
АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.412; 581.44; 581.52

АРХИТЕКТУРА КРОНЫ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) В ГЕНЕРАТИВНОМ ПЕРИОДЕ ОНТОГЕНЕЗА В ФИТОЦЕНОЗАХ СЕВЕРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

© М. Н. Стаменов
M. N. Stamenov

Crown architecture of *Quercus robur* L. in the reproductive period of ontogenesis
in phytocoenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
– обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН

142290, Россия, Московская обл., г. Пушкино, ул. Институтская, д. 2, корп. 2. Тел.: +7 985 437-83-77, e-mail: mshv-eiksb@inbox.ru

Аннотация. Проанализировано разнообразие габитусов генеративных особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в фитоценозах северной лесостепи на территории музея-заповедника «Куликово Поле» в Тульской области. Исследованы особи, произрастающие в байрачных и нагорных сомкнутых и разреженных лесах, а также солитеры и группы особей в колках. Выявлены особи одноствольной, немногоствольной, поросле- и куртинообразующей жизненных форм. Установлено, что типы габитусов, или архитектурные типы (АТ), у генеративных особей представляют собой результат преобразования тех АТ, которые были выделены в виргинильном онтогенетическом состоянии и в начале молодого генеративного состояния в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. У генеративных особей отмечены количественные и качественные изменения побеговых систем. Всего выделено десять путей трансформации кроны. Это акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола, базипетальное отмирание побеговых систем, снижение частоты ветвления ствола, образование вторичной кроны, отклонение ствола от ортотропного роста, усиление полиархического плана организации ствола, тенденция к понижанию ветвей, нарушение зонирования кроны, усиление полиархического плана организации ветвей и проявление процессов немедленной реитерации. Лучшее всего исходная, «виргинильная» архитектура кроны сохраняется у отдельно стоящих особей на пологих склонах. Наиболее распространённым путём трансформации кроны является отмирание ветвей снизу вверх по стволу. С увеличением сомкнутости древостоя поднимается нижняя граница живой кроны. Помимо уровня освещённости, на организацию кроны в генеративном периоде онтогенеза влияет также положение особи в рельефе, с которым связаны аэрологический и гидрологический режимы сообщества.

Ключевые слова: дуб черешчатый, *Quercus robur* L., жизненная форма, габитус, архитектура кроны, лесостепь, Куликово Поле.

Abstract. The diversity of the habitus in reproductive individuals of *Quercus robur* L. in phytocoenoses of the northern forest-steppe within the Kulikovo Pole museum-reserve in the Tula Region was analysed. The individuals growing in the ravine and upland closed and open forests as well as open-growth individuals and groups of individuals in the forest outliers were researched. One-trunk, a few-trunk, coppice and clump life forms were detected. It was shown that the types of the habitus or architectural types (AT) in reproductive individuals resulted from those AT that were firstly described in the virginal ontogenetic state and in the beginning of the young reproductive state in the mixed forest and broadleaved forest biomes. The quantitative and qualitative changes of the shoot systems were found out. The ways of the crown transformation are ten in number. They include acropetal mortality of the branches from the trunk, basipetal mortality of the shoot systems, decrease of the trunk branching frequency, secondary crown formation, trunk deviation from the orthotropic growth direction, increase of the polyarchic plan of organization in trunk, trend of branch drooping, disarrangement in crown zoning, increase of the polyarchic plan of organization in branches, immediate reiteration. The most survived initial crown architecture is expressed in the open-growth individuals that grow on the slow slopes. The most common way of transformation is acropetal mortality of the branches from the trunk. Its intensity depends on the closeness of the stand. Besides light level, crown architecture in the reproductive period of ontogenesis is influenced by the individual's position in relief, which affects the aerologic and hydrologic regimes of the phytocoenosis.

Keywords: petiolate oak, *Quercus robur* L., life form, habitus, crown architecture, forest-steppe, Kulikovo Pole.

DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-5-39

Введение

Биоморфология, или учение о жизненных формах организмов, во второй половине XX века стала крупным междисциплинарным учением и вышла за рамки непосредственно внешней морфологии видов в различных экологических условиях (Savinykh, Cheryomushkina, 2015). Тем не менее основополагающие направления исследований биоморф – структурное и экологическое – сохраняют ключевое значение в этой области научного знания и сейчас. Это связано как с огромным видовым разнообразием флоры и фауны биосферы планеты, так и с развитием представлений об организации структур, определяющих облик организмов и их способность поддерживать гомеостаз под давлением экологических факторов. Изменчивость габитуса, путей его формирования и трансформации в онтогенезе особенно ярко выражена у представителей растительного царства. Растения как модульные организмы (Marfenin, 1999; Savinykh, Maltseva, 2008) образованы последовательностями элементарных структурных элементов – модулей, различные сочетания которых обеспечивают повторяемость и вместе с тем пластичность, а также иерархичность и системность растительного организма на уровне организации выше тканевого. Фактически габитус растения является реализацией наследственно закреплённой архитектурной модели (Antonova, Azova, 1999; Barthélemy, Caraglio, 2007), модели побегообразования (Serebryakova, 1977) в конкретных условиях среды на определённом «срезе» онтогенеза.

В отечественной биоморфологии наиболее частыми объектами исследований выступают травянистые растения, полукустарнички и полукустарники (Maltseva, Savinykh, 2008; Kolegova, Cheremushkina, 2009; Zhuravleva, Bobrov, 2012). В мировом научном сообществе базовые представления об архитектурных моделях начали формироваться с анализа тропических деревьев (Hallé et al., 1978). Древесные растения умеренного климата на территории России принадлежат всего к двум архитектурным моделям (Goroshkevich, 2018). При этом у одних видов, например, представителей рода *Tilia* (Antonova, Sharovkina, 2011), разнообразие побеговых систем высших уровней организации – ветвей, совокупностей ветвей и ствола, кроны в целом и системы крон многоствольного дерева – также относительно невелико. Изменение внешних условий влияет прежде всего на количественные, морфометрические признаки строения особей подобных видов, такие как длины осей (от годовичного побега до ствола в целом). Основные соотношения между побеговыми системами, образующими крону, при этом сохраняются. В то же время существуют виды, у которых издавна отмечена высокая вариабельность форм разного ранга. К ним относится дуб черешчатый – *Quercus robur* L. (Morozov, 1930; Tsarev et al., 2003). Рассмотрим подробнее историю его биоморфологического изучения.

Публикации по строению годовичного побега и его пазушных почек у *Q. robur*, по ритму роста годовичных побегов появились в 1950-е гг. (Astarova, 1954; Grudzinskaya, 1960). Первый комплексный обзор онтоморфогенеза *Q. robur* в двух типах условий – на открытом пространстве и в сомкнутых насаждениях – приведён основоположником отечественной школы исследований жизненных форм И. Г. Серебряковым (Serebryakov, 1962). Особое внимание учёный уделял длительности жизни скелетных осей и корреляциям между основными осями, составляющими каркас кроны, – стволом и скелетными ветвями. Дальнейшие исследования были посвящены анализу отклонений *Q. robur* от жизненной формы дерева, особенно на ранних стадиях развития, в условиях близкого к семиаридному климата Приволжской возвышенности (Belostokov, 1974; Ivanova, Mazurenko, 2013). Вторая половина 1990-х гг. ознаменовалась началом опубликования работ И. С. Антоновой с соавторами (Antonova, Terteryan, 1997; Antonova et al., 2001), посвящённых структурно-функциональной организации крон древесных растений умеренного и субтропического климата. В них появились принципиально новые подходы, в том числе выделение элементарных побеговых систем (ЭПС) разной продолжительности жизни как модулей, обуславливающих организацию кроны в целом; внимание к крупным побеговым комплексам, таким как ветви от ствола; структурно-функциональная типизация побеговых систем в зависимости от выполняемой роли в кроне и пространственно-временных отношений между образующими её побегами. Фактически коллектив под руко-

водством И. С. Антоновой заложил новый уровень исследования надземных побеговых систем древесных растений именно как модульных организмов с акцентом на детальный отклик дерева на внутренние и внешние изменения. Однако в целом в упоминаемых работах *Q. robur* не рассматривался. Анализ строения кроны *Q. robur* в южной тайге и островных лесах лесостепи приведён в статьях В. В. Дятлова (Dyatlov, 2006) и Н. Ф. Каплиной, Н. Н. Сёлочник (Kaplina, Selochnik, 2009), но не совсем со структурных и в целом биоморфологических позиций. Далее, автором данной работы предпринята попытка систематизации основных структурных единиц кроны *Q. robur* (Stamenov, 2016). Затем был опубликован опыт систематизации изменчивости габитусов молодых особей, переходящих из прегенеративного в генеративный период онтогенеза, с выделением крупных типов в условиях юга лесного пояса европейской части страны на примере Южного Подмосквья и юго-востока Калужской области (Stamenov, 2020). Представляется вполне очевидным, что вид со столь большим ареалом (Novosel'tsev, Bugayev, 1985; Dobrynin, Komissarova, 2012) и значимым средообразующим действием (Vostochnoevropaiskie..., 2004) следует изучать в различных природных зонах и физико-географических регионах. В настоящей работе автор ставит цель проанализировать и систематизировать архитектуру побеговых систем генеративных особей *Q. robur* на основных иерархических уровнях в условиях северной лесостепи на примере Тульской области. Для этого необходимо решить три задачи:

- 1) оценить соответствие между типами габитуса особей *Q. robur*, произрастающих в фитоценозах природных зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов и зоны лесостепи;
- 2) проследить онтогенетические перестройки исходных типов;
- 3) проанализировать специфику влияния экологических условий северной лесостепи на онтоморфогенез *Q. robur*.

Объекты и методы исследований

Территория с исследованными ценопопуляциями (ЦП) *Q. robur* расположена на юго-востоке Тульской области, в пределах Куркинского, Кимовского и Богородицкого административных районов, и охватывает охраняемые ландшафты музея-заповедника «Куликово Поле». Согласно физико-географическому районированию, район исследований находится на Среднерусской возвышенности в междуречье Дона и Непрядвы. Территория исследований расположена в пределах Придонского известняково-карстового района типичной лесостепи (Alekseev, 2006). Рельеф образован переработанной доледниковой эрозионно-денудационной поверхностью, которая частично перекрыта отложениями днепровского оледенения и сплошным чехлом покровных суглинков. Климат района исследований умеренно-континентальный (табл. 1).

Климатические характеристики района исследований (Алексеев, 2006)

Таблица 1

Climatic features of the research area (Alekseev, 2006)

Table 1

Среднегодовая температура	3,6°C
Температура июля	19,5°C
Температура января	-12,3°C
Безморозный период	134 дня (с 10.05 по 22.09)
Температура выше 5°C	177 дней
Максимальная температура за время наблюдений	38°C
Минимальная температура за время наблюдений	-42°C
Образование устойчивого снежного покрова	14–20.11
Разрушение снежного покрова	Конец марта – начало апреля
Годовая норма осадков	497–534 мм
Норма осадков тёплого периода	331–372 мм
Преобладающие ветры летом	Западные и северо-западные
Преобладающие ветры зимой	Западные и юго-западные

В почвенном покрове наиболее распространены выщелоченные чернозёмы, на более дренированных склонах балок встречаются оподзоленные и типичные чернозёмы. Тёмно-серые лесные почвы развиты на склонах и днищах балок, местами и на склонах водоразделов. В соответствии с системой лесорастительного районирования С. Ф. Курнаева (Курнаев, 1973), Куликово Поле находится в пределах Тульско-Пензенского округа лесостепи. В качестве зональных типов сообществ выступают широколиственные леса и разнотравные степи.

Исследования архитектуры кроны особей *Q. robur* проведены в нескольких локалитетах (рис. 1). Во всех сообществах произведены измерения освещённости в солнечный полдень с помощью люксметра Mastech MS6612 (Китай). Освещённость открытого пространства принята за 100%. Онтогенетическое состояние и жизнённость определялись по методике, принятой в популяционно-онтогенетических исследованиях (Evstigneev, Korotkov, 2016).



Рис. 1. Расположение локалитетов с ценопопуляциями *Quercus robur* L. на территории музея-заповедника: «Куликово Поле» (по: Semenishchenkov, Volkova, 2021): 1 – Средний Дубик, 2 – Нижний Дубик, 3 – Татинки, 4 – Афоничев лес. Описание локалитетов см. в тексте.

Fig. 1. Location of the sites with the *Quercus robur* L. coenopopulations within the Kulikovo Pole museum-reserve (Semenishchenkov, Volkova, 2021): 1 – Sredniy Dubik, 2 – Nizhniy Dubik, 3 – Tatinki, 4 – Afonichev forest. See below the descriptions of the sites.

1. Урочище Средний Дубик – балочная и нагорная дубравы по правому коренному склону долины р. Средний Дубик (170–200 м н. у. м.). Незалесённые склоны балки заняты луговой степью.

а) солитеры и колки *Q. robur* на пологом склоне балки. Освещённость под пологом колков – менее 10% от полной; g1 (молодое генеративное состояние) – 1 особь, g2 (средневозрастное генеративное состояние) – 11 особей (здесь и далее приведено число особей соответствующих онтогенетических состояний);

б) остепнённая байрачная дубрава почти без подлеска на крутом склоне балки. Освещённость под пологом древостоя – 10–20% от полной; g2 – 30;

в) остепнённая нагорная дубрава с неморальными видами в привершинной части плоского холма. В периферийном поясе дубравы на границе с луговой степью обильно разрастается *Prunus*

spinosa L., глубже с различной плотностью представлены *Crataegus* sp., *Sorbus aucuparia* L., *Lonicera tatarica* L. и *Euonymus verrucosus* Scop. Освещённость под пологом древостоя – 5–50% от полной (наибольшие значения отмечены в окнах). Есть небольшие окна; g1 – 7, g2 – 96.

2. Урочище Нижний Дубик – узкая облесённая балка, впадающая в долину р. Нижний Дубик (170–190 м н. у. м.). Покрыта неморально-разнотравной байрачной дубравой с примесью берёзы и осины. В негустом подлеске представлены *E. verrucosus*, *S. aucuparia*, *Rhamnus cathartica* L., *Rosa* sp. Освещённость под пологом древостоя – 5–20% от полной; g1 – 3, g2 – 192.

3. Урочище Татинки.

а) нагорная неморально-разнотравная дубрава по левому коренному склону долины р. Дон; пройдена низовым пожаром (около 190 м н. у. м.). В древостое имеется примесь *Betula pendula* Roth., местами значительная, а также *Populus tremula* L. и *Acer platanoides* L. Негустой подлесок состоит из *S. aucuparia*, *Viburnum opulus* L. и *Rosa* sp. Освещённость под пологом горевшего древостоя – 60–90%; g2 – 94;

б) лугово-степной склон с солитерами и колками *Q. robur* (160–185 м н. у. м.). Освещённость под пологом колков – 5–30%; g1 – 14, g2 – 42.

4. Урочище Афоничев лес (175–185 м н. у. м.). Приопушечные заросли кустарников, солитеры и единичные колки *Q. robur*, плотность которых убывает при удалении от стены леса. Кроны получают полное верхушечное освещение, затеняется только нижняя зона кроны в кустарниках; g1 – 24, g2 – 2.

Временные пробные площади закладывались следующим образом. В локалитетах, где преобладают одиночные деревья *Q. robur* или небольшие разреженные колки (3б, 4, частично 1а), проводился сплошной учёт особей. Размеры площади в таком случае не превышали 100 × 150 м. В локалитетах с крупными колками, а также с сомкнутым древостоем (1б, 1в, 2, 3а, частично 1а) закладывались 2–8 площадок размером 20 × 20 м, расположенных в разных частях склона, в парцеллах с разной сомкнутостью полога и яруса подлеска.

У 5–10 особей в каждом локалитете измеряли высоту, диаметр на высоте груди и четыре радиуса проекции кроны (табл. 2). Возраст свободнорастущих особей и деревьев в колках составляет 30–45 лет, в сомкнутых лесах – 50–65 лет.

Таблица 2

Значения морфометрических параметров у генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле»

Table 2

Meanings of the morphometric parameters in the reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve

Локалитет	Значения морфометрических параметров		
	Высота, м	Диаметр, см	Радиус проекции кроны, м
1а	g1: 17 g2: 16 (краевые), 20–22 (солитеры и внутри колка)	g1: 25 g2: 25–35 (краевые), 30–60 (солитеры и внутри колка)	g1: 4–6 g2: 5–6,5 (краевые), 3–10,5 (солитеры и внутри колка)
1б	g2: 5–10 (краевые), 17–18 (внутри леса)	g2: 10–15 (краевые), 10–35 (внутри леса)	g2: 1,5–2 (краевые), 5–6 (внутри леса)
1в	g1: 6–8 (в окнах) g2: 16–24	g1: 10–15 (в окнах) g2: 25–40	g1: 0,5–3 (в окнах) g2: 3–7
2	g1: 6–13 g2: 24–27 (краевые), 22–24 (внутри леса), 18–20 (со вторичной кроной или с загнутым стволом)	g1: 10–15 g2: 35–45 (краевые), 25–35 (внутри леса)	g1: 1,5–3 g2: 5–10,5 (краевые), 3–5 (внутри леса)
3а	g2: 16–24 (горелые*), 22–26 (интактные*)	g2: 15–30 (горелые*), 30–45 (интактные*)	g2: 1–4 (горелые*), 3–8 (интактные*)
3б	g1: 10–13 g2: 17–19	g1: 10–20 g2: 30–50	g1: 2–3,5 g2: 4,5–7
4	g1: 9–10 g2: 14–15	g1: 15–20 g2: 20–30	g1: 2–4,5 g2: 3,5–4,5

Примечание. Данные по особям разных категорий жизненности объединены. * «Горелые» и «интактные» – повреждённые пожаром без первичной кроны и не пройденные пожаром с сохранившейся первичной кроной соответственно.

Архитектурный анализ особей включал две стадии. Во-первых, для генеративной особи устанавливался исходный тип габитуса, или архитектурный тип (АТ), согласно методике, предложенной автором (Stamenov, 2020). Во-вторых, у особей с установленным исходным АТ описывались все произошедшие с ней трансформации побеговых систем и выделялся основной вектор трансформации.

Перечислим кратко основные положения методики выделения АТ (Stamenov, 2020). Все наблюдаемые габитусы вида являются способом реализации его архитектурной единицы (АЕ) – видоспецифической организации побеговых систем растения (Barthélemy, Caraglio, 2007). Типизировать габитусы можно через категорию жизненной формы, содержание которой может по-разному трактоваться в зависимости от ведущего принципа (популяционно-онтогенетического или биоморфологического), но обычно основано на длительности жизни скелетных осей, их числе и направлении роста. Ещё один способ обобщения разнообразия габитусов – через выделение форм кроны. Второй подход может носить несколько механический характер, поскольку одна и та же форма кроны может быть обусловлена разными типами нарастания и ветвления крупных осей и наоборот. Автором предлагается использовать понятие архитектурного типа (АТ) (Stamenov, 2020). АТ объединяет набор вариантов габитуса со сходными архитектурными характеристиками основных иерархических уровней кроны, особенно на уровне ствола и ветвей от ствола. АТ в иерархии расположен «ниже» жизненной формы, поскольку для всех АТ характерен ортотропный (или хотя бы диагональный) рост ствола по меньшей мере до половины высоты особи и выход особи на границу ярусов подлеска и древостоя. Следовательно, АТ характеризует не столько саму способность особи выйти за ярус подлеска, сколько способ освоения горизонтального и внутрикрупного пространства. Показано, что у виргинильных и молодых генеративных особей *Q. robur* в фитоценозах зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов тот или иной АТ соответствует определённому диапазону условий освещения. Таким образом, АТ образуют экотопический ряд в ряду открытые пространства > светлые, «парковые» вторичные леса > сомкнутые вторичные леса, особенно сосновые. В соответствии с этим экотопическим рядом были даны названия каждому АТ: «Луговой», «Опушечный», «Лесной 1», «Лесной 2». Два последних типа обнаружены в одних и тех же типах сообществ, но при этом различаются по биоморфологическим характеристикам. Эти же названия АТ использованы и для обозначения типов у тех особей, которые произрастают в других природных зонах и, соответственно, могут отличаться по экотопической приуроченности. Сделано это для удобства использования, а во избежание путаницы названия взяты в кавычки.

Для понимания различий между типами необходимо перечислить основные иерархические уровни побеговых систем кроны. К ним относятся ствол, ветвь от ствола, многолетняя побеговая система, двухлетняя побеговая система, годичный побег. Ветвь от ствола, по И. С. Антоновой и Е. В. Фатьяновой (Antonova, Fatianova, 2016), образована системой осей, которой, в свою очередь, даёт начало непосредственно отходящая из почки возобновления годичного побега ствол ось. Наиболее сильные ветви от ствола отнесены к скелетным (Shitt, 1952). Термин «многолетняя побеговая система», или МПС, введён автором (Stamenov, 2020) для обозначения системы осей, развивающейся из почки возобновления главной оси ветви от ствола. Визуально её можно представить как «мини-ветвь», «ветвь второго порядка» (не путать с порядком ветвления осей в составе кроны). Важно отметить, что системы осей, замещающие главную ось из венечных почек годичного побега, не относятся к МПС. Двухлетняя побеговая система, или ДПС (Antonova, Fatianova, 2016), является минимальной структурно-функциональной единицей кроны, в значительной степени обуславливающей топологию скелетных структур на высших уровнях организации кроны. ДПС состоит из годичного побега и боковых побегов из перезимовавших пазушных почек материнского годичного побега. Использована структурно-функциональная классификация ДПС (Antonova, Fatianova, 2016) с авторским дополнением (Stamenov, 2020) для *Q. robur*. Годичный побег понимается

по И. А. Грудзинской (Grudzinskaya, 1960). Он включает один или несколько элементарных побегов в зависимости от числа циклов роста за вегетационный сезон.

Основными биоморфологическими параметрами иерархических уровней выступают ориентация в пространстве и нарастание осей (для ствола и осевых структур, образующих ветви от ствола и МПС), ветвление (для ДПС), длина побега и число его метамеров (для годичного побега). Также учитываются факты реитерации на уровне от МПС до ствола. Несмотря на то, что специальный анализ прегенеративных особей *Q. robur* в фитоценозах «Куликова Поля» не входил в задачи нашей работы, была проведена выборочная оценка виргинильных особей в посадках и в самосеве на открытых пространствах, в зарослях кустарников, в березняках и в дубравах. В каждом сообществе на качественном уровне были проанализированы 5–10 особей. Установлено, что виргинильные особи *Q. robur* в сообществах «Куликова Поля» принадлежат к тем же АТ, что и особи в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, и отличаются от них по частным признакам побеговых систем, выраженным у единичных особей (табл. 3).

Таблица 3

Характеристики архитектурных типов у виргинильных и недавно перешедших в молодое генеративное состояние особей *Quercus robur* L. в фитоценозах юга Московской области и заповедника «Калужские Засеки» (Калужская область) (Стаменов, 2020) с дополнениями для музея-заповедника «Куликово Поле»

Table 3

Features of the architectural types in virginal individuals and individuals recently turned into the young reproductive state of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the southern Moscow Region and Kaluzhskiy Zaseki reserve (Kaluga Region) (Stamenov, 2020) with additions for the Kulikovo Pole museum-reserve

Параметры	Архитектурные типы			
	«Луговой»	«Опушенный»	«Лесной 1»	«Лесной 2»
Крона в целом				
Форма кроны	Яйцевидная Шаровидная <i>Кипарисовидная</i>	Цилиндрическая	Цилиндрическая Овальная	Y-, L-образная Зонтиковидная Флаговидная
Ствол				
Ориентация	Ортотропный			Ортотропный > Косо направленный /плагиотропный
	<i>S</i> -образный	Косо направленный		
Нарастание	Гемисимподиальное ¹		Симподиальное со «вставками» моноподиев	
Ветвление и набор ДПС	Акротонное, рДПС ² Ложные мутовки <i>оДПС</i>	Акротонное, рДПС	Акротонное нерегулярное, рДПС	
Годичные побеги	Монофазные ³ (20–40 см) Дифазные (40–70 см)	Монофазные (30–40 см)	Монофазные (10–35 см)	Монофазные (10–35 см)
Скелетная ветвь от ствола				
Ориентация	1 зона: Плагиотропные <i>Продолжительная 1 зона</i> 2 зона: Дугообразные 2 зона: <i>Дугообразные</i> <i>и косо направленные</i> <i>с единичными</i> <i>плагиотропными</i>	Плагиотропные и косо направленные <i>S</i> -образные <i>и выпукло-</i> <i>поникающие</i>	Все варианты	
Нарастание	Симподиальное > Гемисимподиальное	Гемисимподиальное	Симподиальное с симподиальными комплексами и «вставками» моноподиев	
Ветвление ДПС	Мезоакротонное, акротонное, <i>оДПС</i> , рДПС		Мезоакротонное, акротонное, все типы ДПС с преобладанием нДПС, зДПС и оДПС 0–5 б. п. 7 б. п.	
	2–4, 7–10 б. п.	2–5 б. п. 7 б. п.		
Годичные побеги	10–30, 40–50 см	10–30 см	5–20 см	

Параметры	Архитектурные типы			
	«Луговой»	«Опушечный»	«Лесной 1»	«Лесной 2»
Многолетняя побеговая система				
Ориентация	Дугообразная, косонаправленная, плагиотропная		Все варианты	
Нарастание	Гемисимподиальное, симподиальное		Симподиальное, редко гемисимподиальное	
Ветвление ДПС	оДПС, нДПС, зДПС		нДПС, зДПС	
	1–8 б. п.	1–3 б. п.	0–2 б. п.	
Годичные побеги	5–15 см	5–10 см	2–10 см	

Примечания. Курсивом обозначены характеристики побеговых систем у единичных особей, соответствующих АТ в фитоценозах «Куликово Поля». ¹ – нарастание по Е. Л. Нухимовскому (Nukhimovsky, 1997): гемисимподиальное и симподиальное. ² – морфофункциональные типы ДПС (Antonova, Fatianova, 2016; Stamenov, 2020): Рдпс – ростовые, оДПС – основные, нДПС – несущие, зДПС – заполняющие. ³ – годовые побеги по Е. Л. Нухимовскому (Nukhimovsky, 1997): монофазные – только с весенним приростом, дифазные – с весенним и летним приростами. б. п. – боковые побеги.

Чтобы определить исходный АТ у средневозрастных генеративных особей, методику пришлось несколько трансформировать. Во-первых, учитывалось число дополнительных стволов и анализировалась их архитектура у многоствольных особей. При этом жизненные формы обозначались по принятой в популяционно-онтогенетических исследованиях методике (Vostochnoevropeiskie..., 2004). Во-вторых, ввиду больших размеров взрослых деревьев выборочно измерялись длины годовых побегов только на нижних ветвях. Для расположенных выше ветвей по фотографиям оценивались соотношения между длинами визуально различимых структур в составе ветви.

Результаты исследования

Жизненные формы (ЖФ) *Q. robur*. Помимо преобладающей одноствольной ЖФ (рис. 2), во всех сообществах описаны также представители ЖФ с несколькими стволами:

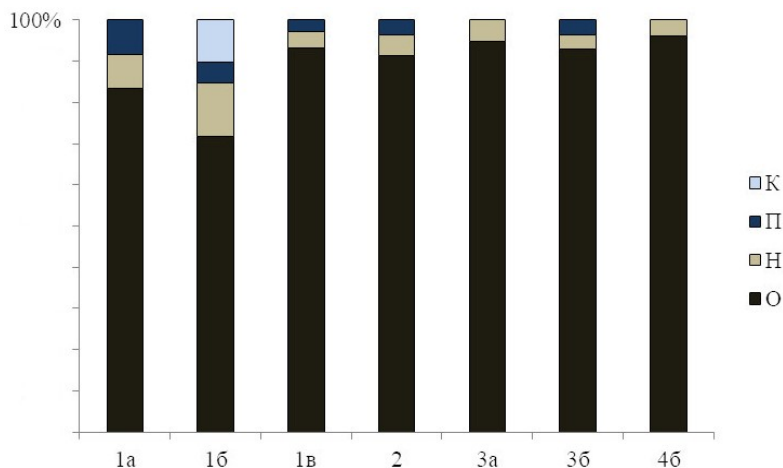


Рис. 2. Распределение молодых и средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. по жизненным формам (ЖФ) в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле».

По оси абсцисс приведены номера сообществ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». ЖФ: О – одноствольная, Н – немногоствольная, П – порослеобразующая, К – куртинообразующая.

Fig. 2. Distribution of the young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. according to their life forms in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. On the x-axis the numbers of communities according to the list in the chapter «Objects and methods of research» are shown. Life forms: O – one-trunk, H – a few-trunk, П – coppice, K – clump.

1. Немногоствольные деревья. Два, редко три ствола обладают сходной архитектурой и не различаются существенно по значениям морфометрических показателей.

2. Порослеобразующие деревья. Система крон координируется 2–4 стволами. Они различаются по высоте и архитектуре побеговых систем в зависимости от условий освещения. На опушках

сомкнутых древостоев и в колках на склоне к Дону более слабая особь примерно в 1,5–1,7 раза ниже доминирующей. Кроме того, у неё обычно ярко выражена однонаправленность всех ветвей (только в открытое пространство). Ствол во второй половине зачастую искривляется дугообразно и формирует большое число симподиев, вплоть до утраты основной оси. В колках и в сомкнутом древостое нагорной дубравы урочища Средний Дубик различия между сильным и слабыми стволами значительно радикальнее (рис. 3.2–3.4). Так, дополнительные стволы в 4–12 раз ниже и в 4–6 раз тоньше. Образованная ими крона визуально соответствует развитию виргинильной особи. Эти стволы развивают «Лесные» АТ со множественными системами из поворачивающихся осей, разделяющихся дихазиями и ложными дихоподиями. Отмечены очень низкие стволы (ниже 1,5 м), несущие Т-образную систему симподиальных осей (рис. 3.2).

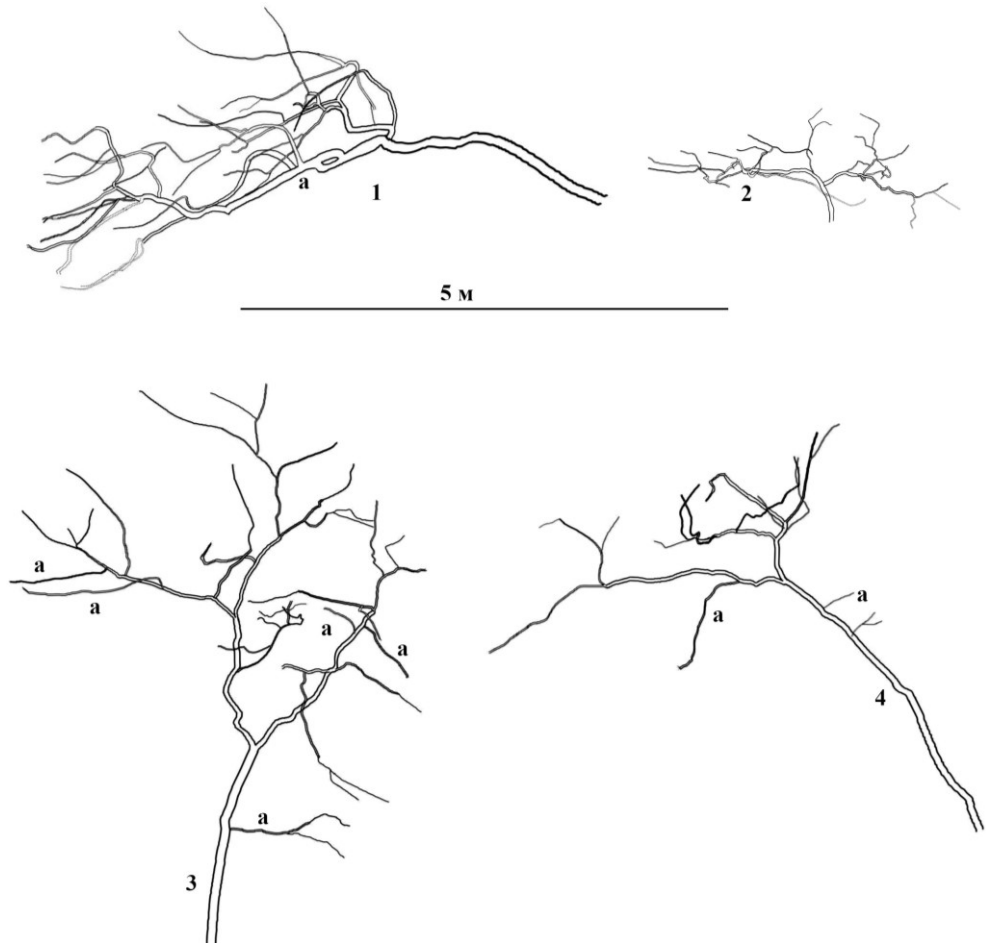


Рис. 3. Дополнительные стволы у жизненных форм «порослеобразующее дерево» (2–4) и «куртинообразующее дерево» (1) у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово поле». Фитоценозы: 1 – байрачная и 2–4 – нагорная дубравы в урочище Средний Дубик. а – ветвь от ствола.

Fig. 3. Auxiliary trunks in the coppice (2–4) and clump (1) life forms in the middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve.

Phytocoenoses: 1 – ravine oakery, 2 – 4 – upland oakery in the Sredniy Dubik tract. a – branch from the trunk.

3. Куртинообразующие деревья отмечены на нижнем склоне балки Средний Дубик. На расстоянии от 0,5 до 2 м от основного ствола в открытое пространство вниз по склону обращены 1–4 дополнительных ствола. Фактически их можно охарактеризовать как при-

поднятый стланник высотой не более 2 м и длиной 5–6 м (рис. 3.1). Ствол растёт в целом плагиотропно с S-образными искривлениями в вертикальной плоскости. Отмечены и полностью стелющиеся по земле стволы – по крайней мере, на протяжении не менее 2 м. Дистальная треть обычно приподнимается. Если ствол нарастает симподиально, то он формирует до 5 ложных дихоподиев в форме лесенки. При этом в первой половине ортотропная ось замещения ствола (далее – ОЗ) из ложного дихоподия обычно более слабая и не принимает на себя роль биологически главной оси, а ближе к дистальной зоне всей системы главной оси ветви, напротив, усиливает свое значение. Отдельные ветви на плагиотропной оси растут из почек на её верхней стороне и обычно Г-образно загибаются. И на ветвях, и на ОЗ (особенно ортотропных) повторяются «лестничные» структуры (рис. 3.1). Если же ствол нарастает гемисимподиально, то переход к диагональному направлению роста более плавный. При этом у лестничных структур по силе развития плагиотропный отрезок превосходит ортотропный. В дистальных частях главных осей всех скелетных структур образуются либо гемисимподиальные цепочки на основе средних и длинных годовичных побегов, либо волнистые симподиальные цепочки из годовичных побегов разной длины. На основе более длинных годовичных побегов формируются 1–4-побеговые основные ДПС. Редко на сильной гемисимподиальной оси развивается двухпобеговая ростовая ДПС с эпитонной симметрией. Преобладание основных ДПС со «вставками» ростовых ДПС характерно для стволов, у которых преобладает гемисимподиальное нарастание. Более короткие годовичные побеги дают начало неветвящимся или 1–2-побеговым заполняющим ДПС, что характерно для стволов с системами ложных дихоподиев. В последнем случае гемисимподиальные цепочки также образуются, но они играют подчинённую роль.

Далее мы рассматриваем АТ для кроны одного ствола, независимо от того, сколькими стволами образована особь. Все распределения исходных АТ и путей их трансформации в исследованных сообществах также приведены для кроны, сформированной на одном стволе.

Диагностика исходного АТ в генеративном периоде онтогенеза. «Луговой» АТ выделяли у особей, ствол которых нарастает гемисимподиально хотя бы в первой своей половине, а косо направленные либо дугообразные ветви отходят под острым углом. Наличие остатков плагиотропных ветвей в нижней зоне кроны и не менее двух ярусов ветвей из ложных мутовок в первой половине ствола также указывает на то, что исходным АТ был «Луговой». Если при общем гемисимподиальном нарастании в составе ствола заметны единичные небольшие сдвиги или «волны», ствол отклоняется по диагонали, а угол отхождения ветвей от ствола не уменьшается закономерно от основания к вершине, то исходный АТ таких особей относили к «Опушечному». Сочетание плагиотропных и косо направленных скелетных ветвей также свидетельствует о происхождении особи от «Опушечного» АТ. И у «Лугового», и у «Опушечного» АТ остатки ветвей демонстрируют гемисимподиальное нарастание, а в живой части кроны либо большая часть ветвей нарастает гемисимподиально (с отдельными симподиальными ветвями), либо небольшие симподии не трансформируют принципиально структуру ветви. Если из диагностических признаков можно было использовать только ствол (когда крона сильно очищена от ветвей), то вместо конкретного исходного АТ указывали «Луговой/Опушечный». При сильной волнистости ствола, наличии регулярных ложных дихоподиев, «поворотов», «лесенок», серий последовательных дихазиев и тому подобных структур в составе скелетных осей кроны за исходный АТ принимали один из «Лесных» типов. Индекс «Лесного» типа (1 либо 2) устанавливался в зависимости от протяжённости ортотропного отрезка ствола.

В нагорной дубраве, не затронутой пожаром, а также в разреженных насаждениях на склонах разной крутизны большинство особей перешло в генеративный период онтогенеза с габитусом «Лугового» АТ (рис. 4). В то же время на склонах и в постпирогенной дубраве преобладают или составляют значительную долю в древостое особи «Опушечного» АТ (рис. 4).

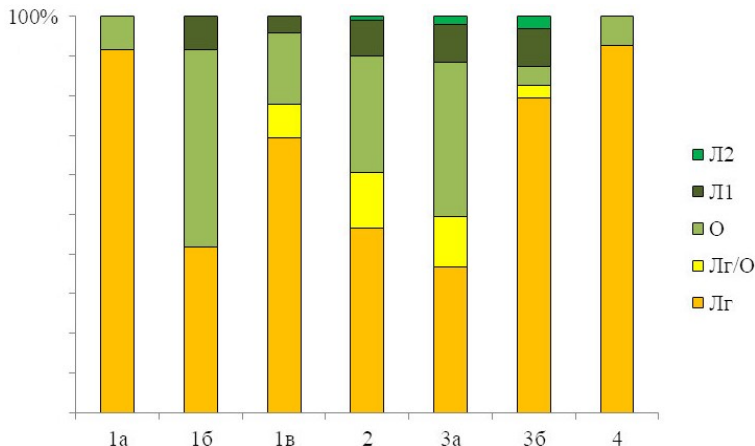


Рис. 4. Распределение исходных архитектурных типов у особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле». По оси абсцисс приведены номера сообществ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». Архитектурные типы: ЛГ – «Луговой», ЛГ/О – «Луговой/Опушечный», О – «Опушечный», Л1 – «Лесной 1», Л2 – «Лесной 2».

Fig. 4. Distribution of the initial architectural types in the individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve.

On the x-axis the numbers of communities according to the list in the chapter «Objects and methods of research» are shown. Architectural types: ЛГ – «Meadow», ЛГ/О – «Meadow/Margin», О – «Margin», Л1 – «Forest 1», Л2 – «Forest 2».

Трансформация архитектуры кроны в генеративном периоде онтогенеза. В ходе онтоге-

неза у дерева уравниваются процессы новообразования и отмирания. Баланс достигается в средневозрастном генеративном состоянии. Таким образом, одним из важнейших возрастных направлений трансформации кроны выступает её очистка от онтогенетически более ранних структур. Однако кроме количественного преобразования крона претерпевает и разнообразные качественные изменения. Всего у генеративных особей выделены 10 путей трансформации побеговых систем. Очевидно, что у одной особи могут быть представлены как одна, так и группа или даже все пути трансформации. Поэтому для создания типологии габитусов генеративного периода онтогенеза автор счёл подходящим ориентироваться на тот путь трансформации, который в наибольшей степени преобразует крону особи (рис. 5).

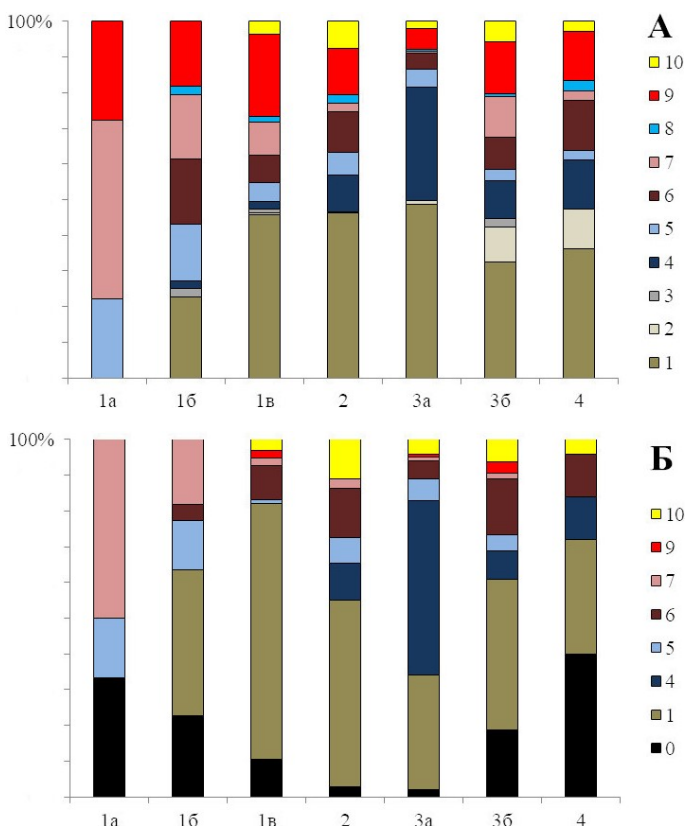


Рис. 5. Пути трансформации исходных архитектурных типов у генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле». А – неосновные и Б – основные пути. По оси абсцисс – номера сообществ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». Пути трансформации: 0 – нетрансформированный;

1 – акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола; 2 – базипетальное отмирание побеговых систем;

3 – снижение частоты ветвления ствола; 4 – образование вторичной кроны; 5 – отклонение ствола от ортотропного роста; 6 – усиление полиархического плана организации ствола; 7 – тенденция к понижанию ветвей; 8 – нарушение зонирования кроны; 9 – усиление полиархического плана организации ветвей; 10 – проявление процессов немедленной реинтерации.

Fig. 5. The ways of transformation of the initial architectural types in the reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. A – non-core and B – main ways. On the x-axis the numbers of communities according to the list in the chapter «Objects and methods of research» are shown. Ways of transformation: 0 – non-transformed; 1 – acropetal mortality of the branches from the trunk; 2 – basipetal mortality of the shoot systems; 3 – decrease of the trunk branching frequency; 4 – secondary crown formation; 5 – trunk deviation from the orthotropic growth direction; 6 – increase of the polyarchic plan of organization in trunk; 7 – trend of branch drooping; 8 – disarrangement in crown zoning; 9 – increase of the polyarchic plan of organization in branches; 10 – immediate reiteration.

Нетрансформированный исходный АТ. У «Лугового» АТ подобные особи являются солитерами либо растут в разреженных колках и по опушкам байрачных дубрав (20–45% особей исходно «Лугового» АТ в этих условиях). Высота живой кроны у свободно растущих деревьев составляет 80–100% от высоты всей особи. При более сомкнутом произрастании, а также внутри кустарниковых зарослей и по опушкам леса минимальная высота живой кроны может составлять 65–75% от высоты особи. Ветви нижней зоны сохраняются обычно у солитеров и у отдельных особей на склонах по опушке байрачной дубравы. В зарослях кустарников нижняя зона кроны может превышать 30% от всей высоты живой кроны (рис. 6).

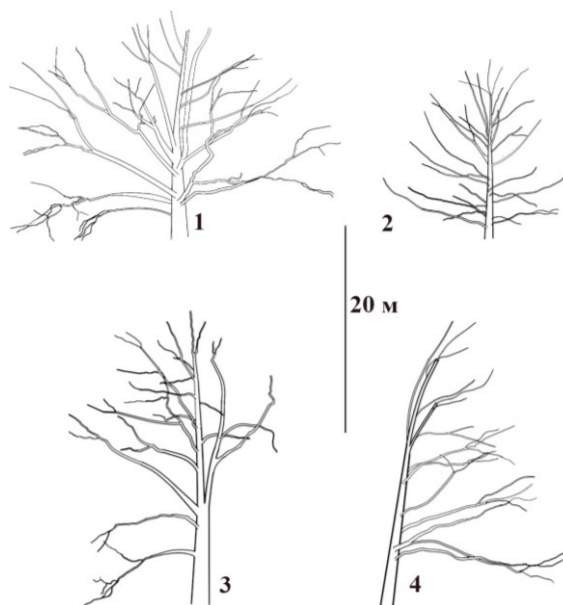


Рис. 6. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», исходный архитектурный тип (АТ) которых не подвергся существенной трансформации. Исходный АТ у всех особей – «Луговой». Фитоценозы: 1 – колки в урочище Средний Дубик, 2 – склон к Дону в урочище Татинки, 3 и 4 – разреженные парцеллы нагорной дубравы в урочище Средний Дубик.

Fig. 6. Non-transformed middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. All individuals have the «Meadow» initial architectural type. Phytocoenoses: 1 – forest outliers of the Sredniy Dubik tract, 2 – slope towards the Don river in the Tatinki tract; 3 and 4 – open parcels in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract.

Крону образуют 10–30 ветвей, часть которых собрана в ярусы (1–10 ярусов). Особи, произрастающие на верхнем крае склона оврага, могут содержать менее 10 ветвей. Доля ветвей с МПС варьирует от 0 до 100%. При свободном росте и в кустарниках крона принимает широкий спектр форм от скругленно-пирамидальной до эллиптической и шаровидной. На опушках леса крона зачастую асимметрична и имеет яйцевидно-эллиптическую форму. Представлены особи и только с дугообразными или спрямлёнными косо направленными ветвями, и с двумя вариантами конфигурации ветвей (рис. 7). К локальным трансформации-

ям, затрагивающим единичные ветви, относятся прогибы внутрь и поникание главной оси ветви, образование отдельных волнистых или ломаных симподиальных цепочек побегов, «вставки» плагиотропных ветвей в той части кроны, где они у исходного АТ в виргинильном состоянии не образуются. Детально эти трансформации будут рассмотрены далее уже в качестве отдельных путей преобразования кроны.

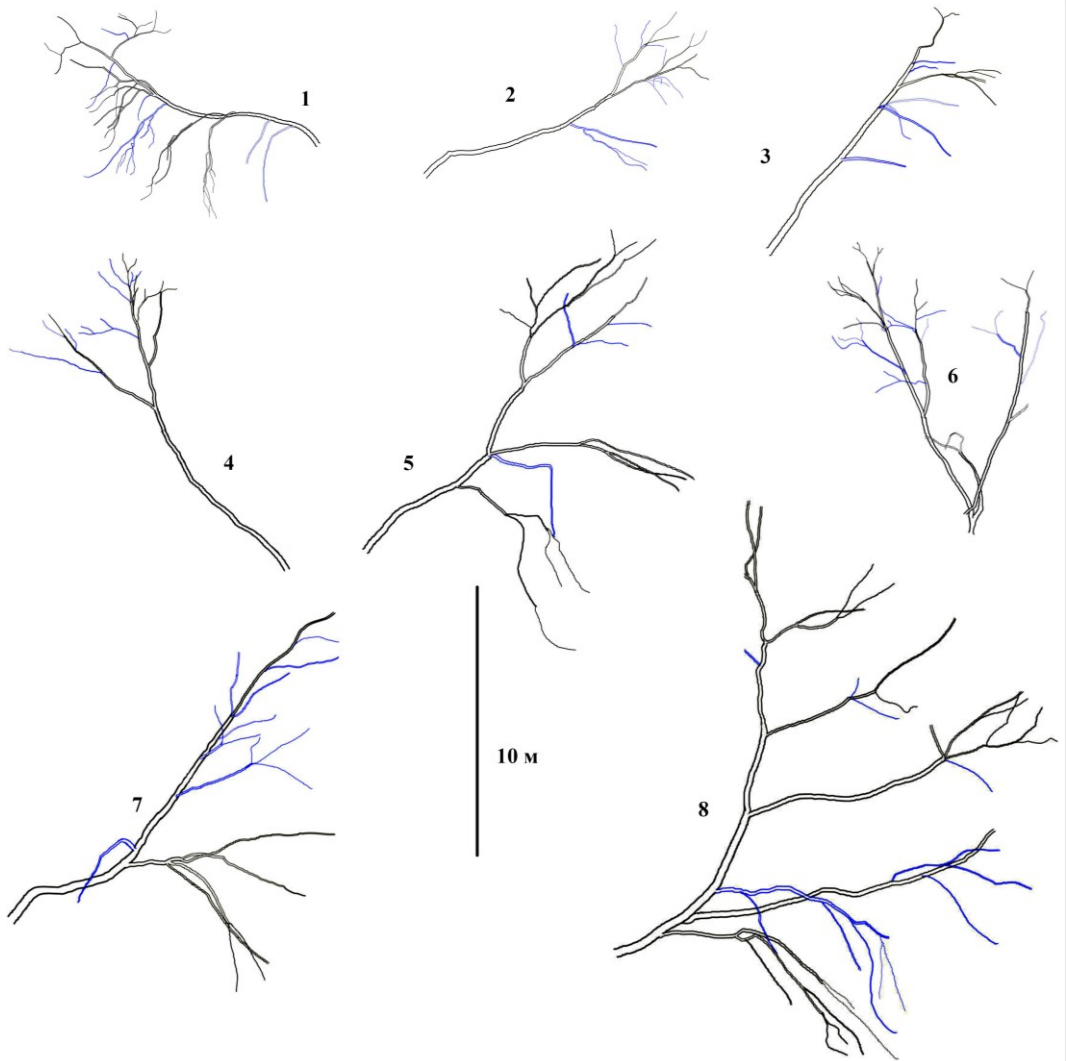


Рис. 7. Скелетные ветви от ствола у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», исходный архитектурный тип (АТ) которых не подвергся существенной трансформации. Исходный АТ у всех особей – «Луговой». 1 и 2 – ветви нижней зоны кроны, 3–8 – ветви второй зоны кроны. Отображены ветви у свободнорастущих особей в колках урочища Средний Дубик (1–5, 7 и 8) и на склоне к Дону в урочище Татинки (6).

Синим цветом показаны главные оси и замещающие их оси у многолетних побеговых систем.

Fig. 7. Skeletal branches from the trunk in the non-transformed middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. All individuals have the «Meadow» initial architectural type. 1 and 2 – branches of the lower crown zone, 3–8 – branches of the second crown zone. Branches of the open-growth individuals that grow in the forest outliers of the Sredniy Dubik tract (1–5, 7 and 8) and in the slope towards the Don river (6) are shown. The main axes and their replacing axes of the perennial shoot systems are shown with the blue color.

Исходный «Опушечный» АТ сохраняется у особей по границам лесных массивов (до 25% особей от общей численности представителей исходно «Опушечного» АТ), а также внутри нагорной дубравы в небольших окнах (6%). Высота кроны составляет 60–85% от общей высоты особи. Крона образована 5–10 (до 15 в окнах) косонаправленными и плагиотропными ветвями, которые чередуются без акропетального градиента по уменьшению угла отхождения ветви. Ярусы ветвей на стволе образуются редко. Обычно у 10–30% ветвей развиваются МПС. Крона имеет форму цилиндра, скруглённого ромба либо параллелограмма. У единичных ветвей в составе главной оси образуются волнистые симподии, а ОЗ главной оси могут образовывать сложные структуры из ложных дихоподиев.

1. Акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола. Отмечено во всех сообществах и у особей всех АТ, но наиболее характерно для сомкнутых древостоев. В зарослях кустарников и на склоне к Дону у особей «Лугового» АТ высота кроны составляет 65–85% от общей высоты дерева. Отмирают в этих условиях ветви нижней зоны кроны. Во всех сомкнутых сообществах внутри древостоя живая крона занимает 40–70% высоты ствола у господствующих особей (особенно «Лугового» АТ), а у особей пониженной жизненности уменьшается и до 20% (рис. 8).

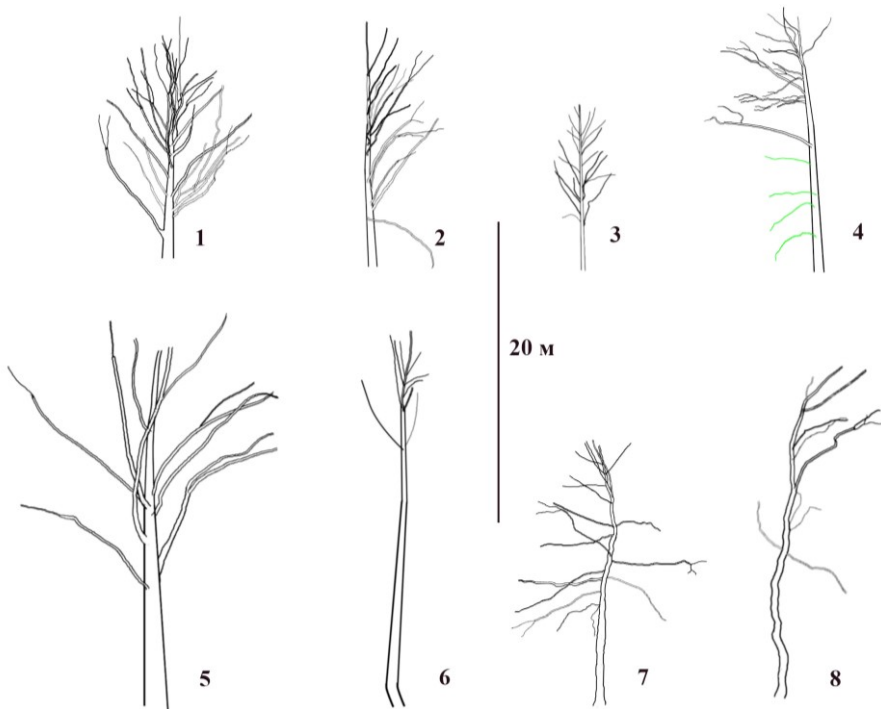


Рис. 8. Молодые и средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», основным путём трансформации кроны у которых выступает акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола. Исходные архитектурные типы и сообщества: 1, 2 и 3 (молодая генеративная особь) – «Луговой», склон к Дону в урочище Татинки; 4 – «Опушечный», байрачная дубрава в урочище Средний дубик; 5 – «Луговой», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 6 – «Луговой», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 7 – «Лесной 1», окно в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 8 – «Лесной 1», парцелла, не затронутая пожаром в нагорной дубраве в урочище Татинки. Зелёным цветом у особи 4 показаны вторичные ветви.

Fig. 8. Young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the acropetal mortality of the branches from the trunk as a main way of transformation. Initial architectural types and communities: 1, 2 and 3 (a young reproductive individual) – «Meadow», slope to the Don river in the Tatinki tract; 4 – «Margin», ravine oakery in the Sredniy Dubik tract; 5 – «Meadow», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 6 – «Meadow», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 7 – «Forest 1», a gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 8 – «Forest 1», an unburned parcel in the upland oakery in the Tatinki tract.

The green color in the individual No 4 shows the secondary branches.

В условиях сомкнутого роста сохраняется обычно 5–10 ветвей (рис. 9). Обрастающие ветви отмирают на протяжении $\frac{2}{3}$ – $\frac{3}{4}$ ствола. Этот путь трансформации является основным способом преобразования кроны у большинства особей в сомкнутых сообществах. Фактически он отражает процессы естественного взросления и старения особи без накладки качественных изменений и новообразований. Следует отметить, что и в тех случаях, когда крона преобразуется по другому пути, высота совокупности живых ветвей от ствола и ОЗ ствола внутри древостоя в целом не превышает 70% от высоты всей особи, а обычно составляет 30–50%.

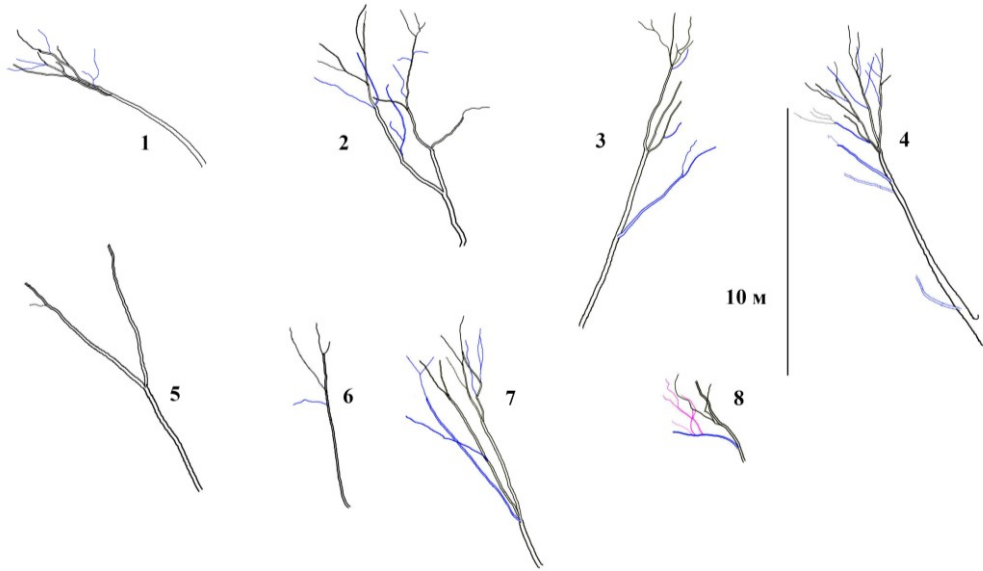


Рис. 9. Скелетные ветви от ствола у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в сомкнутых древостоях фитоценозов музея-заповедника «Куликово Поле». Исходные архитектурные типы и сообщества: 1 – «Опушечный», граница окна в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 2 – «Луговой», граница окна в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 3–5 – «Луговой», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 6 и 7 – «Луговой», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 8 – «Опушечный», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик. Синим цветом показаны главные оси многолетних побеговых систем (МПС) и замещающие их оси, малиновым цветом – дочерние системы на МПС.

Fig. 9. Skeletal branches from the trunk in middle-aged individuals of *Quercus robur* L. in the closed stands of the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. Initial architectural types and communities: 1 – «Margin», on the border of a gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 2 – «Meadow», on the border of a gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 3–5 – «Meadow», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 6 and 7 – «Meadow», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 8 – «Margin», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract. The main axes and their replacing axes of the perennial shoot systems (PSS) are shown with the blue color. The child systems of the PSS are shown with the magenta.

2. Базипетальное отмирание побеговых систем подразумевает отмирание верхушек ствола, замещающих его осей и ветвей. Это явление наиболее характерно для особей «Лугового» и «Опушечного» АТ на вершине склона к Дону. В этих условиях его логичнее всего связать с сухостью воздуха и сильными ветрами на незащищённых участках склонов. Отмиранию особенно подвержены гипотонные МПС и ОЗ ветвей. На главной оси усыхают от $\frac{1}{4}$ до $\frac{2}{3}$ цепочек годичных побегов в направлении ствола. Базипетальным отмиранием обычно больше всего захвачены ветви в нижней части ствола, однако оно отмечено и у ветвей верхней трети кроны. Чаще всего усыхают 20–40% ветвей кроны. Не влияет на выделение АТ генеративного периода, поскольку не приводит к такой выраженной «очистке» и смещению фотосинтетической части кроны, как акропетальное отмирание.

3. Снижение частоты ветвления ствола. Отмечено у всех АТ, а именно у особей на опушках леса и внутри разреженных колков на склоне. Ствол несёт около 5 ветвей, при этом на ДПС ствола между ветвями отсутствуют следы отмирания других ветвей. Путь не является основным и определяющим архитектуру особей.

4. Образование вторичной кроны на стволе и скелетных ветвях. В структурном смысле вторичная крона представляет собой совокупность ветвей, которые по силе развития соответствуют обрастающим или несколько превосходят их по диаметру. Когда вторичное побегообразование носит локальный характер, можно наблюдать отдельные ветви, диаметр главной оси которых у основания примерно в 7–10 раз меньше диаметра ствола. Главная ось чаще нарастает симподиально с «волнами» и отличается слабым ветвлением. Если же замещение вторичной кроной первичной выступает основным путём трансформации кроны, то можно констатировать существование типов вторичных побеговых систем. Они различаются по длительности существования ветвей и их мощности, а также по степени замещения первичных скелетных осей, включая склонность к реитерации:

1) «Эфемерное» побегообразование. Им охвачено около 80% особей в дубраве Нижнего Дубика и почти 60% особей в постпирогенной дубраве Татинок от общего числа особей, у которых вторичное побегообразование выступает главным путём трансформации кроны. Эфемерные ветви от ствола образованы осями с диаметром у основания в 7–10, даже в 20 раз меньше диаметра ствола (рис. 10.1, 10.2).

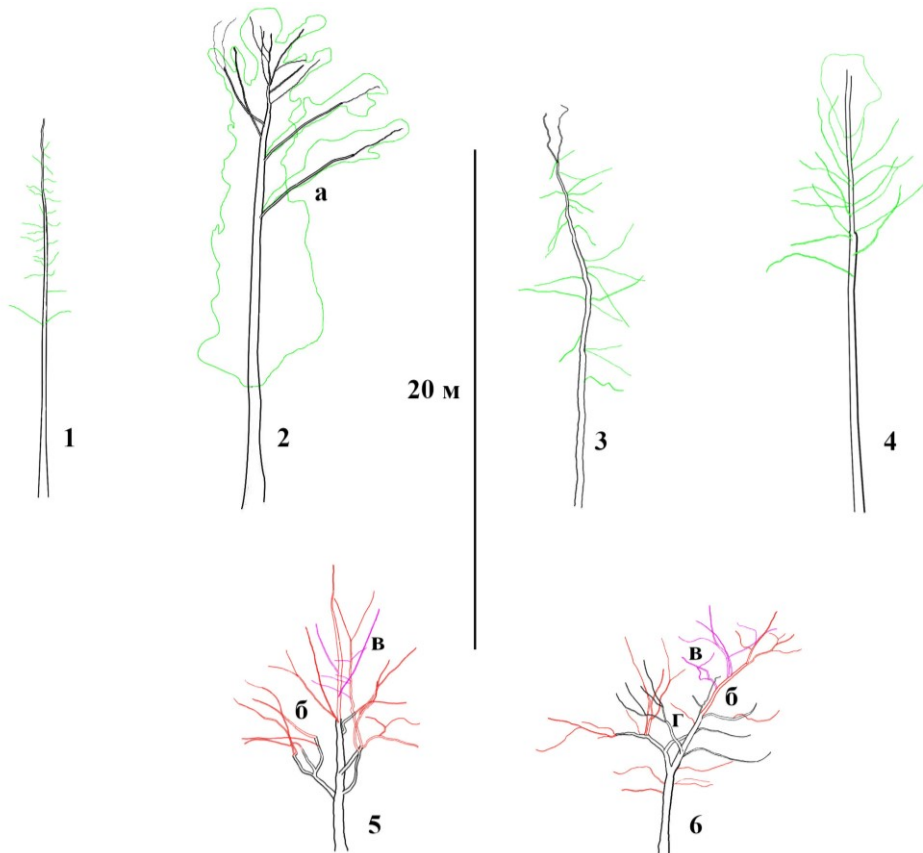


Рис. 10. Молодые и средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», основным путём трансформации кроны у которых выступает образование вторичной кроны. Исходные архитектурные типы, тип вторичного побегообразования и сообщества: 1 – «Опусечный», «эфемерное»,

байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 2 – «Луговой», «эфмерное», постпирогенная нагорная дубрава в урочище Татинки; 3 – «Лесной 1», «обрастающее», постпирогенная нагорная дубрава в урочище Татинки; 4 – «Луговой», «обрастающее», постпирогенная нагорная дубрава в урочище Татинки; 5 и 6 – «Луговой» и «Опушечный» соответственно, «реитеративное полное», пологие склоны балки у Афоничева леса. 1–4 – средневозрастные и 5–6 – молодые генеративные особи. Зелёным цветом показаны «эфмерные» и «обрастающие» вторичные ветви, а также контур кроны, в которой такие ветви отходят от ствола с высокой частотой. При этом «а» – первичная скелетная ветвь. Красным цветом показаны реитеративные побеговые системы («б» – с полной реитерацией, «г» – с частичной реитерацией), малиновым (также буква «в») – ветви на мощных вторичных реитеративных осях.

Fig. 10. Young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the secondary crown formation as a main way of transformation. Initial architectural types, type of the secondary crown formation and communities: 1 – «Margin», «ephemeral», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 2 – «Meadow», «ephemeral», postpyrogenic upland oakery in the Tatinki tract; 3 – «Forest 1», «fouling», postpyrogenic upland oakery in the Tatinki tract; 4 – «Meadow», «fouling», postpyrogenic upland oakery in the Tatinki tract; 5 and 6 – «Meadow» and «Margin» correspondingly, «total reiterative», slow slopes of the ravine near the Afonichev forest. 1–4 – middle-aged and 5–6 – young reproductive individuals. The «ephemeral» and «fouling» secondary branches as well as a crown shape with the high density of such branches are shown with the green color. «а» – the primary skeletal branch. The reiterative shoot systems are shown with the red color where «б» are the systems with total reiteration and «г» – with partial reiteration. The branches on the vigorous secondary reiterative axes are shown with magenta and with the letter «в».

В свою очередь, диаметр основания главной оси у первичных ветвей меньше диаметра ствола в 2–3 раза. Эфмерные ветви образуют крону шириной 5–20% от высоты особи, а высота изменяется в более широких пределах – 30–90% от высоты особи. Эфмерные ветви расположены как пучками, так и сплошным «облаком» вдоль ствола. Обычно они развиваются из последовательно расположенных почек на материнском годичном побеге (по 6–8 на годичный побег). Ориентация оси в более затенённых условиях – плагиотропная и поникающая, в разреженных древостоях – чаще косая (изотропная и анизотропная). На стволе может образовываться свыше 30 эфмерных ветвей. В составе главной оси ветви наблюдается сочетание гемисимподиальных цепочек с крупными дихазиями и симподиев с разной степенью извилистости и поворотами. В более светлых древостоях преобладают ветви на основе гемисимподиальных осей с редкими волнистыми либо извилистыми симподиями и регулярным ветвлением. У особей на склоне оврага больше выражены ветви со смешанным нарастанием и редким ветвлением. Для гемисимподиальных отрезков характерны побеги длиннее 20 см (до 40–50 см), симподии же составлены побегами длиной 5–15 см. Гемисимподиальные цепочки сформированы несущими и основными ДПС с 2–4 боковыми побегами, в то время как симподии образованы слабоветвящимися и неветвящимися ДПС.

2) «Обрастающее» побегообразование. Выявлено у единственной особи с вторичной кроной в байрачной дубраве урочища Средний Дубик, менее чем у 20 и 40% особей в байрачной дубраве урочища Нижний Дубик и в постпирогенной нагорной дубраве урочища Татинки соответственно. Обрастающие ветви обладают в целом сходными характеристиками с эфмерными ветвями. При этом в составе ветви в различных условиях освещения всё же преобладают гемисимподиальные цепочки из годичных побегов длиннее 20 см. Эти цепочки разделены дихазиями, ложными дихоподиями и короткопобеговыми симподиями. Главное отличие от эфмерных ветвей заключается в диаметре у основания и длительности жизни (рис. 10.3, 10.4). Они в 4–8 раз тоньше ствола и способны нарастать не менее 20 лет.

3) «Реитеративное частичное» побегообразование описано у 9 особей с выраженным вторичным побегообразованием в верхних частях склона к Дону в урочище Татинки. Как дополнительный способ трансформации кроны оно зафиксировано у одной особи на пологом склоне балки возле Афоничева леса (рис. 10.6). Реитеративные комплексы с частичной реитерацией образуются в срединных и дистальных частях главной оси ветви и её ОЗ в том случае, когда ветвь начинает базипетально отмирать (см. выше). Также реитеративные комплексы развиваются из спящих почек на дугообразно загнутой части ствола. Главная ось такого комплекса растёт эпитонно. По диаметру у основания она в 4–5 раз уступает главной оси ветви от ствола. Осевая структура комплекса ориентирована ортотропно либо косо по диагонали и нарастает гемисимподиально. На плагиотропных ветвях длина комплекса

достигает 50–60% от длины ветви. В остальных случаях она составляет 20–30%, а на загигающемся отрезке ствола – ещё меньше. Ось комплекса образована годичными побегами длиной преимущественно 30–40 см и состоит из 1–4-побеговых несущих (редко основных) ДПС. У обследованных особей реитеративные комплексы с частичной реитерацией, как правило, не старше 15 лет. Они образуются на 2–4 ветвях кроны, по 2–4 на ветвь. Отмечены ложные мутовки с 2–3 реитеративными комплексами. Ложные мутовки приурочены к базальным отрезкам отмерших почти до основания ОЗ главной оси ветви.

4) «Реитеративное полное» побегообразование выступает в качестве основного пути преобразования кроны у 5 особей на пологих склонах балки возле Афоничева леса. Реитеративные комплексы с полной реитерацией основаны на гемисимподиальных осях, которые замещают обломы/усыхания ствола или базальных частей ветвей (рис. 10.5, 10.6). По диаметру они сопоставимы с материнской осью. Возле границы живого участка первичной оси может образовываться до трёх вторичных осей. Они направлены косо (в том числе с дугообразным выгибом) и ортотропно. Архитектура у реитеративных осей сходна с теми осями, которые они замещают: годичные побеги длиной 20–40 см, регулярное ветвление с 2–4-побеговыми основными и ростовыми (на стволе) ДПС. На материнском побеге ДПС также могут развиваться 1–3 слабых боковых побегов. В дистальной части осевая структура реитеративного комплекса зачастую начинает «израстаться»: годичные побеги становятся короче, ДПС заменяются на несущие и заполняющие, увеличивается частота перевершиниваний. Реитеративные комплексы с полной и частичной реитерацией могут быть выражены в составе одной ветви или как минимум на разных ветвях одной особи. В луговой степи возле Афоничева леса полные реитеративные комплексы отмечены на 2–4 ветвях, кроме того, по 1–3 оси замещают ствол.

5. Отклонение ствола от ортотропного роста. Ствол меняет ортотропное направление роста на косое, косое с выгибом наружу разной степени плавности и протяжённости или плагитропное (рис. 11).

Ствол также может расти по диагонали фактически от основания. В таком случае он имеет дугообразный выгиб наружу. О выделении отдельного пути трансформации исходного АТ можно говорить при таком наклоне ствола, когда не менее его половины растёт по диагонали или не менее трети – по горизонтали (рис. 11.2–11.6). У особей, для которых перегиб ствола выступает основным путем трансформации АТ, хорошо развита асимметрия по ориентации ветвей и иногда по другим аспектам их архитектуры. Так, на «нижней» стороне косо направленного отрезка ствола ветви ориентированы плагитропно либо понижают. На «верхней» же стороне ветви направлены ортотропно либо в виде перевёрнутой буквы «Г».

6. Усиление полиархического плана организации ствола заключается в том, что определённые отрезки ствола приобретают известную автономность вплоть до редукции основного ствола. Перечислим типы полиархического пути трансформации кроны:

а) «Волнисто-извилистый». Свыше 60% особей с полиархическим планом организации ствола в нагорной дубраве урочища Средний Дубик обладают данным типом трансформации. В остальных сообществах доля особей с данным типом составляет 10–30%. Главная ось у особи сохраняется, но отдельные отрезки ствола переключаются на выраженное волнистое, извилистое либо зигзагообразное симподиальное нарастание. «Вставки» симподиев происходят во второй половине ствола, особенно ближе к верхушке (рис. 12.1, 12.2).

б) «L-образный» тип отмечен у 20–25% особей с полиархическим планом организации ствола в байрачной дубраве урочища Средний Дубик и на пологом склоне балки у Афоничева леса. У особи сохраняется биологически главная ось, но при этом ствол замещается серией ложных дихоподиев в форме буквы L. Более слабая ОЗ отходит под углом 60–90°, более сильная сохраняет в целом ортотропное нарастание, но при этом может переходить к зигзагообразному симподиальному нарастанию с разной амплитудой изломов (рис. 12.3).



Рис. 11. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», ствол которых отклоняется от ортотропного роста. 1 – неосновной путь, 2–6 – основной путь трансформации кроны. Исходные архитектурные типы и сообщества: 1, 5 и 6 – «Опушенный», байрачная дубрава в урочище Средний Дубик; 2 – «Луговой», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 3 и 4 – «Опушенный», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик.

Fig. 11. Middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the trunk deviation from the orthotropic growth direction as a main way of transformation. 1 – non-core way, 2–6 – main way of transformation. Initial architectural types and communities: 1, 5 and 6 – «Margin», ravine oakery in the Sredniy Dubik tract; «Meadow», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 3 and 4 – «Margin», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract.

в) «Дихазально-плейохазальный». В нагорной дубрава урочища Средний Дубик, в байрачной дубрава урочища Нижний Дубик, в нагорной дубрава и на склоне к Дону урочища Татинки доля особей с данным типом полиархического плана организации кроны составляет 55–90%, в остальных сообществах – 12–25%. Ствол последовательно разделяется на ОЗ с помощью ди- или плейохазиев или ложных дихоподиев (рис. 12.4–12.8). При этом дочерние ОЗ после первых уровней разделения обычно сохраняют гемисимподиальное нарастание, а после 4–5-го уровня могут включать симподии и отклоняться от косонаправленного или ортотропного роста. Системы, образованные последовательными разделениями дочерних осей, вариабельны по высоте первого разделения и по длине ОЗ до следующего разделения. При этом все они сохраняют в целом вертикальное или диагональное направление роста.

г) «Чаше- или бокаловидный» тип отмечен у 36–40% особей на склоне к Дону в урочище Татинки и на пологом склоне балки у Афоничева леса. При наиболее выраженной автономности дочерних осей, замещающих ствол, формируется чаше- или бокаловидная структура из последовательно разделяющихся анизотропных осей с разной степенью выгиба (рис. 12.9–12.11). Оси разделяются не только на ортотропные, но и на плагитропные ОЗ через ложные дихоподии. Общий порядок разделений в таком случае превышает 5.

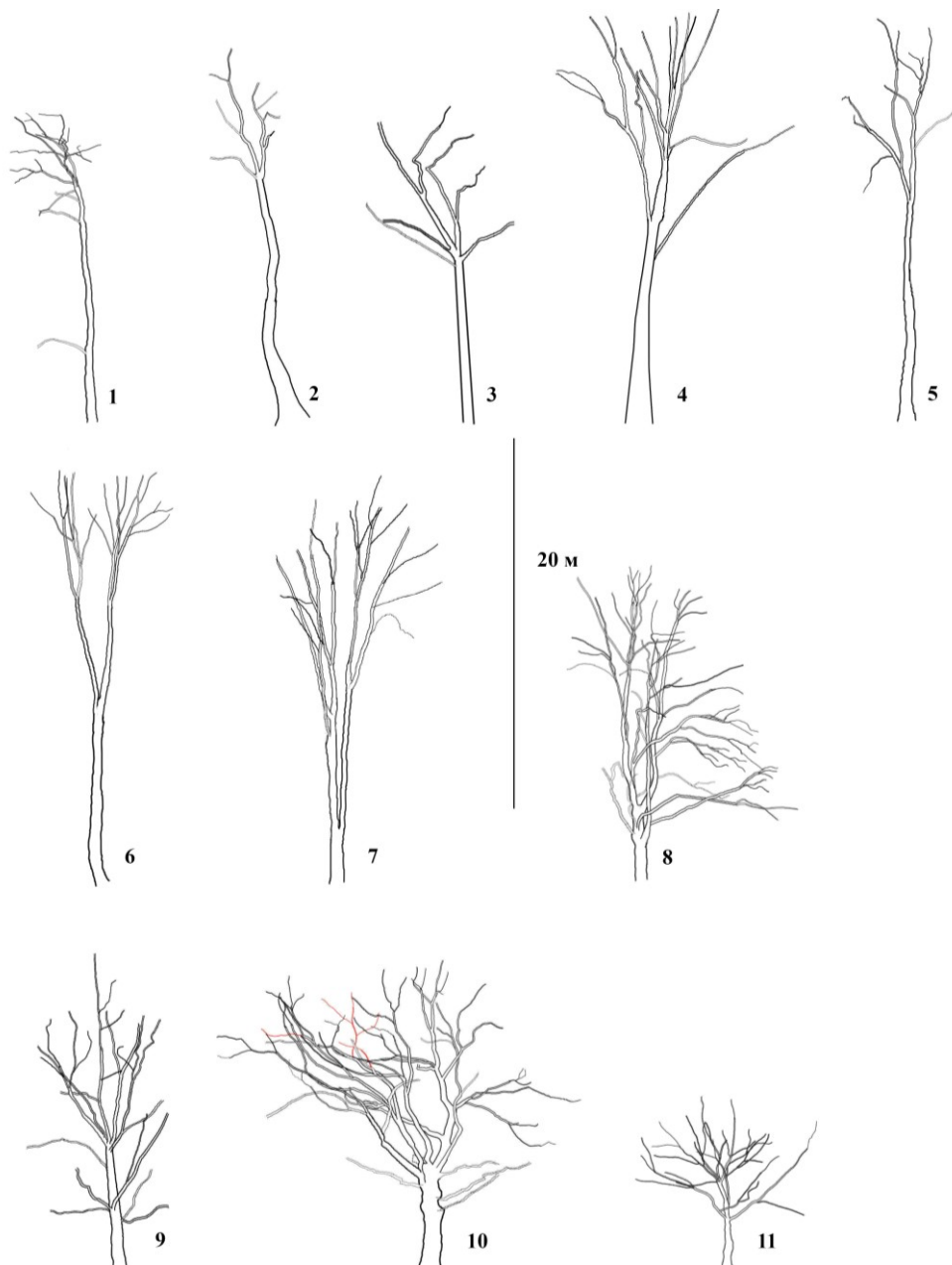


Рис. 12. Молодые и средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле» с усилением полиархического плана организации ствола. 1 и 3 – неосновной и 2, 4–11 – основной путь трансформации кроны. Исходные архитектурные типы, типы полиархического плана организации ствола и сообщества: 1 – «Опушечный», «волнисто-извилистый», байрачная дубрава в урочище Средний Дубик; 2 – «Луговой», «волнисто-извилистый», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 3 – «Луговой», «L-образный», байрачная дубрава в урочище Средний Дубик; 4 – «Луговой», «дихазально-плейохазиальный», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 5 – «Луговой/Опушечный», «дихазально-плейохазиальный», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 6 – «Луговой», «дихазально-плейохазиальный», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 7 – «Луговой», «дихазально-плейохазиальный», парцелла, не затронутая пожаром в нагорной дубрава в урочище Татинки; 8 – «Луговой», «дихазально-плейохазиальный», колки на склоне к Дону в урочище Татинки; 9 и 10 – «Луговой», «чаше- или бокаловидный», колки на склоне к Дону в урочище Татинки; 11 – молодая генеративная особь, «Луговой», «чаше-бокаловидный», пологий склон балки возле Афоничева леса. Красным цветом показаны вторичные реитеративные побеговые системы.

Fig. 12. Young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the increase of the polyarchic plan of organization in trunk as a main way of transformation.

1 and 3 – non-core and 2, 4–11 – main way of transformation. Initial architectural types, types of the polyarchic plan of organization in trunk and communities: 1 – «Margin», «wavy-tortuous», ravine oakery in the Sredniy Dubik tract; 2 – «Meadow», «wavy-tortuous», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 3 – «Meadow», «L-shaped», ravine oakery in the Sredniy Dubik tract; 4 – «Meadow», «dichasiopleyochasial», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 5 – «Meadow/Margin», «dichasiopleyochasial», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 6 – «Meadow», «dichasiopleyochasial», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 7 – «Meadow», «dichasiopleyochasial», an unburned parcel in the upland oakery in the Tatinki tract; 8 – «Meadow», «dichasiopleyochasial», forest outliers on the slope towards the Don river in the Tatinki tract; 9 and 10 – «Meadow», «cup-shaped», forest outliers on the slope towards the Don river in the Tatinki tract; 11 – young reproductive individual, «Meadow», «cup-shaped», on the slow slope of the ravine near the Afonichev forest. The secondary reiterative shoot systems are shown with the red color.

Путь усиления полиархии на стволе становится основным преобразователем исходного АТ в генеративном периоде онтогенеза при определённых условиях. Во-первых, ствол формирует не единичный дихазий, плейохазий или ложный дихоподий, а последовательную серию разделений на ОЗ. Во-вторых, протяженность системы ОЗ составляет не менее трети от общей высоты особи. Кроме того, независимо от доли высоты особи, которую составляет система ОЗ ствола, полиархический план организации ствола определяет главное направление преобразования исходного АТ особи, если именно ОЗ, а не ветви от ствола, обеспечивают основной захват горизонтального пространства вокруг особи. Даже если у особи на всем протяжении ствола сохраняется одна биологически главная ось, но при этом она отличается выраженным зигзагообразным контуром, то исходный АТ также трансформируется по пути усиления полиархического плана организации ствола.

7. Тенденция к понижанию ветвей. В первом варианте ветви имеют форму арки (свода) разной степени выпуклости и протяжённости при относительно слабом наклоне либо при плагиотропной ориентации (рис. 13.3, 13.4). Во втором варианте главная ось ветви отличается лёгкой выпуклостью, обращённой внутрь кроны, при этом сохраняя косую ориентацию (рис. 13.1, 13.2). Наконец, у особей исходно «Лугового» АТ дистальные части косонаправленных ветвей понижаются, а у особей исходно «Опушечного» АТ ветви отходят от ствола под тупым углом и ориентированы вниз. Этот путь трансформации обычно становится определяющим у особей исходно «Лугового» АТ, если не менее трети ветвей во второй зоне кроны ориентированы плагиотропно или отходят под углом 60–80°, принимая при этом форму свода или арки. Особи со сводчатыми ветвями обладают пирамидальной кроной. В верхней трети кроны у таких особей ветви, как правило, сохраняют спрямлённый или выпуклый наружу контур.

8. Нарушение зонирования кроны отмечено для исходно «Лугового» АТ и предполагает образование ветвей, архитектура которых соответствует онтогенетически более ранней стадии побегообразования, внутри массива более «поздних» ветвей. Как мы помним, у «Лугового» АТ выражены две зоны кроны: нижняя, ветви которой в целом плагиотропны и включают значительное число симподиев, и вторая, или основная с косонаправленными и/или дугообразными ветвями с гемисимподиальным нарастанием (Stamenov, 2020). Если зонирование кроны нарушается, то единичные скелетные ветви с плагиотропной или понижающейся ориентацией, с арочной или сводчатой формой образуются и во второй зоне кроны. Кроме того, эти ветви могут обладать выраженным извилисто-симподиальным или зигзагообразно-симподиальным нарастанием. Обычно во второй зоне кроны образуется не более трёх таких ветвей. Поскольку «вставки» ветвей, характерных для нижней зоны кроны, не носят массового характера, АТ генеративного периода онтогенеза данным путём трансформации не определяется.

9. Усиление полиархического плана организации ветвей. Этот путь трансформации отмечен у представителей исходно «Лугового» и «Опушечного» типов. Обычное гемисимподиальное нарастание ветви (моноподиальная ось с единичными перевершиниваниями либо с отдельными ди- или плейохазиями) нарушается образованием разнообразных симподиальных структур. Роль единой главной оси ветви при этом снижается. Путь представлен следующими типами:

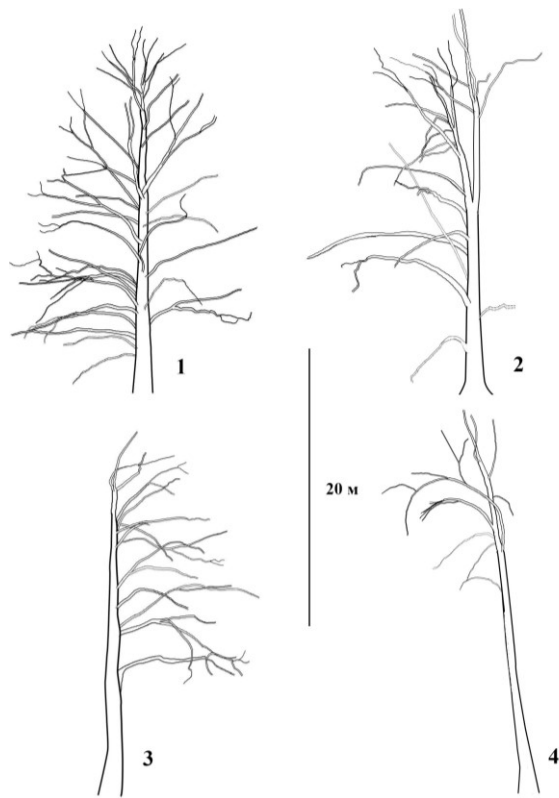


Рис. 13. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», основным путём трансформации кроны которых выступает поникание ветвей. Исходные архитектурные типы и сообщества: 1 и 2 – «Луговой», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 3 – «Опушечный», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 4 – «Луговой», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик.

Fig. 13. Middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the trend of branch drooping as a main way of transformation. Initial architectural types and communities: 1 and 2 – «Meadow», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 3 – «Margin», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 4 – «Meadow», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract.

а) «Волнисто-извилистый». В колках и в байрачной дубрава урочища Средний Дубик доля особей с ветвями данного типа не превышает 20–40% от общего числа особей с ветвями полиархического плана организации. В остальных сообществах ветви данного типа обнаружены у 55–70% особей. У ветви хорошо выражена главная ось, однако в её составе обра-

зуются цепочки годичных побегов с симподиальным нарастанием. Эти цепочки могут быть как разрозненными, так и составлять непрерывную последовательность вплоть до 70% от длины ветви. Контур этих цепочек является волнистым (чаще в вертикальной плоскости); сами цепочки включают годичные побеги разной длины и сдвиги. На главных осях МПС и на части ОЗ промежутки между «волнами» сокращаются, а амплитуда «волн» может усиливаться. Особь может развивать волнистые симподии в составе как единичных ветвей, так и большинства ветвей (рис. 14.1–14.4).

б) «Зигзагообразный». В целом в кроне особи такие ветви единичны. Главная ось ветви сохраняется, но развивает более резкие и продолжительные смены направления роста на определённых участках. Единичные годичные побеги или цепочки из 1–3 побегов поворачивают по отношению к предыдущим побегам или цепочкам на 90–120°. Такие повороты повторяются не менее трёх раз. Эти структуры принимают зигзагообразный или «угловый» вид и образуются в серединной либо дистальной частях главной оси (рис. 14.5). В местах перегибов могут формироваться значительно более слабые ОЗ из ложных дихоподиев.

в) «Поворотный» тип отмечен у 7–22% особей с ветвями полиархического плана организации, причём как в сомкнутых сообществах, так и в колках. Ветви этого варианта всегда единичны. В отличие от предыдущего типа, у главной оси ветви утрачивается определённое направление роста за счёт поворотов, как резких, так и через серию отклонений последующего побега по отношению к предыдущему на 50–60° в вертикальной или горизонтальной плоскости. Сама ось распадается на дочерние ОЗ с помощью 2–3 ложных дихоподиев либо дихазиев (рис. 14.8–14.10). С участием ложных дихоподиев обычно образуются змеевидные или петлевидные структуры. Они преобладают среди ветвей данного варианта.

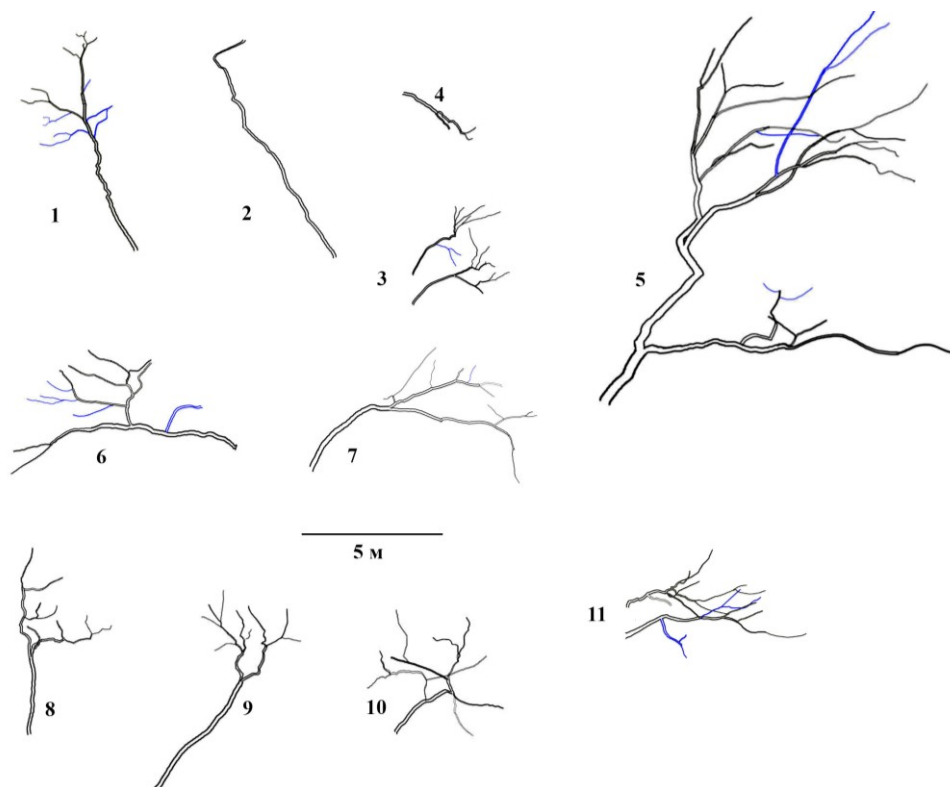


Рис. 14. Скелетные ветви средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», у которых усилен полиархический план организации. Исходные архитектурные типы, типы полиархического плана организации ветви и сообщества: 1 – «Луговой», «волнисто-извилистый», на границе окна в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 2 – «Луговой», «волнисто-извилистый», разреженная парцелла в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 3 – «Луговой», «волнисто-извилистый», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 4 – «Опушечный», «волнисто-извилистый», разреженная дубрава в урочище Нижний Дубик; 5 – «Луговой», «зигзагообразный», солитер в урочище Средний Дубик; 6 – «Опушечный», «лестничный», разреженная парцелла в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 7 – «Опушечный», «лестничный», не затронутая пожаром парцелла в нагорной дубраве в урочище Татинки; 8 – «Луговой», «поворотный», окно в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 9 – «Луговой», «поворотный», разреженная парцелла в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 10 – «Луговой», «поворотный», нагорная дубрава в урочище Татинки; 11 – «Луговой», «смешанный», опушка байрачной дубравы на верхнем крае склона в урочище Средний Дубик. Синим цветом показаны главные оси многолетних побеговых систем и замещающие их оси.

Fig. 14. Skeletal branches in the middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the increased polyarchic plan of organization. Initial architectural types, types of the polyarchic plan of organization of the branch and communities: 1 – «Meadow», «wavy-tortuous», on the border of the gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 2 – «Meadow», «wavy-tortuous», scarce parcel in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 3 – «Meadow», «wavy-tortuous», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 4 – «Margin», «wavy-tortuous», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 5 – «Meadow», «zigzag-shaped», a solitaire in the Sredniy Dubik tract; 6 – «Margin», «ladder», scarce parcel in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 7 – «Margin», «ladder», unburned parcel in the upland oakery in the Tatinki tract; 8 – «Meadow», «rotational», gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 9 – «Meadow», «rotational», scarce parcel in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 10 – «Meadow», «rotational», upland oakery in the Tatinki tract; 11 – «Meadow», «mixed», on the upper margin of the ravine oakery in the Sredniy Dubik tract. The main axes and their replacing axes in perennial shoot systems are shown with the blue color.

Несколько последовательных дихазиев формируют широкоячеистые структуры. Ветви с выраженными системами поворотов обычно в 1,5–2,5 раза короче и гемисимподиальных ветвей, и ветвей со значительным участием симподиальных структур.

С участием ложных дихоподиев обычно образуются змеевидные или петлевидные структуры. Они преобладают среди ветвей данного варианта.

г) «Лестничный» тип выявлен во всех сообществах, но наиболее полно представлен у особей в солитерах и колках урочища Средний Дубик (60% особей). В остальных сообществах доля особей с ветвями «лестничного» типа не превышает 40% (обычно меньше 10%). В дистальной трети–четверти главная ось образует серии из ложных дихоподиев (рис. 14.6, 14.7). Структуры напоминают перевёрнутую латинскую букву L, как правило, с относительно коротким ортотропным отрезком и длинной гемисимподиальной плагиотропной (или поникающей) осью. L-образные структуры могут образовывать лестничные системы в 2–3 уровня, создавая фактически более слабую составную ОЗ из ложного дихоподия. В каждом последующем разделении более слабой осью выступает ортотропная. Лестничные системы образуются эпитонно, на верхней стороне главной оси ветви. При этом основная ОЗ ветви продолжает расти плагиотропно либо начинает поникать. При поникании на главной оси могут образовываться аналогичные системы, только ориентированные вниз, гипотонно, и обычно включающие 1–2 уровня. Поникающая ОЗ значительно превышает по длине и числу годичных побегов вертикальную ОЗ. В составе поникающих частей ветвей может образовываться несколько в целом сонаправленных лестничных систем. Эпи- и гипотонные системы также могут сочетаться в пределах одной ветви. До половины ветвей кроны, особенно у особей, растущих на экотоне «сомкнутый лес/колок – луговая степь», образуют системы из ложных дихоподиев.

д) «Смешанный» тип представляет собой сочетание нескольких (чаще всего двух из перечисленных) типов симподиальных структур в составе главной оси ветви, её ОЗ и/или МПС (рис. 14.11). Он отмечен у 8–25% особей в сомкнутых сообществах в урочищах Средний Дубик и Нижний Дубик.

Рассматриваемый путь трансформации становится основным в тех случаях, когда серия наиболее длинных скелетных ветвей во второй зоне кроны (у исходно «Лугового» АТ) или в разных частях кроны (у исходно «Опушечного» АТ) переходит к масштабному образованию симподиев. Гемисимподиальное нарастание главной оси ветви, её ОЗ и МПС принимает подчинённый характер, локализуясь по периферии ветви. Чаще всего при этом сохраняется главная ось или хотя бы общее выраженное направление роста ветви.

10. Проявление процессов немедленной реитерации отмечено у представителей исходно «Лугового» и в меньшей степени «Опушечного» АТ. Из почек возобновления развиваются косо направленные (изотропные и анизотропные) и ортотропные ветви, воспроизводящие уменьшенный аналог кроны особи. Повторение, или реитерация архитектуры всей особи достигается за счёт близкого к вертикальному направления роста реитерата и соответствия МПС на главной оси реитерата скелетным ветвям ствола. Как правило, реитераты значительно превосходят по длине и по диаметру (в 1,5–2 раза) прочие скелетные ветви. Однако образуются и такие реитераты, которые мало отличаются по длине и диаметру от обычных ветвей. С учётом числа реитератов и их положения на стволе, а также способа образования (более сильная ветвь либо ОЗ ствола из дихазия или ложного дихоподия) мы выделили следующие типы немедленной реитерации:

а) «Единая частичная». У одной особи в нагорной дубраве Среднего Дубика сформирована косо направленная гемисимподиальная ветвь длиной 65% от общей высоты особи и диаметром 70% от диаметра ствола. Аналогичные показатели у прочих ветвей составляют 35–40% и 45–50% соответственно. В дистальной части ветвь не выпрямляется, поэтому реитерация является частичной. Реитерация данного типа является основным путём трансформации кроны.

б) «Единая полная». Единые реитераты с полной реитерацией на ортотропном стволе отмечены у 40–75% особей с немедленной реитерацией. В сомкнутых древостоях один, реже 2–3 последовательных реитерата расположены от середины до начала верхней трети ствола (рис. 15.1, 15.2, 15.4–15.6).

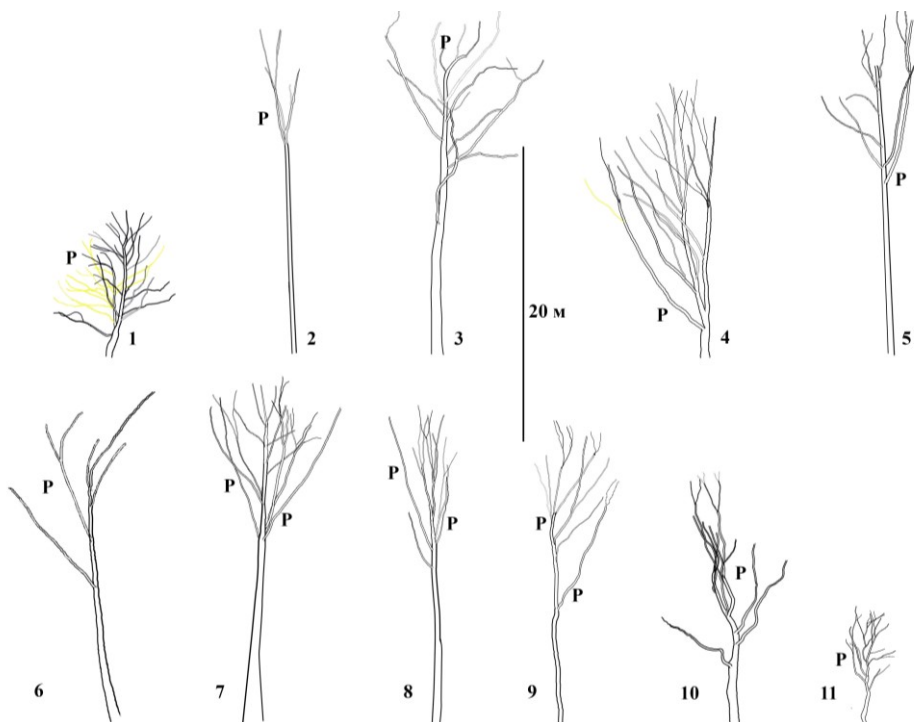


Рис. 15. Молодые и средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле» с проявлениями немедленной реитерации. 1, 11 – молодые и 2–10 – средневозрастные генеративные особи. 1–3 – неосновной и 4–11 – основной путь трансформации кроны. Исходные архитектурные типы, тип немедленной реитерации и сообщества: 1 – «Луговой», «единичная полная», вершина склона к Дону в урочище Татинки; 2 – «Опушечный», «единичная полная», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 3 – «Луговой», «гребенчатая», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 4 – «Луговой», «единичная полная», склон к Дону в урочище Татинки; 5 и 6 – «Луговой», «единичная полная», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 7 – «Луговой», «щитковидная полная», на границе окна в нагорной дубраве урочища Средний Дубик; 8 и 9 – «Луговой», «щитковидная полная», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 10 и 11 – «Луговой», «S-образная полная», вершина склона к Дону в урочище Татинки.

Жёлтым цветом показаны многолетние побеговые системы, отходящие от главной оси реитерата.

Fig. 15. Young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the immediate reiteration. 1, 11 – young and 2–10 – middle-aged reproductive individuals. 1–3 – non-core and 4–11 – main way of transformation. Initial architectural types, types of immediate reiteration and communities: 1 – «Meadow», «sporadic total», on the top of the slope towards the Don river in the Tatinki tract; 2 – «Margin», «sporadic total», ravine oakery in the Nizhny Dubik tract; 3 – «Meadow», «crested», upland oakery in the Sredny Dubik tract; 4 – «Meadow», «sporadic total», slope towards the Don river in the Tatinki tract; 5 and 6 – «Meadow», «sporadic total», ravine oakery in the Nizhny Dubik tract; 7 – «Meadow», «Corymb-shaped total», on the border of the gap in the upland oakery in the Sredny Dubik tract; 8 and 9 – «Meadow», «Corymb-shaped total», ravine oakery in the Nizhny Dubik tract; 10 and 11 – «Meadow», «S-shaped total», on the top of the slope towards the Don river in the Tatinki tract. The perennial shoot systems on the main axis of the reiterative branch are shown with the yellow color.

Они нарастают как гемисимподиально с 2–3 дихазиями, так и со значительным развитием симподиев. Во втором случае реитерат обладает полиархическим планом организации «волнисто-извилистого» и/или «зигзагообразного» типа. Длина и диаметр реитератов составляют 30–50% и 40–100% от общей высоты и диаметра ствола в месте отхождения реитерата соответственно. Реитераты несут до 5 гемисимподиальных, реже симподиальных МПС. У солитеров и в колках реитераты образуются в первой половине (даже в первой четверти) ствола. Главная ось нарастает как гемисимподиально и постоянно ортотропно, так и с дистальным плагиотропным заворотом, а также крупными зигзагами. На ней образуется 2–7 гемисимподиальных МПС. Реитераты в условиях полного освещения отличаются

большой длиной – до 75% от высоты особи. В сомкнутых древостоях данный тип реитерации определяет путь трансформации кроны в том случае, когда основная масса прочих ветвей находится на разных стадиях отмирания. У солитеров и в колках «единичная полная» реитерация становится ведущим способом онтогенетической перестройки исходного АТ, если реитерат формируется в нижней части ствола и достигает верхних ярусов кроны. По диаметру при этом он сопоставим со стволом.

в) «Щитковидная полная» отмечена только в сомкнутых древостоях (до 30% в байрачной дубраве в урочище Нижний Дубик). Из почек ложной мутовки либо верхней четверти годовичного побега ствола отходят 2–5 ветвей-реитератов. На стволе формируются 1–3 таких яруса, обычно начиная со середины или несколько выше. Также отмечена особь с «рыхлым» ярусом, включающим 6 реитератов, развившихся из почек второй половины годовичного побега ствола. Не менее двух реитератов хотя бы из одного яруса достигают вершины кроны, несколько уплощая её контур и придавая всей кроне подобие соцветия «щиток» (рис. 15.7–15.9). Длина и диаметр у основания реитератов составляют 30–50% и 40–100% от высоты особи и диаметра ствола на уровне отхождения ветви соответственно. Они нарастают чаще всего гемисимподиально с далеко отстоящими друг от друга узкими дихазиями и образуют 1–5 МПС, как плагиотропных, так и направленных диагонально вверх под острым углом. Наличие ярусов реитератов в виде соцветия «щиток» позволяет заключить, что именно немедленная реитерация выступает основным путём преобразования кроны в онтогенезе.

г) «S-образная полная» заключается в образовании реитератов с полной реитерацией на S-образных изгибах ствола. В сомкнутых сообществах доля особей с данным типом реитерации не превышает 15%, на склоне к Дону в урочище Татинки – свыше 40%. Реитераты образуются на основе ОЗ из ложного дихоподия или дихазия из почек возобновления, расположенных ниже верхушки годовичного побега ствола (рис. 15.10, 15.11). Могут отходить как с внешней, так и с внутренней стороны изгиба, и с обеих сразу. Обычно сами обладают выраженно дугообразным (в том числе с резким перегибом или изломом) или S-образным контуром, но в целом нарастают гемисимподиально. В сомкнутых древостоях длина и диаметр у основания главной оси реитерата составляют соответственно 25–50% и 50–90% от высоты особи и диаметра ствола на соответствующей высоте. Внутри леса на изогнутом стволе развиваются 2–4 реитерата. МПС в этих условиях единичны и нарастают гемисимподиально с включениями симподиев. В окнах образуются более сильные МПС, зачастую сами склонные к реитерации. В колках на склоне к Дону реитераты отходят как поодиночке, так и ярусами по два, их общее число в кроне особи достигает 7. Они длиннее – до 60% от высоты особи. Главная ось реитерата в таких разреженных сообществах может нести 3–5 гемисимподиальных МПС. Если немедленная реитерация представлена данным типом, то она выступает в качестве основного пути преобразования кроны в генеративном периоде онтогенеза.

д) «Гребенчатая». На плагиотропном или косонаправленном отрезке ствола образуются реитераты с частичной или полной реитерацией. Этот тип отмечен только в сомкнутых древостоях (не более 15%). Реитераты сильно различаются по развитию в зависимости от жизненности особи и занимаемого ею яруса сообщества. У господствующих особей нормальной жизненности, ствол которых резко отклоняется от ортотропного направления только в верхней четверти или $\frac{1}{5}$, реитераты представляют собой фактически эпитонные ветви, занимающие не более 15% высоты всей особи, 3–4 с гемисимподиальным нарастанием, зачастую отмирающие (рис. 15.2). У господствующих особей, обладающих пониженной жизненностью, ствол которых длительно растёт по диагонали, образуются более длинные реитераты (до 25% от высоты особи) с единичными МПС. Наконец, у особей пониженной жизненности, не выходящих за пределы второго подъяруса древостоя, до половины длины ствола у которых растёт уплощённо-сводчато в горизонтальном направлении, образуются наиболее длинные (до 35% от высоты особи) и мощные реитераты. Главная ось наиболее крупных реитератов в такой ситуации длительно нарастает моноподиально, хорошо ветвится и образует до четырёх сильных МПС. Фактически реитерат полноценно воспроизводит

архитектурную модель вида, от которой существенно отклонилась материнская особь. «Гребенчатая» реитерация приобретает ведущую роль в онтогенетической трансформации кроны именно в том случае, когда реитерат принимает на себя роль ортотропного ствола вместо истинного ствола, который перешёл к плагиотропному росту.

Обсуждение результатов

Онтогенез растения включает как количественные, так и качественные перестройки. В данной работе автор рассматривает развитие дерева с точки зрения динамики архитектурной единицы (АЕ). Она представляет собой реализацию архитектурной модели у конкретного вида (Barthélemy, Caraglio, 2007; Kostina et al., 2015). Как было показано ранее (Stamenov, 2020), АЕ *Q. robur* проявляется в серии габитусов, которые оказалось удобным сгруппировать в архитектурные типы (АТ) по совокупности общих признаков на разных уровнях организации побеговых систем. Пластичностью своих побеговых систем *Q. robur* отличается от многих других видов деревьев, в частности, от видов рода *Tilia* (Antonova, Sharovkina, 2011), что, возможно, и позволяет ему существовать в широком диапазоне условий среды. Итак, проанализируем, насколько пластичным остаётся данный вид по мере взросления и старения и в какой степени онтогенетические перестройки нивелируют влияние экотопа.

Почти у $2/3$ генеративных особей *Q. robur* в сообществах музея-заповедника «Куликово поле» распознаётся сформированный в виргинильном онтогенетическом состоянии «Луговой» АТ. Это значит, что в прегенеративном периоде онтогенеза верхушка главной оси была полностью освещена. С переходом в генеративный период онтогенеза у особей *Q. robur* происходит главным образом количественное преобразование, что вообще характерно для онтогенеза дерева (Evstigneev, Korotkov, 2016). У части особей в наиболее благоприятных световых, гидрологических и аэрологических условиях (пологие открытые склоны балок, закрытые с разных сторон древостоем, реже крутые склоны и заросли кустарников) в среднемозрастном генеративном состоянии сохраняются даже нижние ветви. В кроне, таким образом, функционируют чётко различимые высотные зоны (Caraglio, 1990; Razumovskii, 1991). Крона в условиях свободного роста отличается наибольшей плотностью ветвей, как и в других природных зонах, в том числе на северной границе ареала (Dyatlov, 2006). Однако у большей части особей активизируются процессы отмирания. Как и у других видов деревьев (Raimbault, Tanguy, 1993), у солитеров *Q. robur* отмирают ветви нижней зоны кроны, в более сомкнутых насаждениях – и ветви второй зоны кроны. При этом во второй зоне, которая уже в виргинильном состоянии занимает основную часть кроны по высоте, продолжают образовываться ветви, направленные по диагонали. Таким образом, изначальный акропетальный градиент по углу отхождения ветви от ствола, который впервые отчётливо проявляется в виргинильном состоянии, сохраняется и в генеративном периоде онтогенеза. У особей «Опушечного» и «Лесных» АТ характерный для них «чередующийся» принцип отхождения ветвей от ствола также сохраняется, а степень отмирания кроны зависит от сомкнутости сообщества и собственного жизненного состояния. У большинства особей всех АТ сохраняется не только принцип отхождения ветвей от ствола, но и тот способ заполнения пространства ветвями и МПС, который проявился впервые в виргинильном состоянии. Количественные изменения заключаются не только в очистке кроны от ветвей и общем её подъёме. Они включают также очистку скелетных ветвей от МПС в направлении от ствола к дистальной части ветви, сокращение длин годичных побегов и локализацию летнего побегообразования на отдельных ветвях. Ослабление ростовых процессов с сопутствующим уменьшением значений морфометрических признаков побегов по мере увеличения биологического возраста замечено у различных видов деревьев (Serebryakov, 1962; Belostokov, 1966b; Raimbault, Tanguy, 1993).

Несмотря на общую стабильность конструкции исходных АТ, особенно на уровне ориентации скелетных осей и способа захвата пространства по ширине, у большинства особей проявляются отдельные качественные трансформации побеговых систем разного уровня.

Чаще всего эти трансформации локальны и охватывают уровень МПС или фрагмента системы главной оси ветви, а также ОЗ ствола. К таким изменениям прежде всего относится учащение перевершиниваний и увеличение доли симподиев в составе скелетных осей. Причем если у солитеров отклонение от гемисимподиального нарастания или даже формирование единичных зигзагообразных осей чаще не затрагивает ствол, то в сомкнутых сообществах смена типа нарастания очень характерна и для ствола. Более того, распад ствола на последовательные скелетные оси выступает зачастую механизмом, который обеспечивает захват горизонтального пространства вместо полноценных ветвей от ствола. На этих ортотропных и диагональных ОЗ размещаются мелкие обрастающие ветви, обеспечивающие основную ассимиляцию. Многовершинность ствола в высокополнотных древостоях описана и для пойменных фитоценозов южной тайги (Dyatlov, 2006). Ослабление биологически главной оси вплоть до редукции является одним из признаков постепенного старения особи (Raimbault, Tanguy, 1993; Evstigneev, Korotkov, 2016). Однако у *Q. robur* проявляется не просто замещение ствола по фактически ложнодихотомическому принципу, но изредка и формирование сложных структур с разнонаправленными ОЗ. Подобное усиление самостоятельности дочерних побеговых систем известно в европейской литературе по архитектуре растений как проявление полиархического плана организации (Edelin, 1993). Образование полиархических побеговых комплексов разного масштаба по мере приближения зрелости дерева подтверждает представление о развитии растения как о постоянной потере целостности и возникновении модульности (Antonova, Lagunova, 1999). Кроме того, именно в таких симподиальных побеговых комплексах, в которых утрачивается функционально главная ось системы, наиболее наглядно проявляется ещё одна общая биоморфологическая закономерность: чем выше порядок ветвления оси, тем ниже интенсивность её ветвления и в целом ростовых процессов (Shitt, 1952; Belostokov, 1966a, Bobrovskaya, 2001; Charles-Dominique et al., 2012). С точки зрения освоения ресурсов полиархический план организации побеговых систем характерен для таких условий, где однонаправленный рост не даёт явных преимуществ (Kawamura, 2010). Очевидно, в мозаике освещённости, создаваемой кронами средневозрастных генеративных особей в дубравах разной степени сомкнутости, обеспечиваются подобные условия.

В генеративном периоде онтогенеза могут формироваться условно переходные варианты между «Луговым» и «Опушечным» АТ. В пределах ярусов или отдельных ориентированных косо ветвей образуются ветви, нарушающие акропетальный градиент по углу отхождения. Они растут плагиотропно. Как правило, они в любом случае слабее косых, а несущие их особи растут внутри окон или по их границам. Косонаправленные ветви нужны особи для выноса вверх своего ассимиляционного аппарата (Shitt, 1952; Richards, 1961), в то время как плагиотропные ветви в большей степени отражают приспособление особи к затенению. Отчасти они соответствуют класифицированным плагиотропным комплексам у молодых особей родов *Tilia* и *Ulmus* (Mazurenko, Khokhryakov, 1991). Сочетание ветвей двух принципиально различающихся направлений роста хорошо демонстрирует светолюбие вида (Antonova, Sharovkina, 2012).

В районе исследований представители «Опушечного» АТ могут подвергаться принципиальной трансформации для *Q. robur* как пряморастущего дерева. Ствол способен на разных уровнях высоты отклоняться от вертикального роста и расти по диагонали или даже плагиотропно. Это явление сопровождается нарушением симметрии в расположении ветвей. Кроме того, часть ветвей принимает на себя функции ствола и растёт ортотропно с характерным для вертикального ствола ветвлением. Деформация траектории роста связана в том числе с экотонными условиями на границах разных режимов освещения (лес – открытое пространство). В этих условиях наблюдается и асимметричная ориентация ветвей – только в открытое пространство. Это явление сходно с образованием так называемых «флаговидных» форм кроны в наветренных экотопах (Serebryakov, 1962). Однако ствол перестаёт расти вертикально и в относительно однородных условиях освещения – как в луговой

степи, так и на склонах оврагов. Как мы увидим далее, это не единственный пример влияния комплекса экологических факторов на архитектуру кроны *Q. robur*. Освещённость играет среди них важную, но не исключительную роль.

Чрезвычайно характерным для «Лугового» и «Опушечного» АТ, особенно по краям сомкнутых насаждений, является образование последовательностей ветвей с формой арки. Её свод отличается различной степенью выпуклости. Фактически ветвь сводчатой формы в более прогрессивном виде воспроизводит ветвь нижней зоны кроны. К верхней трети ствола главные оси обычно перестают выгибаться и поникать. Поскольку на нижнем открытом склоне байрачной дубравы сводчатые ветви сохраняются даже в нижней части ствола, их формирование можно рассматривать как своеобразную реакцию на сильные ветры по долинам оврагов и, возможно, на смещение снеговых масс вниз по склону. Вероятнее, однако, что эта трансформация более глубокая, поскольку распространяется на значительную часть ветвей ствола.

До сих пор мы рассматривали «дегенеративные» трансформации. Они играют адаптивную роль, но при этом сопровождаются ослаблением иерархического плана особи и упрощением её ветвления. Архитектура особей, которые изначально формировались при достаточном освещении, приближается к таким принципам организации, которые характерны для «Лесных» АТ. Образование выпукло-сводчатых ветвей также можно считать примитивизацией архитектуры, поскольку у особи чрезмерно удлиняется нижняя, то есть более онтогенетически ранняя зона кроны. Другой группой трансформаций можно считать различные варианты реитераций. Феномен реитерации широко известен у деревьев (Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978; Barthelemy, Edelin, 1989; Raimbault, Tanguy, 1993; Barthelemy, Caraglio, 2007; Kostina et al., 2015). Он считается одним из важнейших способов отклика кроны на условия среды и на старение особи. В фитоценозах «Куликова Поля» благодаря реитерации происходит как дополнительный захват пространства по вертикали и горизонтали (в сомкнутых сообществах и колках), так и восстановление отмерших скелетных осей (на открытых пространствах). В последнем случае наблюдается «омоложение» особи за счёт пробуждения спящих почек. Реитерация часто сочетается с отклонением ствола от ортотропного роста (см. выше) и утратой им своей координирующей функции. В таком случае воспроизводится изначально характерная для АЕ совокупность побеговых систем с ортотропным стволом и регулярным ветвлением. Чем ближе к плагиотропному рост ствола, тем сильнее образующийся реитерат.

Наиболее радикальной трансформацией побеговых систем является широкое распространение вторичной кроны из тонких и относительно коротких ветвей. В сомкнутых сообществах вторичное побегообразование наблюдается у особей пониженной и низкой жизнеспособности. Оно может быть обусловлено как условиями освещения, так и почвенно-гидрологическими условиями склона оврага. Обрастание вторичными относительно длинными ветвями также выступает реакцией на пожары. В последнем случае за счёт отмирания ряда мелколиственных видов сообщество осветляется и во вторичной кроне начинает воспроизводиться тот акропетальный градиент по углу отхождения ветви, который характерен для «Лугового» АТ. Частным проявлением вторичного побегообразования оказывается и травматическая реитерация на продуваемых склонах разной крутизны.

Помимо трансформации кроны, организатором которой выступает один ствол, в генеративном периоде онтогенеза могут пробуждаться спящие почки у основания ствола. Благодаря этому процессу образуются жизненные формы поросле- и куртинообразующего дерева. Во втором случае дополнительные стволы на склонах байрачных дубрав (особенно на нижней опушке древостоя) в наибольшей степени отклоняются от жизненной формы дерева, превращаясь в стланник. Ствол либо стелется по поверхности почвы, либо растёт плагиотропно на небольшой высоте. Подобные отклонения от типичной для вида-эдификатора жизненной формы описаны в восточной части ареала *Q. robur* – в Поволжье и Заволжье (Ivanova, Mazurenko, 2012), где они выступают откликом АЕ *Q. robur* на семиаридный континентальный климат.

Нетрудно заметить, что архитектура генеративных особей *Q. robur* в северной лесостепи «Куликова Поля» определяется двумя экологическими градиентами: световым и орографо-гидрологическим. Положение в рельефе обуславливает доступность грунтовых вод и ветровой режим в сообществе. В результате архитектура особей различается не только между условиями свободного, разреженного и сомкнутого роста. Отличия выявлены также между особями, произрастающими в байрачных дубравах с разным ландшафтным окружением и высокой обводнённостью тальвега (лес по одному или по обоим бортам балки). Рассмотрим, как пути трансформации архитектуры особи связаны с экологическими градиентами.

Наибольшая сохранность исходного АТ обеспечивается при полном освещении как на относительно ровных участках, так и на склонах. Акропетальное отмирание ветвей и нарушение зонирования кроны связаны преимущественно с сомкнутостью сообщества. Напротив, снижение частоты ветвления ствола и базипетальное отмирание ветвей характерно для одиночных особей на склонах разной крутизны, что связано с действием ветров и заморозков. Образование вторичной кроны связано как с затенением, так и с пирогенным эффектом, при этом на открытых пространствах травматическая реитерация является частью комплексного отклика особи на аэрологический режим сообщества. Отклонение от ортотропного роста чаще связано с экотонами по освещённости, но проявляется и в однородных условиях освещения. Поэтому его можно считать специфической реакцией на температурно-гидрологический режим лесостепи. Частным проявлением отклонения скелетных осей от ортотропного направления роста является поникание ветвей, особенно характерное для экотонов по освещённости и ветровому режиму. Усиление полиархического плана организации скелетных осей связано в большей степени с условиями освещения. Чем сомкнутее сообщество, тем более важные оси, вплоть до ствола на значительном протяжении, могут распадаться на системы дочерних осей. Утрата единого ствола у отдельно стоящих особей проявляется совокупно с травматической реитерацией и отмиранием дистальных побеговых систем. Она характерна скорее для склонов, чем для плакоров. Немедленная реитерация проявляется в различных условиях освещения и влажности независимо от положения в рельефе.

Таким образом, смыкание сообществ по мере прохождения онтогенеза особями *Q. robur* вызывает прежде всего количественные изменения – сокращение живой части кроны. Отмирание ветвей вверх по стволу затрагивает все без исключения деревья в сообществе независимо от их жизненности. Основным реально трансформирующим всю крону изменением, связанным прежде всего с сомкнутостью сообщества, является распад ствола на дочерние ОЗ и фактическая замена ими ветвей. Прочие трансформации определяются уже комплексом факторов. Рельеф как фактор действует не сам по себе, а в сочетании с сомкнутостью сообщества, ветровым и гидрологическим режимом склона. В сомкнутых сообществах, даже расположенных на склонах, наиболее трансформированы краевые особи – либо за счёт действия ветров на нижней опушке леса, либо за счёт затенения вблизи тальвега. В колках и при редком стоянии на склонах разной крутизны особи могут как сохранять принципиальные качества своей исходной архитектуры, так и развивать серию трансформаций, прежде всего на основе травматической реитерации и распространения симподиев в разных отрезках скелетных осей.

Анализ онтогенеза *Q. robur* со сравнительно-морфологических позиций показывает, что в условиях северной лесостепи вид сохраняет те же типы габитусов, которые описаны в более гумидных и холодных условиях. Глубина трансформации типов габитуса в онтогенезе зависит от комплекса абиотических факторов, среди которых основную роль играют освещённость, положение в рельефе и гидрологический режим. Поливариантность вида заключается в способности различным образом захватывать вертикальное и горизонтальное пространство, меняя способы нарастания и ветвления и запуская механизмы реитерации. При этом морфологическая пластичность проявляется не только в качестве отклика на изменение условий среды, но и в относительно однородных условиях экотопа.

Заключение

Генеративные особи *Q. robur* в фитоценозах северной лесостепи музея-заповедника «Куликово Поле» представлены теми же архитектурными типами, которые выделены у виргинильных особей в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Это АТ «Луговой», «Опушечный», «Лесной 1» и «Лесной 2». В большинстве сообществ преобладают особи «Лугового» АТ.

В ходе онтогенеза особи всех АТ претерпевают количественные и качественные изменения побеговых систем. Наибольшая сохранность изначального типа наблюдается у свободно растущих деревьев на пологих склонах. К количественным изменениям относятся акро- и базипетальное отмирание побеговых систем. Очистка ствола и главных осей у ветвей от ствола от основания к дистальной части является наиболее распространённым путем трансформации кроны в генеративном периоде онтогенеза. Её интенсивность зависит от сомкнутости сообщества. Качественные перестройки включают в себя развитие вторичной кроны, усиление полиархического плана организации каркасных осей, отклонение от ортотропного роста, поникание ветвей, нарушение акропетального градиента по углу отхождения ветвей от ствола, немедленную реитерацию. Все эти процессы затрагивают прежде всего особи «Лугового» и «Опушечного» АТ. Только такие качественные преобразования, как образование вторичной кроны и поникание ветвей, сопоставимы по доле охваченных ими особей с количественными онтогенетическими изменениями. Однако подобные качественные трансформации принимают широкий масштаб только в отдельных сообществах. Кроме трансформации кроны на основном стволе, у ряда особей в сомкнутых древостоях пробуждаются спящие почки в основании ствола, порождая низкие дополнительные стволы. Они характеризуются разной степенью искривлённости и отклонения от ортотропного роста, вплоть до перехода к «приподнятому» стланнику по опушкам дубравы на склоне.

Помимо освещённости, в фитоценозах северной лесостепи существенное влияние на организацию кроны генеративных особей оказывают положение в рельефе (вершина холма, пологий склон, крутой склон) и близость грунтовых вод. К нерегулярным факторам относятся низовые пожары. Несмотря на то, что эти факторы действуют совместно, можно выделить те процессы трансформации кроны, которые в наибольшей степени обусловлены каким-то определенным абиотическим фактором. Так, отмирание побеговых систем вдоль скелетных осей связано прежде всего с освещённостью. Поникание ветвей, травматическая реитерация и формирование стланника в большей степени зависят от положения в рельефе. Вторичное побегообразование особенно интенсивно у обгоревших особей.

Генеративные особи *Q. robur* в северной лесостепи в целом закономерно продолжают морфогенез в пределах тех типов габитуса, в которых они сформировали жизненную форму дерева. При этом они претерпевают многообразные количественные и качественные трансформации, которые отражают как сугубо онтогенетические перестройки, так и адаптивные реакции на комплекс абиотических факторов природной зоны.

Автор глубоко признателен д. б. н. Е. М. Волковой (Тульский госуниверситет) за методическую и организационную помощь в проведении исследований, сотрудникам музея-заповедника «Куликово Поле» за техническое обеспечение полевых работ и М. А. Лемешевой за стилистическую коррекцию текста рукописи. Выражаю отдельную благодарность рецензенту за ценные пожелания и замечания по оформлению и содержанию рукописи.

Работа выполнена в рамках темы госзадания ИФХиБПП РАН АААА-А18-118013190176-2.

Список литературы

- [Alekseev] *Алексеев Д. А.* 2006. Эколого-экономическое обоснование создания государственного природного комплексного заказника федерального значения «Куликово поле» на территории Тульской области. Тула. 62 с.
- [Antonova et al.] *Антонова И. С., Азова О. В.* 1999. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. Т. 84. № 3. С. 10–28.

[Antonova et al.] Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Ю. В. 2001. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 2 (11). С. 67–77.

[Antonova et al.] Антонова И. С., Лагунова Н. Г. 1999. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общей биол. № 1. С. 49–59.

[Antonova et al.] Антонова И. С., Фатьянова Е. В. 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Бот. журн. Т. 101. № 6. С. 628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X>

[Antonova et al.] Антонова И. С., Шаровкина М. М. 2011. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 4. С. 52–62.

[Antonova et al.] Антонова И. С., Шаровкина М. М. 2012. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трёх возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Бот. журн. Т. 97. № 9. С. 1192–1205.

[Astarova] Астапова Т. Н. 1954. Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосквы // Уч. зап. Московского городского пед. ин-та им. В. П. Потёмкина. Т. 37. С. 135–155.

Barthélemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of botany. Vol. 99. P. 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>

[Belostokov] Белостоков Г. П. 1966a. Морфологическая структура скелетной ветви берёзы пушистой // Уч. зап. Смоленского гос. пед. ин-та. Вып. 16. С. 94–100.

[Belostokov] Белостоков Г. П. 1966b. Морфологическая структура удлиненных годичных побегов лиственных древесных растений // Уч. зап. Смоленского гос. пед. ин-та. Вып. 16. С. 81–93.

[Belostokov] Белостоков Г. П. 1974. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) // Бот. журн. Т. 59. № 4. С. 578–588.

[Bobrovskaya] Бобровская Н. Е. 2001. Формирование структуры крон лиственных и хвойных деревьев в онтогенезе: Дис. ... канд. биол. наук. М. 295 с.

Caraglio Y, Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) [Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.] // Bul. Soc. bot. Fr. Vol. 137. P. 279–291.

Charles-Dominique T., Edelin C., Brisson J., Bouchard A. 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica*, in relation to canopy openness // Botany. Vol. 90. P. 976–989.

[Dobrynin et al.] Добрынин А. П., Комиссарова М. Г. 2012. Самые северные дубравы России. Вологда. 188 с.

[Dyatlov] Дятлов В. В. 2006. Поливариантность структуры особей *Quercus robur* в условиях фитоценозов речных пойм некоторых районов Костромской области // Вестник Костромского гос. ун-та им. Н. А. Некрасова. № 4. С. 11–15.

Edelin C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // In: L'Arbre: Biologie et Développement: Proceedings of the Naturalia Monspelienis, 2nd International Tree Conference. Montpellier. P. 127–154.

Evstigneev O. I., Korotkov V. N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. № 1 (2). P. 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>

[Goroshkevich] Горошкевич С. Н. 2018. Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 42. С. 140–159.

[Grudzinskaya] Грудзинская И. А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. Т. 43. № 7. С. 968–978.

Hallé, F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. 1978. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer-Verlag. 445 p.

[Ivanova et al.] Иванова А. В., Мазуренко М. Т. 2013. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Бот. журн. Т. 98. № 8. С. 1014–1030.

[Karlina et al.] Карлина Н. Ф., Селочник Н. Н. 2009. Морфология крон и состояние дуба черешчатого в средне-возрастных насаждениях лесостепи // Лесоведение. № 3. С. 33–42.

Kawamura K. 2010. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts // Ecol. Research. Vol. 25. P. 733–744. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0688-0>

[Kolegova et al.] Колегова Е. Б., Черёмушкина В. А. 2009. Онтогенез *Thymus petraeus* (Lamiaceae) в степных районах Республики Хакасия // Растительные ресурсы. Т. 45. № 3. С. 1–8.

[Kostina et al.] Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Битюгова Г. В., Ясинская О. И., Дубах А. М. 2015. Структурные модификации кроны берёзы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания // Сибирский экол. журн. Т. 22. № 5. С. 710–724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505>

[Kurmaev] Курнаев С. Ф. 1973. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука. 203 с.

[Maltseva et al.] Мальцева Т. А., Савиных Н. П. 2008. Биоморфология *Caltha palustris* L. // Вестник Челябинского гос. пед. ун-та. № 12. С. 257–271.

[Marfenin] Марфенин Н. Н. 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общей биол. Т. 60. № 1. С. 6–17.

[Mazurenko et al.] Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. 1991. Классы метамеров деревьев // Журн. общей биол. Т. 52. № 3. С. 409–421.

- [Morozov] Морозов Г. Ф. 1930. Учение о лесе. 5-е изд. М., Л.: Гос. изд-во. 440 с.
- [Novoseltsev et al.] Новосельцев В. Д., Бугаев В. А. 1985. Дубравы. М.: Агропромиздат. 214 с.
- [Nukhimovsky] Нухимовский Е. Л. 1997. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра. 630 с.
- Raimbault, P., Tanguy M. 1993. La gestion des arbres d'ornement. 1re partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne // Revue forestière française. Vol. 25. N 2. P. 97–117.
- [Razumovskii] Разумовский Ю. В. 1991. Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе // Биол. науки. № 8. С. 151–160.
- [Richards] Ричардс П. 1961. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит. 448 с.
- [Savinykh et al.] Савиных Н. П., Мальцева Т. А. 2008. Модуль у растений как структура и категория // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. № 9. С. 227–233.
- [Savinykh et al.] Савиных Н. П., Черемушкина В. А. 2015. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экол. журн. Т. 22. № 5. С. 659–670. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150501>
- [Semenishchenko, Volkova] Семениченков Ю. А., Волкова Е. М. 2021. Экологические и флористические различия двух типов сообществ широколиственных лесов на Среднерусской возвышенности // Russian Journ. of Ecosystem Ecol. Vol. 6 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-2>
- [Serebryakov] Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа. 380 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т. И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модулях их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.
- [Shitt] Шитт П. Г. 1952. Биологические основы агротехники плодоводства. М.: Гос. изд-во сельскохоз. лит. 360 с.
- [Stamenov] Стаменов М. Н. 2016. Структурно-функциональное разнообразие и количественные признаки двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) в различных условиях освещения в центре Европейской России. Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 1. С. 49–61.
- [Stamenov] Стаменов М. Н. 2020. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. XIV. № 1. С. 66–90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>
- [Tsarev et al.] Царёв А. П., Погиба С. П., Тренин В. В. 2003. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник. М.: Логос. 520 с.
- [Vostochnoevropeiskiy] Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. М.: Наука. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- [Zhuravleva et al.] Журавлёва И. А., Бобров Ю. А. 2012. Структура монокарпических побегов полукустарника *Solanum dulcamara* L. (*Solanaceae*) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. Т. 17. № 1. С. 32–42.

References

- Alekseev D. A. 2006. Ekologo-ekonomicheskoe obosnovanie sozdaniya gosudarstvennogo prirodnoho kompleksnogo zakaznika federal'nogo znacheniya «Kulikovo pole» na territorii Tul'skoi oblasti [Environmental and economic justification for the creation of the state natural complex reserve of federal significance «Kulikovo field» in the Tula Region]. Tula. 62 p. (In Russian)
- Antonova I. S., Azova O. V. 1999. Arkhitekturnye modeli krony drevesnykh rastenii [Architectural models of tree crowns] // Bot. Zhurn. V. 84. № 3. P. 10–32. (In Russian)
- Antonova I. S., Azova O. V., Elsukova Iu. V. 2001. Osobennosti stroeniya i ierarkhii pobegovykh sistem nekotorykh drevesnykh rastenii umerennoi zony [Architecture and hierarchy of shoot systems of some trees species in temperate zone] // Vestnik of Saint-Petersburg University. Ser. 3. Biology. № 2 (11). P. 67–78. (In Russian)
- Antonova I. S., Lagunova N. G. 1999. O modul'noi organizatsii nekotorykh grupp vysshikh rastenii [On modular organization of some groups of plants] // Zhurnal obshchei biologii. № 1. P. 49–59. (In Russian)
- Antonova I. S., Fatianova E. V. 2016. O sisteme urovnei stroeniya krony derev'ev umerennoi zony [On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees] // Bot. Zhurn. V. 101. № 6. P. 628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X> (In Russian)
- Antonova I. S., Sharovkina M. M. 2011. Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i krony molodykh generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* Scop. v umerenno-kontinental'nom klimate v raznykh usloviyakh biotopa [Some structural features of shoot systems and crowns of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. on the continental climate under different biotope conditions] // Vestnik of Saint-Petersburg University. Ser. 3. Biology. № 4. P. 52–62. (In Russian)
- Antonova I. S., Sharovkina M. M. 2012. Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i razvitiya krony generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* (*Tiliaceae*) tryokh vozrastnykh sostoyanii v usloviyakh umerenno-kontinental'nogo klimata [Some structural features of shoot systems and crown development of the generative *Tilia platyphyllos* (*Tiliaceae*) trees of three age states in temperate continental climate] // Bot. Zhurn. V. 97. N 9. P. 1192–1205. (In Russian)
- Astapova T. N. 1954. Rost i formirovanie pobegov duba v lesakh Podmoskov'ia [Growth and formation of shoots of the oak in the stands of Moscow region] // Uch. Zap. Moskovskogo gorodskogo ped. in-ta im. V. P. Potemkina. V. 37. P. 135–155. (In Russian)
- Barthélemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of botany. Vol. 99. P. 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Belostokov G. P. 1966a. Morfologicheskaya struktura skeletnoi vetvi berezy pushistoi [Morphological structure of the skeletal branch of the downy birch] // Uch. zap. Smolenskogo gos. ped. in-ta. V. 16. P. 94–100. (In Russian)

- Belostokov G. P.* 1966b. Morfologicheskaya struktura udlinennykh godichnykh pobegov listvennykh drevesnykh rastenii [Morphological structure of elongated annual shoots of deciduous woody plants] // Uch. zap. Smolenskogo gos. ped. in-ta. V.16. P. 81–93. (In Russian)
- Belostokov G. P.* 1974. Morfologicheskaya struktura kustovidnogo podrosta *Quercus pedunculata* Ehrh. (*Fagaceae*) [Morphological structure of the bush-like seedlings of *Quercus pedunculata* Ehrh. (*Fagaceae*)] // Bot. Zhurn. V. 59. N 4. P. 578–588. (In Russian)
- Bobrovskaya N. E.* 2001. Formirovanie struktury kron listvennykh i khvoinykh derev'ev v ontogeneze [Formation of the structure of crowns of deciduous and coniferous trees in ontogenesis]: Thesis ... cand. biol. sci. Moscow. 295 p. (In Russian)
- Caraglio Y, Édelin C.* 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane *Platanus hybrida* Brot. (*Platanaceae*) [Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.] // Bull. Soc. bot. Fr. Vol. 137. P. 279–291.
- Charles-Dominique T., Édelin C., Brisson J., Bouchard A.* 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica*, in relation to canopy openness // Botany. Vol. 90. P. 976–989.
- Dobrynin A. P., Komisarova M. G.* 2012. Samye severnye dubravy Rossii [The most northern oakeries of Russia]. Volgda. 188 p. (In Russian)
- Dyatlov V. V.* 2006. Polivariantnost' struktury osobei *Quercus robur* L. v usloviyakh fitotsenozov rechnykh poim nekotorykh raionov Kostromskoi oblasti [Polyvariance of the structure of individuals of *Quercus robur* L. under phytocoenoses of river floodplains in some areas of the Kostroma Region] // Vestnik Kostromskogo gos. un-ta N. A. Nekrasova. V. 12. N 4. P. 11–15. (In Russian)
- Édelin C.* 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // In: L'Arbre: Biologie et Développement: Proceedings of the Naturalia Monspelienis, 2nd International Tree Conference. Montpellier. P. 127–154.
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N.* 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. № 1 (2). P. 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
- Goroshkevich S. N.* 2018. Struktura krony u molodykh generativnykh derev'ev kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* Du Tour). Prostranstvennaya organizatsiya raznoobraziya pobegov [Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity] // Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya. № 42. P. 140–159. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/7> (In Russian)
- Grudzinskaya I. A.* 1960. Letnee pobegoobrazovanie u drevesnykh rastenii i ego klassifikatsiya [Summer shoot formation in trees and its classification] // Bot. Zhurn. V. 43. № 7. P. 968–978. (In Russian)
- Hallé, F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B.* 1978. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer-Verlag. 445 p.
- Ivanova A. V., Mazurenko M. T.* 2013. Varianty realizatsii ontogeneticheskoi traektorii *Quercus robur* (*Fagaceae*) Samarskoi oblasti [Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (*Fagaceae*) in Samara Region] // Bot. Zhurn. V. 98. № 8. P. 1014–1030. (In Russian)
- Kaplina N. F., Selochnik N. N.* 2009. Morfologiya kron i sostoyanie duba chereschatogo v srednevozrastnykh nasa-zhdeniyakh lesostepi [Morphology of crowns and *Quercus robur* state in middle-aged forest-steppe plantations] // Russian journ. of forest science. № 3. P. 33–42. (In Russian)
- Kawamura K.* 2010. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts // Ecol. Research. Vol. 25. P. 733–744. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0688-0>
- Kolegova E. B., Cheryomushkina V. A.* 2009. Ontogenez *Thymus petraeus* (*Lamiaceae*) v stepnykh rayonakh Respubliki Hakasiya [Ontogenesis of *Thymus petraeus* (*Lamiaceae*) in the steppe regions of the Khakassia republic] // Rastitelnye Resursy. V. 45. № 3. P. 1–8. (In Russian)
- Kostina M.V., Barabanshchikova N. S., Bityugova G. V., Yasinskaya O. I., Dubakh A. M.* 2015. Strukturnye modifikatsii krony berezy povisloi (*Betula pendula* Roth.) v zavisimosti ot ekologicheskikh uslovii proizrastaniya [Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) in relation to environmental conditions] // Contemporary problems of ecology. V. 22. № 5. P. 710–724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505> (In Russian)
- Kurnaev S. F.* 1973. Lesorastitel'noe rajonirovanie SSSR [Forestry zoning of the USSR]. Moscow. 203 p. (In Russian)
- Maltseva T. A., Savinykh N. P.* 2008. Biomorfologiya *Caltha palustris* L. [Biomorphology of *Caltha palustris* L.] // Bul. of Chelyabinsk State Pedagogical University. № 12. P. 257–271. (In Russian)
- Marfenin N. N.* 1999. Konceptsiya modul'noi organizatsii v razviti [The development of modular organization conception] // Zhurn. obshchei boil. V. 60. № 1. P. 6–17. (In Russian)
- Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P.* 1991. Klassy metamerov derev'ev [Classes of tree metamers] // Zhurn. obshchei biol. V. 52. № 3. P. 409–421. (In Russian)
- Morozov G. F.* 1930. Uchenie o lese [Doctrine of the forest]. 5th ed. Moscow, Leningrad. 440 p. (In Russian)
- Novosel'tsev V. D., Bugayev V. A.* 1985. Dubravy [Oakeries]. Moscow. 214 p. (In Russian)
- Nukhimovskiy E. L.* 1997. Osnovy biomorfologii semennykh rastenii. T. 1. Teoriya organizatsii biomorf [Fundamentals of biomorphology of spermiophytes. V. 1. Theory of biomorph organization]. Moscow. 630 p. (In Russian)
- Raimbault, P., Tanguy M.* 1993. La gestion des arbres d'ornement. Ire partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne // Revue forestière française. Vol. 25. N 2. P. 97–117.
- Razumovskii Yu. V.* 1991. Osobennosti razvitiya lipy *Tilia cordata* Mill. v gorode [Features of the development of *Tilia cordata* Mill. in the city] // Biologicheskije nauki. № 8. P. 151–160 (In Russian)
- Richards P.* 1961. Tropicheskie dozhdevye les [The tropical rain forest. An ecological study]. Moscow. 448 p. (In Russian)

- Savinykh N. P., Maltseva T. A. 2008. Modul' u rastenii kak struktura i kategoriya [Plant's modules as structure and category] // Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser.: Biologiya i ekologiya. № 9. P. 227–233. (In Russian)
- Savinykh N. P., Cheryomushkina V. A. 2015. Biomorfologiya: sovremennoe sostoyanie i perspektivy [Biomorphology: current status and prospects]. Contemporary problems of ecology. V. 22. N 5. P. 659–670. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150501> (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A., Volkova E. M. 2021. Ekologicheskie i floristicheskie razlichii dvukh tipov soobshchestv shirokolistvennykh lesov na Srednerusskoi vozvysheynosti [Ecological and floristic differences of two types of broad-leaved forest communities on the Middle-Russian Upland] // Russian Journ. of Ecosystem Ecol. V. 6 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-2>
- Serebryakov I. G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii [Ecological morphology of plants]. Moscow. 380 p. (In Russian)
- Serebryakova T. I. 1977. Ob osnovnykh «arhitekturnykh modelyakh» travyanistykh mnogoletnikov i modusakh ikh preobrazovaniya [On the basic «architectural models» of herbaceous perennials and the modes of their transformation] // Бул. МОИР. Отдел биологических. V. 82. № 5. P. 112–128. (In Russian)
- Shitt P. G. 1952. Biologicheskie osnovy agrotekhniki plodovodstva [Biological basis of agricultural machinery for fruit growing]. Moscow. 360 p. (In Russian)
- Stamenov M. N. 2016. Strukturno-funkcional'noe raznoobrazie i kolichestvennye priznaki dvukhletnykh pobegovykh sistem u pregenerativnykh osobei *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) v razlichnykh usloviyakh osveshcheniya v tsentre Evropeiskoi Rossii [Structural and functional diversity and quantitative parameters of two-year shoot systems of pregenerative individuals of *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) in different light conditions in the central part of European Russia] // Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. 3. Biologia. № 1. P. 49–61. (In Russian)
- Stamenov M. N. 2020. Polivariantnost' gabitusa virginil'nykh i molodykh generativnykh osobei *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) v fitotsenozakh basseina Verkhnei i Srednei Oki [Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) in phytocoenoses of the Upper and Middle Oka river] // Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy. V. XIV. N 1. P. 66–90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066> (In Russian)
- Tsarev A. P., Pogiba S. P., Trenin V. V. 2003. Seleksiya i reproduksiya lesnykh drevesnykh porod: Uchebnik [Breeding and Reproduction of Forest Tree Species. The textbook for high schools]. Moscow. 520 p. (In Russian)
- Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' [Eastern European forests: Holocene history and modernity]. 2004. Moscow. Book 1. 479 p. Book 2. 575 p. (In Russian)
- Zhuravleva I. A., Bobrov Yu. A. 2012. Struktura monokarpicheskikh pobegov polukustarnika *Solanum dulcamara* L. (*Solanaceae*) [Structure of *Solanum dulcamara* L. (*Solanaceae*) semishrub monocarpic shoots] // Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologia. V. 17. № 1. P. 32–42. (In Russian)

Сведения об авторах

Stamenov Miroslav Naichev
к. б. н., н.с. лаборатории моделирования экосистем
Институт физико-химических и биологических проблем
почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пушкино
E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Stamenov Miroslav Naichev
Ph. D. in Biological Sciences, Researcher of the laboratory of ecosystem modeling
Institute of physicochemical and biological problems
in soil sciences of the RAS, Pushchino
E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru