

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.412; 581.44; 581.52

DODOGY

doi: 10.17072/1994-9952-2024-2-141-149.



**Биоморфология *Quercus robur* L. (Fagaceae) на Верхневолжской
низменности (на примере заказника «Дубравна»
в Талдомском городском округе Московской области)**

Мирослав Найчев Стаменов

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Тольятти, Россия, mslv-eiksb@inbox.ru

Аннотация. Изучена организация кроны у особей *Quercus robur* L., произрастающих в сообществах заказника «Дубравна» в Талдомском городском округе на севере Московской обл. Исследовали виргинильные, молодые генеративные и средневозрастные генеративные особи на вырубке, в окнах разного размера и в сомкнутых парцеллах мелколиственно-елового древостоя. Анализировали направление роста, нарастание и взаимное расположение у ствола и ветвей от ствола. Выявлено три основных способа формирования кроны. При первом способе крона образована ортотропным стволом с единичными развилками (дихазиями), а наиболее крупные ветви имеют восходящее направление роста. При втором способе ствол отклоняется от ортотропного направления, дугообразно искривляется и может перейти к плагитропному направлению роста. При этом ветви на «внутренней» стороне ствола растут плагитропно, а на «внешней» – косо вверх или ортотропно. Третий способ формирования кроны заключается в том, что ствол разделяется на сложную систему из монохазиев и дихазиев со множественными делениями и «поворотами» дочерних осей. Кроме того, на строение кроны также влияют также частота перевершинивания ствола, доля и локализация плагитропных ветвей, образование ложнодихотомических структур в составе ветви. Во всех местообитаниях преобладают особи с первым способом формирования кроны. Наиболее выражено он реализуется у молодых генеративных особей на вырубке. У виргинильных и молодых генеративных особей, растущих под пологом древостоя, увеличивается протяженность зоны кроны, образованной плагитропными ветвями, а также чаще перевершинивается ствол. У особей, вышедших в полог, отмирает значительная часть ветвей, а ствол разделяется несколькими дихазиями. Особи со вторым и третьим способами произрастают в основном под пологом древостоя и в небольших окнах. Они не выходят в полог.

Ключевые слова: *Quercus robur*, биоморфология, архитектурные модели, Верхневолжская низменность, заказник «Дубравна»

Для цитирования: Стаменов М. Н. Биоморфология *Quercus robur* L. (Fagaceae) на Верхневолжской низменности (на примере заказника «Дубравна» в Талдомском городском округе Московской области) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2024. Вып. 2. С. 141–149. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2024-2-141-149>.

Благодарности: исследования выполнены в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» (регистрационный номер 1021060107217-0-1.6.19). Автор выражает благодарность М.А. Лемешевой за стилистическую работу с текстом рукописи.

BOTANY

Original article

**Biomorphology of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in the Upper Volga
lowland (Based on the example of the Dubravna reserve
in the Taldomsky city district of the Moscow region)**

Miroslav N. Stamenov

Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti,
Russia, mslv-eiksb@inbox.ru

Abstract. The organization of the crown in *Quercus robur* individuals growing in the communities of the Dubravna nature reserve in the Taldom urban district in the north of the Moscow region was studied. We studied virginal, young reproductive and middle-aged reproductive individuals growing in a cleared area, in gaps of different sizes and in

closed parcels of small-leaved spruce stands. The direction of growth, growth and relative position of the trunk and branches from the trunk were analyzed. Three main methods of crown formation have been identified. In the first method, the crown is formed by an orthotropic trunk with single forks (dichasia), and the largest branches have an ascending direction of growth. With the second method, the trunk deviates from the orthotropic direction, becomes arcuate and can move to the plagiotropic direction of growth. In this case, the branches on the “inner” side of the trunk grow plagiotropically, and on the “outer” side - obliquely upward or orthotropically. The third method of crown formation is that the trunk is divided into a complex system of monochasia and dichasia with multiple divisions and “turns” of the daughter axes. In addition, the structure of the crown is also influenced by the frequency of trunk reversal, the proportion and localization of plagiotropic branches, and the formation of false dichotomous structures within the branch. In all habitats, individuals with the first method of crown formation predominate. It is most pronounced in young reproductive individuals in the cleared area. In virginal and young reproductive individuals growing under the canopy of a tree stand, the extent of the crown zone formed by plagiotropic branches increases, and the trunk also more often turns over. In individuals that have entered the canopy, a significant portion of the branches die off, and the trunk is divided by several dichasia. Individuals with the second and third methods grow mainly under the tree canopy and in small gaps. They don't go out into the canopy.

Keywords: *Quercus robur* L., biomorphology, architectural models, Upper Volga lowland, Dubravna reserve

For citation: Stamenov M. N. [Biomorphology of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in the Upper Volga lowland (Based on the example of the Dubravna reserve in the Taldomsky urban district of the Moscow region)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 2 (2024): pp. 141-149. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2024-2-141-149>.

Acknowledgments: the work was carried out within the framework of the state task of the Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS «Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems of the Volga basin» (No 1021060107217-0-1.6.19). The author is grateful to M.A. Lemesheva for the stylistic edition of the paper.

Введение

Ареал видов способен меняться в силу комплекса факторов за определенные промежутки времени. Яркой иллюстрацией его динамической сущности выступают изменения в составе дендрофлоры и перемещения границ природных зон в четвертичном периоде, что обусловлено чередованием ледниковых эпох и межледниковий [Писарева, 2012; Константинов, Сергиенко, 2016; Амосов, 2017]. В последние столетия наблюдается постепенное продвижение на север древесной растительности и «подъем» ее верхней границы в горной местности [Сергиенко, 2015; Константинов, Сергиенко, 2016]. Согласно прогнозам, в течение XXI в. следует ожидать и экспансию видов, свойственных скорее зоне широколиственных лесов, на север [Константинов, Сергиенко, 2016]. Поскольку основным лесообразующим видом данной природной зоны считается дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) [Восточноевропейские, 2004], интересно проанализировать различные аспекты его биоэкологии за пределами области экологического оптимума вида. Современная северная граница ареала *Q. robur* проходит примерно от северного побережья Финского залива через Вологду на Киров и Пермь [Денисов, 1980; Добрынин, Комиссарова, 2012]. Однако область сплошного распространения водораздельных широколиственных лесов, в том числе дубрав, заканчивается гораздо южнее [Браславская, 2017]. Так, в северной части Нечерноземья, в частности, в Тверской области, доля дубовых насаждений в общем породном составе лесного фонда крайне низкая [География Тверской области, 1992]. Немногочисленные дубовые леса приурочены в основном к поймам рек. Поэтому исследование ценопопуляций *Q. robur*, расположенных на надпойменных террасах рек и по водоразделам в пределах северной части ареала вида, в частности, на Верхневолжской низменности, достаточно актуально. В соответствии с концепцией поливариантности онтогенеза [Жукова, Комаров, 1990], изменчивость особей по структурным, функциональным и динамическим особенностям их организации обеспечивает лучшую выживаемость популяции. Разнообразие структур на различных уровнях иерархической организации тела растения составляет один из основных предметов изучения экологической морфологии растений, или биоморфологии [Савиных, Черемушкина, 2015]. *Q. robur* развивает большое разнообразие побеговых систем и форм кроны на разных этапах онтоморфогенеза [Белостоков, 1974; Царев и др., 2003; Стаменов, 2021, 2023]. В связи с этим цель данной публикации – осветить особенности строения особей *Q. robur* на Верхневолжской низменности в пределах Талдомского района Московской обл. с позиций современных представлений о конструктивной организации и архитектуре древесных растений.

Объекты и методы исследований

Исследования проводили на севере Московской обл., в Талдомском городском округе. Район исследований расположен в пределах Верхневолжской низменности (рис. 1). В геоморфологическом отношении она образована преимущественно зандровыми и древнеаллювиальными равнинами с островами моренно-водноледниковых песчано-глинистых равнин и отличается слабой расчлененностью рельефа [Ландшафты ..., 1997]. Климат района умеренно-континентальный со средними температурами июля

около 21°C, а января – около –10°C. Среднегодовая температура около +4.6°C. Значения радиационного баланса составляют 39–40.5 ккал/см² [там же]. За год в среднем выпадает 600–650 мм осадков [там же]. Высота снежного покрова для составляет 30–35 см [там же]. Почвы преимущественно дерново-подзолистые и глееватые [там же]. С точки зрения ландшафтного районирования территория относится к Восточному физико-географическому району Верхне-Волжской провинции [там же]. Согласно геоботаническому районированию Московской обл. район исследований относится к Лотошинско-Галдомскому округу [Петров, 1968], а в соответствии с лесорастительным районированием [Курнаев, 1982] – к северной полосе подзоны смешанных лесов.

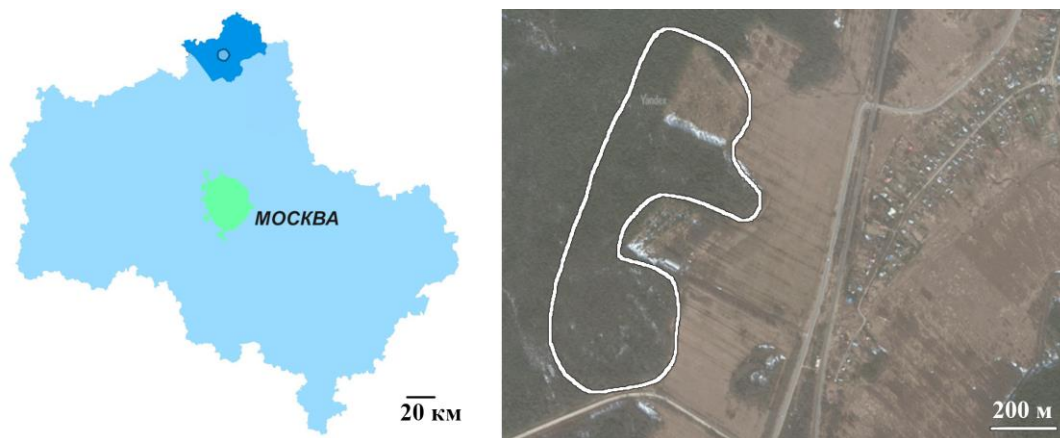


Рис. 1. Район исследований
[Study area]

Исследуемая ценопопуляция *Q. robur* занимает юго-восточную окраину государственного природного заказника «Дубравна» (рис. 1). Растительный покров всего заказника образован комплексом еловых, хвойно-широколиственных, мелколиственных и хвойно-мелколиственных лесов, а также лугов и болот [Гринченко и др., 2019]. Были выделены следующие местообитания с особями *Q. robur*:

1) Переувлажненное заболоченное понижение, окруженное березово-еловым лесом. Особи *Q. robur* растут на микроповышениях. Их частично затеняют кроны особей *Betula pendula* Roth.

2) Осиново-березово-еловый лес с *Sorbus aucuparia* L. в ярусе подлеска. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Oxalis acetosella* L., *Rubus saxatilis* L., *Stellaria holostea* L., встречаются *Ajuga reptans* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, локусы *Vaccinium myrtillus* L. Сомкнутость яруса древостоя – 0.7–0.8, яруса подлеска – 0.5–0.6. Отмечены как отдельные особи, так и разновозрастные локусы *Q. robur*. При этом особи *Q. robur* обычно произрастают в осиново-березовых парцеллах с небольшой примесью *Picea abies* (L.) Н. Karst. Далее в тексте местообитание обозначается как «полог леса» или «сомкнутые парцеллы».

3) Ельник черничный с единичными деревьями *Pinus sylvestris* L. Особи *Q. robur* отмечены только в окнах полога.

4) Вырубка, зарастающая подростом *P. abies*, *Populus tremula* L., *B. pendula* и *S. aucuparia*. Произрастают отдельные взрослые особи *Q. robur*, сохраненные при рубке леса, а также молодые особи, поселившиеся уже после рубки.

Архитектурную организацию кроны изучали у особей виргинильного, молодого и средневозрастного генеративного онтогенетических состояний. Принадлежность особи к соответствующему онтогенетическому состоянию устанавливали по принятым в популяционно-онтогенетических исследованиях критериям [Evstigneev, Korotkov, 2016] (таблица). Всего исследовано 62 особи.

Распределение особей *Quercus robur* по онтогенетическим состояниям в местообитаниях заказника «Дубравна»

[Distribution of individuals of *Quercus robur* by the ontogenetic stages within the habitats of the Dubravna reserve]

Онтогенетическое состояние	Местообитания			
	1	2	3	4
Виргинильное	6	8	0	0
Молодое генеративное	0	23	1	3
Средневозрастное генеративное	0	15	3	3

У особей измеряли высоту, диаметр ствола на высоте груди и радиус кроны по четырем проекциям. У виргинильных особей устанавливали календарный возраст. В местообитаниях 1, 3 и 4 измерения проводили у всех особей, а в местообитании 2 – у пяти особей. Описывали особенности конфигурации, нарастания и взаиморасположения у осей I–II видимых порядков. В качестве оси I видимого порядка рассматривали ствол и функционально замещающие его оси, II видимого порядка – ветви от ствола. Особи фотографировали и схематично зарисовывали.

Результаты и обсуждение

Морфометрические параметры. Высота виргинильных, молодых генеративных и средневозрастных генеративных особей составляет 3–6, 8–12 и 18–22 м соответственно. Отдельные средневозрастные генеративные особи в сомкнутых парцеллах достигают высоты более 25 м. Диаметр ствола у виргинильных особей составляет 4–8 см, у молодых генеративных особей – 10–15 см, у средневозрастных генеративных особей его значения редко превышают 30 см. Максимальные значения радиуса кроны отмечены у единичных средневозрастных генеративных особей, произрастающих в сомкнутых парцеллах (около 5 м), и у одной молодой генеративной особи, растущей под пологом леса (3.5–4 м). В остальных местообитаниях радиус кроны у виргинильных и молодых генеративных особей не превышает 1.5–2.5 м, у средневозрастных генеративных особей – 3–4 м. Возраст виргинильных особей в окне в переувлажненном понижении – 16–18 лет, под пологом леса – до 25 лет. Возраст молодых генеративных особей на вырубке составляет 12–15 лет, в то время как под пологом леса – 30–40 лет.

У молодых генеративных особей протяженность живой кроны при росте на вырубке составляет около 80% от общей высоты особи, в окне в переувлажненном понижении – 60–85%. Под пологом леса протяженность кроны с живыми ветвями варьирует в более широком диапазоне (30–75%). У средневозрастных генеративных особей, растущих на вырубке, крона с живыми ветвями составляет 70–80% от общей высоты особи, а у особей в сомкнутых парцеллах – не более 50% (обычно 30–40%).

Конструктивная организация кроны. Одним из важнейших признаков жизненной формы дерева является функционально главная ось (ствол), сохраняющаяся в течение большей части онтогенеза, растущая в целом вертикально вверх и координирующая развитие осей более низких иерархических уровней [Серебряков, 1962; Иванова, Мазуренко, 2013]. С учетом направления роста ствола и степени его доминирования в кроне мы выделили три основных способа формирования конструкции у исследуемых особей:

1) Ортоотропный ствол с восходящими ветвями. Ствол растет вертикально вверх, на отдельных участках может отклоняться по диагонали на 5°–15°. Наиболее крупные и функционально значимые ветви отходят от ствола косо вверх, при этом угол отхождения ветвей от ствола может уменьшаться вверх по стволу от 70°–90° до 20°–30°. В этом случае серия ветвей в нижней части ствола включает в свой состав участки, которые длительно растут плагиотропно. Данный способ формирования кроны отмечен примерно у 80% особей, произрастающих в различных элементах мозаики древостоя, и у 100% особей на вырубке (рис. 2.1, 2.2, 2.5, 2.8).

2) Переходящий к плагиотропному росту ствол с изменением симметрии ветвей. Ортоотропный отрезок ствола составляет от трети до половины его длины. Затем ствол искривляется в виде дуги, отклоняясь от вертикального направления роста по диагонали, и впоследствии может перейти к практически горизонтальному направлению роста. Отклонение от ортоотропного роста ствола влечет и нарушение расположения ветвей на стволе. На ортоотропном отрезке и на «нижней» стороне ствола в районе изгиба по диагонали развиваются такие ветви, которые длительно растут плагиотропно и слабо выпрямляются в дистальной части. На «верхней» стороне ствола в районе изгиба ветви постепенно переходят к восходящему косоугольному, а затем и к ортоотропному направлению роста. В плагиотропной части ствола ветви могут расти косо по диагонали в одном направлении со стволом. Данный способ формирования кроны отмечен у 15–25% особей в элементах мозаики древостоя (рис. 2.3). У особей, произрастающих на вырубке, он не выявлен.

3) Ортоотропный ствол, рано замещающийся системой разнонаправленных осей. Примерно в середине или второй половине высоты кроны ствол раздваивается по типу анизотомного дихазия. Образующиеся оси повторно раздваиваются (до 5–7 раз), при этом у них сокращается средняя длина годовых побегов и усиливается симподиальное нарастание. Поскольку оси регулярно перевершиниваются, дистальная часть оси может сильно отклоняться от ее проксимальной части. Направление роста оси между дихазиями также может неоднократно меняться: ось как бы «поворачивает» (рис. 2.4). Третий способ формирования кроны наиболее редок. Он отмечен у 8% особей под пологом древостоя и у 25% в окнах ельников.

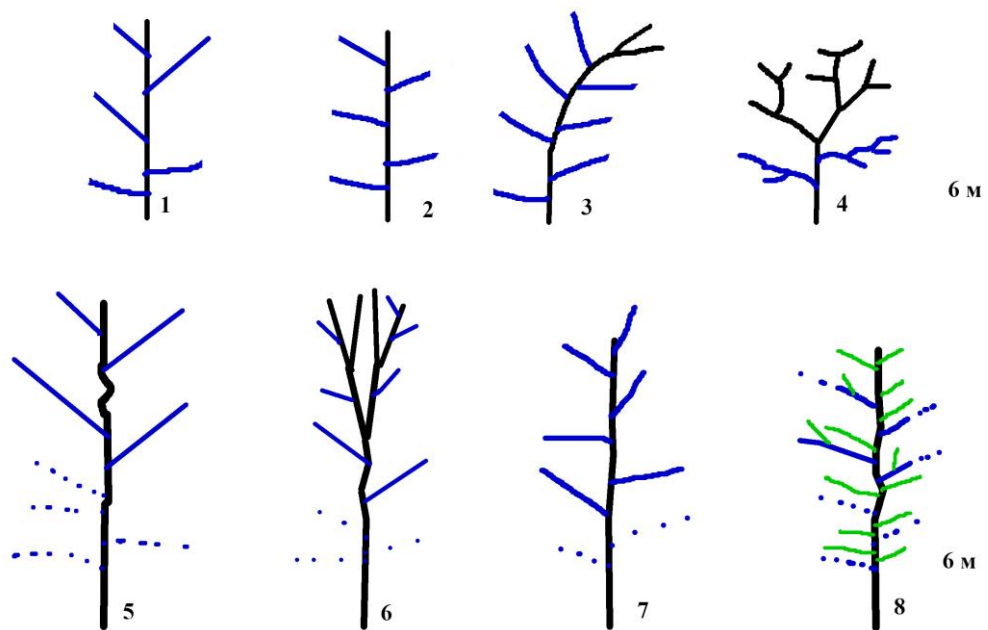


Рис. 2. Схемы основных вариантов конструктивной организации кроны у особей *Quercus robur*. Верхний ряд (1–4) – молодые генеративные особи, нижний ряд (5–8) – средневозрастные генеративные особи. 1 и 5 – ортотропный ствол, преобладают восходящие ветви. 2 – ортотропный ствол, протяженная зона с плагиотропными ветвями. 3 – ствол переходит к плагиотропному росту со сменой симметрии ветвей. 4 – ствол и ветви замещаются системой разнонаправленных осей. 5–8 – частые перевершинивания на стволе. 6 – ортотропный ствол замещается серией дихазиев с восходящими осями. 7 – ортотропный ствол, восходящее направление роста ветвей нарушено. 8 – ортотропный ствол, преобладают восходящие ветви, интенсивное развитие вторичной кроны. Черным цветом показан ствол, синим и зеленым – первичные и вторичные ветви от ствола соответственно. Пунктиром показаны отмершие участки осей

[Schemes of the main variants of constructive organization of crown in the individuals of *Quercus robur*.

In the upper row (1–4) young reproductive individuals are shown. In the lower row (5–8) middle-aged reproductive individuals are shown. 1 and 5 – an orthotropic trunk with the predominance of ascending branches. 2 – an orthotropic trunk with a long zone of plagiotropic branches. 3 – the trunk switches to the plagiotropic growth with a change in the symmetry of branches. 4 – Both trunk and branches are replaced with a system of multidirectional axes. 5–8 – frequent reversal of the trunk. 6 – the trunk is replaced by a series of dichasia with ascending axes. 7 – an orthotropic trunk with a combination of ascending and plagiotropic branches. 8 – an orthotropic trunk with the predominance of ascending branches and with a strong secondary crown. The black color shows the trunk, the blue and green colors show primary and secondary branches respectively. The dead portions of axes are shown with the dotted lines]

Рассмотрим особенности организации основных конструктивных осей у особей *Q. robur*, крона у которых формируется первым способом. Ствол нарастает неустойчиво-монопоидально. У 40–50% особей он перевершинивается и/или образует дихазии не чаще одного раза в 4–5 лет. У 50–60% особей ствол регулярно перевершинивается (раз в 2–3 года), что придает ему волнистый или зигзагообразный контур (рис. 2.5–2.8). Кроме того, у 20% средневозрастных генеративных особей в верхней трети–четверти кроны формируется последовательность из 2–3 дихазиев (рис. 2.6). Оси между дихазиями сохраняют ортотропное направление роста и тот тип нарастания, который характерен для ствола ниже первого дихазия. Примерно у 5% особей образуются ветви, которые растут почти строго ортотропно от самого основания и при этом в 2–3 раза превосходят по диаметру прочие ветви. Такие мощные ветви обычно развиваются во второй половине ствола у средневозрастных генеративных особей. Протяженность высотной зоны кроны, состоящей из плагиотропных ветвей, составляет 30–60% от общей высоты кроны. В сомкнутых парцеллах верхняя граница зоны с плагиотропными ветвями достигает большей высоты, чем в окнах и на вырубках (рис. 2.2, 2.5). В генеративном периоде онтогенеза у 8% особей в сомкнутых парцеллах нарушается закономерность в отхождении ветвей от ствола. Восходящие ветви перемежаются плагиотропными (рис. 2.7). У 40% особей одна или несколько ветвей формируют или серию дихазиев с широким углом расхождения между дочерними осями, или сложную систему из разнонаправленных осей в дистальной части ветви (аналогично описанному выше третьему способу формирования кроны) (рис. 2.4). Наконец, у одной средневозрастной генеративной особи на вырубке интенсивное развитие получили вет-

ви из спящих почек. Массовое вторичное побегообразование наблюдается на фоне отмирания большинства ветвей из почек возобновления (рис. 2.8).

У большинства особей *Q. robur*, крона которых сформирована вторым способом, ствол регулярно перевершинивается, а одна или несколько ветвей включают в свой состав либо последовательности дихазиев, либо сложные ложнодихотомические структуры, аналогичные описанным выше системам, замещающим ствол. У особей, крона которых сформирована третьим способом, ветви также разделяются на сложные системы дихазиев и монохазиев.

Обсуждение. Анализ организации надземных осей у особей *Q. robur*, произрастающих в сообществах севера Московской обл., подтверждает три основные закономерности, выявленные в рамках исследований экологической морфологии и популяционной биологии растений. Во-первых, в исследуемых местообитаниях у *Q. robur* описано несколько основных форм, различающихся по конфигурации наиболее важной оси кроны – ствола, – а также ряд более мелких форм, различия между которыми связаны с особенностями нарастания и ветвления ствола и крупных ветвей. Разнообразие форм демонстрирует способность *Q. robur* проявлять морфологическую поливариантность онтогенеза, которая выступает одним из необходимых условий устойчивого существования популяций вида [Жукова, Комаров, 1990]. Во-вторых, несмотря на представленность разных форм и вариантов организации кроны, преобладает все же габитус дерева с ортотропным стволом, который соответствует основной жизненной форме древесных видов первой величины, способных выйти в верхние ярусы лесного ценоза [Серебряков, 1962; Иванова, Мазуренко, 2013]. В-третьих, у большинства исследуемых особей отчетливо выражены черты архитектурной модели Rauh, для которой характерны ортотропный ствол и восходящие ветви [Hallé at al., 1978]. Концепция архитектурных моделей была разработана для анализа конструкции кроны во влажных тропических лесах [Halle at al., 1978]. У деревьев, произрастающих в умеренном климате, наиболее распространена именно модель Rauh [Жмылев и др., 2005].

Ряд особенностей организации кроны у исследуемых особей *Q. robur* обусловлен видоспецифическими свойствами побегообразования вида. Для *Q. robur* характерно неустойчиво-моноподиальное, а не строго моноподиальное нарастание [Серебряков, 1962]. Мы также не отметили в составе основных осей кроны такие последовательности годичных побегов, которые бы сохраняли моноподиальное нарастание на протяжении всего существования оси. Замещение материнского годичного побега двумя или несколькими боковыми побегами с образованием конструкций, подобных дихазиям или плейохазиям, становится возможным из-за наличия кольца из вечных, или субапикальных почек на верхушке годичного побега [Астапова, 1954].

Мы отметили определенное влияние условий среды на архитектуру побеговых систем исследуемых особей *Q. robur*. Местообитания вида в Тагдомском городском округе в пределах заказника «Дубравна» различаются прежде всего по условиям освещения. Наибольшее количество света получают особи, растущие на вырубке. В этих условиях особи, которые начали развитие уже на открытом пространстве, максимально соответствуют жизненной форме дерева с ортотропным стволом и архитектурной модели Rauh. Крона у молодых генеративных особей, произрастающих на вырубке, состоит почти исключительно из восходящих ветвей. В условиях затенения разной степени в элементах горизонтальной мозаики древостоя (окна и подпологовое пространство) у особей *Q. robur* реализуются элементы стратегии по адаптации к недостатку солнечного освещения. К ним, в частности, относится усиление роли плагиотропно растущих осей, – в первую очередь, ветвей от ствола. Как известно, плагиотропные ветви и разветвленные в одной плоскости побеговые комплексы высших порядков способны наиболее полно улавливать солнечную радиацию при затенении [Ричардс, 1961; Мазуренко, Хохряков, 1991]. В то же время недостаточное количество света может приводить и к угнетению особей. Оно выражается в увеличении доли симподиев и сложных систем из монохазиев и дихазиев как в составе ствола, так и в системе ветви от ствола. В популяционной биологии древесных растений подобный комплекс признаков используется как индикатор для отнесения особей к низшим уровням жизнеспособности [Evstigneev, Korotkov, 2016].

В ходе онтогенеза особи претерпевают прежде всего количественные перестройки. В акропетальном направлении (вверх по стволу) смещается нижняя граница живой части кроны, отмирают мелкие и средние ветви как на стволе, так и на крупных ветвях. К основным качественным изменениям у особей, произрастающих в сомкнутых парцеллах, можно отнести «вставки» плагиотропных ветвей в пределах зоны с восходящими ветвями и образование сложных ложнодихотомических систем годичных побегов в составе отдельных ветвей. При резкой смене световых условий у особей, вышедших в полог древостоя, вторично омолаживается крона за счет массового пробуждения спящих почек.

Сравнение результатов данного исследования с предыдущими работами автора по архитектуре кроны *Q. robur* в тех или иных природных зонах и физико-географических регионах Европейской части России [Стаменов, 2021, 2023] показывает, что в различных почвенно-климатических условиях у *Q. robur* преобладают сходные варианты организации самых крупных и значимых осей кроны.

На основании анализа конструктивной организации исследуемых особей *Q. robur* можно спрогнозировать дальнейший ход онтогенеза и ожидаемые фитоценотические позиции у виргинильных и молодых

генеративных особей. Особи с ортотропным стволом, который редко разделяется по типу дихазия, с большой вероятностью выйдут в полог древостоя. Особи, ствол которых переходит к диагональному, а затем и к плагиотропному росту, либо рано разделяется на сложную систему монохазиев и дихазиев, не выйдут за пределы яруса подлеска или, в крупных окнах, – второго подъяруса древостоя.

Заключение

В местообитаниях заказника «Дубравна» Талдомского района Московской области у особей *Q. robur* выявлены три способа формирования кроны с учетом направления роста и сохранности функционально главной оси – ствола. К ним относятся ортотропный рост ствола и большинство функционально наиболее значимых ветвей, отклонение ствола от ортотропного направления роста и изменение симметрии в расположении ветвей на стволе, замещение ствола сложной системой разнонаправленных монохазиев и дихазиев. Во всех местообитаниях преобладают особи, крона которых сформирована первым способом.

На разнообразии вариантов строения кроны также оказывают влияние преобладающий тип нарастания ствола и крупных ветвей, доля и пространственное расположение ветвей, которые длительно нарастают плагиотропно, и разделение ветвей на системы монохазиев и дихазиев.

С увеличением затененности возрастает доля особей, у которых крона формируется вторым и третьим способами, а также увеличивается доля ветвей, длительно растущих плагиотропно.

Дифференциация особей по способу формирования кроны происходит уже в виргинильном–молодом генеративном онтогенетических состояниях. Полога ценоза достигают только особи с ортотропным стволом и преимущественно восходящими ветвями.

Архитектурные характеристики исследуемых особей *Q. robur* показывают, что вид способен успешно проходить онтоморфогенез в водораздельных сообществах на севере зоны хвойно-широколиственных лесов и в южной тайге.

Список источников

1. Амосов М.И. Природные зоны равнин Евразии во время среднеголоценового климатического оптимума // Известия Русского географического общества. 2017. Т. 149, вып. 1. С. 22–35.
2. Астапова Т.Н. Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосковья // Учен. зап. Московского городского педагогического института им. В.П. Потемкина. 1954. Т. 37. С. 135–155.
3. Белостоков Г.П. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 4. С. 578–588.
4. Браславская Т.Ю. О природоохранной ценности восточноевропейских широколиственных лесов // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2017. № 2. С. 278–286.
5. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. 2004. Кн. 1–2.
6. География Тверской области. Тверь, 1992. 289 с.
7. Гринченко О.С. и др. Комплексное экологическое обследование государственного природного заказника «Дубравна» (Московская область, Талдомский городской округ) // Экосистемы: экология и динамика. 2019. Т. 3, № 3. С. 143–186. DOI: 10.24411/2542-2006-2019-10042
8. Денисов А.К. Последледниковая динамика северной границы ареала дуба черешчатого в СССР и филогенез дубрав севера // Лесоведение. 1980. № 1. С. 3–11.
9. Добрынин А.П., Комиссарова М.Г. Самые северные дубравы России. Вологда, 2012. 188 с.
10. Жмылев П.Ю. и др. Биоморфология растений (иллюстрированный словарь). М., 2005. 256 с.
11. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450–461.
12. Иванова А.В., Мазуренко М.Т. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 8. С. 1014–1030.
13. Константинов А.В., Сергиенко В.Г. Влияние изменений климата в голоцене на формирование разнообразия современных лесов и их трансформация к концу XXI века в Европейской России // Лесотехнический журнал. 2016. № 3. С. 19–29.
14. Курнаев С.Ф. Дробное растительное районирование нечерноземного центра. М.: Наука, 1982. 118 с.
15. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: Изд-во Смоленск. гос. ун-та, 1997. 296 с.
16. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 3. С. 409–421.
17. Петров В.В. Новая схема геоботанического районирования Московской области // Вестник МГУ. Сер. биологическая. 1968. № 5. С. 44–50.
18. Писарева В.В. Реконструкция палеоландшафтов Лихвинского межледниковья и последующего похолодания на территории Восточной Европы // Известия РАН. Сер. географическая. 2012. № 3. С. 54–70.

19. Ричардс П. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1961. 448 с.
20. Савиных Н.П., Черёмушкина В.А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 5. С. 659–670. DOI:10.15372/SEJ20150501.
21. Сергиенко В.Г. Динамика границ лесорастительных зон России в условиях изменения климата // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2015. № 1. С. 5–19.
22. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 380 с.
23. Стаменов М.Н. Архитектура кроны дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в генеративном периоде онтогенеза в фитоценозах северной лесостепи Тульской области // Разнообразие растительного мира. 2021. № 2 (9). С. 5–39. DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-5-39.
24. Стаменов М.Н. Архитектура кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. на юго-восточной границе ареала (на примере Волгоградской области) // Вопросы степеведения. 2023. № 4. С. 90–105. DOI: 10.24412/2712-8628-2023-4-90-105.
25. Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. М.: Логос, 2003. 520 с.
26. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (2). P. 1–31. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
27. Hallé, F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and architectural analysis. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1978. 445 p.

References

1. Amosov M.I. [Geographical zones of Eurasian plains during Mid-Holocene Optimum]. *Izvestija Russkogo geografičeskogo obščestva*. V. 149, Iss. 1 (2017): pp. 22–35 (In Russ.).
2. Astapova T.N. [Growth and formation of shoots of the oak in the stands of Moscow region]. *Učenyje zapiski Moskovskogo gorodskogo pedagogičeskogo instituta im. V.P. Potemkina*. V. 37 (1954): pp. 135–155. (In Russ.).
3. Belostokov G.P. [Morphological structure of the bush-like seedlings of *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae)]. *Botaničeskij žurnal*. V. 59, No. 4 (1974): pp. 578–588. (In Russ.).
4. Braslavskaya T.Yu. [Environmental value of Eastern European broadway forests]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologija i ekologija*. No. 2 (2017): pp. 278–286. (In Russ.).
5. *Vostočnoevropejskie lesa* [Eastern European forests: Holocene history and modernity]. Moscow, Nauka Publ., 2004. Book 1, 2. (In Russ.).
6. *Geografija Tverskoj oblasti* [Geography of Tver oblast]. Tver, 1992. 289 p. (In Russ.).
7. Grinchenko O.S., Lyubeznova N.V., Shcherbakov A.V., Koltsov D.B., Khlebyankina T.A. [Complex ecological study of “Dubravna” state nature reserve (Moscow region, Taldomsky urban district)]. *Ėkosystemy: ekologija i dinamika*. V. 3, No. 3 (2019): pp. 143–186. <https://doi.org/10.24411/2542-2006-2019-10042>. (In Russ.).
8. Denisov A.K. [Post-glacial dynamics of the northern border of the *Quercus robur* L. range in the USSR and phylogeny of oak forests of the north]. *Lesovedenie*. No. 1 (1980): pp. 3–11. (In Russ.).
9. Dobrynin A.P., Komissarova M.G. *Samye severnye dubravy Rossii* [Northernmost oak forests of Russia]. Vologda, 2012. 188 p. (In Russ.).
10. Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. *Biomorfologija rastenij* [Biomorphology of plants (illustrated glossary)]. Moscow, 2005. 256 p. (In Russ.).
11. Zhukova L.A., Komarov A.S. [Polyvariance of ontogeny and dynamics of plant cenopopulations]. *Žurnal obščej biologii*. V. 51, No. 4 (1990): pp. 450–461. (In Russ.).
12. Ivanova A.V., Mazurenko M.T. [Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (Fagaceae) in Samara region]. *Botaničeskij žurnal*. V. 98, No. 8 (2013): pp. 1014–1030. (In Russ.).
13. Konstantinov A.V., Sergienko V.G. [The impact of climate change in holocene on the formation of contemporary forest variety and their transformation by the end of the 21 century in European Russia]. *Lesotehničeskij žurnal*. No. 3 (2016): pp. 19–29. (In Russ.).
14. Kurnaev S.F. *Drobnoe rastitel'noe rajonirovanie nečernozemnogo centra* [Fractional plant zoning of the non-chernozem center]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 118 p. (In Russ.).
15. *Landšafty Moskovskoj oblasti i ich sovremennoe sostojanie* [Landscapes of the Moscow region and their current state]. Smolensk, Smolenskij gosudarstvennyj universitet Publ., 1997. 296 p. (In Russ.).
16. Mazurenko M.T., Khokhriakov A.P. [Classes of tree metamerer]. *Žurnal obščej biologii*. V. 52, No. 3 (1991): pp. 409–421. (In Russ.).
17. Petrov V.V. [New scheme of geobotanical zoning of the Moscow region]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija biologičeskaja*. No. 5 (1968): pp. 44–50. (In Russ.).
18. Pisareva V.V. [Reconstruction of Paleoenvironments of Likhvin (Holstein) Interglacial and the Subsequent in Eastern Europe]. *Izvestija RAN. Serija geografičeskaja*. No. 3 (2012): pp. 54–70. (In Russ.).
19. Richards P. *Tropičeskij doždevoj les* [The tropical rain forest]. Moscow, Izdatel'stvo inostrannoj literatury Publ., 1961. 448 p.

20. Savinykh N.P., Cheryomushkina V.A. [Biomorphology: current status and prospects]. *Sibirskij èkologičeskij žurnal*. V. 22, No. 5 (2015): pp. 659–670. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150501>. (In Russ.).
21. Sergienko V.G. [The dynamics of the boundaries of forest vegetation zones in Russia under climate change]. *Trudy Sankt-Peterburgskogo naučno-issledovatel'skogo instituta lesnogo chozjajstva*. No. 1 (2015): pp. 5-19. (In Russ.).
22. Serebryakov I.G. *Èkologičeskaja morfologija rastenij* [Ecological morphology of plants]. Moscow, Vyssšaja škola Publ., 1962. 380 p. (In Russ.).
23. Stamenov M.N. [Crown architecture of *Quercus robur* L. in the reproductive period of ontogenesis in phytocoenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region]. *Raznoobrazie rastitel'nogo mira*. No. 2 (9) (2021): pp. 5-39. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2021-2-5-39>. (In Russ.).
24. Stamenov M.N. [Crown architecture in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. on the southeast border of its area (on the example of the Volgograd region)]. *Voprosy stepvedenija*. No. 4 (2023): pp. 90-105. <https://doi.org/10.24412/2712-8628-2023-4-90-105>. (In Russ.).
25. Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V. [Breeding and Reproduction of Forest Tree Species]. Moscow, Logos Publ., 2003. 520 p. (In Russ.).
26. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. V. 1 (2) (2016): pp. 1-31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>.
27. Hallé, F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag, 1978. 445 p.

Статья поступила в редакцию 22.03.2024; одобрена после рецензирования 08.05.2024; принята к публикации 10.06.2024.

The article was submitted 22.03.2024; approved after reviewing 08.05.2024; accepted for publication 10.06.2024.

Информация об авторе

М. Н. Стаменов – канд. биол. наук, младший научный сотрудник лаборатории исследования экосистем.

Information about the author

M. N. Stamenov – Candidate of Biological Sciences, junior research assistant laboratory of ecosystem research.