

Строение кроны у молодых особей дуба *Quercus robur* L. в различных сообществах южной тайги Нижегородского Заволжья

М.Н. Стаменов

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

Эл. почта: mslv-eiksb@inbox.ru

Статья поступила в редакцию 26.08.2024; принята к печати 24.11.2024

Исследовали габитус молодых особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в сообществах подзоны южной тайги в Нижегородской области. Для анализа выбирали особи, произрастающие в поймах и на надпойменных террасах рек в следующих типах местообитаний: пойменные луга и дубравы, вырубки, мелколиственные леса, хвойные леса с примесью широколиственных и/или мелколиственных видов. В каждом типе местообитаний выделяли набор элементов горизонтальной мозаики по уровню освещенности: от сомкнутого полога до крупных полян или лугов. Исследовали особи имматурного, виргинильного и молодого генеративного онтогенетических состояний. Анализировали особенности конфигурации, нарастания и ветвления ствола, ветвей I и II порядков. У ряда особей измеряли длины элементарных побегов в составе ствола и ветвей. Было установлено, что разнообразие вариантов организации габитуса особей сводится к четырем типам, которые были обозначены как архитектурные типы (АТ). АТ 1 – ортотропный ствол и преимущественно восходящие ветви. АТ 2 – ортотропный ствол и преимущественно плагиотропные ветви. АТ 3 – ствол отклоняется от ортотропного направления роста, ветви имеют разное направление роста в зависимости от того, на прямом или выпуклом участке ствола они расположены. АТ 4 – ствол распадается на сложную ложнодихотомическую систему из ортотропных и/или плагиотропных осей замещения. Каждый АТ реализуется через набор вариантов, которые различаются по особенностям ветвления и взаиморасположения осей разного направления роста. На пойменных лугах произрастают только особи АТ 1, в остальных местообитаниях речных пойм и надпойменных террас преобладают особи АТ 1 и 2. Организация основных скелетных осей кроны и интенсивность их ветвления у особей, произрастающих на пойменных лугах, подтверждает с биоморфологической точки зрения факт того, что поймы рек являются наиболее благоприятными местообитаниями для расселения *Q. robur* в северной части ареала.

Ключевые слова: биоморфология, габитус, *Quercus robur* L., Нижегородская область, южная тайга

Crown structure of young *Quercus robur* L. trees in different communities of trans-Volga south taiga around Nizhniy Novgorod

M.N. Stamenov

Institute of Ecology of Volga Basin, Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

Email: mslv-eiksb@inbox.ru

Habitus features of the young trees of the oak *Quercus robur* L. were examined in the plant communities of south taiga in Nizhniy Novgorod Region. Chosen for examination were the trees that grow in flood lands and in terrains above them along rivers, including the following habitat types: flood-land meadows and oak woods, glades, and small-leaved and coniferous forests contaminated with broad-leaved plants. For each type, the horizontal mosaics patterns that were distinguished ranged from closed canopy to large glades or meadows. The examined trees were immature, virginal and young according to their developmental stages. The patterns of configuration, growth and branching of stem and first- and second-order branches were analyzed. In some trees, the lengths of the elementary sprouts of stems and branches were also measured. It has been found that the diversity of the patterns of habitus organization may be categorized into four architectural types (AT). AT1: orthotropic stem with predominantly ascending branches. AT2: orthotropic stem with predominantly plagiotropic branches. AT3: stem deviates from orthotropy, and branches grow in different directions irrespective of whether they sprout from the straight or bulged parts of stem. AT4: stem splits to form an intricate pseudo-dichotomous system comprising orthotropic and/or plagiotropic substitution axes. Each AT comprises a set of variants differing in the specificities of branching and of relative directions of growth axes. In flood-land meadows, only AT1-type trees were found. In all other habitats the predominant types were AT1 and AT2. The organization of the principal axes of crown and the rate of their branching in the oak trees that grow in flood-land meadows confirm, from the biomorphological standpoint, the fact that flood-lands at rivers are the most favorable habitats of *Q. robur* in the northern part of its areal.

Keywords: biomorphology, habitus, *Quercus robur* L, Nizhniy Novgorod Redion, south taiga

Введение

В последние десятилетия в отечественной и зарубежной науке получили широкое распространение исследования габитуса растений на различных структурных уровнях его организации [6, 15, 20, 24, 28]. Данное направление имеет большое общебиологическое значение, поскольку в его рамках можно составлять классификации жизненных форм, сопоставлять направления эволюционных преобразований у систематических единиц и групп жизненных форм, а также оценивать адаптивный потенциал видов [4]. При рассмотрении особь растения как системы иерархически организованных элементов [5, 7] можно установить, какого рода морфофизиологический отклик демонстрируют элементы соответствующего иерархического уровня в определенных условиях среды. Очевидно, что у такой сложноорганизованной и долгоживущей жизненной формы, как дерево, потенциально может наблюдаться широкий диапазон изменчивости форм роста в зависимости от экологических условий [12, 17, 18]. Лесоводы давно установили, что дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) характеризуется большим разнообразием вариантов строения кроны, что связано с разнообразием условий и местообитаний в пределах ареала вида [23]. Чтобы представлять пределы адаптационных возможностей *Q. robur*, особенно важно анализировать организацию его габитуса в краевых частях ареала. В частности, к одной из таких частей относится Нижегородское Заволжье. В связи с этим целью данной работы является описание и систематизация вариантов габитуса у молодых особей *Q. robur* с точки зрения современных представлений об архитектуре и конструктивной организации побеговых систем деревьев в сообществах южной тайги Нижегородской области.

Материалы и методы

Исследования проводили в заволжской части Нижегородской области (далее в тексте – Заволжье), в подзоне южной тайги. Рельеф района исследований представлен низкими слабовсхолмленными равнинами (высотой 80–100 м), сложенными песчаными, супесчаными и суглинистыми отложениями [14]. Климат умеренно-континентальный со средними температурами января и июля -13°C и $+18^{\circ}\text{C}$ и среднегодовым количеством осадков 600–680 мм [14]. Почвы района исследований дерново-подзолистые на надпойменных террасах и пойменные кислые в пойме р. Ветлуга [11]. Согласно ботанико-географическому районированию Горьковской области [1], район исследований хвойно-лесной. В его пределах ценопопуляции *Q. robur* исследованы в Керженецко-Люндовском борово-болотном подрайоне, Чкаловско-Семеновском еловом подрайоне и Ветлужско-Устанском боровом подрайоне.

Ценопопуляции *Q. robur* были исследованы в локалитетах (рис. 1), охарактеризованных ниже (приведены координаты условного центра локалитета).

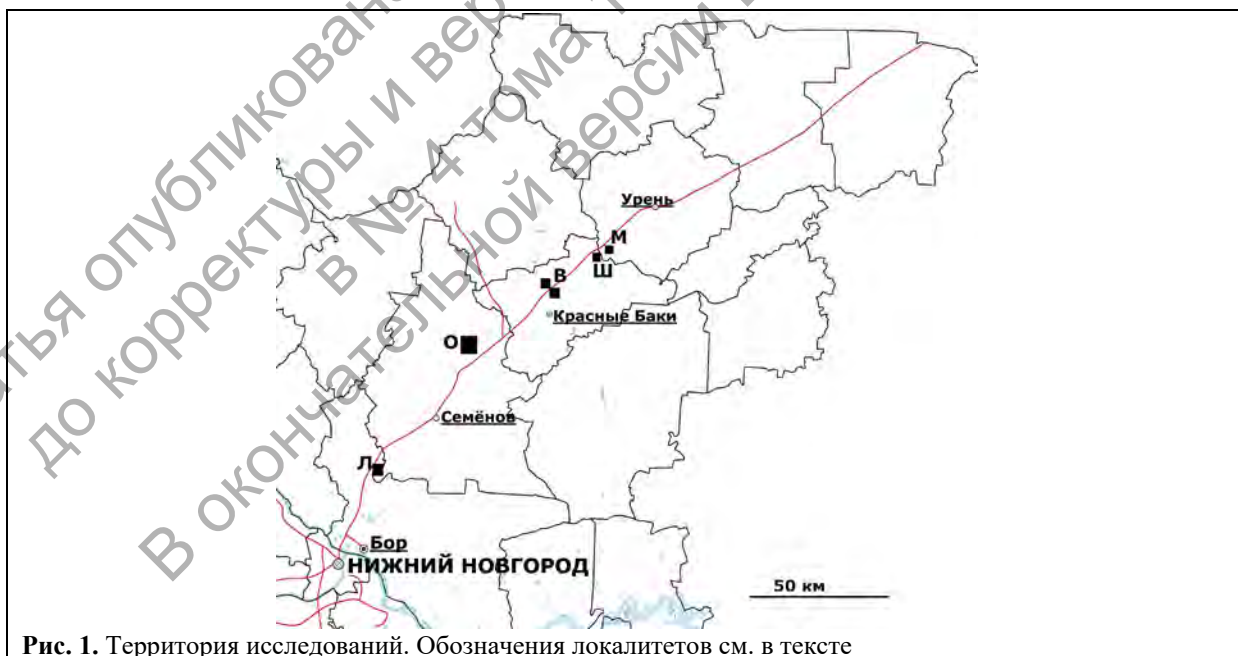


Рис. 1. Территория исследований. Обозначения локалитетов см. в тексте

Для каждого локалитета приведен перечень местообитаний. Местообитания выделены с учетом положения в рельефе, наличия или отсутствия яруса древостоя, породного состава яруса древостоя, наличия и породного состава яруса подлеска, видового состава травяно-кустарничкового яруса.

- 1) Городской округ Бор. Лесные массивы и луга в 1–4 км восточнее и юго-восточнее с. Линда (56.611102, 44.145148). Далее в тексте – Л.

- а) березово-елово-сосновые леса кустарничковые с участками черноольховых низинных болот на надпойменных террасах р. Линда;
- б) опушки пойменных дубрав;
- в) пойменный луг, зарастающий подростом деревьев и кустарниками.
- 2) Городской округ Семеновский. Лесные массивы в 1–4 км северо-западнее д. Озеро (56.977355, 44.661487). Далее в тексте – О.
- а) березово-черноольховое низинное болото;
- б) березо-ельники кислично-чернично-неморальные с окнами;
- в) сосняки бруснично-сфагновые с *Picea abies* (L.) H.Karst.;
- г) сосняки кустарничковые (чернично-брусничные) с *P. abies*, *Tilia cordata* Mill. и *Juniperus communis* L.;
- Местообитания а–г расположены на надпойменных террасах р. Керженец.
- д) березо-осинники неморальные с многочисленным подростом *Q. robur* в пойме р. Керженец.
- 3) Краснобаковский район, массив лесов и лугов между р. Ветлуга и о.п. 573 км (57.189057, 45.145220). Далее в тексте – В. Массив лесов в 4 – 6 км восточнее д. Шеманиха (57.306002, 45.461034). Далее в тексте – Ш.
- а) Пойменные луга, зарастающие подростом деревьев и кустарником;
- б) Осинники ландышевые на пойменных гривах;
- в) Березо-дубняк ландышево-разнотравный.
- Местообитания а–в расположены в пойме р. Ветлуга.
- г) Вырубки на месте сосновых и елово-сосновых лесов, местами заросшие молодым березняком или сосняком (до 5–6 м) с высокой сомкнутостью полога;
- д) Сосняки чернично-брусничные с *P. abies*;
- е) Сосняки ландышевые с *Betula pendula* Roth и *Q. robur*.
- Местообитания г–е расположены на надпойменных террасах р. Ветлуга.
- 4) Уренский район, массив лесов на надпойменной террасе р. Уста в 2–4 км южнее д. Минеево (57.342507, 45.532016) (далее в тексте – М) (рис. 1).
- а) Сосняки с *P. abies* или с *P. abies* и *Abies sibirica* Ledeb. чернично-брусничные.

Для удобства анализа местообитания были объединены в группы в зависимости от положения в рельефе – в поймах рек или на надпойменных террасах. В каждой группе были выделены следующие элементы горизонтальной мозаики:

1. Сомкнутый полог с просветами в кронах не более 1–2 м.
2. Окна в древостое шириной более 5–10 м.
3. Опушки лесов.
4. Заросшие низким сомкнутым молодым древостоем («карандашником») луга и вырубки.
5. Опушки «карандашников».
6. Участки лугов в значительном отдалении от деревьев (далее в тексте – «луга»).

Учет особей проводили маршрутным способом в полосе 30 м с двух сторон от пути следования исследователя. По используемой в популяционно-онтогенетических исследованиях деревьев методике [26] у особей устанавливали онтогенетическое состояние и жизнеспособность. Были исследованы особи следующих онтогенетических состояний:

- 1) Имматурное второй подгруппы. Календарный возраст под пологом леса и в окнах – от 8–10 до 20–35 лет. Высота – 1,5–2,5 м.
 - 2) Виргинильное состояние первой и второй подгрупп. Календарный возраст под пологом леса и в окнах – 25–35 лет, на опушках, вырубках и пойменных лугах – 10–15 лет. Высота особей – 3–7 м.
 - 3) Молодое генеративное состояние. Календарный возраст под пологом леса и в окнах – 30–40 лет, на опушках – 20–35 лет, на вырубках и пойменных лугах – 15–25 лет. Высота особей – 5–15 м под пологом, в окнах и на опушках и 5–7 м на вырубках и пойменных лугах.
- Всего исследовано 620 особей (табл. 1).

Табл. 1

Распределение исследованных особей *Q. robur* по местообитаниям

Группы сообществ	Локалитеты				
	Л	О	В	Ш	М
П	22	25	93	-	
Т	96	126	163	36	59

Пояснения: Обозначения локалитетов см. в тексте. П и Т – местообитания в поймах рек и на их надпойменных террасах соответственно.

При описании габитуса *Q. robur* обращали внимание прежде всего на основные функциональные оси в составе кроны – ствол (ось I видимого порядка), наиболее крупные ветви, отходящие от ствола (оси II видимого порядка, или ветви I порядка) и наиболее развитые ветви, отходящие от ветвей от ствола (оси III видимого порядка, или ветви II порядка). У этих осей отмечали направление роста, нарастание, особенности ветвления, регулярность раздвоения. Также анализировали пространственные отношения как между стволом и ветвями, так и между вертикальными зонами в кроне, образованными различными типами ветвей. Выборочно измеряли длины нескольких последовательных годовичных побегов в составе ствола и ветвей I–II порядков.

Результаты и обсуждение

Руководствуясь классическими представлениями о дереве как о жизненной форме с длительно функционирующими надземными скелетными осями [20], формирование габитуса у молодых особей *Q. robur* мы рассматриваем прежде всего с точки зрения отношений между основными осями, определяющими конструкцию кроны [13, 25]. На уровне габитуса древесного растения поливариантность онтогенеза [10] выражается в том, что особь может осваивать вертикальное и горизонтальное пространство различными способами. Для их систематизации мы разработали типологию габитусов с выделением так называемого архитектурного типа (АТ) [21, 22]. По мере дальнейшего накопления данных об организации кроны *Q. robur* в различных природных зонах и физико-географических провинциях типология постепенно модифицируется. Каждый АТ характеризуется набором вариантов, которые различаются между собой по особенностям конфигурации и нарастания отдельных фрагментов ствола и крупных ветвей, а у АТ 1 – также по особенностям ветвления основных скелетных осей.

В местообитаниях южной тайги Нижегородской области нами выявлен следующий набор АТ:

1. Крона особи образована ортотропным стволом с преимущественно восходящими крупными ветвями. Углы, под которыми восходящие ветви отходят от ствола, изменяется в широких пределах, но уже в базальной части ветвь начинает выпрямляться, а в дистальной части растет под углом менее 35–45° к стволу. В нижней части ствола (до 1/3 от его высоты) от ствола отходят либо плагиотропные ветви, которые могут сильно варьировать по силе развития, либо мелкие восходящие ветви. Ствол и большинство восходящих ветвей однократно или два-три раза разделяются надвое или на большее число дочерних осей вильчатыми структурами (1а на рис. 2).

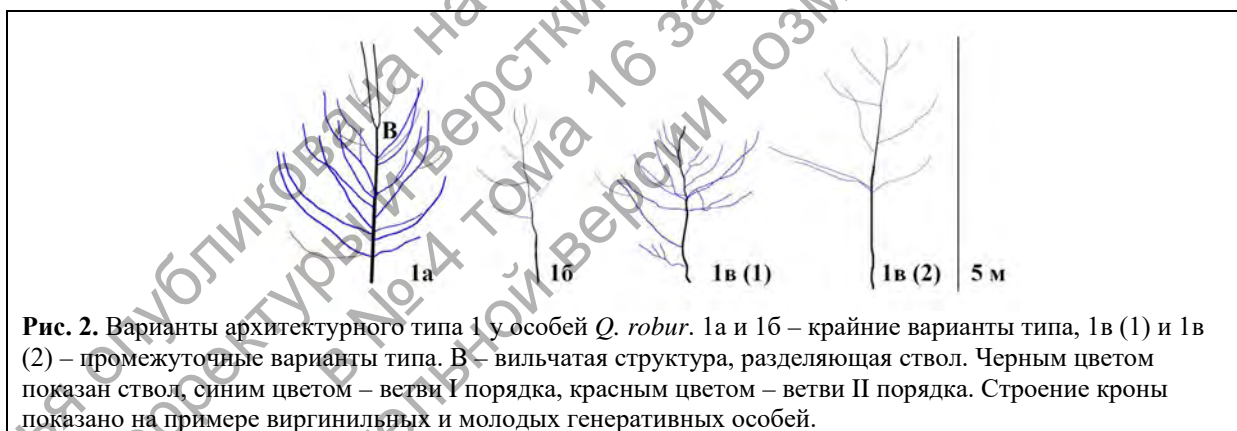


Рис. 2. Варианты архитектурного типа 1 у особей *Q. robur*. 1а и 1б – крайние варианты типа, 1в (1) и 1в (2) – промежуточные варианты типа. В – вильчатая структура, разделяющая ствол. Черным цветом показан ствол, синим цветом – ветви I порядка, красным цветом – ветви II порядка. Строение кроны показано на примере виргинильных и молодых генеративных особей.

Часть образовавшихся в результате раздвоения осей в ходе дальнейшего развития нивелируются и слабо отличаются от ветвей I или II порядков. Если обе дочерние оси развиваются сходным образом, то они в равной мере принимают на себя функцию ствола или ветви I порядка. Поскольку между разделениями последовательность годовичных побегов развивается как единая ось, в кроне в целом сохраняется соподчинение между стволом и ветвями разных порядков. Данный тип представлен серией вариантов, различающихся по регулярности ветвления ствола и ветвей от ствола, числу боковых побегов и степени их дифференцировки и нарастанию осей между вильчатыми структурами. Крайние варианты серии:

а) На стволе регулярно образуются ярусы из двух–четырех ветвей. Они формируются в верхней части материнского годовичного побега (1а на рис. 2). Для годовичных побегов в верхней части ствола характерно разнообразие вариантов ветвления: множественные (до 10–15) относительно короткие (менее 10 см) боковые побеги или несколько длинных боковых побегов в верхней части материнского побега (1–3 на рис. 3). Начиная со середины ствола ветви могут отходить под углом 20–30°, принимая в дальнейшем близкое к вертикальному направление роста. Ветви I порядка также регулярно ветвятся, но образуют меньше боковых побегов (2 и 4 на рис. 3). На 2–3 ветвях I порядка развиваются крупные ветви II порядка. Оси между вильчатыми структурами нарастают неустойчиво-моноподиально. В составе

ствола регулярно образуются годовичные побеги, состоящие из двух сезонных приростов. Длина весенних приростов обычно составляет 20–30 см, реже 7–10 или 30–50 см. Летние приросты (Ивановы побеги) как правило имеют длину 30–60 см. В составе ветвей I порядка годовичные побеги с двумя сезонными приростами формируются главным образом на ортотропных участках ветвей, особенно в средней и верхней частях кроны. При этом весенние приросты имеют длину 20–35 см, а летние – 20–40 см. В остальных частях ветвей длина годовичных побегов составляет 10–30 см. Годовичные побеги в составе ветвей II и более высоких порядков обычно не превышают 10–20 см в длину.



б) Ярус ветвей образуется только на каждом третьем-четвертом годовичном побеге ствола (1б на рис. 2). Ярус образован одной ветвью. Ветви I порядка ветвятся еще реже, чем ствол. На годовичных побегах как ствола, так и ветвей распускается обычно не более пяти почек (4 и 5 на рис. 3). Оси I–II порядков часто перевершиниваются, за счет чего имеют волнообразный или S-образный контур. Длина годовичных побегов в составе ствола составляет 10–25 см (единичные побеги достигают длины 35–40 см), в составе ветвей I порядка – 8–20 см. Ивановы побеги практически не образуются.

Между данными крайними вариантами выражен широкий набор переходов (1в (1) и 1в (2) на рис. 2). В частности, они представлены вариантами, у которых на стволе регулярно образуются ярусы с единственной ветвью, либо, наоборот, спорадически формируются ярусы с несколькими ветвями. Также у переходных вариантов могут различаться по нарастанию ствол и ветви и т.п.

По мере прохождения онтогенеза, от имматурного к молодому генеративному состоянию, у особей в условиях свободного роста и на опушках, в «карандашниках» и окнах растущие по диагонали ветви выпрямляются, а вновь образующиеся ветви растут в близком к вертикальному направлению. Наиболее интенсивно ветвящиеся побеговые системы образуются в виргинильном состоянии второй подгруппы и в молодом генеративном состоянии. Под пологом по мере приближения к генеративному периоду онтогенеза на стволе также образуются ветви, отходящие под острым углом с регулярным ветвлением, а ствол практически прекращает искривляться.

2. Крона особи, как и у АТ 1, образована ортотропным стволом, но ведущую роль в захвате горизонтального пространства играют плагиотропные ветви. Дистальная часть ветви выпрямляется либо поникает, отклоняясь на 30–40° по диагонали вверх или вниз. Годовичные побеги в их составе образуют относительно немного боковых побегов (обычно до пяти) (4 и 5 на рис. 3). Варианты данного АТ различаются по приуроченности плагиотропных ветвей к определенной части ствола, по направлению роста дистальной части ветви и по распространенности симподиев в составе ветви. Выделены следующие крайние варианты:

а) От половины до 2/3 высоты ствола занимают плагиотропные ветви, которые выпрямляются либо поникают в дистальной части (2а (1) и 2а (2) на рис. 4). Выше данной зоны ветви растут по диагонали, как у типа 1, при этом угол отхождения ветвей может составлять более 50°.

б) Крона образована только плагиотропными ветвями (2б (1) и 2б (2) на рис. 4).

У промежуточных вариантов восходящие и плагиотропные ветви перемежаются на стволе в различных сочетаниях (2в (1) и 2в (2) на рис. 4).

У всех вариантов АТ 2 побеги в составе ствола и ветвей I порядка редко превышают 30 см и 15 см соответственно. Образование Ивановых побегов для данного АТ нехарактерно.

В ходе онтогенеза дистальные части ветвей либо отклоняются вверх под небольшим углом, либо поникают. Вновь образующиеся ветви могут сразу расти под небольшим углом вниз к земле.

3. Ствол особи отклоняется от ортотропного направления роста и переходит к росту по диагонали, а в дальнейшем, в ряде случаев, и по горизонтали (3 (1) и 3 (2) на рис. 5). Вместе с этим изменяется и направление роста ветвей I порядка. На ортотропном участке ствола снизу вверх ветви отходят от ствола под углом 60–90°, при этом угол отхождения постепенно уменьшается в направлении вершины ствола. В участке перегиба ствола и его перехода к росту по диагонали, на «внешней» стороне ствола, угол отхождения ветвей существенно уменьшается. Если ствол принимает близкое к плагиотропному

направление роста, то ветви растут практически вертикально. На «внутренней» стороне перегиба ветви отходят от ствола под тупым углом. Крайним вариантом данного АТ выступает конструкция, у которой дистальный отрезок ствола растет горизонтально.

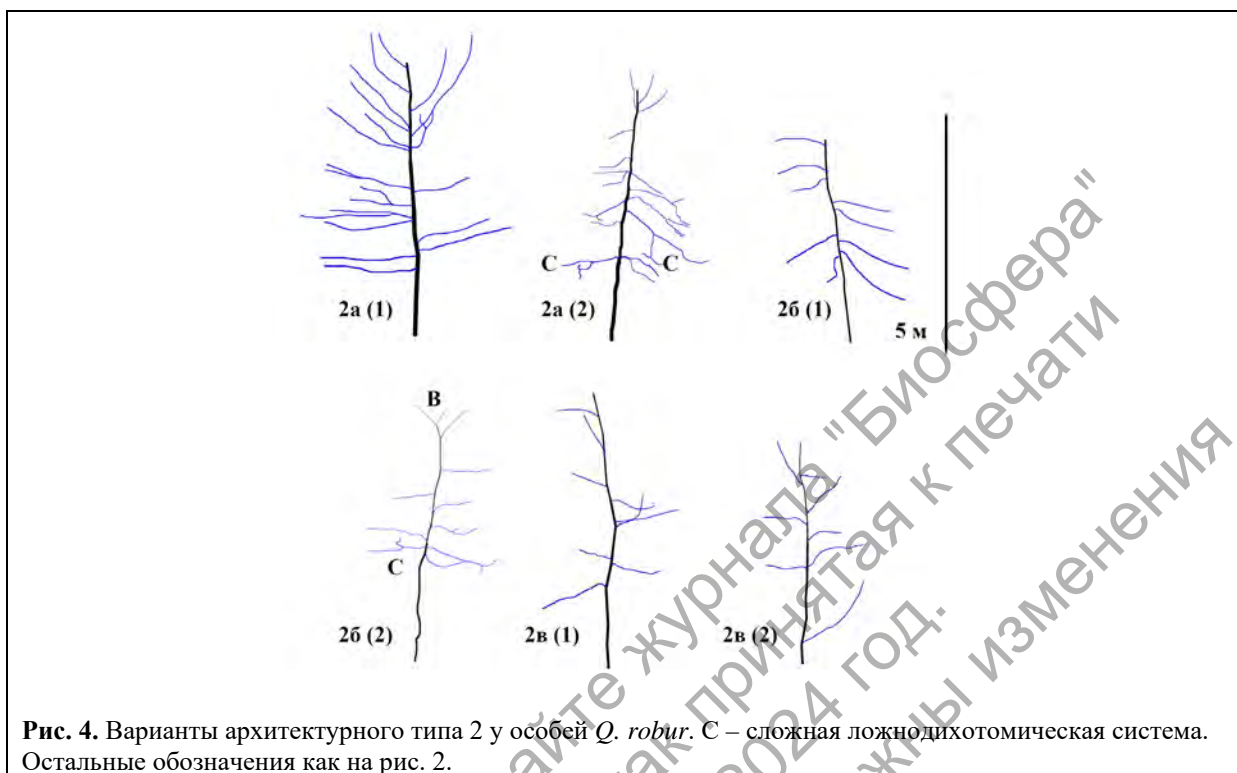


Рис. 4. Варианты архитектурного типа 2 у особей *Q. robur*. С – сложная ложнодихотомическая система. Остальные обозначения как на рис. 2.

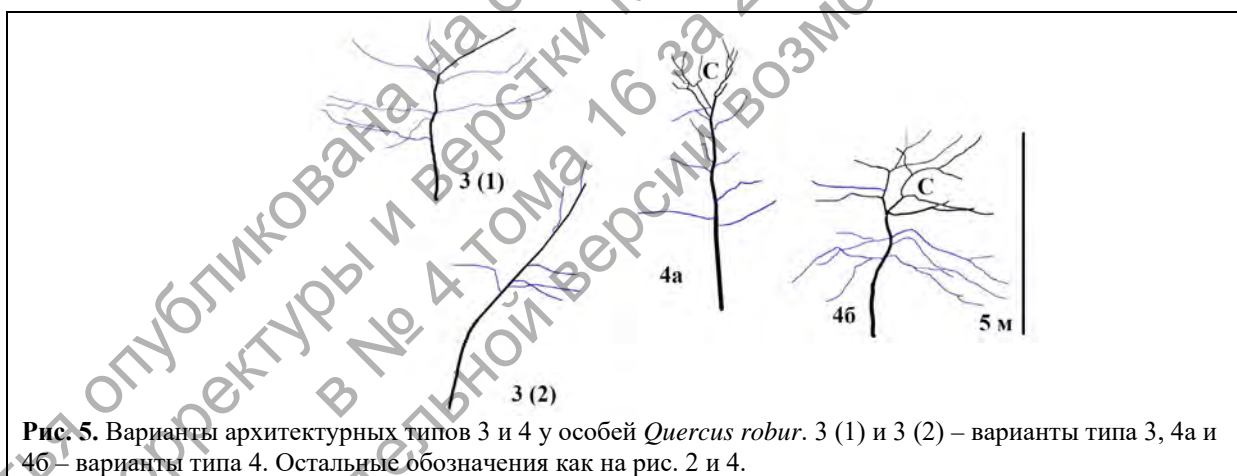


Рис. 5. Варианты архитектурных типов 3 и 4 у особей *Quercus robur*. 3 (1) и 3 (2) – варианты типа 3, 4а и 4б – варианты типа 4. Остальные обозначения как на рис. 2 и 4.

По длинам годичных побегов, числу сезонных приростов и особенностям ветвления ствола и ветвей I порядка АТ 2 и 3 сходны (4 и 5 на рис. 3).

У типов 2 и 3 ствол может изредка раздваиваться, но образование вильчатых структур остается единичным актом, не меняющим принципиально способ освоения особью окружающего пространства. При этом вильчатая структура может принимать не только V-образную, но и L-образную форму (2б (2) на рис. 4). Таким образом, у особи в целом сохраняется иерархический план организации ствола, при котором ствол остается главным «организатором» осей кроны [13, 25].

4. Ствол особи многократно и последовательно разделяется вильчатыми структурами по ложнодихотомическому типу. В отличие от предыдущих типов, в этом случае раздвоения осей носят системный характер и повторяются более пяти раз. Ложнодихотомические системы осей играют основную роль в захвате горизонтального пространства. Обычно разделение ствола начинается в средней части кроны по ее высоте. Разделение осей сопровождается количественным и качественным изменением архитектуры дочерних осей в составе вильчатых структур. В частности, годичные побеги на том участке оси, который развивается после 3–4-го разделения, могут не превышать 5–10 см и почти не образовывать боковых побегов. При этом значительные по протяженности отрезки осей нарастают симподиально. С геометрической точки зрения данный тип характеризуется большим разнообразием

вариантов, поскольку ложнодихотомические структуры могут принимать воронковидную, зонтиковидную, флаговидную и прочие формы. В связи с этим крайние варианты ряда были выделены по преобладающему направлению роста осей замещения: ортотропному (4а на рис. 5) или плагиотропному (4б на рис. 5). Первый вариант соответствует реализации элементов архитектурной модели Leeuwenberg [28], а второй – модели Koriba [28]. Утрата ствола в качестве функционально главной оси и его замещение качественно отличающимися осями свидетельствует о переходе особи к полиархическому плану организации [13, 25].

Плагиотропный отрезок ствола у типа 3 и плагиотропную систему осей у варианта «б» типа 4 придает кроне особи в разной степени выраженную зонтиковидную форму [27].

Чем раньше в онтогенезе происходит отклонение от ортотропного роста или формирование сложной ложнодихотомической структуры вместо ствола у типов 3 и 4 соответственно, тем ниже вероятность того, что особь достигнет генеративного периода онтогенеза и сможет выйти за пределы яруса подлеска.

На пойменных лугах в локалитетах Л и В (включая полностью открытые участки и заросли кустарников) представлены только такие особи *Q. robur*, конструкция которых соответствует варианту «а» типа 1. В окнах и на опушках пойменных дубрав и березняков (локалитеты Л и В) преобладают особи промежуточных вариантов типа 1. Под пологом пойменных осинников (локалитет О) примерно в равных долях представлены особи промежуточных вариантов АТ 1 и особи, принадлежащие к АТ 2. Однако в более разреженных осинниках, растущих по гривам поймы р. Ветлуга, преобладают особи промежуточных вариантов АТ 1. Во всех элементах мозаики с той или иной степенью затененности (кроме сомкнутых парцелл) особи варианта «а» типа 1 встречаются единично.

Ранее исследователи неоднократно отмечали, что свободнорастущие, ничем не затеняемые особи деревьев осваивают пространство вокруг ствола за счет восходящих, растущих под острым углом ветвей. Это приводит к формированию различных вариантов яйцевидной или конической кроны [2, 9, 30]. У *Q. robur* в качестве одной из причин роста ветвей вверх называется уход от затенения высоким травостоем пойменных лугов [9]. Наши наблюдения показывают, что и при боковом затенении в окнах мелколиственных пойменных лесов особи *Q. robur* сохраняют такую же конструкцию на основе ортотропного ствола и восходящих ветвей. Структурные отличия между свободнорастущими особями, с одной стороны, и «оконными» и «опушечными» особями, с другой стороны, в этом случае носят в большей степени количественный характер (регулярность ветвления ствола и крупных ветвей, число ветвей в ярусе, число короткоживущих боковых побегов на ветвях и т.п.). При более сильном затенении, в осиннике без крупных окон, наблюдается и качественный переход к формированию ветвей другой стратегии, что будет детальнее рассмотрено далее.

В лесах и на вырубках на надпойменных террасах архитектурные типы и их варианты распределены достаточно неравномерно (рис. 6).

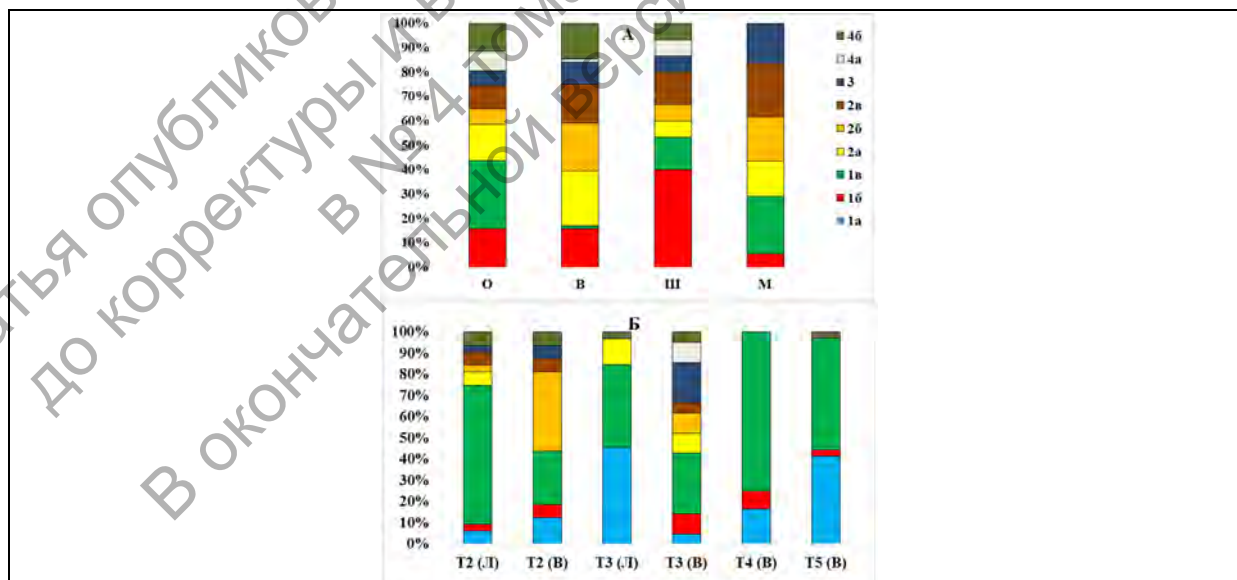


Рис. 6. Распределение архитектурных типов *Q. robur* по элементам горизонтальной мозаики местообитаний надпойменных террас. Показаны только такие элементы, в которых отмечено 10 и более особей *Q. robur*. А – под пологом сомкнутого древостоя, Б – в элементах оконной мозаики и на опушках древостоя разного возраста. О, В, Ш, М – локалитеты. Т2–Т5 – элементы горизонтальной мозаики. Обозначения локалитетов и элементов горизонтальной мозаики см. в тексте и в подписи к таблице. 1в и 2в – группы «промежуточных» вариантов архитектурных типов.

В сомкнутых парцеллах елово-сосновых лесов с примесью мелколиственных видов преобладают особи типов 1 и 2. Между локалитетами наблюдаются существенные различия по доле особей вариантов «б» и «в» типа 1 и по доле особей всех вариантов типа 2. Доля особей, у которых ствол утрачивает ортотропное направление либо утрачивает свою лидерную роль в кроне в целом, суммарно ни в одном локалитете не превышает 25%. Особи с наиболее интенсивным и разнообразным ветвлением и неустойчиво-моноподиальным нарастанием (тип 1, вариант «а») в сомкнутых парцеллах не обнаружены. В то же время во всех более освещенных элементах мозаики отмечены особи варианта «а» типа 1, при этом в большинстве данных элементов преобладают особи типа 1. Исключения связаны с опушками и окнами лесов на надпойменных террасах Ветлуги, в которых довольно большую долю от общей численности составляют особи, принадлежащие к АТ II–IV.

Можно заметить, что основные различия в конструктивной организации особей между элементами горизонтальной мозаики с разным уровнем освещенности связаны со стратегией адаптации ветвей к условиям затенения. Отчетливо прослеживаются две основные стратегии: рост ветвей по диагонали вверх, к наиболее доступной солнечной радиации, и в целом по горизонтали с формированием таких побеговых комплексов, которые способны наиболее полно улавливать доступную солнечную радиацию [3, 12, 16, 19, 29, 32].

В условиях затенения помимо особей, у которых главную роль в освоении пространства вокруг ствола играют плагиотропные ветви, значительная часть особей реализует обе стратегии. Совмещение стратегий реализуется двумя способами. Первый способ представляет собой вертикальную дифференциацию кроны на две зоны: более протяженную, состоящую из плагиотропных ветвей, и менее протяженную (от трети до четверти общей высоты дерева), состоящую из восходящих ветвей. Вторым способом заключается в чередовании плагиотропных и восходящих ветвей вдоль ствола без выраженной закономерности. Массовое образование плагиотропных ветвей и задержка либо редукция перехода к восходящим ветвям особенно характерны для местообитаний с крупными еловыми разновозрастными парцеллами (локалитеты В и М). Если особи *P. abies* занимают различные ярусы местообитания – от подлеска до первого подъяруса древостоя, – то даже в элементах оконной мозаики значительное распространение получают такие особи *Q. robur*, крона которых образована только плагиотропными ветвями. Напротив, в лесах с небольшим участием *P. abies* (локалитеты Л, О и Ш) значительная часть особей *Q. robur* формирует АТ I даже под пологом древостоя.

У особей всех типов могут образовываться ветви, образованные различными сочетаниями симподиев и ложнодихотомических структур (2а (2) и 2б (2) на рис. 4). Разнообразие систем осей, образующих ветви данного типа, варьирует от регулярно перевершинивающихся осей с волнистой или зигзагообразной формы до последовательных V- и L-образных разделений осей. В составе симподиев длины годичных побегов, как было указано выше, существенно сокращаются по сравнению с моноподиально нарастающими участками ветви. Ветви с вариантами симподиального нарастания и ложнодихотомических структур представлены у 10–40% особей, произрастающих под пологом и в элементах оконной мозаики елово-сосновых лесов с мелколиственными видами. При этом разделение оси на вильчатые структуры и изменение ее количественных характеристик происходит не только у наиболее онтогенетически ранних ветвей, расположенных в нижней части живой кроны, но и в средней, а зачастую и в верхней части кроны. Подобные ложнодихотомические структуры отражают реакцию ветви на неблагоприятные условия освещения и, возможно, на низкое плодородие почвы, как это отмечено и у других видов деревьев [12]. Разделение ветви на дочерние оси, переход к регулярным перевершиниваниям оси и сокращение длин годичных приростов хорошо согласуется с описанным на примере плодовых деревьев преобразованием ветвей в ходе старения особи [31]. Следовательно, у значительной части затененных особей *Q. robur*, произрастающих на малоплодородных подзолистых почвах надпойменных террас, старение ветвей начинается еще до достижения средневозрастного генеративного состояния онтогенеза.

Результаты исследований показывают, что основной способ формирования кроны у особей *Q. robur* в южнотаежных сообществах Нижегородской области соответствует стратегии онтоморфогенеза дерева первой величины [20]. Растущий вертикально ствол выступает основной координирующей осью кроны, а ветви существенно уступают ему по силе развития. При этом устойчивость данной конструкции прослеживается даже у тех особей, ствол которых утрачивает свою структурно-функциональную роль в ходе своего развития. В нижней, а зачастую и в средней вертикальной зоне кроны ствол сохраняет лидирующее положение в кроне, а затем отклоняется от вертикального направления роста и/или распадается на сложную ложнодихотомически организованную систему осей. Кроме того, конструкция, состоящая из ортотропного ствола и восходящих ветвей, по-видимому, в наибольшей степени соответствует видоспецифической модели побегообразования *Q. robur*. Это заключается в том, что данная конструкция в качестве элемента, высотной зоны кроны формируется в широком спектре условий произрастания. Различия в освещенности и в определенной степени в почвенных условиях воздействуют прежде всего на конструкцию ветвей I порядка и на количественные характеристики годичных побегов ствола и ветвей I порядка. В местообитаниях пойм и надпойменных террас Нижегородского Левобережья молодые особи *Q. robur* формируют в целом такие же типы конструкций, как и в других

природных зонах [21, 22]. Архитектурные характеристики тех особей *Q. robur*, которые произрастают на пойменных лугах, подтверждают представление о том, что именно пойменные местообитания наиболее благоприятны для расселения вида в подзоне южной тайги [8].

Заключение

В сообществах южной тайги Нижегородской области конструкция побегового тела у молодых особей *Q. robur* реализуется в виде четырех типов. Их основными характеристиками выступают ортотропный ствол и преимущественно восходящие ветви (1); ортотропный ствол и преимущественно плагиотропные ветви (2); ствол, меняющий направление от ортотропного к плагиотропному, с разным направлением ветвей в зависимости от стороны изгиба (3); ствол, замещающийся сложной ложнодихотомической структурой (4). Каждый тип реализуется через набор вариантов, различающихся по особенностям ветвления и конфигурации определенных зон кроны.

На пойменных лугах произрастают только особи типа 1. В остальных элементах горизонтальной мозаики местообитаний речных пойм и надпойменных террас преобладают особи типов 1 и 2.

Широкое распространение типа 1 в различных условиях освещения и почвенного богатства позволяет предположить, что именно данный тип в наибольшей степени отображает видоспецифическую модель побегообразования *Q. robur*, которая соответствует его исходному экологическому оптимуму. Остальные типы формируются при сильном отклонении от оптимальных условий.

Строение побеговых систем *Q. robur* подтверждает результаты флористических и геоботанических исследований, согласно которым в подзоне южной тайги наиболее благоприятными местообитаниями для расселения вида являются поймы рек.

Благодарности: Исследования выполнены в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» (регистрационный номер 1021060107217-0-1.6.19). Автор выражает признательность рецензентам за замечания по терминологическому аппарату рукописи.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Аверкиев ДС, Аверкиев ВД. Определитель растений Горьковской области. 2-е изд., испр. и доп. – Горький: Волго-Вятское книжное издательство; 1985.
2. Антонова ИС, Гниловская АА. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях. Бот журн. 2013;98(1):53–68.
3. Антонова ИС, Николаева НВ. Особенности структуры кроны *Frangula alnus* (Rhamnaceae). Бот журн. 2002;87(10):90–101.
4. Антонова ИС, Фатьянова ЕВ. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники. Бот журн. 2014;99(12):1305–1316.
5. Антонова ИС, Фатьянова ЕВ. 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны. Бот журн. 2016;101(6):628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X>.
6. Вишняцкая ОН, Савиных НП. Формирование жизненной формы *Menyanthes trifoliata* (Menyanthaceae). Растительные ресурсы. 2008;44(3):1–8.
7. Гатцук ЛЕ. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. Бюлл МОИП. Отд биол. 1974;79(1):100–113.
8. Добрынин АП, Комиссарова МГ. Самые северные дубравы России. – Вологда; 2012.
9. Евстигнеев ОИ, Короткова НВ. Онтогенез дуба черешчатого на пойменных лугах Брянского полесья. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023;8(2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-1>.
10. Жукова ЛА, Комаров АС. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений. Журн общ биол. 1990;51(4):450–461.
11. Информационная система «Почвенно-географическая база данных России». Атлас почв Российской Федерации. Нижегородская область. URL: <https://soil-db.ru/soilatlas/razdel-8-ispolzovanie-zemelnyh-resursov-i-pochv/8-2-regiony-rossiyskoi-federacii/nizhegorodskaya-oblast> (Дата обращения: 20.08.2024).
12. Казакова НЛ, Антонова ИС. Форма кроны *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch в разных возрастных состояниях и экологических условиях естественных местообитаний. Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2015;(3):135–153.
13. Костина МВ, Барabanщикова НС, Абакарова СГ. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth. Социально-экологические технологии. 2022;12(3):257–283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283>.
14. Любов МС, Любова ЕЮ. Нижегородское краеведение: учебное пособие. – Арзамас: Арзамасский филиал ННГУ; 2016.
15. Мазуренко МТ, Хохряков АП. Структура и морфогенез кустарников. – М.: Наука; 1977.
16. Мазуренко МТ, Хохряков АП. Классы метамеров деревьев. Журн общ биол. 1991;52(3):409–421.

17. Николаева СА, Савчук ДА. Морфологические формы кедр сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект. Вестник Томского гос ун-та. Биология. 2013;22(2):101-114.
18. Разумовский ЮВ. Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе. Биол. науки. 1991;(8):151–160.
19. Ричардс П. Тропический дождевой лес. – М.: Издательство иностранной литературы; 1961.
20. Серебряков ИГ. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. школа, 1962. 380 с.
21. Стаменов МН. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки. Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020;14(1):66-90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>.
22. Стаменов МН. Архитектурная единица у молодых особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных лесах южной лесостепи Воронежской области. Социально-экологические технологии. 2023;13(2):186-219. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219>.
23. Царев АП, Погиба СП, Тренин ВВ. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник. – М.: Логос; 2003.

Общий список литературы / Reference List

1. Averkiyev DS, Averkiyev VD. Opredelitel' Rasteniy Gor'kovskoy Oblasti. 2th ed. Gor'kiy: Volgo-Vyatskoe knizhnoye izdatel'stvo; 1985. (In Russ.)
2. Antonova IS, Gnilovskaya AA. [Shoot systems of *Acer negundo* L. (Aceraceae) crown in different age stages]. Botanicheskiy Zhurnal. 2013;98(1):53–68. (In Russ.)
3. Antonova IS, Nikolaeva N.V. [Peculiarities of crown structure of *Frangula alnus* (Rhamnaceae)]. Botanicheskiy Zhurnal. 2002;87(10):90–101. (In Russ.)
4. Antonova IS, Fatianova EV. [Role of studying different structural levels of tree crowns in various fields of knowledge]. Botanicheskiy Zhurnal. 2014;99(12):1305–1316. (In Russ.)
5. Antonova IS, Fatianova EV. [On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees]. Botanicheskiy Zhurnal. 2016;101(6):628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X>. (In Russ.)
6. Vishnitskaya ON, Savinykh NP. [*Menyanthes trifoliata* (Menyanthaceae) life form formation]. Rastitel'nyye resursy. 2008;44(3):1–8. (In Russ.)
7. Gatsuk LE. [Hemmaxil plants and a system of subordinate units of their runaway body]. Byulleten' MOIP. Otdel Biologicheskoy. 1974;79(1):100–113. (In Russ.)
8. Dobrynin AP, Komissarova MG. Samyye Severnyye Dubravy Rossii [Northernmost oak forests of Russia]. Vologda; 2012. (In Russ.)
9. Evstigneev OI, Korotkova NV. [Ontogeny of pedunculate oak in flood meadows of the Bryansk Polesie]. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023;8(2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-1>. (In Russ.)
10. Zhukova LA, Komarov AS. [Polyvariance of ontogenesis and plant cenopopulation dynamics]. Zhurnal obshchey biologii. 1990;51(4):450–461. (In Russ.)
11. Informational System "Soil-Geographic Database of Russian Federation". Soil Atlas of Russian Federation. Nizhny Novgorod region. URL: <https://soil-db.ru/soilatlas/razdel-8-ispolzovanie-zemelnyh-resursov-i-pochv/8-2-regiony-rossiyskoi-federacii/nizhegorodskaya-oblast> (Date of access 20.08.2024). (In Russ.)
12. Kazakova NL, Antonova IS. [The crown shape of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch under the different age stages and ecological conditions in natural habitats]. Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Biologiya i ekologiya». 2015;(3):135–153. (In Russ.)
13. Kostina MV, Barabanshchikova NS, Abakarova SG. [Constructive organization of *Betula pendula* Roth.]. Sotsial'no-ekologicheskoye tekhnologii. 2022;12(3):257–283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283>. (In Russ.)
14. Lyubov MS, Lyubova YEYu. Nizhegorodskoye Krayevedeniye: Uchebnoye Posobiye. Arzamas: Arzamasskiy filial NNGU; 2016. (In Russ.)
15. Mazurenko MT, Khokhriakov AP. Struktura i morfogenez kustarnikov. Moscow: Hayka; 1977. (In Russ.)
16. Mazurenko MT, Khokhriakov AP. [Classes of tree metameris]. Zhurnal obshchey biologii. 1991;52(3):409–421. (In Russ.)
17. Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. [Morphological forms of siberian stone pine trees (*Pinus sibirica* Du Tour) in high altitudinal forests of Severo-Chuisky range: 1. Morphological aspect]. Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya. 2013;22(2):101-114. (In Russ.)
18. Razumovskiy YuV. Osobennosti razvitiya lipy *Tilia cordata* Mill. v gorode. [Features of the development of *Tilia cordata* Mill. in the city]. Biologicheskoye Nauki. 1991;(8):151–160. (In Russ.)
19. Richards P. Tropicheskiy dozhdovoy les. [The tropical rain forest. An ecological study]. Moscow: Izdatel'stvo inostrannoy literatury; 1961. (In Russ.)
20. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Moscow: Vysshaya shkola; 1962. (In Russ.)
21. Stamenov MN. [Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in phytocenoses of the Upper and Middle Oka river]. Fitoraznoobraziiye Vostochnoy Evropy. 2020;14(1):66-90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>. (In Russ.)

22. Stamenov MN. [Architectural unit in young individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and isular forests of the Southern forest-steppe of Voronezh region]. *Sotsial'no-ekologicheskiye tekhnologii*. 2023;13(2):186-219. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219>. (In Russ.).
23. Tsarev AP, Pogiba SP, Trenin VV. *Selektsiya i reproduktsiya lesnykh drevesnykh porod* [Breeding and Reproduction of Forest Tree Species]. Moscow: Logos; 2003. (In Russ.).
24. Caraglio Y, Édelin C. Architecture et dynamique de croissance du platane *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) {Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.}. *Bull. Soc. bot. Fr.* 1990;137:279–291.
25. Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. In: *L'Arbre: Biologie et Développement: Proceedings of the Naturalia Monspeliensia, 2nd International Tree Conference*. Montpellier; 1991:127–154.
26. Evstigneev OI, Korotkov VN. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>.
27. Evstigneev OI, Korotkova NV. Features of undergrowth development in eastern european forests. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2019;4(2):31–53. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-2-3>.
28. Hallé F, Oldeman RA, Tomlinson PB. *Tropical trees and architectural analysis*. Berlin; Heidelberg; New York: Springer–Verlag; 1978.
29. Millet J, Bouchard A, Édelin C. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. *Can J Bot.* 1998;76:2100–2118.
30. O'Connell BM, Keltly MJ. Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. *Tree Physiology*. 1994;14:89–102.
31. Raimbault P, Tanguy M. La gestion des arbres d'ornement. 1re partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne. *Revue forestière française*. 1993;25(2):97–117.
32. Verdu M, Climent J. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (Sapindaceae). *Am J Bot.* 2007;94(8):1316–1320.

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера"
 до корректуры и верстки как принятая к печати
 в № 4 тома 16 за 2024 год
 В окончательной версии возможны изменения