ОПП яруса D – 20-30%
2.6 Сосняк злаково-земляничный	A1 – 10С; 14-16 м, 0,5-0,9 A2 – 10Л; 8-10 м, 0,1	<i>Lonicera xylosteum</i> , <i>Euonymus verrucosus</i> , <i>Salix caprea</i> L., <i>Quercus robur</i> ; 2-4 м, 0,1-0,8	ОПП яруса С – 10-50% <i>Agrostis tenuis</i> Sibth., <i>Fragaria vesca</i> , <i>Festuca rubra</i> L., <i>Gallium boreale</i> L., <i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevis. <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>

Номер сообщества	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый и моховой ярусы
2.7 Сосняк вейниково- ландыше- вый	A1 – 10С; 23-25 м, 0,7-0,8 A2 – 8Д1Е1Б; 15-17 м, 0,4-0,8	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Betula pendula</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Euonymus</i> <i>verrucosus</i> , <i>Juniperus</i> <i>communis</i> L., <i>Corylus avelana</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Salix caprea</i> , <i>Rubus idaeus</i> ; 3-10 м, 0,1-0,6	ОПП яруса С – 60-90% <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria</i> <i>majalis</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Vaccinium vitis-</i> <i>idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Impatiens</i> <i>noli-tangere</i> <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> ОПП яруса D – 20-40%
2.8 Сосняк вейниково- ландыше- вый	A1 – 10С; 24 м, 0,5-0,7 м A2 – 6Л4Д; 14- 17 м, 0,4-0,8	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Euonymus</i> <i>verrucosus</i> , <i>Lonicera</i> <i>xylosteum</i> , <i>Acer</i> <i>platanoides</i> , <i>Betula</i> <i>pendula</i> , <i>Frangula</i> <i>alnus</i> , <i>Rubus</i> <i>idaeus</i> , <i>Pinus</i> <i>sylvestris</i> ; 3-10 м, 0,4-0,9	ОПП яруса С – 80-90% <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria</i> <i>majalis</i> <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Fragaria</i> <i>vesca</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Geum</i> <i>urbanum</i> , <i>Melampyrum nemorosum</i> L., <i>Lamium galeobdolon</i> , <i>Polygonatum</i> <i>multiflorum</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> L. <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>
2.9 Сосняк перловни- ково-зем- ляничный	A1 – 10С; 20-24 м, 0,6-0,8	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Rubus idaeus</i> ; 2-7 м, 0,1-0,8	ОПП яруса С – 50-70% <i>Melica nutans</i> L., <i>Fragaria vesca</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Geum urbanum</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-</i> <i>idaea</i> , <i>Ajuga reptans</i> L., <i>Polygonatum</i> <i>odoratum</i> , <i>Stellaria holostea</i> <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>

Номер сообщества	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый и моховой ярусы
Березняки неморальные и лугово-опушечные			
3.1 Березняк неморально-разнотравный	A1 – 10Б+Ос; 23-25 м, 0,3-0,8	<i>Tilia cordata</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Acer platanoides</i> ; 2-7 м, 0,1-0,9	ОПП яруса С – 50-90% <i>Asarum europaeum</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , в окне – <i>Melica nutans</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Gallium boreale</i> , <i>Ranunculus repens</i> L. <i>Acer platanoides</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>
3.2 Березняк копытеневый	A1 – 9Б1Ос; 23-25 м, 0,7 A2 – 5Д5Л; 12-17 м, 0,1	<i>Tilia cordata</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Lonicera xylosteum</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> ; 2-10 м, 0,6-0,9	ОПП яруса С – 50-90% <i>Asarum europaeum</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> <i>Acer platanoides</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Quercus robur</i>
3.3 Березняк медуницевый	A1 – 10Б+Ос,С; 23-25 м, 0,7-0,8 A2 – единичные <i>Quercus robur</i> и <i>Sorbus aucuparia</i> 10-13 м	<i>Corylus avellana</i> , 4-5 м, 0,9	ОПП яруса С – 70-80% <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Impatiens nolitangere</i> , <i>Rubus saxatilis</i> Листовой опад – 90%
3.4 Березняк осоковый	A1 – 10Б+Ос; 23-25 м, 0,7 A2 не выражен	<i>Corylus avellana</i> , <i>Euonymus verrucosus</i> , <i>Quercus robur</i> ; 2-4 м, 0,3-0,6	ОПП яруса С – 50-70% <i>Carex sp.</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>
3.5 Березняк лугово-опушечный	A1 – 10Б; 23-24 м, 0,6-0,7	<i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Corylus avellana</i> ; 2-4 м, 0,1	ОПП яруса С – 90% <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Hieracium umbellatum</i> L., <i>Ajuga reptans</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , единичные <i>Aegopodium podagraria</i> <i>Q. robur</i>

Номер сообщества	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый и моховой ярусы
3.6 Березняк лугово-опушечный	A1 – 10Б+С,Ос; 21-22 м, 0,6-0,8 A2 – 5Ив5Д; 0,2	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Salix caprea</i> , <i>Lonicera xylosteum</i> , <i>Corylus avelana</i> ; 2-8 м, 0,1-0,7	ОПП яруса С – 70-100% <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Gallium boreale</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Stachys officinalis</i> , <i>Agrimonia eupatoria</i> L. <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>
3.7 Березняк лугово-опушечный	A1 – 10Б+С,Д; 20-24 м, 0,4-0,8 A2 – 5С5Д; 14-15 м, 0,1-0,3	<i>Quercus robur</i> , <i>Corylus avelana</i> ; 1-3 м, 0,1-0,3	ОПП яруса С – 70% <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Hieracium umbellatum</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Gallium boreale</i> , <i>Stachys officinalis</i> , <i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Hypericum perforatum</i> L., <i>Melampyrum nemorosum</i> , <i>Ajuga reptans</i> <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>
3.8 Березняк лугово-опушечный	A1 – 9Б1С; 21-23 м, 0,2-0,8	<i>Quercus robur</i> , <i>Corylus avelana</i> , <i>Lonicera xylosteum</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> ; 1,5-4 м, 0,1-0,4	ОПП яруса С – 70% <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Gallium boreale</i> , <i>Stachys officinalis</i> , <i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Hypericum perforatum</i> , <i>Prunella vulgaris</i> L. <i>Quercus robur</i>
Зарастающий луг			
4.1	Подрост <i>Q. robur</i> , <i>A. platanoides</i> , <i>F. excelsior</i> , <i>B. pendula</i> , 1-4 м, 0,1		

Примечание. Колонка «Ярус древостоя» содержит сведения по формуле древостоя в первом (A1) и втором (A2) подъярусах, высоте и сомкнутости (в долях единицы) подъярусов древостоя. Формула древостоя отражает процентное участие видов в сообществе, без учета вклада каждого вида по запасу. Также указано наличие оконной мозаики. В колонке «Ярус подлеска» приведены данные по всем отмеченным видам подлеска и по подросту древесных видов, на первом месте указаны фоновые для сообщества виды. Также указаны значения высоты и сомкнутости. В колонке «Травяно-кустарничковый ярус» указаны травянистые и кустарничковые растения, вначале – фоновые для сообщества. ОПП – общее проективное покрытие. В этой же колонке отмечено наличие опада и валежа

Характеристика растительных сообществ Калужской области

Номер сообщества	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый и моховой ярусы
Широколиственные леса неморальные			
1.1 Дубрава зеленчуково-снытевая	A1 – 2Д2Л2КлО1Яс1Вяз1Кп 25-30 м, 0,8 A2 –5Л4Вяз1КЛО + Яс, КлП; 15-20 м, 0,5-0,7	<i>Corylus avellana</i> , <i>Euonymus</i> <i>europaeum</i> , <i>Acer</i> <i>platanoides</i> , <i>A.</i> <i>campestre</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Ulmus glabra</i> ; 3-10 м, 0,2-0,7	ОПП яруса С – 50-70% <i>Luteum galeobdolon</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Allium ursinum</i> L., <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh., <i>Dryopteris filix-</i> <i>mas</i> (L.) Schott.
1.2 Дубрава зеленчуково-снытевая			
1.3. 1.4 Дубняки разнотравно-неморальные	A1 – 10Д; 18-22 м, 0,5-0,8 A2 не выражен	Не выражен	ОПП яруса С – 80-90% <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Phleum</i> <i>pratense</i> L., <i>Festuca</i> <i>rubra</i> , <i>Aegopodium</i> <i>podagraria</i> , <i>Pulmonaria</i> <i>obscura</i>
1.5 Дубняк снытевый	Опушка березо-ельника у 137 квартала, дубняк 10Д+Б; 20-21 м, 0,7-0,8 A2 не выражен	<i>Corylus avellana</i> , <i>Acer</i> <i>platanoides</i> , <i>Picea abies</i> ; 3-4 м, 0,2-0,4	ОПП яруса С – 60-70% <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Mercurialis perennis</i>
Сосняки бореально-неморальные			
2.1 Сосняк ландышево-брусничный	Окрестности Ягодного, 137 квартал A1 – 10С+Б,Е; 25-26 м, 0,6-0,8 A2 – 4ДЗЕ2Б1С; 16-19 м, 0,5-0,7	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Euonymus europaeus</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Acer</i> <i>platanoides</i> , <i>Quercus</i> <i>robur</i> ; 2-8 м, 0,6	ОПП – 40-70% <i>Convallaria majalis</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> L.
Березняки неморальные и лугово-опушечные			
3.1-3.5 Березняки неморальные	A1 - 8Б2Ив; 18-20 м, 0,7-0,8 A2 не выражен	<i>Tilia cordata</i> , <i>Acer</i> <i>platanoides</i> , <i>A.</i> <i>campestre</i> , <i>Fraxinus</i> <i>excelsior</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Picea</i> <i>abies</i> ; 2-5 м, 0,5-0,8	ОПП – 70-80% <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Stellaria holostea</i>

Номер сообщества	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый и моховой ярусы
3.6-3.13 Березняки неморально-лугово-опушечные	A1 – 8Б2Ив, 18-20 м, 0,7-0,8	<i>Tilia cordata</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>A. campestre</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Betula spp</i> , <i>Salix spp.</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Pyrus communis</i> L.; 2-4 м, 0,2-0,6	ОПП – 50-70% <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult., <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.
3.14-3.17 Березняки лугово-опушечные	A1 – 7Б3Ив, 18-20 м, 0,4-0,7	<i>Tilia cordata</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>A. campestre</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Betula spp</i> , <i>Salix spp.</i> , <i>Malus sylvestris</i> ; 2-4 м, 0,1-0,3	ОПП – 50-70% <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Knautia arvensis</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> L.
3.18-3.23 Березовые редколесья лугово-опушечные	A1 – 7Б3Ив; 16-20 м, 0,1-0,3 A2 не выражен	<i>Tilia cordata</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>A. campestre</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Betula spp</i> , <i>Salix spp.</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Pyrus communis</i> ; 2-3 м, 0,1-0,3	ОПП – 80-90% <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Knautia arvensis</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Campanula patula</i> L.
3.24 Березняк неморально-лугово-опушечный	A1 – 10Б+Ив; 18-20 м, 0,6-0,8 A2 не выражен	<i>Quercus robur</i> ; 2-4 м, 0,2-0,4	ОПП – 50-90% <i>Stellaria holostea</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Glechoma hirsuta</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i>
Зарастающие луга			
4.1-4.4	Подрост <i>Q. robur</i> ; 1-4 м, 0,1		
4.5-4.7	Подрост <i>Q. robur</i> ; 1-4 м, 0,1		
4.8-4.10	Подрост <i>Populus tremula</i> L., <i>B. spp.</i> , <i>S. spp.</i> , <i>A. platanoides</i> , <i>T. cordata</i> , <i>Q. robur</i> , <i>M. sylvestris</i> , <i>P. communis</i> ; 1-4 м, 0,1		

Примечания такие же, как к табл. 1