

---

## АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

---

УДК 581.412; 581.44; 581.52

### АРХИТЕКТУРА КРОНЫ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОСОБЕЙ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) В ФИТОЦЕНОЗАХ ТУЛЬСКИХ ЗАСЕК

© М. Н. Стаменов  
M. N. Stamenov

Crown architecture of the reproductive individuals of *Quercus robur* L.  
in the phytocoenoses of the Tul'skiye Zaseki

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. Проанализирована организация кроны у генеративных особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в фитоценозах природной зоны широколиственных лесов на примере Тульских засек в пределах музея-заповедника «Ясная Поляна» и прилегающих кварталов Малиновой засеки. Исследованы особи одноствольной жизненной формы, произрастающие в широколиственных и мелколиственно-широколиственных лесах разной степени пространственной неоднородности, а также в условиях свободного роста. Установлено, что особенности конфигурации, нарастания и ветвления основных конструктивных осей кроны сводятся к нескольким архитектурным типам (АТ). АТ генеративного периода онтогенеза сформированы в результате качественного и количественного преобразования АТ виргинильного онтогенетического состояния. Отмечены девять из десяти выделенных ранее путей трансформации кроны. К ним относятся акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола, базипетальное отмирание побеговых систем, образование вторичной кроны, отклонение ствола от ортотропного роста, усиление полиархического плана организации ствола, тенденция к пониканию ветвей, нарушение зонирования кроны, усиление полиархического плана организации ветвей и проявление процессов немедленной реитерации. Наиболее распространенным путем является акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола. Также большую роль в трансформации кроны играют усиление полиархического плана организации ствола и ветвей и проявление процессов немедленной реитерации. Мы предполагаем, что основным экологическим фактором, влияющим на архитектуру кроны в генеративном периоде онтогенеза, выступает уровень освещенности. Это проявляется в том, что исходная организация побеговых систем особи лучше всего сохраняется у солитеров на мезофитных лугах и вдоль берега водохранилища на р. Воронка. Крона у свободнорастущих особей претерпевает в ходе онтогенеза преимущественно количественные изменения. В условиях сомкнутого роста старение особи, помимо количественных, сопровождается и качественными изменениями. Они заключаются прежде всего в охвате крупных осей кроны симподиальными побеговыми комплексами. Подобные явления особенно выражены у особей в древостоях музея-заповедника «Ясная Поляна».

Ключевые слова: дуб черешчатый, *Quercus robur* L., биоморфология, габитус, архитектура кроны, Тульские засеки, Ясная Поляна.

Abstract. Crown architecture in reproductive individuals of *Quercus robur* L. in phytocoenoses of the temperate broad-leaf forests biome by the case of the Tulskie zaseki forest area within the Yasnaya Polyana museum and Malinovaya Zaseka was analyzed. The individuals growing in spatially heterogeneous broadleaf and small-broadleaf forests as well as open-growth individuals were researched. The individuals belong to the one-trunk life form. It was found that the features of configuration, increment and ramification of the main crown structural axes were reduced to several architectural types (AT). The AT of the reproductive period of ontogenesis were formed by qualitative and quantitative transformation of the virginal AT. Nine out of ten ways of the crown transformation that had been described before were detected. They include acropetal mortality of the branches from the trunk, basipetal mortality of the shoot systems, 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 common way of transformation is acropetal mortality of the branches from the trunk. Increase of the polyarchic plan of organization in trunk and branches and immediate reiteration also play an important role in the crown

transformation. The main ecological factor influencing the crown architecture in the reproductive period of ontogenesis is the light level. It's manifested in the fact that the most survived initial organization of shoot systems is expressed in the open-growth individuals that grow in the mesophytic meadows and along the bank of the Voronka reservoir. During ontogeny the crowns of the open-growth individuals are changing mainly quantitatively. Aging of the close-growth individuals is also accompanied by spreading of sympodial shoot complexes within the main axes of the crown. Such phenomena are especially expressed in individuals of the forest within the Yasnaya Polyana museum.

Keywords: petiolate oak, *Quercus robur* L., biomorфология, habitus, crown architecture, Tul'skiye Zaseki, Yasnaya Polyana.

DOI: 10.22281/2686-9713-2022-1-5-27

## Введение

Под действием многовекового антропогенного пресса в пределах природной зоны широколиственных лесов сохранились только отдельные малонарушенные лесные массивы (Vostochnoevropskie, 1994). В частности, к ним относится полоса засечных многовидовых лесов, протянувшаяся от бассейна р. Жиздра на границе Калужской и Брянской областей через всю Тульскую область до юга Подмосковья и далее в Рязанскую область. Эти леса издавна играли большую оборонную роль в охране молодого Русского государства от набегов кочевых народов, что позволило им избежать массовых рубок и хозяйственного освоения (Bobrovsky, 2002). Несмотря на интенсивную эксплуатацию массивов широколиственных лесов вокруг Тулы в связи с развитием отечественной металлургии в последние столетия, до сегодняшнего дня в Тульской области сохранились обширные участки высоковозрастных полидоминантных древостоев. Кроме природоохранной ценности часть этих лесов имеет также и большое культурно-историческое значение. Так, имение всемирно известного русского писателя и мыслителя Л. Н. Толстого «Ясная Поляна» расположено именно в окружении дубрав Засечной черты. Очевидно, что как целые экосистемы, так и отдельные компоненты этих уникальных лесов нуждаются в комплексном изучении.

Эдификатором широколиственных лесов запада Европейской России вообще и Калужских и Тульских Засек в частности является дуб черешчатый (*Quercus robur* L.). Однако некоторые и притом довольно существенные аспекты биоэкологии *Q. robur* освещены и особенно систематизированы в явно недостаточной степени. К ним прежде всего относятся вопросы организации побеговых систем и морфогенеза жизненных форм (ЖФ) в широком спектре экологических ниш, которые *Q. robur* способен заселять. Между тем, биоморфология в последние десятилетия приобретает характер системного интегрирующего учения не только в ботанике, но и в теоретической биологии в целом (Nukhimovsky, 1997; Savinykh, Cheryomushkina, 2015). Поэтому анализ организации ЖФ как способов реализации генотипа, тем более при понимании модульной природы растений (Marfenin, 1999), не теряет своей актуальности. Анализируя изученность биоморфологии *Q. robur*, необходимо отметить прежде всего классическое описание онтоморфогенеза у И. Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962). Однако в целом исследователи уделяли большее внимание уровню всей ЖФ (Belostokov, 1974; Ivanova, Mazurenko, 2013), в то время как более низкие иерархические уровни побеговых систем, с одной стороны, и типы конструкций в пределах ЖФ, с другой стороны, до последнего времени оставались фактически непроработанными. В связи с этим автором была предложена типология габитусов у молодых особей *Q. robur*, переходящих в генеративный период онтогенеза (Stamenov, 2020). Затем она была адаптирована к взрослым деревьям, составляющим древостой (Stamenov, 2021). Учитывая широкий экологический диапазон исследуемого вида (Novosel'tsev et al., 1985) вкупе с его морфологической пластичностью (Tsarev et al., 2003), представляется вполне закономерным изучать конструкцию побегового тела и организацию ЖФ *Q. robur* в различных физико-географических регионах на территории его ареала. Поэтому целью работы является анализ архитектуры кроны генеративных особей *Q. robur* в сомкнутых и открытых сообществах Тульских засек в районе г. Тула.

## Объекты и методы исследования

Исследования проводили в 2020 и 2021 гг. на территории музея-усадьбы «Ясная Поляна» и прилегающих лесных массивов, которые относятся к историческим Тульским засекам, а именно – к Малиновой засеке. Район исследований расположен на границе городского округа Тула и Щёкинского р-на Тульской области (рис. 1). В физико-географическом отношении он приурочен к северной части Среднерусской возвышенности и представляет собой волнистую равнину с овражно-балочной сетью, уклонами до 20° и перепадами высот от 195 до 250 м (Lesa..., 2006).

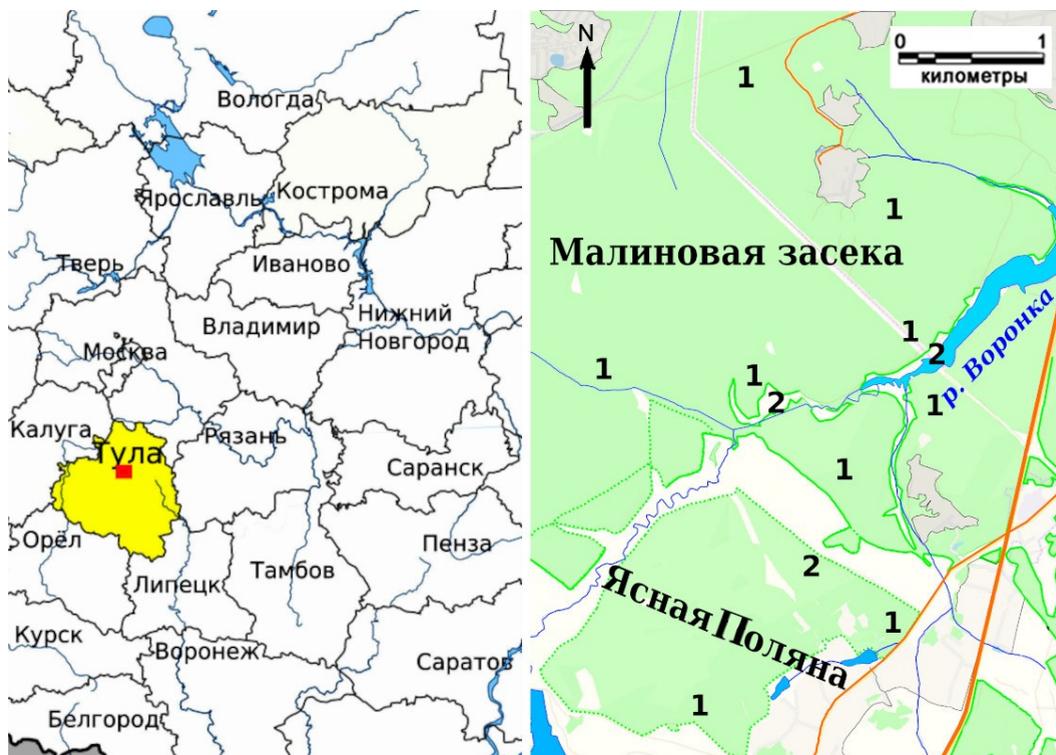


Рис. 1. Район исследований. 1 и 2 – сомкнутые и открытые типы местообитаний соответственно.

Fig. 1. Study area. 1 and 2 – closed and open habitat types respectively.

Климат местности, как и всей Тульской области, умеренно-континентальный. Средне-многолетняя температура воздуха – 4,4° С, при этом средняя температура января – –9,8° С, июля – 18,6° С. Абсолютный минимум – –44° С. Вегетационный период длится 138 дней (с 6 мая по 20 сентября). Продолжительность холодного периода составляет 150 дней. Устойчивый снежный покров образуется 20 ноября – 1 декабря, его продолжительность составляет 135 дней. Высота снежного покрова достигает обычно 50–55 см. Последние весенние заморозки приходятся на 8–10 мая, самые ранние осенние заморозки зафиксированы 28–29 сентября. Радиационный баланс для территории Тульских засеков в целом составляет 30 ккал/год. В районе «Ясной Поляны» в год выпадает 526 мм осадков. Из них на апрель–октябрь приходится 369 мм, а на ноябрь–март – 157 мм. В течение года незначительно преобладают западные и юго-западные ветры (Lesa..., 2006).

Почвообразующими породами района исследований на водоразделах являются водораздельные суглинки элювиально-делювиального генезиса, в поймах рек – аллювиальные отложения (крупнопылеватые суглинки), по склонам оврагов и балок – делювиальные отло-

жения с гравием и щебнем. На водоразделах преобладают светло-серые лесные оподзоленные почвы, на пологих водораздельных склонах – серые лесные почвы. При близком залегании грунтовых вод представлены болотные низинные почвы. К склонам оврагов и балок приурочены дерново-подзолистые слаборазвитые почвы (Lesa..., 2006).

С точки зрения лесорастительного районирования (Курнаев, 1973), исследуемый район относится к Центральному округу зоны широколиственных лесов Скандинавско-Русской провинции Евразийской лесной области умеренного пояса. В Тульских засеках, в пределах которых расположен район исследований, дубовые леса произрастают в центре ареала, при оптимальном соотношении тепла и влаги (Lesa..., 2006). На территории музея-усадьбы и в прилегающей части Малиновой засеки представлены дубово-липовая, липовая и ясеневодубово-липовая формации (Lesa..., 2006). Так называемые мемориальные леса в черте музея-заповедника образованы древостоями в возрасте 90–250 лет. Деревья старше 150–170 лет очень редки и сохранились только в отдельных участках леса (в частности, Чепыж), которые никогда не проходились сплошными рубками. Кроме широколиственных лесов, особи *Q. robur* также произрастают в берёзово-осиновых посаженных лесах (Абрамовская посадка, Осинник), по опушкам еловых посадок (Ёлочки над Грумантом) и на полянах. Леса Малиновой засеки в целом более молодые (60–85 лет) и включают крупные парцеллы с преобладанием или значительным участием *Populus tremula* L. и *Betula pendula* Roth. Однако и здесь представлены локусы и единичные особи *Q. robur* старше 100–140 лет. В пределах Малиновой засеки солитеры *Q. robur* также встречаются вдоль берегов р. Воронка.

В районе исследований ценопопуляции *Q. robur* характеризуются очень неравномерной плотностью локусов. Она составляет 1–8 особей на пробную площадь (ПП) размером 20 × 20 м. Иногда одна особь обнаруживается на территории размером примерно 70 × 70 м (молодые мелколиственно-липовые насаждения в Малиновой засеке). В связи с этим автор учитывал как единичные особи на маршруте, так и особи на ПП размером 20 × 20 м. Были охвачены следующие типы местообитаний (ТМ) особей *Q. robur* с учётом горизонтальной неоднородности сообществ в формациях широколиственных лесов и мезофитных лугов.

1) Парцеллы в сомкнутых широколиственных и мелколиственно-широколиственных лесах с преобладанием *Tilia cordata* Mill. в первом подъярусе древостоя. 40 и 3 средневозрастных и старых генеративных особи соответственно в «Ясной Поляне»; 150 и 5 особей тех же состояний в лесах Малиновой Засеки.

2) Парцеллы в сомкнутых лесах с преобладанием *T. cordata* (реже – *B. pendula* и *Acer platanoides* L.) во втором подъярусе древостоя. Особи *T. cordata* могут быть представлены немного- и многоствольной ЖФ, а также иметь рядовое размещение. 5 и 23 средневозрастных генеративных особей в лесах «Ясной Поляны» и Малиновой засеки соответственно.

3) Ока размером не менее 10 × 10 м в древостоях разных типов. 30 и 2 средневозрастных и старых генеративных особи в «Ясной Поляне»; 76 и 1 особь тех же состояний в Малиновой Засеке.

4) Разреженный, фактически «парковый» дубовый древостой в районе гостиничного комплекса «Ясная Поляна». 4 и 9 средневозрастных и старых генеративных особей, а также 1 сенильная особь.

5) Опушки древостоев, в условиях которых у особей формируются асимметричные кроны, ориентированные в открытое пространство. 14 и 2 средневозрастных и старых генеративных особей в «Ясной Поляне»; 17 средневозрастных генеративных особей в Малиновой засеке.

6) Поляны («Ясная поляна») и мезофитные луга (Малиновая засека). 5 средневозрастных генеративных особей на «Ясной Поляне»; 8 и 2 средневозрастных и старых генеративных особей, 1 сенильная особь в Малиновой засеке.

7) Тальвеги лесных оврагов, представляющие собой протяжённые окна с сильным теневым эффектом от деревьев выше по склону. 4 особи в Малиновой засеке.

8) Береговая зона водохранилища на р. Воронка на расстоянии нескольких метров от уреза воды. 5 особей в Малиновой засеке.

Всего проанализировано строение кроны у 407 особей.

Организацию кроны изучали у особей *Q. robur* одноствольной ЖФ с нормальной и пониженной жизненностью средневозрастного (g2) и старого (g3) генеративного, а также сенильного (s) онтогенетических состояний. Онтогенетические состояния и категории жизненности были определены по применяемой в популяционно-онтогенетических исследованиях деревьев методике (Evstigneev, Korotkov, 2016). В каждом типе сообществ у 5–10 особей измеряли высоту, диаметр на высоте груди и радиус кроны по четырём взаимно перпендикулярным векторам. Высота особей *Q. robur* в сомкнутых древостоях составляет 28–32 м, диаметр – 45–80 см, радиус кроны – 7,5–9 м, при этом в молодых липняках и липоберезняках лесах особи *Q. robur*, как правило, несколько ниже 30 м и достигают диаметра 45 см. На открытых пространствах и по опушкам древостоев особи достигают высоты 27–29 м и диаметра 70–100 см при радиусе кроны до 10–13 м.

Анализ архитектуры кроны особей базировался на развиваемых автором представлениях о типологии архитектурной единицы (АЕ) у *Q. robur* (Stamenov, 2020) и преобразовании типов в онтогенезе (Stamenov, 2021). Согласно данным представлениям, АЕ исследуемого вида реализуется через ряд архитектурных типов (АТ). АТ является фактически «подразделением» ЖФ дерева. Особи, принадлежащие к определённому АТ, обладают сходными чертами нарастания, конфигурации и ветвления осевых структур кроны. Поскольку в регионе, где было впервые зафиксировано существование АТ у *Q. robur* (бассейн Верхней и Средней Оки в Калужской и Московской областях), каждый АТ демонстрирует хорошее соответствие условиям экотопа, прежде всего, уровню освещённости, АТ и были названы по экотопическому принципу:

а) «Луговой» (открытые пространства) – яйцевидная крона, ортотропный гемисимподиальный ствол, ярусы ветвей, две неравные высотные зоны кроны из плагиотропных и косонаправленных прямых либо анизотропных ветвей, гемисимподиальное нарастание основной массы ветвей, регулярное ветвление главной оси ветви, разнообразие структурных вариантов ветвления двухлетних побеговых систем (ДПС), годовые побеги длиной 20–40 (до 70) см в составе скелетных осей;

б) «Опушечный» (березняки и сосняки с редким подлеском и ГАР-мозаикой) – цилиндрическая крона, ортотропный гемисимподиальный ствол, ярусы ветвей редки, а крона не зонирована по высоте, преобладание плагиотропных ветвей либо сочетание плагиотропных и косонаправленных ветвей в кроне, гемисимподиальное нарастание основной массы ветвей, ветвление ДПС в целом однообразное с преобладанием систем с 1–2 сильными боковыми побегами, годовые побеги длиной 10–40 см в составе скелетных осей;

в) «Лесной 1» и «Лесной 2» (сложные по строению сосняки и березняки) – крона цилиндрической («Лесной 1»), воронко-, зонтико- или флаговидной («Лесной 2») формы, ортотропный ствол («Лесной 1») либо Y-, T-, L-образная система из ствола и замещающих его осей («Лесной 2»), нарастание ствола смешанное со значительным участием симподиев, ветвление ствола нерегулярное, крона не зонирована, а ветви отличаются разнообразной конфигурацией и направлением роста, в системе ветви образуются как гемисимподиальные, так и симподиальные структуры с проявлениями ложной неравной дихотомии и сложным геометрическим контуром, разнообразие вариантов ветвления ДПС низкое, в составе осей различного порядка многочисленны годовые побеги короче 10 см.

Терминология, описывающая нарастание, приведена по Е. Л. Нухимовскому (Nukhimovsky, 1997). Применена система иерархических уровней кроны, разработанная коллективом учёных из СПбГУ под руководством И. С. Антоновой (Antonova, Fatianova, 2016). При этом автором (Stamenov, 2020) введён дополнительный иерархический уровень кроны – многолетняя побеговая система (МПС).

Развивая представление о типологической организации АЕ у *Q. robur*, автор проанализировал пути преобразования АТ в генеративном периоде онтогенеза у особей, произраста-

ющих в нагорных и байрачных дубравах северной лесостепи в Тульской области (Stamenov, 2021). Были выявлены признаки живой и отмершей частей кроны, по которым определяется «исходный» АТ особи:

1. «Луговой» – гемисимподиальное и в целом «ровное» нарастание ствола, косонаправленные ветви и ложные мутовки на стволе;
2. «Опушечный» – гемисимподиальное нарастание ствола с небольшими «волнами», чередование косонаправленных и плагиотропных ветвей;
3. «Лесные» – регулярное образование симподиальных структур в составе скелетных осей кроны.

Также были выделены пути трансформации исходных АТ. Они проранжированы по уровню преобразования кроны: основные и неосновные (дополнительные). У каждой особи за основной принят только один путь трансформации кроны, но при этом может реализовываться различный набор дополнительных путей:

- 1) акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола – основной путь трансформации в отсутствие качественных изменений в кроне;
- 2) базипетальное отмирание побеговых систем (сверху вниз, от периферии к центру);
- 3) снижение частоты ветвления ствола;
- 4) образование вторичной кроны – основной путь трансформации при редукции первичной кроны; в зависимости от отношения диаметра вторичной ветви к стволу или к скелетной оси, а также от глубины восстановления исходной архитектуры особи подразделяется на «Эфемерное», «Обрастающее», «Реитеративное частичное» и «Реитеративное полное».
- 5) отклонение ствола от ортотропного роста – основной путь трансформации в том случае, если ствол на половине высоты переходит к диагональному росту или на трети высоты – к горизонтальному росту;

6) усиление полиархического плана организации ствола – основной путь трансформации при значительной смене типа нарастания ствола и последовательном, «серийном» разделении ствола на замещающие скелетные оси, которые принимают на себя основную функцию по заполнению горизонтального пространства вокруг особи вместо ветвей; в зависимости от направления роста осей, замещающих ствол, и отношений между ними, выделяются «Волнисто-извилистый», «L-образный», «Дихазально-плейохазиальный» и «Чашеили бокаловидный» типы данного пути;

- 7) тенденция к пониканию ветвей – основной путь трансформации при переходе к сводчато-арочной форме не менее, чем у трети ветвей, начиная с середины кроны;
- 8) нарушение зонирования кроны;

9) усиление полиархического плана организации ветвей – основной путь трансформации при массовом образовании симподиев на ветвях разных высотных уровней кроны; с учётом геометрии симподиальных побеговых комплексов путь подразделяется на «Волнисто-извилистый», «Зигзагообразный», «Поворотный», «Лестничный» и «Смешанный» типы;

10) проявление процессов немедленной реитерации – основной путь трансформации в таких ситуациях, когда реитеративная ось или их комплекс на стволе выступают единственными агентами захвата горизонтального пространства, а по вертикальному развитию приближаются к стволу, либо многократно превышают по силе развития прочие ветви; исходя из положения оси-реитерата в системе скелетных осей кроны и степени воспроизводства АЕ особи, выделены такие типы немедленной реитерации, как «Единичная частичная», «Единичная полная», «Щитковидная полная», «S-образная полная» и «Гребенчатая».

Таким образом, для анализа архитектуры кроны генеративных особей *Q. robur* в ТМ Тульских заповедников в районе музея-усадьбы «Ясная Поляна» был применен такой подход, при котором устанавливался исходный АТ особи, а затем описывались и ранжировались по силе воздействия качественные и количественные преобразования кроны. С учётом специфики сомкнутых высоковозрастных древостоев в зоне широколиственных лесов были выявлены новые типы в пределах уже описанных путей трансформации кроны.

## Результаты исследования

Установление исходных АТ исследованных особей указывает прежде всего на преобладание в большинстве ТМ «Лугового» АТ (рис. 2). Однако обращает на себя внимание и довольно высокая доля особей «Опушечного» АТ в тех ТМ музея-усадьбы (реже – Малиновой засеки), которые образованы элементами ГАР-мозаики или представляют собой опушки древостоев. В этих условиях особи «Лугового» и «Опушечного» АТ составляют практически равные доли (рис. 2). Преобладание особей «Опушечного» АТ отмечено только в разреженном древостое. «Лесные» же АТ не играют сколь-нибудь значимой роли в представленности АТ в изучаемом районе.

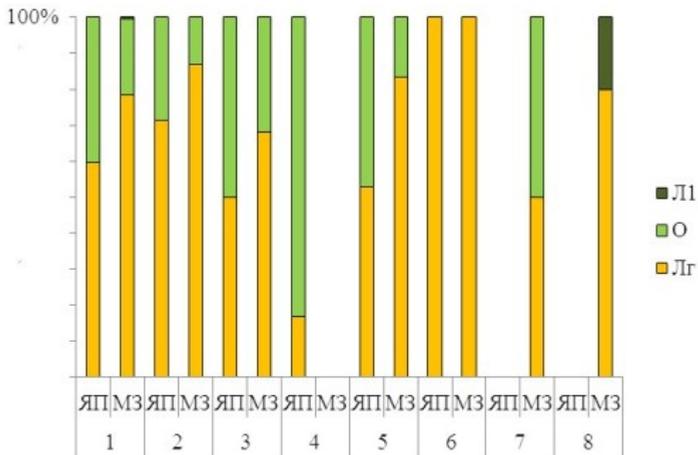


Рис. 2. Распределение исходных архитектурных типов (АТ) у особей *Quercus robur* L. в типах местообитаний (ТМ) музея-усадьбы «Ясная Поляна» и Малиновой засеки.

По оси абсцисс приведены номера ТМ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». ЯП и МЗ – ТМ «Ясной Поляны» и Малиновой засеки соответственно. АТ: Лг – «Луговой», О – «Опушечный», Л1 – «Лесной 1».

Fig. 2. Distribution of the initial architectural types (AT) in the individuals of *Quercus robur* L. in the habitat types (HT) of the Yasnaya Polyana museum-reserve and Malinovaya Zaseka.

On the x-axis the numbers of the HT according to the list in the chapter «Objects and methods of research» are shown. ЯП and МЗ are the HT of the Yasnaya Polyana museum and Malinovaya Zaseka respectively. AT: Лг – «Meadow», О – «Margin», Л1 – «Forest 1».

Мы решили проанализировать изменчивость в пределах АТ, используя такой критерий, как преобладающее направление роста и/или контур скелетной ветви от ствола (рис. 3). В сообществах музея-усадьбы преобладают особи «Лугового» АТ с дугообразным выгибом ветвей. В целом такая же картина прослеживается и в ТМ Малиновой засеки, за исключением разреженных древостоев в тальвегах оврагов и солитеров на лугах. Что касается «Опушечного» АТ, то ТМ музея-усадьбы и Малиновой засеки различаются прежде всего по доле особей с преобладанием плагиотропных и косонаправленных ветвей и особей без выраженного преобладания какого-либо направления роста (рис. 3).

Развивая представление о путях преобразования кроны и их интенсивности, автор выделил три уровня преобразования по силе их проявления. Для этого уровень дополнительного пути был разделён на сильный и слабый. Ниже, характеризуя каждый путь, приводятся критерии отнесения его к основному, дополнительному сильному и дополнительному слабому. Распределение особей *Q. robur* по основным путям трансформации показывает, что преобладающим является акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола (рис. 4). На втором месте стоят либо усиление полиархического плана организации ствола, либо проявление процессов немедленной реитерации. Наибольшая доля «нетрансформированных» особей характерна для лугов Малиновой засеки.

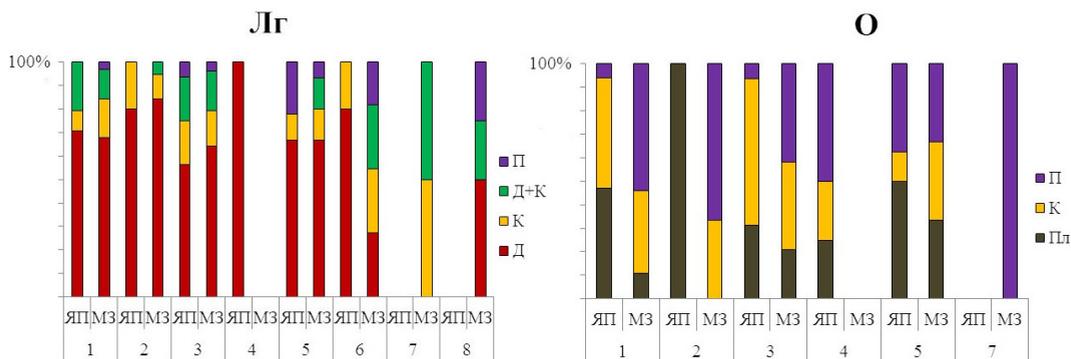


Рис. 3. Распределение особей *Quercus robur* L. по направлению роста и/или контуру скелетных ветвей в типах местообитаний (ТМ) музея-усадьбы «Ясная Поляна» и Малиновой засеки.

По оси абсцисс приведены номера ТМ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». ЯП и МЗ – ТМ «Ясной Поляны» и Малиновой засеки соответственно. Лг и О – диаграммы распределения для особей исходных архитектурных типов «Луговой» и «Опушечный» соответственно. Ветви: Д – дугообразные, К – косонаправленные, Д+К – равные доли дугообразных и косонаправленных ветвей в кроне, П – прочие, Пл – плагиотропные.

Fig. 3. Distribution in the individuals of *Quercus robur* L. by the growth direction and/or shape of the skeletal branches in the habitat types of the Yasnaya Polyana museum and Malinovaya Zaseka respectively.

Лг and O are the distributions for the individuals of the initial «Meadow» and «Margin» architectural types respectively. Branches: Д – arched, К – slanted, Д+К – equal shares of arched and slanted branches within the crown, П – the others, Пл – plagiotropic.

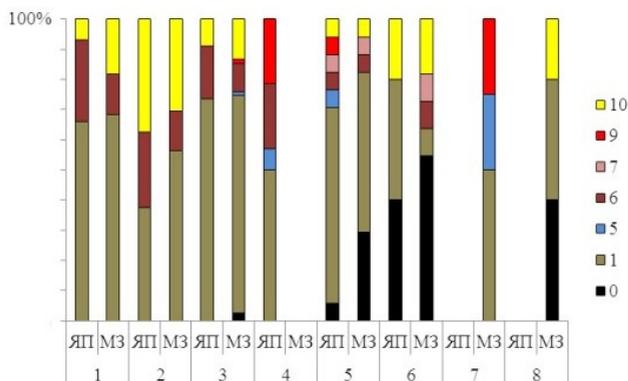


Рис. 4. Основные пути трансформации исходных архитектурных типов у генеративных особей *Quercus robur* L. в типах местообитаний (ТМ) музея-усадьбы «Ясная Поляна» и Малиновой засеки.

По оси абсцисс приведены номера ТМ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». ЯП и МЗ – ТМ «Ясной Поляны» и Малиновой засеки соответственно. Пути трансформации: 0 – нетрансформированный; 1 – акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола; 5 – отклонение ствола от ортотропного роста; 6 – усиление полиархического плана организации ствола; 7 – тенденция к понижанию ветвей; 9 – усиление полиархического плана организации ветвей; 10 – проявление процессов немедленной реитерации.

7 – тенденция к понижанию ветвей; 9 – усиление полиархического плана организации ветвей; 10 – проявление процессов немедленной реитерации.

Fig. 4. The main ways of transformation of the initial architectural types in the reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the habitat types (HT) of the Yasnaya Polyana museum and Malinovaya Zaseka.

On the x-axis the numbers of the HT according to the list in the chapter «Objects and methods of research» are shown. ЯП and МЗ are the HT of the Yasnaya Polyana museum and Malinovaya Zaseka respectively. Ways of transformation: 0 – non-transformed; 1 – acropetal mortality of the branches from the trunk; 5 – trunk deviation from the orthotropic growth direction; 6 – increase of the polyarchic plan of organization in trunk; 7 – trend of branch drooping; 9 – increase of the polyarchic plan of organization in branches; 10 – immediate reiteration.

Кратко охарактеризуем пути трансформации кроны и уровни их проявления. Также приведем отличия от реализации этих путей в сообществах северной лесостепи (Stamenov, 2021) – в фитоценозах музея-заповедника «Куликово поле».

**Нетрансформированный** исходный АТ описан только у особей исходно «Лугового» АТ. У него сохраняются обе зоны кроны (рис. 5: 1).

Как правило, высота живой кроны составляет 80–90% от высоты всей особи. Нижняя зона кроны состоит из 1–4 ветвей и занимает 5–20% высоты всей живой кроны. У старой осо-

би-солитера на поляне внутри массива относительно молодого леса Малиновой засеки протяжённость нижней зоны кроны достигает 25% от высоты всей живой кроны; зона состоит из 7 ветвей с изломами, волнами и ложными дихоподиями в горизонтальной и вертикальной плоскостях на главной оси.

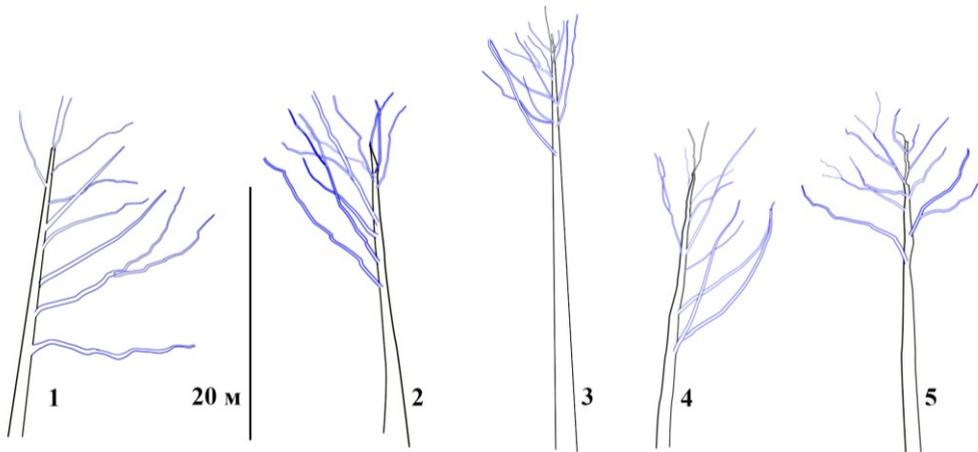


Рис. 5. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в типах местообитаний (ТМ) музея-усадьбы «Ясная Поляна» (1) и Малиновой засеки (2–5), исходный архитектурный тип (АТ) которых не подвергся существенной трансформации (1), и особи, основным путём трансформации кроны у которых выступает акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола (2–5). Исходный АТ у всех особей – «Луговой». ТМ: 1 – опушка линейного насаждения между полем и поляной; 2 – опушка широколиственного леса с мелколиственной примесью; 3 – сомкнутый широколиственный лес; 4 и 5 – парцелла с *Tilia cordata* Mill. во втором подъярусе древостоя. Чёрным цветом показан ствол, синим – скелетные ветви от ствола.

Fig. 5. Middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the habitat types (HT) of the Yasnaya Polyana museum (1) and Malinovaya Zaseka (2–5) with the non-transformed initial architectural type (AT) (1) and individuals with the acropetal mortality of the branches from the trunk as a main way of the crown transformation (2–5). The initial AT in all individuals is «Meadow» one. HT: 1 – margin of the tree row between the glade and field; 2 – margin of the broadleaf forest with small-leaved species; 3 – closed broadleaf forest; 4 and 5 – a parcel with *Tilia cordata* Mill. in the second canopy sublayer. Trunk and skeletal branches from the trunk are shown with the black and blue colors respectively

В целом у большинства «нетрансформированных» особей ветви внизу кроны растут плагиотропно, но с отдельными средними или крупными волнообразными или ступенчатыми изгибами. Вторая зона кроны состоит преимущественно из 8–16 гемисимподиальных косонаправленных анизотропных и изотропных ветвей, 20–80% которых несут хорошо развитые, как правило, гипотонные МПС (до четырех на ветвь). При приближении к старому генеративному состоянию усиливается симподиальное нарастание и сокращается длина годичных побегов в терминальных зонах ветвей. Кроме того, чаще образуются эпитонные МПС, главная ось которых состоит на значительном протяжении из симподиев и включает L-образные структуры. Таким образом, дополнительными путями трансформации у тех особей, у которых не выражен основной путь трансформации, чаще всего выступает усиление полиархического плана организации ветвей. Различными его типами охватываются отдельные ветви и их фрагменты. По мере старения особи полиархический план организации у ветвей усиливается. Кроме того, у «нетрансформированных» особей отмечены единичные реинтераты, а также ветви с выгибом внутрь кроны.

**1. Акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола** отмечено у особей всех АТ во всех ТМ (рис. 5: 2–5). Если особь в ходе онтогенеза преобразуется только по данному пути, то в сомкнутых средне- и старовозрастных древостоях, в том числе в окнах малого и среднего размера, живая крона занимает 30–50% от высоты всей особи и редко содержит больше 10 ветвей (чаще – 5–7). На опушках этот показатель составляет 50–75%, а в разреженных древостоях

по тальвегам оврагов – 70–80%. При этом число живых ветвей в таких условиях может достигать 15–20. У 30–55% особей, для которых отмирание ветвей вверх по стволу выступает основным путём трансформации кроны, в древостоях с GAP-мозаикой и без неё, а также по опушкам древостоев не выражены сильные дополнительные пути трансформации. В то же время акропетальное отмирание ветвей в качестве дополнительного пути характерно более чем для 95% особей в древостоях разной степени мозаичности и по их границам. Этот путь занимает третье место по распространённости среди дополнительных сильных путей трансформации кроны в ТМ «Ясной Поляны» и первое – в ТМ Малиновой засеки. Слабым этот путь становится у отдельных особей на опушках древостоев тогда, когда сохраняется часть нижней зоны кроны либо отмирают ветви «внутри» второй зоны кроны, а в нижней зоне кроны, напротив, ветви сохраняются.

**2. Базипетальное отмирание побеговых систем** отмечено только у двух старых генеративных особей. У особи, растущей на лугу между лесным массивом Малиновой засеки и водохранилищем на р. Воронка, засохла вторая половина ствола вместе со всеми скелетными ветвями и верхняя четверть ветви-реитерата. В разреженных насаждениях возле гостиничного комплекса «Ясная Поляна» отмерли две ветви на разных высотных уровнях кроны. В первом случае базипетальное отмирание можно рассматривать как сильный, а во втором – как слабый дополнительный путь преобразования кроны.

**3. Снижение частоты ветвления ствола** не отмечено у особей *Q. robur* в исследованных ТМ.

**4. Образование вторичной кроны** зафиксировано у четырёх особей. У сенильной особи на лугу в пределах Малиновой засеки живые побеговые системы сохранились только на четырёх ветвях в нижней трети кроны. Они представлены «эфемерным» и «обрастающим» типами вторичного побегообразования с более чем 15 и с 4–5 вторичными побеговыми системами соответственно. Все они отходят от «верхней» стороны первичных ветвей и нарастают гемисимподиально. В верхней части кроны средневозрастной генеративной особи в окне древостоя Малиновой засеки на одной ветви сформированы три эпитонных вторичных оси, которые нарастают преимущественно моноподиально. Они относятся к «обрастающему» типу. У одной средневозрастной и двух старых генеративных особей в парковом насаждении возле гостиничного комплекса отмечены типы «реитеративный частичный» и «реитеративный полный». При частичной реитерации на обломе ветви сформировались две мощные вторичные оси, в целом продолжающие переходное между косым и плагиотропным направление роста первичной ветви. Полная вторичная реитерация заключается в образовании 1–2 ортотропных гемисимподиальных осей на обломе ствола и на скелетной ветви. У всех перечисленных особей образование вторичной кроны выступает в качестве слабого дополнительного пути преобразования исходного АТ.

**5. Отклонение ствола от ортотропного роста** в качестве основного пути трансформации заключается в плавном переходе ствола через дугообразный контур к плагиотропному или диагональному направлению роста (рис. 6: 1 и 2). При этом нарушается симметричность кроны, поскольку наиболее сильные ветви (2–3) располагаются на верхней стороне ствола и отходят ортотропно, зачастую с сильно выраженным полиархическим планом организации. Последний реализуется через распад оси ветви на искривлённые волнистые и L-/Г-образные оси замещения (ОЗ). В окнах ветви на нижней стороне ствола могут вообще не образовываться, на опушках они направлены плагиотропно или под небольшим углом по диагонали. К дополнительному данному пути трансформации можно отнести в том случае, когда плагиотропный или косо-наклонный отрезок ствола составляет меньше 1/4–1/5 от его длины.

**6. Усиление полиархического плана организации ствола.** Напомним кратко особенности типов, через которые реализуется данный путь трансформации (Stamenov, 2021).

а) «Волнисто-извилистый». Ствол нарастает с регулярными сдвигами и «волнами» разного масштаба. Поскольку в исследованных ТМ музея-усадьбы и Малиновой засеки подобный вариант симподиального нарастания охватывает обычно лишь верхнюю треть ствола, наличие «волнисто-извилистого» типа позволяет относить усиление полиархического плана организации ствола только к дополнительному пути трансформации кроны (рис. 7: 1).

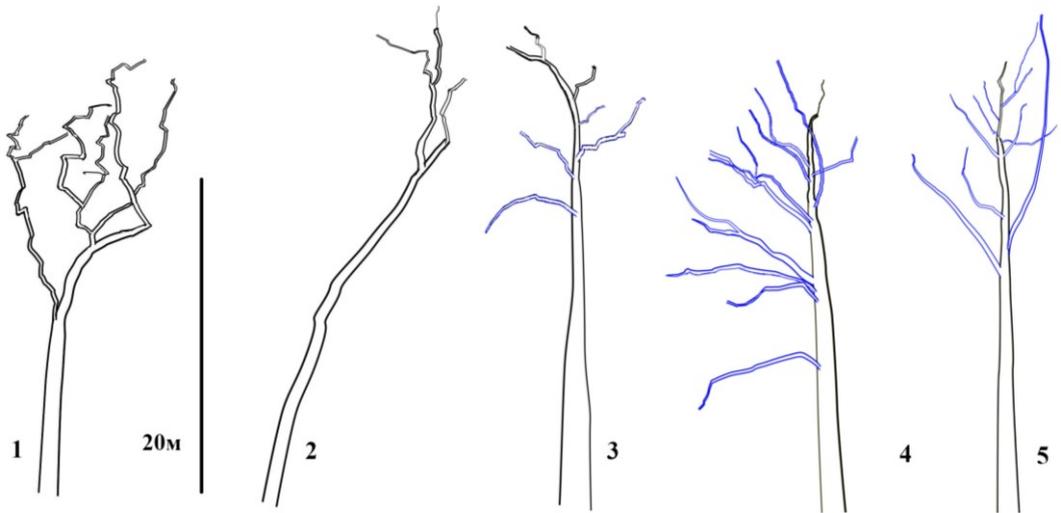


Рис. 6. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в типах местообитаний (ТМ) музея-усадьбы «Ясная Поляна» (1) и Малиновой засеки (2–5) с отклонением ствола от ортотропного роста (1 и 2), тенденцией к понижанию ветвей (3 и 4) и нарушением зонирования кроны (5) в качестве основного (1–3), сильного (4) и слабого (5) дополнительных путей трансформации кроны. Исходные архитектурные типы: 1–3 – «Опушечный», 4 и 5 – «Луговой». ТМ: 1–3 – окна в широколиственных лесах с мелколиственной примесью; 4 – опушка широколиственного леса у берега водохранилища на р. Воронка; 5 – сомкнутый широколиственный лес. Цветовые обозначения см. на рис. 5.

Fig. 6. Middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the habitat types (HT) of the Yasnaya Polyana museum (1) and Malinovaya Zaseka (2–5) with the trunk deviation from the orthotropic growth direction (1 and 2), trend of branch drooping (3 and 4) and disarrangement in crown zoning (5) as a main (1–3), strong (4) and weak (5) non-core way of the crown transformation. Initial architectural types: 1–3 – «Margin», 4 and 5 – «Meadow». HT: 1–3 – gaps in the broadleaf forests with small-leaved species; 4 – margin of the broadleaf forest long the bank of the Voronka reservoir; 5 – closed broadleaf forest. The color markings are given in the fig. 5.

б) «L-образный». Ствол во второй половине разделяется на плагиотропную или косо-направленную (более слабую) и ортотропную (более сильную) ОЗ (рис. 7: 4). Более слабая ОЗ может формировать ещё 2–3 поворота под прямым углом в вертикальной плоскости, а более сильная, фактически продолжающая ствол, – образовывать ещё 2–3 ложных L-образных дихоподия. Если размеры ОЗ из ложного дихоподия уступают размерам скелетных ветвей, а сама L-образная структура локализуется выше верхней трети ствола, то усиление полиархического плана ствола выступает только в роли дополнительного пути преобразования кроны.

в) и г) «Дихазально-плейохазиальный» (рис. 7: 2 и 3) и «чаше- или бокаловидный» (рис. 7: 5 и 6). Реализуясь через эти типы, усиление полиархического плана организации ствола становится основным либо дополнительным путём в зависимости от приуроченности скелетных ветвей (только на ОЗ ствола или также и на самом стволе), числа разделений на ОЗ ствола и высоты первого разделения. Для «чаше- или бокаловидного» типа, кроме того, значима степень искривления и выгиба ОЗ ствола. При этом высота живой кроны у отдельных особей с «дихазально-плейохазиальным» типом составляет менее 10%, что вызвано сохранением живых скелетных ветвей только на ОЗ 3–4 порядков разделения.

д) «S-образный». Этот тип не был отмечен ранее на «Куликовом поле». Он выявлен именно в ТМ Тульских засеки, у двух особей на территории музея-усадьбы «Ясная Поляна»: в качестве основного пути трансформации в сомкнутом древостое и в качестве дополнительного пути – у особи-солитера на поляне. Ствол образует двукратный перегиб в виде растянутой по длине буквы S.

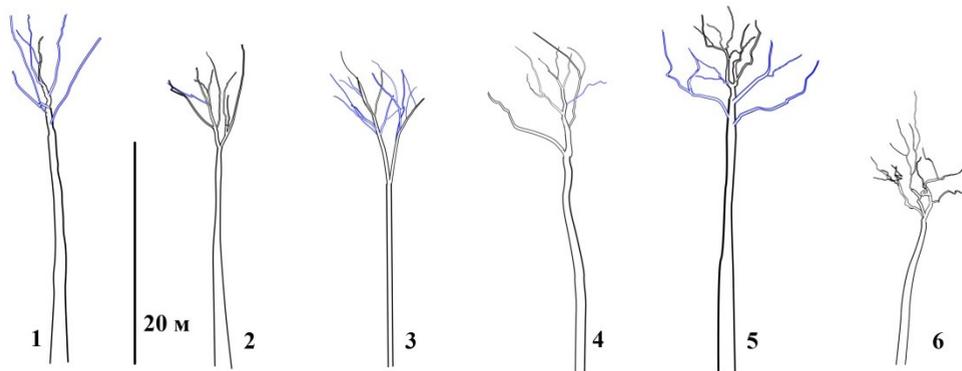


Рис. 7. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в типах местообитаний (ТМ) музея-усадьбы «Ясная Поляна» (5) и Малиновой засеки (1–4, 6), основным (2, 4–6) и сильным дополнительным (1 и 3) путём трансформации кроны у которых выступает усиление полиархического плана организации ствола. Исходные архитектурные типы: 1–3 – «Луговой», 4–6 – «Опушечный». ТМ: 1 и 2 – сомкнутые широколиственные леса с мелколиственной примесью; 3 и 4 – окна в широколиственных лесах с мелколиственной примесью; 5 – сомкнутый широколиственный лес; 6 – разреженная парцелла с *Tilia cordata* Mill. во втором подъярусе древостоя. Типы полиархического плана организации ствола: 1 – «волнисто-извилистый», 2 и 3 – «дихазально-плейохазиальный», 4 – «L-образный», 5 и 6 – «чаше- или бокаловидный». Цветовые обозначения см. на рис. 5.

Fig. 7. Middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the habitat types (HT) of the Yasnaya Polyana museum (5) and Malinovaya Zaseka (1–4, 6) with the increase of the polyarchic plan of organization in trunk as a main (2, 4–6) and strong non-core (1 and 3) way of the crown transformation. Initial architectural types: 1–3 – «Meadow», 4–6 – «Margin». HT: 1 and 2 – closed broadleaf forests with small-leaved species; 3 and 4 – gaps in the broadleaf forests with small-leaved species; 5 – closed broadleaf forest; 6 – a sparse parcel with *Tilia cordata* Mill. in the second canopy sublayer. Types of the polyarchic plan of organization in trunk: 1 – «wavy-tortuous», 2 and 3 – «dichasiopleyochasial», 4 – «L-shaped», 5 and 6 – «cup-shaped». The color markings are given in the fig. 5.

Распределение особей с усилением полиархического плана организации ствола различается между ТМ «Ясной Поляны» и Малиновой засеки. Так, в ТМ музея-усадьбы доля особей с «волнисто-извилистым» типом от общего числа особей с данным путём трансформации кроны составляет 35–70%, а у солитера на лугу усиление полиархического плана организации ствола реализуется только через «волнисто-извилистый» тип. В ТМ Малиновой засеки, напротив, преобладает «дихазально-плейохазиальный» тип (50–67%), достигая 100% у особей с полиархически преобразованным стволом в тальвегах оврагов и в парцеллах с берёзово-липовым вторым подъярусом древостоя. Доля особей с «L-образным» типом составляет 4–15% (наибольшая – в сомкнутых широколиственных лесах «Ясной Поляны»). Особи с трансформацией ствола по «чаше-или бокаловидному» типу составляет 20–30% от всех особей с полиархически трансформированным стволом в лесах «Ясной Поляны» (как сомкнутых, так и с GAP-мозаикой). При этом в ТМ Малиновой засеки данный тип обнаружен как у особей в древостоях (5–15%), так и на лугах и опушках (30–50%). У особей *Q. robur*, произрастающих в сомкнутых древостоях «Ясной Поляны» и Малиновой засеки, усиление полиархического плана организации ствола является вторым и третьим по распространению дополнительным путём преобразования кроны (до 30% и 7–15% от всех особей соответственно).

**7. Тенденция к пониканию ветвей** в исследованных ТМ Тульских засеки проявляется в том, что определённая доля ветвей особи образует выпуклый, то есть обращённый внутрь кроны выгиб разной степени приподнятости по отношению к основному направлению роста ветви (рис. 6: 3 и 4). В сомкнутых древостоях, на косо направленных ветвях, выгиб выражен слабо и присутствует на 1–3 ветвях. На опушках и у солитеров доля ветвей с выпуклостью составляет 1/3–2/3 от всех ветвей особи. В последнем случае поникание ветвей можно определить как основной путь трансформации кроны. При этом в акропетальном направлении наблюдается как уменьшение угла отхождения скелетной ветви, так и постепенный переход от сводчатого контура ветви (особенно в нижней зоне кроны) к относительно ровному.

**8. Нарушение зонирования кроны** характерно только для особей исходно «Лугового» АТ. Во второй зоне кроны, обычно во второй её половине или верхней трети одна, редко две ветви нарушают общее диагональное направление роста ветвей и растут плагитропно (рис. 6: 5). Это явление описано у двух особей в сомкнутых древостоях «Ясной Поляны», а также в следующих ТМ Малиновой засеки: у шести особей в сомкнутых древостоях, у двух особей в окнах древостоев и у одной особи, произрастающей на дне оврага. Этот путь трансформации кроны является слабым дополнительным.

**9. Усиление полиархического плана организации ветвей** реализуется через следующие типы.

а) «Волнисто-извилистый». Особи с данным типом составляют наиболее крупную фракцию среди всех особей с полиархически организованными ветвями (40–67% в сомкнутых древостоях и окнах). Напомним, что ветви данного типа нарастают волнисто-симподиально с разной степенью извилистости.

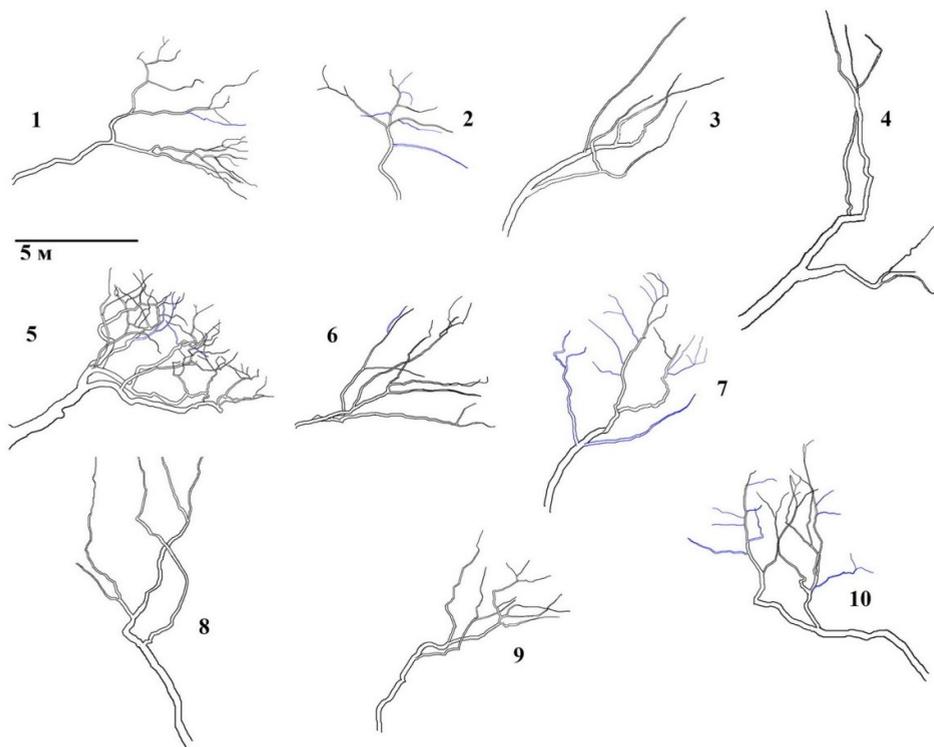


Рис. 8. Скелетные ветви средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в типах местообитаний (ТМ) музея-усадьбы «Ясная Поляна» (1–5, 7–10) и Малиновой засеки (6), у которых усилен полиархический план организации. Исходные архитектурные типы: 1 и 2, 6–10 – «Опушечный», 3–5 – «Луговой». ТМ: 1 и 2 – опушка линейного насаждения между полем и поляной; 3 и 10 – сомкнутый широколиственный лес; 4, 6 и 7 – окно в широколиственном лесу; 5 – опушка широколиственного леса; 8 и 9 – парцелла с *Tilia cordata* Mill. во втором подъярусе древостоя. Типы полиархического плана организации ветви: 1, 3 и 6 – «лестничный»; 2 – «зигзагообразный»; 4 – «прямоугольный»; 5, 7, 8 и 10 – «смешанный»; 9 – «поворотный». Черный и синий цвета обозначают главные оси ветвей и многолетних побеговых систем соответственно, включая их дочерние оси замещения.

Fig. 8. Skeletal branches in the middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the habitat types (HT) of the Yasnaya Polyana museum (1–5, 7–10) and Malinovaya Zaseka (6) with the increased polyarchic plan of organization. Initial architectural types: 1 and 2, 6–10 – «Margin», 3–5 – «Meadow». HT: 1 and 2 – margin of the tree row between the glade and field; 3 and 10 – closed broadleaf forest; 4, 6 and 7 – gap in the broadleaf forest; 5 – margin of the broadleaf forest; 8 and 9 – a parcel with *Tilia cordata* Mill. in the second canopy sublayer. Types of the polyarchic plan of organization of the branch: 1, 3 and 6 – «ladder»; 2 – «zigzag-shaped»; 4 – «rectangular»; 5, 7, 8 and 10 – «mixed»; 9 – «rotational». The black and blue colors mark main axes of the branches and perennial shoot systems respectively including their replacing axes.

По каждому из остальных типов доля особей не превышает 25%.

б) «Зигзагообразный» с резкими поворотами на главной оси (рис. 8: 2.).

в) «Поворотный» с утраченной главной осью ветви. Утрата происходит за счёт образования серии дихазиев и ложных дихоподиев с поворотами под разными углами дочерних ОЗ (рис. 8: 9).

г) «Лестничный», представляющий собой последовательную серию ложных дихоподиев. Кроме такого варианта данного типа, при котором функционально главная ось либо растёт плагиотропно, либо поникает, а ортотропные ОЗ всегда существенно уступают по развитию плагиотропным (рис. 8: 1), у исследованных особей в Тульских засеках описаны ветви с близкими по силе развития ортотропными и плагиотропными ОЗ из ложных дихоподиев (рис. 8: 3 и 6). При этом за счёт эпитонной L-образной структуры рост ветви в целом смещается вверх по диагонали (рис. 8: 3). Кроме того, ложные дихоподии могут быть «сдвинуты» базипетально по главной оси ветви, ближе к стволу (рис. 8: 6).

д) «Смешанный» тип обычно представляет собой сочетание «волнисто-извилистого» и одного из прочих типов (рис. 8: 8 и 10). Также достаточно характерны ложнодихотомические структуры, развивающиеся в срединных и дистальных частях эпитонных ОЗ у «лестничного» и «поворотного» типов (рис. 8: 5 и 7). ОЗ вначале искривляется, затем многократно разделяется как с вытягиванием по высоте, так и с захватом пространства вширь. Однако, как правило, терминальные цепочки ДПС нарастают гемисимподиально.

Помимо перечисленных типов, в ТМ музея-усадьбы «Ясная Поляна» и Малиновой засеки описан также «прямоугольный» тип (рис. 8: 4) – с переключением диагонального направления роста главной оси ветви на ортотропное. Фактически он представляет собой «спрямление» дугообразного контура.

Степень преобразования кроны при усилении процессов полиархической организации ветвей зависит от того, какая часть ветви и/или всей совокупности ветвей кроны охвачена данными процессами. Если образование симподиев захватывает только МПС, отдельные участки ОЗ главной оси ветви или одну ветвь в кроне, то путь преобразования является слабым дополнительным. Сильным дополнительным он становится в том случае, когда полиархический план организации проявляется у 2–3 ветвей на разных высотных уровнях кроны. Особи с сильным дополнительным путём трансформации кроны составляют 40–50% и 8–16% в сомкнутых древостоях «Ясной Поляны» и Малиновой засеки соответственно. При этом у особей, произрастающих в лесах музея-усадьбы и по их опушкам, усиление полиархического плана организации ветвей оказывается первым по распространённости дополнительным путём преобразования кроны. Наконец, основным данный путь может считаться при развитии симподиальных структур не менее, чем на половине ветвей кроны.

**10. Проявление процессов немедленной реитерации**, как и в сообществах северной лесостепи на территории музея-заповедника «Куликово поле», представлено 5 типами.

1) «Единичная частичная» – особо длинная косонаправленная, как правило, гемисимподиальная ветвь переходит к ортотропному росту только в дистальной части. Обычно в кроне особи формируется только одна ветвь с частичной реитерацией. Доля особей с данным типом немедленной реитерации составляет менее 5% (редко – 20–30%) от всех особей с выраженными процессами реитерации.

2) «Единичная полная» (рис. 9: 1, 2, 5, 8 и 9) – 1–3 дугообразные ветви с преобладанием близкого к ортотропному участка на главной оси ветви захватывают до 70% высоты ствола. В молодых лесах и на лугах такие ветви-реитераты чаще отходят из первой трети кроны по высоте. Нарастает главная ось ветви обычно гемисимподиально, а полиархические проявления наблюдаются на отдельных фрагментах её ОЗ либо на ряде МПС целиком. У 5–10% особей данного типа формируются единичные «завороты» главной оси «внутри» кроны под практически прямым углом. Данный тип немедленной реитерации является самым распространённым (50–90% особей).

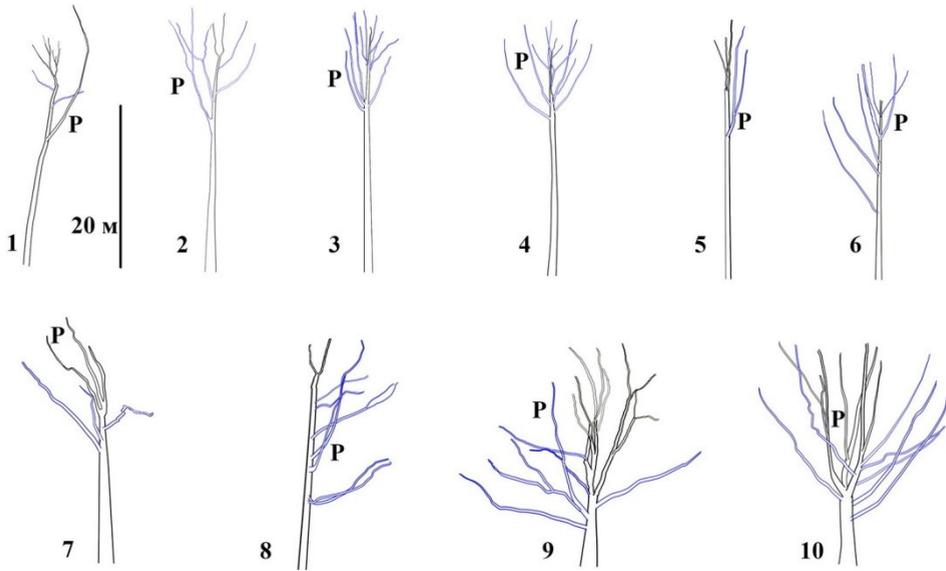


Рис. 9. Средневозрастные (1–8, 10) и старые (9) генеративные особи *Quercus robur* L. в типах местообитаний (ТМ) музея-усадьбы «Ясная Поляна» и Малиновой засеки с проявлениями немедленной реитерации. 1, 3, 4–7 и 10 – основной и 2, 8 и 9 – сильный дополнительный путь трансформации соответственно. Исходные архитектурные типы: 1 – «Опушечный», 2–10 – «Луговой». ТМ: 1–5 – сомкнутый широколиственный лес с мелколиственной примесью; 6 – разреженная парцелла с *Tilia cordata* Mill. во втором подъярусе древостоя; 7 и 8 – опушка широколиственного леса; 9 и 10 – мезофитный луг. Типы немедленной реитерации: 1, 2, 5, 8 и 9 – «единичная полная»; 3, 4, 6 и 10 – «щитковидная полная»; 7 – «S-образная». P – ветвь-реитерат. Цветовые обозначения см. на рис. 5.

Fig. 9. Middle-aged (1–8, 10) and old (9) reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the habitat types (HT) of the Yasnaya Polyana museum (7) and Malinovaya Zaseka (1–6, 8–10) with the immediate reiteration as a main (1, 3, 4–7 and 10) and strong non-core (2, 8 and 9) way of the crown transformation. Initial architectural types: 1 – «Margin», 2–10 – «Meadow». HT: 1–5 – closed broadleaf forest with small-leaved species; 6 – a sparse parcel with *Tilia cordata* Mill. In the second canopy sublayer; 7 and 8 – margin of the broadleaf forest; 9 and 10 – mesophytic meadow. Types of the immediate reiteration: 1, 2, 5, 8 and 9 – «sporadic total», 3, 4, 6 and 10 – «Corymb-shaped total», 7 – «S-shaped total». P – a reiterative branch. The color markings are given in the fig. 5.

3) «Щитковидная полная» (рис. 9: 3, 4, 6 и 10) – один или два яруса ветвей достигают вершины кроны, образуя подобие соцветия «щиток». Они также характеризуются в целом гемисимподиальным нарастанием. Наиболее велика доля особей с данным типом в различных ТМ Малиновой засеки – 20–50%.

4) «S-образная» (рис. 9: 7) – на слабом S-образном изгибе ствола образуются 2–3 ортотропные гемисимподиальные оси, сопоставимые по силе развития с верхней частью ствола. Обнаружены две особи с данным типом немедленной реитерации: в сомкнутом древостое мемориальных лесов и на лугу в пределах Малиновой засеки.

5) «Гребенчатая» – на плагиотропном загибе вершины ствола образуются маленькие реитераты с гемисимподиальным нарастанием. Отмечена одна особь в окне древостоя Малиновой засеки.

Основным путём трансформации кроны у *Q. robur* немедленная реитерация может стать, если у особи представлен один из типов 1–4. Иногда наблюдаются комбинации типов 1 и 2. Как правило, данный путь выступает в роли либо основного, либо дополнительного сильного преобразователя кроны. Сила воздействия зависит от сохранности прочих ветвей в кроне и той доли от общей высоты особи, которую составляет высота ветвей-реитератов. В ТМ музея-усадьбы доля особей, у которых немедленная реитерация выражена как сильный дополнительный путь трансформации, не выше 15% (четвёртое место среди дополнительных путей). Напротив, в сомкнутых лесах Малиновой засеки доля таких особей достигает 40%.

Особенно они характерны для разреженных парцелл, в которых *T. cordata* растёт многоствольными «гнездами» и не выходит из второго подъяруса древостоя. По тальвегам оврагов Малиновой засеки у 75% особей немедленная реитерация является сильным дополнительным путём трансформации. Таким образом, в ТМ Малиновой засеки немедленная реитерация находится на втором месте по значимости среди сильных дополнительных путей преобразования кроны.

### Обсуждение результатов

Генеративный период онтогенеза растений является наиболее длительным в индивидуальном развитии особей. Он представляет собой кульминацию процессов нарастания и новообразования, обеспечивает распространение диаспор и поддержание потока поколений в популяциях вида (Tsenopopulyatsii..., 1976). Поэтому, анализируя макроморфологию особей того или иного вида во взрослом плодоносящем состоянии, важно представлять, какие исходные предпосылки формирования наблюдаемого габитуса существовали до перехода особи в генеративный период онтогенеза. В случае с *Q. robur* мы имеем набор относительно дискретных типов габитуса в пределах ЖФ дерева (Stamenov, 2020). Подобная поливариантность в реализации АЕ вида обуславливает существование ряда сценариев онтогенетических трансформаций архитектуры кроны, на которые могут накладываться и изменения в силу воздействия внешних факторов, как абиотических, так и биотических (прежде всего, фитоценологических). В связи с этим возникает необходимость, во-первых, установить общие для АЕ и специфические для типа габитуса (АТ) особенности трансформации побеговых систем в онтогенезе, а во-вторых, отделить трансформации, вызванные именно взрослением и старением особи и общие во всех ТМ, от тех изменений, которые характерны для определённых условий эко- и биотопа.

Реконструируя по сохранившимся диагностическим признакам побеговых систем исходные АТ генеративных особей *Q. robur*, мы можем констатировать, что значимыми являются два АТ: «Луговой» и «Опушечный». Выявление исходного «Лугового» АТ свидетельствует о том, что в виргинильном состоянии особи *Q. robur* произрастали без верхушечного затенения: на лугах, в крупных окнах или в посадках. «Опушечный» же АТ указывает на небольшое затенение виргинильных особей. Отметим, что сочетание в кроне особи «Опушечного» АТ ветвей с двумя разными ориентациями (плагиотропной и косой) отражает светолюбие вида (Antonova, Sharovkina, 2012) и создает возможности для комбинирования двух стратегий по выживанию особи при недостатке света (Osada, Takeda, 2003; Verdu, Climent, 2007). Первая направлена на сопротивление затенению: вынос вверх фотосинтетического аппарата диагонально растущей ветвью (Shitt, 1952; Richards, 1961); вторая – на приспособление к затенению при горизонтальном росте. Интересно различие между сомкнутыми древостоями и особенно древостоями с GAP-мозаикой «Ясной Поляны» и Малиновой засеки. В ТМ музея-усадьбы большая доля особей «Опушечного» АТ, вероятно, указывает на проведение в прошлом лесокультурных мероприятий с частичным затенением молодых деревьев. В то же время доминирование особей «Лугового» АТ в большинстве ТМ Малиновой засеки говорит о том, что формирование дубовых древостоев происходило преимущественно после рубок и на открытых пространствах. Естественно, в связи с неоднородностью пространственной структуры древостоев, характерной вообще для любых лесных сообществ, и из-за заноса диаспор и развития надземной и подземной поросли быстро растущих широколиственных и мелколиственных видов деревьев затенение молодых особей *Q. robur* происходило и здесь. Этим и обусловлено наличие особей «Опушечного» АТ в древостоях Малиновой засеки.

Рассмотрим теперь выделенные ранее (Stamenov, 2021) пути трансформации исходных АТ *Q. robur* применительно к генеративным особям вида в исследованных ТМ Тульских засек.

«Нетрансформированные» особи, прежде всего, претерпевают только общие онтогенетические изменения. К ним относятся замедление ростовых процессов, сокращение длин годич-

ных побегов в терминальных частях ветвей, отмирание обрастающих ветвей и МПС из нижних и средних боковых почек. Данные явления в той или иной степени сопровождают жизненный цикл всех деревьев сезонного климата (Serebryakov, 1962; Belostokov, 1966; Raimbault, Tanguy, 1993; Ishihara, 2013; Evstigneev, Korotkov, 2016). У таких особей не наблюдаются переключение на иной способ отхождения ветвей от ствола, формирование новых надпобеговых структур в масштабе всей кроны, за исключением усиления роли эпитонных МПС, в целом характерного для стареющих особей (Raimbault, Tanguy, 1993; Barthelemy, Caraglio, 2007). Более того, сохраняется даже онтогенетически наиболее ранняя и «примитивная» (Antonova, Fatianova, 2013) нижняя зона кроны. Такая степень сохранности исходной виргинильной конструкции обеспечивается только у части особей в условиях полного освещения и свободного роста, в том числе одностороннего (на границах древостоев). В связи с этим очевидно, что в природных зонах широколиственных и хвойно-широколиственных лесов именно мезофитные, а также, вероятно, пойменные (Braslavskaya, 2019) луга являются наиболее оптимальными ТМ для прохождения онтоморфогенеза у *Q. robur*. В целом, открытые пространства можно считать благоприятными для роста и развития особей *Q. robur* и в лесостепи, но только в том случае, если они приурочены к защищенным от ветров и хорошо обеспеченным влагой экотопам (Stamenov, 2021). Тем самым, в более гумидных условиях онтогенез свободнорастущих особей *Q. robur* лимитируется меньшим числом факторов.

Отмирание ветвей и побеговых систем более низкого ранга в акропетальном направлении как закономерное проявление онтогенеза (Raimbault, Tanguy, 1993; Evstigneev, Korotkov, 2016) усиливается по мере смыкания древостоев, что давно описано в классическом лесоведении (Mogozov, 1922; Kaplina, Selochnik, 2009). Данный путь наиболее значительно преобразует крону у большинства особей во всех древостоях «Ясной Поляны» и Малиновой засеки, равным образом, как и в древостоях других природных зон (Dyatlov, 2006; Kaplina, Selochnik, 2009; Stamenov, 2021). Противоположный вектор отмирания – базипетальный – характеризует в большей степени уже последнее онтогенетическое состояние, в котором особь способна к семеношению – старое генеративное (Evstigneev, Korotkov, 2016). Кроме того, в условиях лесостепной зоны дистальное отмирание побеговых систем может быть связано с неблагоприятной аэрологической обстановкой (Stamenov, 2021) и вспышками численности насекомых-филлофагов (Utkina, Rubtsov, 1989). В ТМ Тульских засек данный путь трансформации кроны распространён слабо. Это связано как с преобладанием средневозрастных генеративных особей, так и с более благоприятными микроклиматическими условиями. Ещё один путь трансформации, затрагивающий уровень всей кроны как совокупности ветвей, координируемой стволом – снижение частоты ветвления ствола – не обнаружен у особей исследованных ТМ музея-усадеб и Малиновой засеки. Этот факт опять же свидетельствует о большей благоприятности почвенно-климатических условий для роста и развития *Q. robur* в полосе засечных лесов по сравнению с более южными лесами.

Вторичное побегообразование – характерная биологическая особенность *Q. robur* (Pyatnitskii, 1963; Plyushenko, Romanovsky, 2000). Оно может быть спровоцировано как внешними воздействиями (рубки, пожары, нашествия насекомых-филлофагов), так и закономерными онтогенетическими причинами, а именно переходом особи в постгенеративный период онтогенеза. Данный путь преобразования кроны всё же в большей степени отражает специфику условий семиаридного и аридного климата, а у особей в исследованных ТМ Тульских засек отмечается единично.

Отклонение ствола от ортотропного роста с одновременным нарушением симметрии в расположении ветвей очень слабо распространено в ТМ «Ясной Поляны» и Малиновой засеки по сравнению с байрачными дубравами и колками лесостепи «Куликова поля» (Stamenov, 2021). В Тульских засеках данный тип трансформации обнаруживается главным образом у особей, произрастающих в условиях неравномерного освещения (окна, опушки, тальвеги оврагов). Следовательно, потерю стволом прямоствольности можно рассматривать как диагностический признак для особей, развивающихся при недостаточном увлажнении.

Смена типа нарастания ствола вплоть до полной потери функционально главной оси и образования различных серий замещающих её структур выступает одним из важнейших после очистки ветвей от ствола способов трансформации исходного АТ особи. В первую очередь это явление распространено в сомкнутых средне- и старовозрастных древостоях. При этом смена гемисимподиального нарастания ствола на симподиальное в его верхней части без утраты главной оси скорее может характеризовать процессы старения особи (Raimbault, Tanguy, 1993; Evstigneev, Korotkov, 2016), а образование ложнодихотомических структур из серий ди- и плейохазиев отвечает потребности особи в захвате горизонтального пространства в условиях высокой плотности деревьев. Обращает на себя внимание тот факт, что в лесных массивах, которые различаются между собой по возрасту и истории ведения лесного хозяйства, наблюдаются различия и между особями с усилением полиархического плана организации ствола. Так, в древостоях «Ясной Поляны» относительно равномерно представлены все типы симподиального нарастания ствола вплоть до образования ложнодихотомических структур из разнонаправленных осей. В то же время в более молодых лесах Малиновой засеки, в которых значительно большую роль в сложении древостоя играют мелколиственные породы и *T. cordata*, преобладают особи с последовательным разделением ствола на дочерние ОЗ. Известно, что развитие растения как модульного организма сопровождается постоянной потерей целостности (Antonova, Lagunova, 1999) и колебанием между иерархическим и полиархическим планами организации (Edelin, 1993; Antonova, Azova, 1999). Та или иная степень автономности крупных осей может обеспечивать более широкий спектр преимуществ для захвата ресурсов (Kawamura, 2010). В частности, это проявляется в том, что дочерние оси 3–4-го и более высоких порядков разделения ствола по большому счёту функционально заменяют ветви, занимая пространство в ширину. Несколько большая, чем в сообществах северной лесостепи на Куликовом поле, распространённость «распада» ствола и образования промежуточных между стволом и ветвями осевых структур в ТМ Тульских засек может быть связана с более высокой плотностью древостоев и участием в них быстро растущих мелколиственных и широколиственных видов деревьев, в отличие от преимущественно монодоминантных дубрав северной лесостепи.

Мы рассмотрели трансформации на уровне всей кроны и её главного «организатора» – ствола. Теперь проанализируем онтогенетические и экотопические закономерности трансформации второго по значимости иерархического уровня кроны – скелетной ветви от ствола. Также рассмотрим и более мелкие уровни (МПС).

Тенденция к пониканию ветвей, как через выгиб внутрь кроны срединной части главной оси ветви, так и через рост по диагонали вниз, с положительным геотропизмом, можно рассматривать как проявление некоторой «примитивизации» архитектуры ветви (Stamenov, 2021). Такое предположение связано с тем, что в более поздних онтогенетических состояниях фактически повторяются элементы строения рано заложенных ветвей из нижней зоны кроны. Однако данный феномен в исследованных ТМ Тульских засек распространён несравнимо реже, чем в лесах и у солитеров на Куликовом поле (Stamenov, 2021). Таким образом, явления выпуклости и выгибания вовнутрь на уровне крупной конструктивной оси можно считать прерогативой лесостепной зоны, а не зоны широколиственных лесов.

Нарушение зонирования кроны у особи, которая перешла в генеративный период онтогенеза как представитель «Лугового» АТ, можно оценивать как упомянутое выше ослабление целостности организации особи по мере увеличения её биологического возраста (Antonova, Lagunova, 1999). Только в данном случае это явление проявляется в нарушении закономерного для АТ отхождения ветвей от ствола. В любом случае, как и в дубравах северной лесостепи (Стаменов, 2021), этот путь трансформации кроны является достаточно редким и не преобразует крону принципиально.

Усиление полиархического плана организации ветвей включает широкий спектр проявлений: от учащения перевершиниваний главной оси ветви до формирования сложных надпобеговых комплексов разного ранга – от уровня ОЗ и МПС до всей системы ветви

в целом. Как и у особей в фитоценозах Куликова поля (Stamenov, 2021), полиархическое преобразование очень редко охватывает большую часть ветвей кроны. У значительной части особей, особенно в мемориальных лесах, оно затрагивает уровень локальных побеговых систем (МПС или ОЗ) либо несколько ветвей кроны. Однако и такая степень преобразования указывает, во-первых, на то, что усиление роли симподиев в структуре ветви отражает общие процессы старения растения. Особенно эта маркирующая проходимость особью онтогенеза особенность заметна при сравнении лесов музея-усадьбы и Малиновой засеки. В мемориальных лесах, в целом более старых, особи *Q. robur* с ветвями, которые содержат сложные симподиальные комплексы, распространены значительно шире, чем в лесах Малиновой засеки. Во-вторых, усиление полиархического плана организации ветви является откликом на гетерогенность световых условий ближе к верхней границе яруса древостоя, где расположена основная деятельная часть кроны. При этом в сомкнутых ТМ всё-таки преобладают особи с преимущественно гемисимподиальными ветвями. «Отклоняющиеся» от иерархического плана организации ветви обычно не утрачивают главную ось: она либо переключается на искривлённое симподиальное нарастание, либо меняет направление роста под прямым углом на вертикальное. Последняя особенность специфична именно для сомкнутых широколиственных лесов и не отмечена в более южных остепнённых дубравах. Прочие, более сложные, способы перехода ветви к полиархии, включая ту или иную степень редукции координирующей оси ветви, более характерны для условий неравномерного освещения (окна, опушки, тальвеги оврагов). Рост степени автономности ветвей в целом способствует лучшему освоению гетерогенной среды (Valladares, Niinemets, 2007).

Немедленная реитерация является очень характерным способом трансформации кроны в исследованных ТМ Тульских засек, прежде всего, в древостоях различной степени гетерогенности. Образование одной или нескольких ветвей либо целых ярусов ветвей, повторяющих своей конструкцией ствол с отдельными ветвями или их ярусами, позволяет «усилить» позиции особи в древостое. Это реализуется за счёт сочетания роста в высоту и в ширину. При этом, как правило, рост собственно ствола не подавляется. Явление реитерации и различные его типы известны как механизм реакции древесных растений на изменение условий среды и старение организма (Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978; Raimbault, Tanguy, 1993; Barthelemy, Caraglio, 2007; Kostina et al., 2015). Для раннесукцессионных видов, таких как *B. pendula*, формирование мощных ветвей-реитератов, значительно опережающих по силе развития прочие ветви кроны, связано скорее с ухудшением условий среды или изначально неблагоприятными условиями урбоденноза (Kostina et al., 2015). Однако в широколиственных засечных лесах разной степени нарушенности южнее Тулы широкое распространение процессов реитерации, тем более, у таких особей, единственным значимым путём преобразования кроны у которых выступает акропетальное отмирание ветвей, свидетельствует как раз о благоприятности условий для онтоморфогенеза генеративных деревьев *Q. robur*.

Мы провели анализ путей преобразования кроны у генеративных особей *Q. robur* в зоне широколиственных лесов, на территории с одними из наиболее благоприятных почвенно-климатических условий для роста и развития данного вида. Результаты анализа дают основание полагать, что ведущим фактором, влияющим на проходимость онтоморфогенеза в лесах Засечной черты под Тулой, выступает световой режим. Именно между особями, растущими на открытых пространствах и в древостоях разной степени пространственной неоднородности, накапливаются наибольшие биоморфологические различия в течение генеративного периода онтогенеза. Ведущая роль одного экологического фактора проявляется, вероятно, и в том, что в засечных лесах число путей трансформации кроны ниже, а распространённость ряда представленных путей меньше, чем в условиях северной лесостепи на юго-востоке Тульской области. В лесостепных фитоценозах, в свою очередь, особи *Q. robur* подвергаются сложному совместному воздействию светового, орографического и гидрологического факторов. Некоторые частные различия между ТМ музея-усадьбы «Ясная Поляна» и Малиновой засеки по конкретным способам реализации путей преобразования кроны обусловлены, очевидно, спецификой

природопользования и ведения лесного хозяйства на данных территориях, а также биологическим возрастом особей. Несмотря на комплекс расхождений в реализации АЕ в онтоморфогенезе, генеративные особи *Q. robur* в двух природных зонах Тульской области демонстрируют общие базовые принципы трансформации исходного виргинильного габитуса. Это указывает на наличие общности в сценариях развития побеговых систем в различных экологических условиях и природных зонах в ходе индивидуального развития у *Q. robur*.

### Заключение

Архитектура генеративных особей *Q. robur* в типах местообитаний (ТМ) Тульских засек вблизи г. Тула представляет собой закономерный результат количественного и качественного преобразования сформированных в виргинильном онтогенетическом состоянии архитектурных типов (АТ). В целом у большинства генеративных особей диагностируется исходный «Луговой» АТ. В ТМ музея-усадьбы «Ясная Поляна» по сравнению с ТМ Малиновой засеки выше доля особей, перешедших в генеративный период онтогенеза с «Опушечным» АТ. Это различие обусловлено, главным образом, особенностями ведения лесного хозяйства на территории музея-усадьбы, способствовавшими возникновению вертикальной и горизонтальной неоднородности древостоев.

Процессы онтоморфогенеза различным образом преобразуют крону в условиях полной освещённости и в древостоях разной степени сомкнутости и гетерогенности. При свободном росте преобладают особи с наилучшей выраженностью исходного АТ. Они подвергаются преимущественно количественным преобразованиям в виде отмирания побеговых систем от основания к вершине скелетной оси. С переходом в старое генеративное состояние наблюдаются и отдельные качественные новообразования, в частности, изменение боковой симметрии скелетных осей. В условиях более плотного роста особи претерпевают сильное отмирание скелетных ветвей вверх по стволу. Кроме того, при развитии внутри древостоев важнейшую роль в преобразовании кроны и прежде всего крупных осей играют усиление симподиального нарастания (вплоть до образования сложных ложнодихотомических конструкций) и формирование осей с реитеративной функцией. При этом радикальное преобразование всей кроны с переходом к полиархическому плану организации и ствола, и ветвей реализуется у единичных особей. Гораздо чаще эти процессы затрагивают периферийные области кроны или отдельные ветви, а редукция функционально главной оси особи не вызывает массовой трансформации ветвей по подобию ствола. Образование сложных симподиальных надпобеговых комплексов в составе ствола и особенно ветвей от ствола вызывает также на постепенное развитие процессов старения в кроне особи.

Основным экологическим фактором, определяющим сценарии онтогенетического преобразования кроны особей *Q. robur* в исследованных ТМ Тульских Засек, вероятнее всего, выступает световой режим.

Интерпретация полученных данных по архитектуре кроны генеративных особей *Q. robur* в Тульских засеках позволяет оценить масштаб поливариантности организации побеговых систем в условиях одного из биоэкологических оптимумов данного вида. Несмотря на меньшее разнообразие путей преобразования кроны в онтогенезе в условиях широколиственных лесов, чем в сообществах лесостепи, особи *Q. robur* в любом случае демонстрируют заложенный в архитектурной единице широкий диапазон изменчивости.

*За содействие в организации исследований автор глубоко признателен д. б. н., заведующей кафедрой биологии Тульского госуниверситета Е. М. Волковой, начальнику отдела охраны окружающей среды музея-усадьбы «Ясная Поляна» Е. А. Ковальской, инженеру отдела охраны окружающей среды музея-усадьбы «Ясная Поляна» А. Л. Дееву и исполнителю директору культурно-образовательного фонда «Мишенское» О. М. Михайловой. Также автор выражает благодарность редактору-корректору ООО «ИКЦ Академкнига» М. А. Лемешевой за стилистическую коррекцию текста рукописи.*

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

## Список литературы

- [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., Лагунова Н. Г. 1999. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общей биол. № 1. С. 49–59.
- [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.
- [Antonova et al.] Антонова И. С., Фатьянова Е. В. 2013. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. Вып. 32. № 31. С. 7–24.
- [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>
- [Belostokov] Белостоков Г. П. 1966. Морфологическая структура удлиненных годичных побегов листовых 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.
- [Bobrovsky] Бобровский М. В. 2002. Козельские засеки (эколого-исторический очерк). Калуга: Изд-во Н. Бочкаревой. 92 с.
- [Braslavskaya] Браславская Т. Ю. 2019. Популяционная организация лесообразующих видов в пойме равнинной средней реки (на примере заповедника «Большая Кокшага»). М.: Цифровичок. 114 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.
- 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 Monspelienasia, 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>
- Hallé F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. 1978. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer-Verlag. 445 p.
- [Ilyushenko et al.] Ильющенко А. Ф., Романовский М. Г. 2000. Формирование вторичной кроны дуба и её роль в динамике состояния древостоев // Лесоведение. № 3. С. 65–72
- Ishihara M. I. 2013. Role of axis reversal from the short-shoot to long-shoot habit for crown maintenance in slow-growing *Betula maximowicziana* trees // American Journal of Botany. V. 100. № 2. P. 346–356.
- [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.
- [Kaplina et al.] Каплина Н. Ф., Селочник Н. Н. 2009. Морфология крон и состояние дуба черешчатого в средневозрастных насаждениях лесопески // 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. V. 25. P. 733–744. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0688-0>
- [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>
- [Kurbaev] Курбаев С. Ф. 1973. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука. 203 с.
- [Lesa] Леса Ясной поляны: Монография. 2006. М.: ВНИИЛМ. 192 с.
- [Marfenin] Марфенин Н. Н. 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- [Morozov] Морозов Г. Ф. 1922. Биология наших лесных пород. М.: Новая Деревня. 106 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.
- Osada N., Takeda H. 2003. Branch architecture, light interception and crown development in saplings of a plagiotropically branching tropical tree, *Polyalthia jenkinsii* (Annonaceae) // Annals of Botany. V. 91. Issue 1. P. 55–63.
- [Pyatnitskii] Пятницкий С. С. 1963. Вегетативный лес. М.: Сельхозиздат. 448 с.
- 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. V. 25. N 2. P. 97–117.
- [Richards] Ричардс П. 1961. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит. 448 с.
- [Savinykh et al.] Савиных Н. П., Черёмушкина В. А. 2015. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экол. журн. Т. 22. № 5. С. 659–670. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150501Тверь>
- [Serebyakov] Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа. 380 с.
- [Shitt] Шитт П. Г. 1952. Биологические основы агротехники плодоводства. М.: Гос. изд-во сельскохоз. лит. 360 с.
- [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>

[Stamenov] *Стаменов М. Н.* 2021. Архитектура кроны дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в генеративном периоде онтогенеза в фитоценозах северной лесостепи Тульской области // Разнообразие растительного мира. № 2 (9). С. 5–39. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2021-2-5-39>

[Tsarev et al.] *Царёв А. П., Погиба С. П., Тренин В. В.* 2003. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник. М.: Логос. 520 с.

[Tsenoporulyatsii] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М.: Наука. 217 с.

[Utkina et al.] *Уткина И. А., Рубцов В. В.* 1989. Прорастание почек и регенеративное побегообразование у дуба после дефолиации насекомыми // Лесоведение. № 3. С. 46–54.

*Valladares F., Niinemets U.* 2007. The architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance // Functional plant ecol. P. 101–150.

*Verdu M., Climent J.* 2007. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (Sapindaceae) // American Journ. of Botany. V. 94. № 8. P. 1316–1320.

[Vostochnoevropeiskie] Восточноевропейские широколиственные леса. 1994. М.: Наука. 364 с.

## References

*Antonova I. S., Azova O. V.* 1999. Arkhitekturnye modeli krovy drevesnykh rastenii [Architectural models of tree crowns] // Bot. Zhurn. V. 84. № 3. P. 10–32. (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] // Zhurn obsh. biol. № 1. P. 49–59. (In Russian)

*Antonova I. S., Sharovkina M. M.* 2012. Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i razvitiya krovy generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trykh 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)

*Antonova I. S., Fatianova E. V.* 2013. K voprosu o stroenii vetvei derev'ev umerennoj zony v kontekste ontogeneticheskikh sostoyanii [On the issue of branch structure of temperate zone trees within the context of ontogeny] // Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser.: Biology and Ecology. Issue 32. N 31. P. 7–24. (In Russian)

*Antonova I. S., Fatianova E. V.* 2016. O sisteme urovnei stroeniya krovy derev'ev umerennoj 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)

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

*Belostokov G. P.* 1966. 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)

*Bobrovsky M. V.* 2002. Kozel'skie zaseki (ekologo-istoricheskii ocherk) [Kozel'skie zaseki (ecological and historical essay)]. Kaluga. 92 p. (In Russian)

*Braslavskaya T. Yu.* 2019. Populyatsionnaya organizatsiya lesoobrazuyushchikh vidov v poime ravninnoi srednei reki (na primere zapovednika «Bol'shaya Kokshaga») [Population patterns of tree species within the floodplain of a medium sized plain river (a case study in the Natural State Reserve «Bolshaya Kokshaga»)]. M. 114 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 phytocenoses 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: Proceedlings of the Naturalia Monspeliensia, 2<sup>nd</sup> 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>

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

*Ilyushenko A. F., Romanovsky M. G.* 2000. Formirovanie vtorichnoi krovy duba i ee rol' v dinamike sostoyaniya drevostoev [Development of secondary oak crown and its role in the dynamics of stand condition] // Russian Journ. of forest science. N 3. P. 65–72. (In Russian)

*Ishihara M. I.* 2013. Role of axis reversal from the short-shoot to long-shoot habit for crown maintenance in slow-growing *Betula maximowicziana* trees // American Journ. of Botany. V. 100. № 2. P. 346–356.

*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 nasazhdeniyakh 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. V. 25. P. 733–744. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0688-0>

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 raionirovanie SSSR [Forestry zoning of the USSR]. Moscow. 203 p. (In Russian)

Lesa Yasnoi polyany: monografiya [Forests of Yasnaya Polyana: Monograph]. 2006. Moscow. 192 p. (In Russian)

Marfenin N. N. 1999. Konceptsiya modul'noi organizatsii v razvitiu [The development of modular organization conception] // Zhurn. obshchei biol. V. 60. № 1. P. 6–17. (In Russian)

Morozov G. F. 1922. Biologiya nashikh lesnykh porod [Biology of our forest trees]. Moscow. 106 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 spermatophytes. V. 1. Theory of biomorph organization]. Moscow. 630 p. (In Russian)

Osada N., Takeda H. 2003. Branch architecture, light interception and crown development in saplings of a plagiotropically branching tropical tree, *Polyalthia jenkinsii* (Annonaceae) // Annals of Botany. V. 91. Issue 1. P. 55–63.

Pyatnitskii S. S. 1963. Vegetativnyi les [The coppice forest] Moscow. 448 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. V. 25. N 2. P. 97–117.

Richards P. 1961. Tropicheskii dozhdovoi les [The tropical rain forest. An ecological study]. Moscow. 448 p. (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)

Serebryakov I. G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii [Ecological morphology of plants]. Moscow. 380 p. (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. 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 virgin 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)

Stamenov M. N. 2021. Arkhitektura krony duba chereschatogo (*Quercus robur* L.) v generativnom periode ontogeneza v fitotsenozakh severnoi lesostepi Tul'skoj oblasti [Crown architecture of *Quercus robur* L. in the reproductive period of ontogenesis in phytocoenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region]. Diversity of plant world. N 2 (9). P. 5–39. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2021-2-5-39> (In Russian)

Tsarev A. P., Pogiba S. P., Trenin V. V. 2003. Seleksiya i reproduksiya lesnykh drevnykh porod: Uchebnik [Breeding and Reproduction of Forest Tree Species. The textbook for high schools]. Moscow. 520 p. (In Russian)

Tsenopopulyatsii rastenij (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russian)

Utkina I. A., Rubtsov V. V. 1989. Prorastanie pochek i regenerativnoe pobegoobrazovanie u duba posle defoliatsii nasekomymi [Bud bursting and shoot regeneration in oak after defoliation accomplished by insects] // Russian Journ. of forest science. N 3. P. 46–54. (In Russian)

Valladares F., Niinemets U. 2007. The architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance // Functional plant ecol. P. 101–150.

Verdu M., Climent J. 2007. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (*Sapindaceae*) // American Journ. of Botany. V. 94. № 8. P. 1316–1320.

Vostochnoevropayskie shirokolistvennye lesa [Eastern European broadleaf forests]. 1994. Moscow. 364 p. (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