

М. Н. Стаменов

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ ДВУХЛЕТНИХ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ
У ПРЕГЕНЕРАТИВНЫХ ОСОБЕЙ *QUERCUS ROBUR* L. (FAGACEAE)
В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОСВЕЩЕНИЯ
В ЦЕНТРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

На основе топологических характеристик и функциональной роли в кроне типизировано разнообразие двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Q. robur* L. в сообществах с различным уровнем освещенности на юге Подмосковья и в заповеднике «Калужские Засеки» в Калужской области. В условиях полного освещения основную роль в организации кроны играют равномерно разветвленные, мезотонные и акротонные двухлетние побеговые системы с большим числом боковых побегов. В условиях затенения крона сформирована преимущественно неветвящимися системами и двухлетними побеговыми системами с небольшим числом случайно расположенных боковых побегов. У элементарных побегов различных типов двухлетних побеговых систем число узлов более постоянно, чем длина междоузлия. Более длинные междоузлия наблюдаются у ветвящихся типов двухлетних побеговых систем по сравнению с неветвящимися. При улучшении освещенности у ветвящихся типов двухлетних побеговых систем наблюдается удлинение междоузлий. Библиогр. 26 назв. Ил. 3. Табл. 3.

Ключевые слова: *Q. robur* L., двухлетняя побеговая система, ветвление, элементарный побег, узел, междоузлие, освещенность.

M. N. Stamenov

**STRUCTURAL AND FUNCTIONAL DIVERSITY AND QUANTITATIVE PARAMETERS OF
TWO-YEAR SHOOT SYSTEMS OF PREGENERATIVE INDIVIDUALS OF
QUERCUS ROBUR L. (FAGACEAE) IN DIFFERENT LIGHT CONDITIONS IN
THE CENTRAL PART OF EUROPEAN RUSSIA**

Institute of Physical-Chemical and Biological Problems in Soil Science RAS,
2, ul. Institutskaya, Pushchino, 142290, Russian Federation; mslv-eiksb@inbox.ru

Based on topological characteristics and functional role in crown, diversity of the two-year shoot systems in pregenerative individuals of *Q. robur* L. growing in communities with different light level in southern part of Moscow region and reserve "Kaluzhskiye Zaseki" in Kaluga region have been typified. In full light conditions uniform branching, mesotonic and acrotonic two-year shoot systems with a great number of lateral twigs mainly contribute to the crown structure. In shadow conditions crown is formed basically from non-branching systems and two-year shoot systems with a small number of casually located lateral twigs. The number of nodes of the elementary shoots of different two-year system types is more constant than their internodes' length. Branching types of two-year shoot systems have longer internodes than nonbranching ones do. In branching types of two-year shoot systems internodes become longer with the improvement of light conditions. Refs 26. Figs 3. Tables 3.

Keywords: *Q. robur* L., two-year shoot system, branching, elementary shoot, internode, light conditions.

М. Н. Стаменов (mslv-eiksb@inbox.ru): Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Российская Федерация, 142290, Пушкино, ул. Институтская, 2.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

Введение

Несмотря на большие достижения в биоморфологических исследованиях, недостаточно полно изученными остаются даже таксоны с большой ценотической значимостью, такие как *Quercus robur* L. Кроме того, исследования архитектуры крон древесных растений проводятся в основном на качественном уровне [1], количественный анализ осуществляется преимущественно при морфометрических описаниях онтогенеза [2, 3]. Количественные подходы в сочетании с описанием структурно-функционального разнообразия побеговых систем у деревьев демонстрируют работы М. В. Бобровского и Н. Е. Бобровской по *Populus tremula* L. и *Acer platanoides* L., [4] Н. Е. Бобровской по формированию крон лиственных и хвойных деревьев в онтогенезе [5], Н. А. Гашевой [6, 7], А. А. Афолина [8], О. И. Недосеко [9] по видам рода *Salix*, L. Mailette по демографическому анализу побегов в кроне у *Betula pendula* [10, 11].

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) отличается большим разнообразием форм роста и вариантов организации побеговой системы [12, 13]. Классическое описание онтогенеза данного вида на уровне основных скелетных осей дал И. Г. Серебряков [1]. Строение элементарного побега и значения количественных признаков в сообществах разных типов проанализированы в работе Т. Н. Астаповой [14]. Закономерности эндогенной ритмичности у элементарных побегов видов рода *Quercus* рассмотрены О. Б. Михалевской [15]. Однако структурно-функциональное разнообразие побеговых систем различных иерархических уровней у *Q. robur* остается практическим неизученным.

Согласно современным представлениям об организации кроны основной единицей ее строения и формирования является система, образующаяся за два года в результате роста побегов из пазушных почек элементарного побега [12, 16]. Цель данной работы — детально рассмотреть и типизировать разнообразие побеговых систем у *Q. robur* на данном иерархическом уровне в разных световых условиях в прегенеративном периоде онтогенеза.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2012–2013 гг. в Московской (окрестности города Пушкино и Серпуховский район) и Калужской (на территории южного участка заповедника «Калужские Засеки») областях. В Московской области исследовали зарастающие луга с подростом широколиственных видов деревьев на дерново-подзолистых почвах, сосняк зеленомошно-разнотравный с редким подлеском на подзолах, липо-осинник осоковый с примесью дуба, с окнами в ярусе подлеска и древостоя на серых лесных почвах; в Калужской области в заповеднике «Калужские Засеки» — зарастающие луга на дерново-подзолистых почвах. Фитоценотическая характеристика лесных сообществ приведена в таблице 1.

В качестве основной единицы исследования принята двухлетняя побеговая система (ДПС) в понимании И. С. Антоновой с соавт. [16]. Однако при наличии двух или трех элементарных побегов в составе годичного побега в качестве отдельной ДПС рассматривали каждый элементарный побег и его дочерние побеги, образованные на второй год после формирования элементарного побега. В таблице 2 пред-

Таблица 1. Фитоценотическая характеристика лесных сообществ

Характеристика фитоценоза	Ярус древостоя	Ярус подлеска	Травяно-кустарничковый ярус
Липо-осинник осоковый с примесью дуба, возраст древостоя свыше 70 лет	A1 — 5Л5Ос+Д, высота — 23–25 м, сомкнутость — 0,8–0,9 A2 не выражен	<i>A. platanoides</i> , <i>Tilia cordata</i> Mill., <i>Q. robur</i> , высота — 1–8 м, сомкнутость — 0,2–0,3	<i>Carex pilosa</i> Scop., ОПП около 80 %
Сосняк зеленомошно-разнотравный, возраст древостоя — 80–100 лет	A1 — 10С, высота — 21–23 м, сомкнутость — 0,7–0,9 A2 не выражен	<i>Q. robur</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> L., высота — 1–6 м, сомкнутость — 0,1–0,4	<i>Carex ericetorum</i> Poll., <i>Convallaria majalis</i> L. и <i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All., ОПП — 60–70 %

Примечание. А1 — первый подъярус древостоя, А2 — второй подъярус древостоя.

ставлено число особей и ДПС по онтогенетическим состояниям в исследованных сообществах. Рассмотрены особи имматурного состояния первой (im1) и второй (im2) подгрупп и виргинильного состояния первой подгруппы (v1). Онтогенетические состояния выделяли по стандартной методике [17].

Таблица 2. Число описанных особей и двухлетних побеговых систем по сообществам и онтогенетическим состояниям

Тип сообщества	Онтогенетическое состояние					
	im1		im2		v1	
	Особи	ДПС	Особи	ДПС	Особи	ДПС
Зарастающие луга	17	43	14	53	14	102
Сосняк зеленомошно-разнотравный	7	25	13	106		
Липо-осинник осоковый	10	62	3	15		

Исследования проводили на особях ранней формы семенного происхождения. Выбирали по две последовательно расположенные ДПС в терминальных зонах 2–4 скелетных ветвей разных частей кроны и лидерной оси. Измеряли длины элементарных побегов и число узлов на них, длины побегов из пазушных почек и число узлов на них; на элементарных побегах отмечали номера узлов, из пазушных почек которых образовались боковые побеги на втором году развития ДПС. Тип почки побега определяли в соответствии с классификацией почек Т. Н. Астаповой [14]. Выборки сравнивали с помощью непараметрического критерия Манна—Уитни при $\alpha = 0,05$ в модуле XLSTAT программы Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Строение двухлетних побеговых систем. Известно несколько классификаций систем на основе элементарных и годичных побегов. Чаще всего они учитывают только преобладающую длину междоузлий элементарного побега и наличие ветвления на второй год развития системы [4, 5, 9, 18]. При оценке строения кроны более значимы геометрические, топологические отношения между боковыми побегами ДПС. Пространственное строение ДПС анализируется преимущественно

И. С. Антоновой с соавт. [16, 19–21]. Мы рассматриваем как топологические характеристики систем на второй год их развития, позволяющие типизировать разнообразие структур, так и количественные показатели элементарных побегов.

Для древесных видов характерна разнокачественность почек элементарного и годичного побегов [16, 18, 22]. В отличие от ряда других древесных видов, акротония у дуба выражается в том, что дополнительно к самым крупным почкам в верхней части элементарного побега выделяется комплекс верхушки побега [14]: вечнозеленые и вечнозеленые чешуепазушные почки, окружающие апикальную почку. Из вечнозеленых почек образуются самые мощные по силе роста побеги [14] и скелетные ветви.

При совместном ветвлении из боковых и вечнозеленых почек может наблюдаться большое разнообразие вариантов строения ДПС, но обычно побеги из вечнозеленых почек принимают на себя часть функции апикального доминирования и ослабляют рост побегов из боковых почек.

Мы типизировали ДПС и дали им условные названия исходя из особенностей расположения на них боковых побегов и обобщенной функциональной роли в кроне.

1. Стохастические (случайно ветвящиеся) — единичное, групповое или разрозненное расположение побегов из боковых почек на материнской оси. В лесных сообществах несут обычно 1–2 относительно коротких побега, относящихся к разным зонам элементарного побега. На зарастающих лугах образуют до пяти (преобладают ДПС с 1–3 боковыми побегами) достаточно варибельных по длине и числу междоузлий боковых побегов в узлах разных зон элементарного побега. В условиях полной освещенности число боковых побегов увеличивается в онтогенезе. Выполняют функцию заполнения кроны, особенно в неблагоприятных световых условиях. Обычно относятся к скелетным ветвям (на зарастающих лугах — в нижней зоне кроны), а не к лидерной оси.

2. Рогатковидные — один развитый побег из вечнозеленой почки, возможно наличие 1–2 слаборазвитых побегов из боковых почек. Характерны для лесных сообществ, как для лидерной оси, так и для скелетных ветвей в разных частях кроны. Выполняют функции формирования каркаса кроны на уровне как собственно скелетных ветвей, так и разветвлений и развилки в дистальных зонах последних, благодаря чему крона зачастую приобретает псевдодихотомическую организацию. Такой тип ветвления рассматривается как частный случай акротонного [23].

3. Щетковидные — сплошное (возможны отдельные неветвящиеся узлы или их группы) расположение побегов из боковых почек. Соответствуют мезотонному типу ветвления при расположении самых длинных дочерних побегов в средней части материнской оси. Особенно характерны для зарастающих лугов, где расположены на скелетных ветвях преимущественно в средней и верхней зонах кроны. Количественные признаки боковых побегов варьируют, однако на зарастающих лугах в данном типе представлены преимущественно длинные боковые побеги, а в лесных сообществах — короткие и средние. В условиях оптимальной освещенности число боковых побегов составляет 4–16, при этом в онтогенезе плотность боковых побегов возрастает (в виргинильном состоянии преобладают ДПС с 7 боковыми побегами). В сосняке несут 4 боковых побега, в липо-осиннике — 5–6. В лесных сообществах участвуют в сложении лидерной оси и ветвей верхней зоны кроны. На зарастающих лугах выполняют функции ассимиляции и заполнения кроны.

4. Кистевидные — сплошное или разрозненное расположение побегов из боковых почек, возможны единичные побеги из вечнозеленых почек, самый длинный побег один, его формирует верхняя боковая или вечнозеленая почка. Соответствует акротонному типу ветвления. В условиях оптимальной освещенности на зарастающих лугах несут 3–10 боковых побегов, в виргинильном состоянии преобладают ДПС с 8 боковыми побегами. В сосняке несут 3–4, в липо-осиннике — 5–6 боковых побегов. На зарастающих лугах такие ДПС формируются в составе как лидерной оси, так и скелетных ветвей средней и верхней зон кроны, и выполняют прежде всего скелетную функцию. В лесных сообществах приурочены к лидерной оси и выполняют скелетные, ассимиляционные и заполняющие функции, поскольку на них образуется наибольшее число боковых побегов, в том числе длинных.

5. Короновидные — различные варианты ветвления из боковых почек и псевдомутовки с длинными и очень длинными побегами из вечнозеленых почек, обуславливающие акротонный тип ветвления. На зарастающих лугах обычно формируют большое число боковых побегов (до 9) и по 2–4 побега из вечнозеленых почек. В лесных сообществах ветвление из боковых почек зачастую близко к стохастическому типу (1–3 побега), из вечнозеленых почек формируется обычно два побега. На зарастающих лугах приурочены в большей степени к лидерной оси и, наряду с кистевидными ДПС, играют ключевую роль в формировании скелета кроны, характерного для открытых пространств, поскольку на основе мощных побегов из вечнозеленых почек развиваются наиболее долгоживущие скелетные ветви кроны. В лесных сообществах на рассматриваемых стадиях онтогенеза короновидные ДПС не играют большой роли в формировании скелета кроны. Образование псевдомутовок из сближенных побегов в верхней части материнской оси отмечено и у других видов рода *Quercus* [19].

У отдельных стохастических ДПС на скелетных ветвях иматурных особей, произрастающих в сосняке, отмечено плоскостное строение, при этом у большинства ДПС данного типа и у других типов ДПС строение объемное.

Как неветвящиеся, так и все типы ветвящихся ДПС в условиях полной освещенности формируются на основе и весенних, и летних элементарных побегов. Принципиальных различий в строении ДПС, образованных весенними и летними элементарными побегами, не выявлено.

Схемы выделенных нами типов ДПС приведены на рисунке 1.

Мы проанализировали распределение типов ДПС по сообществам. На рисунке 2 представлены соотношения между неветвящимися и всеми типами ветвящихся ДПС.

Ветвящиеся ДПС составляют более половины всех типов систем в каждом сообществе и онтогенетическом состоянии. Существенное различие между сообществами по соотношениям типов ДПС наблюдается в иматурном состоянии второй подгруппы: наибольшая доля ветвящихся ДПС отмечена на зарастающих лугах, наименьшая — в сосняке. В липо-осиннике немногочисленные особи иматурного состояния второй подгруппы расположены в краях окна, поэтому несут большее число ветвящихся ДПС, чем особи в том же состоянии в сосняке с равномерным затенением. На зарастающих лугах соотношение типов ДПС с переходом в виргинильное состояние не меняется. Таким образом, интенсивность ветвления особи возрастает с увеличением освещенности.

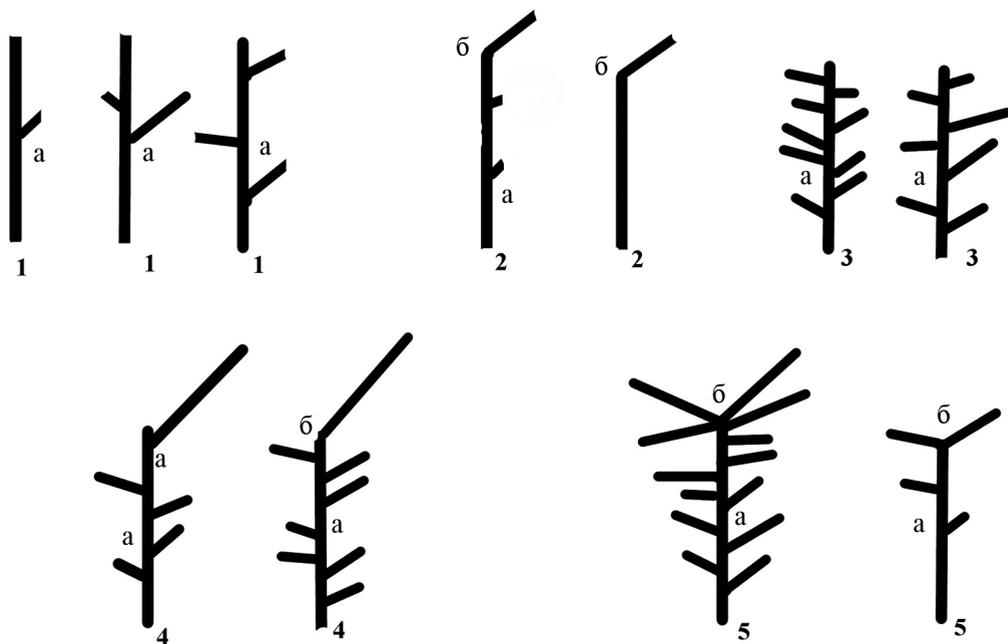


Рис. 1. Схемы типов ДПС у прегенеративных особей *Q. robur*:

1 — стохастические, 2 — рогатковидные, 3 — щетковидные, 4 — кистевидные, 5 — короновидные; происхождение побегов с учетом типа почки элементарного побега: а — побеги из боковых почек, б — побеги из венечных почек

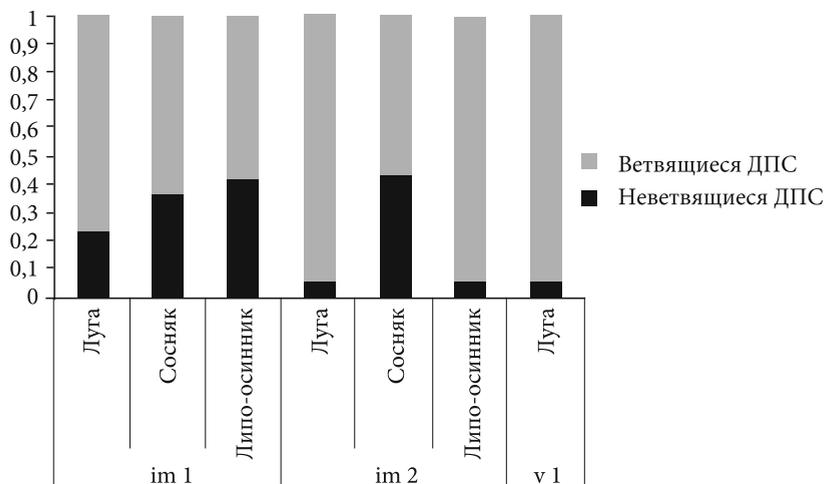


Рис. 2. Соотношение неветвящихся и ветвящихся типов ДПС у *Q. robur* в разных типах сообществ в имматурном и виргинильном состояниях в долях единицы

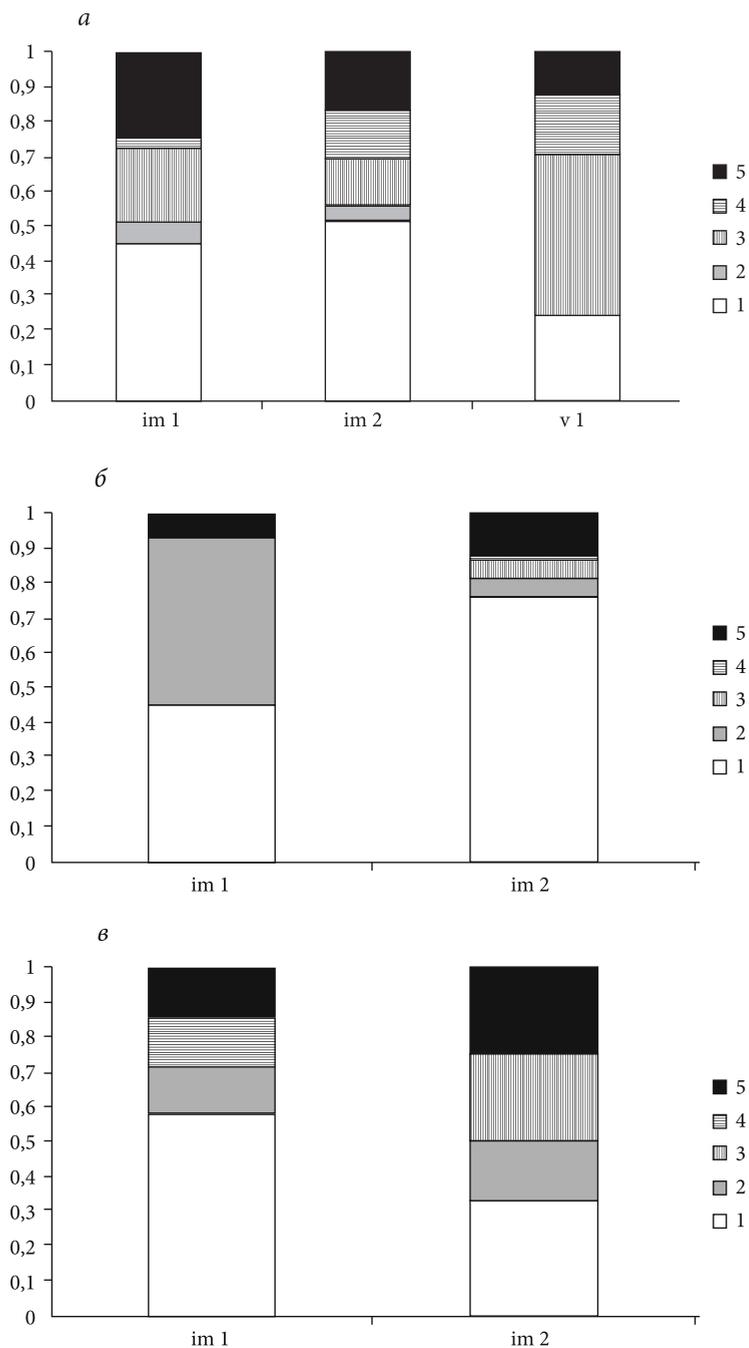


Рис. 3. Распределение типов ветвящихся ДПС у прегенеративных особей *Q. robur* в исследованных сообществах:

а — зарастающие луга, *б* — сосняк, *в* — липо-осинник. По оси абсцисс — индексы онтогенетических состояний. По оси ординат — участие каждого типа ДПС в долях единицы. Типы ветвящихся ДПС: 1 — стохастический, 2 — рогатковидный, 3 — щетковидный, 4 — кистевидный, 5 — короновидный

В каждом типе сообществ проанализировано распределение ветвящихся ДПС по типам (рис. 3).

На зарастающих лугах в имматурном состоянии преобладают стохастические ДПС, в виргинильном состоянии — щетковидные ДПС, также увеличивается доля кистевидных ДПС. В ходе онтогенеза наблюдается переход от неопределенного типа ветвления к преобладанию ДПС с равномерным ветвлением. В сосняке и липо-осиннике преобладают стохастические ДПС.

Развитие в условиях полной освещенности способствует не только наиболее интенсивному ветвлению, но и наибольшему варьированию числа боковых побегов в пределах одного типа ДПС. В меньшей степени варьирование данного параметра обнаруживается в условиях оконного освещения в липо-осиннике. Разными авторами отмечено увеличение разнообразия типов ДПС к виргинильному и раннему генеративному состояниям [9, 16]. У *Q. robur*, по нашим наблюдениям, онтогенетические перестройки на уровне ДПС выражаются в увеличении не столько разнообразия типов, сколько варьирования числа и пространственного положения боковых побегов.

Мы сопоставили выделенные нами морфофункциональные типы с классификацией побеговых систем (ПС) И. С. Антоновой с соавт. [16]. Кистевидные и короновидные ДПС близки к ростовым ПС, щетковидные ДПС, геометрически напоминающие цилиндр, — к узкоконтурным ПС, хотя И. С. Антонова выделяет их только у генеративных особей, неветвящиеся, стохастические и рогатковидные ДПС приближаются к ПС, заполняющим пространство кроны. У *Q. robur* труднее выделить основные ПС ввиду большей вариабельности количественных и структурных показателей ДПС даже в пределах одной особи по сравнению с описанными ранее видами [16]. На данной стадии исследования нам представляется, что основные ПС связаны с условиями освещения: при полной освещенности им соответствуют варианты щетковидных, кистевидных и короновидных ДПС с многочисленными побегами из пазушных почек, при затенении — стохастические ДПС. Мы полагаем, что щетковидные ДПС у особей на зарастающих лугах ближе к типу основной побеговой системы вида также вследствие более выраженного модального класса у такого признака, как число боковых побегов, в отличие от других типов ДПС. Квантированность отмечена и в распределениях значений других количественных признаков, в частности числа узлов у элементарных побегов, и рассматривается О. Б. Михалевской [15] как характерное свойство рода *Quercus*.

Количественные признаки элементарных побегов. В виргинильном состоянии на зарастающих лугах выявлены ДПС, образовавшиеся на базе как весеннего, так и летних элементарных побегов. Достоверные различия по значениям количественных признаков между ними не выявлены, поэтому они рассматриваются совместно. Средние значения количественных признаков с ошибкой среднего для выборок размером более 5 членов представлены в таблице 3.

Одной из видоспецифичных характеристик побеговых систем деревьев является способ формирования побега: за счет увеличения числа узлов либо удлинения междоузлий. К первой группе, в частности, относится *P. tremula* [4], ко второй — *A. platanooides* [4], *Tilia platyphyllos* [20]. Сопоставление изменения средних значений числа узлов и длин элементарных побегов между типами ДПС, при смене режимов освещенности и в онтогенезе, а также значений коэффициента вариации

Таблица 3. Количественные признаки элементарных побегов

Типы ДПС	Сообщества и онтогенетические состояния					
	Зарастающие луга			Сосняк		Липо-осинник
	im1	im2	v1	im1	im2	im1
Неветвящийся	5,5±0,6		4,5±0,9	4,7±2	4,7±1	3,8±0,6
	6,3±0,7		8,3±1,4	5,7±0,8	5,5±0,5	5,8±0,3
Стохастический	10,2±0,8	14,1±1,1	14,9±2,1	6,2±1,2	11,1±1,5	6,3±0,6
	7,7±0,4	9,6±0,5	9,3±0,8	6,3±0,8	7,4±0,5	7,1±0,5
Щетковидный	16,5±1,4	16,9±2,5	22,0±1,3			
	10±1	10±1	13±0,6			
Кистевидный		24,2±1,6	20,4±1,9			
		11±0,7	12,8±2,1			
Короновидный	13,6±1,3	24,8±3,4	13,5±2,4		8,2±1,2	
	9,9±0,7	12,1±1,2	9,1±1,3		6,7±0,7	

Примечание. Первый ряд каждой ячейки — средняя длина элементарного побега, см; второй ряд — среднее число узлов.

для обоих признаков у *Q. robur* показывает, что число узлов — более стабильная характеристика, чем длина междоузлия: у всех типов ДПС в большинстве онтогенетических состояний в каждом сообществе отмечено более сильное варьирование для длины побега, чем для числа узлов. Однако вклад удлинения междоузлий в увеличение длин элементарных побегов у прегенеративных особей *Q. robur* не такой значительный, как у *A. platanoides* [4].

Для оценки характера связи значений количественных признаков с типом ДПС, световыми условиями и возрастным состоянием особи мы сравнивали выборки тремя способами: внутри сообщества — разные типы ДПС в пределах одного онтогенетического состояния, один тип ДПС в разных онтогенетических состояниях в пределах сообщества, между сообществами в пределах одного онтогенетического состояния. Достоверное различие по числу узлов выявлено только для стохастических ДПС в имматурном состоянии второй подгруппы между особями, произрастающими на зарастающих лугах и в сосняке. Во всех сообществах длины элементарных побегов ветвящихся ДПС достоверно больше, чем неветвящихся — и в имматурном, и в виргинильном состояниях. Достоверные различия между длинами ветвящихся ДПС установлены только на зарастающих лугах при переходе от случайного к регулярному расположению побегов из боковых почек, т. е. равномерному, мезотонному либо акротонному ветвлению. У *T. platyphyllos* в условиях полного освещения также выявлены достоверные различия по количественным признакам между типами ДПС [20]. Во всех сообществах длина элементарного побега у большинства типов ДПС достоверно не увеличивается от имматурного состояния первой подгруппы к виргинильному состоянию первой подгруппы. Длины у неветвящихся ДПС достоверно не различаются между сообществами, длины стохастических ДПС достоверно меньше в сосняке и липо-осиннике, чем на зарастающих лугах. Таким образом, сравнение выборок показывает, что элементарные побеги прегенеративных особей *Q. robur* отвечают на улучшение световых условий прежде всего удлинением междоузлий, а не увеличением числа узлов.

Считается, что брахи- и ауксибласты у *Q. robur* не выражены [14]. Мы установили, что брахибластами можно считать большую часть элементарных побегов

у неветвящихся и случайно ветвящихся ДПС в сосняке и липо-осиннике. Ауксибласты особенно выражены у мезотонных и акротонных типов ДПС на зарастающих лугах в имматурном состоянии второй подгруппы и виргинильном состоянии первой подгруппы.

Исследования элементарных побегов у рода *Quercus*, проведенные О. Б. Михалевской [15], показали, что для числа метамеров характерна высокая вариабельность как в пределах кроны одной особи, так и в ценопопуляции. Несмотря на большую стабильность числа узлов по сравнению с длиной междоузлия, мы также установили достаточно высокое варьирование числа узлов. В имматурном состоянии для лесных сообществ характерна большая вариабельность признаков элементарных побегов, чем на зарастающих лугах. В целом, варьирование значений признаков усиливается в онтогенезе. Явной связи степени варьирования значений признаков с типом ДПС не прослеживается.

Заключение

Большое разнообразие пространственных вариантов строения ДПС у прегенеративных особей *Q. robur*, по нашим представлениям, сводится к нескольким основным типам, для выделения которых целесообразно использовать такие показатели, как плотность боковых побегов и их дифференциация по силе развития. Каждый тип ДПС играет одну или несколько функциональных ролей в кроне и характеризуется определенной привязкой к ее зонам. Представленность типов ДПС в кроне и вариабельность организации в пределах типа связаны с условиями освещения и биологическим возрастом особи. Число боковых побегов, доля ДПС с равномерным расположением боковых побегов, а также выраженной мезо- и акротонией увеличиваются с улучшением световых условий и в онтогенезе, обуславливая большую плотность кроны в условиях полной освещенности, в то время как слабоветвящиеся ДПС определяют организацию кроны особей в лесных сообществах.

Результаты анализа количественных и структурных признаков ДПС показывают, что в прегенеративном периоде онтогенеза уровень освещенности воздействует прежде всего на структурные признаки, такие как представленность и соотношение типов ДПС, на характер их ветвления, число побегов из боковых почек. Количественная реакция на улучшение освещенности у ряда типов ДПС заключается в удлинении междоузлий при более постоянном числе узлов. При этом у каждого типа ДПС и для числа узлов, и для длины междоузлий, независимо от условий освещения и онтогенетического состояния, выявлено существенное варьирование. В отличие от *Q. robur*, у побеговых систем древесных видов других фитоценологических стратегий в различных климатических условиях в большей степени варьируют именно количественные признаки, а конструкция сохраняет стабильность [16, 21, 24].

Разнообразие побеговых систем деревьев является одним из частных случаев морфологической поливариантности онтогенеза [25]. Для комплексного описания поливариантности онтогенеза у *Q. robur* в дальнейшем необходимы исследования ДПС летнего побегообразования как характерной биологической особенности данного вида [18, 26], побеговых систем более высоких иерархических уровней в широком диапазоне экологических условий и их трансформации в онтогенезе.

Литература

1. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 380 с.
2. Комарова Т. А., Ухваткина О. Н., Трофимова А. Д. Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня // Бюл. Бот. сада-института ДВО РАН. 2010. Вып. 5. С. 81–92.
3. Ухваткина О. Н., Комарова Т. А., Трофимова А. Д. Онтоморфогенез ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // Бюл. Бот. сада-института ДВО РАН. 2010. Вып. 5. С. 150–159.
4. Бобровский М. В., Бобровская Н. Е. Структурно-функциональные элементы кроны и их пространственные отношения у *Acer platanoides* (Aceraceae) и *Populus tremula* (Salicaceae) // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 4. С. 114–125.
5. Бобровская Н. Е. Формирование структуры крон лиственных и хвойных деревьев в онтогенезе: дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 294 с.
6. Гашева Н. А. Классификация элементарных побегов *Salix myrtilloides* L. по морфометрическим показателям // Вестн. Тюменск. гос. ун-та. 2009. № 3. С. 215–222.
7. Гашева Н. А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Сер. Экология и природопользование. 2012. № 12. С. 99–110.
8. Афонин А. А. Сравнительная морфодинамика однолетних побегов ив Брянского лесного массива. Брянск: Курсив, 2011. 144 с.
9. Недосеко О. И. Типы побегов и побеговых систем в кроне ивы черниковидной *Salix myrtilloides* L. // Мир науки, культуры, образования. 2012. № 1 (32). С. 306–308.
10. Maillette L. Structural dynamics of silver birch // J. of applied ecology. 1982. Vol. 19, N 1. P. 203–238.
11. Maillette L. Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula cordifolia* near tree line // Ecology. 1987. Vol. 68, N 5. P. 1251–1261.
12. Белостоков Г. П. Системы стеблестроения подроста древесных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 87–94.
13. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М., Л.: Гослесбуиздат, 1949. 456 с.
14. Астапова Т. Н. Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосковья // Уч. зап. Московского городского пед. ин-та им. В. П. Потемкина. 1954. Т. 37. С. 135–155.
15. Михалевская О. Б. Ритмичность процесса роста и морфогенеза побегов в роде *Quercus* L. // Морфогенез и ритм развития высших растений. Межвуз. сб. науч. трудов / под ред. Т. И. Серебряковой. М.: МГПИ, 1987. С. 33–38.
16. Антонова И. С., Фатьянова Е. В., Зайцева Ю. В., Гниловская А. А. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Материалы II Всероссийской школы-семинара с международным участием. Киров: Радуга-ПРЕСС, 2012. С. 390–403.
17. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / под ред. О. В. Смирновой. М.: Прометей, 1989. 105 с.
18. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
19. Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Ю. В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 2001. Вып. 2. С. 67–77.
20. Антонова И. С., Шаровкина М. М. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 9. С. 1192–1205.
21. Антонова И. С., Гниловская А. А. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 1. С. 53–68.
22. Горошкевич С. Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедра сибирского: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2011. 37 с.
23. Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
24. Шаровкина М. М., Антонова И. С. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 2011. Вып. 3. С. 26–36.
25. Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общей биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450–461.

References

1. Serebriakov I. G. *Ekologicheskaiia morfologiia rastenii* [Ecological morphology of plants]. Moscow, Vysshiaia shkola Publ., 1962. 380 p. (In Russian)
2. Komarova T. A., Ukhvatkina O. N., Trofimova A. D. Ontomorfogenez sosny koreiskoi (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) v usloviakh srednegornogo poiasa iuzhnogo Sikhote-Alinia [Ontomorphogenesis of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in conditions of the mid-mountain zone of Southern Sikhote-Alin]. *Biul. Bot. sada-instituta DVO RAN* [Bulletin of the Botanical garden-institute of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences], 2010, issue 5, pp. 81–92. (In Russian)
3. Ukhvatkina O. N., Komarova T. A., Trofimova A. D. Ontomorfogenez eli aianskoi (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) v usloviakh srednegornogo poiasa iuzhnogo Sikhote-Alinia [Ontomorphogenesis of the Yezo spruce (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) in conditions of the mid-mountain zone of Southern Sikhote-Alin]. *Biul. Bot. sada-instituta DVO RAN* [Bulletin of the Botanical garden-institute of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences], 2010, issue 5, pp. 150–159. (In Russian)
4. Bobrovskii M. V., Bobrovskaiia N. E. Strukturno-funktsional'nye elementy krony i ikh prostranstvennye otnosheniia u *Acer platanoides* (Aceraceae) i *Populus tremula* (Salicaceae) [Description of structure-functional elements of crowns and their spatial relationships in *Acer platanoides* (Aceraceae) and *Populus tremula* (Salicaceae)]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 1998, vol. 83, no. 4, pp. 114–125. (In Russian)
5. Bobrovskaiia N. E. *Formirovanie struktury kron listvennykh i khvoinykh derev'ev v ontogeneze*: dis. ... kand. biol. nauk [Formation of the crown structure of deciduous and coniferous trees in ontogenesis: PhD Diss.]. Moscow, 2001. 294 p. (In Russian)
6. Gasheva N. A. Klassifikatsiia elementarnykh pobegov *Salix myrtilloides* L. po morfometricheskim pokazateliam [The classification of elementary shoots of *Salix myrtilloides* L. in accordance with morphometric indicators]. *Vestn. Tiumensk. gos. un-ta* [Vestnik of Tyumen State University. Nature Research], 2009, no. 3, pp. 215–222. (In Russian)
7. Gasheva N. A. K metodike strukturnogo izucheniia pobegovykh modulei *Salix* [On methodology of structural study of *Salix* offshoots]. *Vestn. ekologii, lesovedeniia i landshaftovedeniia* [Herald of ecology, forest management and landscape science], 2012, no. 12, pp. 99–110. (In Russian)
8. Afonin A. A. *Sravnitel'naia morfodinamika odnoletnikh pobegov iv Brianskogo lesnogo massiva* [Comparative morphodynamics of one-year shoots of the willows of the Bryansk forest massive]. Briansk, Kursiv Publ., 2011. 144 p. (In Russian)
9. Nedoseko O. I. Tipy pobegov i pobegovykh sistem v krone ivy chernikovidnoi *Salix myrtilloides* L. [Types of vines and vine systems in the crown of *Salix myrtilloides* L.]. *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniia* [World of science, culture and education], 2012, no. 1 (32), pp. 306–308. (In Russian)
10. Maillette L. Structural dynamics of silver birch. *The J. of applied ecology*, 1982, vol. 19, no. 1, pp. 203–238.
11. Maillette L. Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula cordifolia* near tree line. *Ecology*, 1987, vol. 68, no. 5, pp. 1251–1261.
12. Belostokov G. P. Sistemy stebleslozheniia podrosta drevesnykh rastenii [Systems of stem pattern in wood plants regrowth]. *Biul. MOIP. Otd. biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological section], 1983, vol. 88, issue 1, pp. 87–94. (In Russian)
13. Morozov G. F. *Uchenie o lese* [The doctrine of the forest]. Moscow, Leningrad, Goslesbumizdat Publ., 1949. 456 p. (In Russian)
14. Astapova T. N. Rost i formirovanie pobegov duba v lesakh Podmoskov'ia [Growth and formation of shoots of the oak in the stands of Moscow region]. *Uch. zap. Moskovskogo gorodskogo ped. in-ta im. V. P. Potemkina* [Scientific notes of the V. P. Potemkin], 1954, vol. 37, pp. 135–155. (In Russian)
15. Mikhalevskaia O. B. Ritmichnost' protsessa rosta i morfogeneza pobegov v rode *Quercus* L. [Rhythm of growth and morphogenesis processes of shoots in the genus *Quercus* L.]. *Morfogenez i ritm razvitiia vysshikh rastenii. Mezhhvuz. sb. nauch. trudov* [Morphogenesis and rhythm of development of Embryophyta. Interuniversity collection of scientific papers]. Ed. by T. I. Serebriakova. Moscow, Moscow City Pedagogical Institute Publ., 1987, pp. 33–38. (In Russian)
16. Antonova I. S., Fat'ianova E. V., Zaitseva Iu. V., Gnilovskaia A. A. Mul'timasshtabnost' pobegovykh sistem nekotorykh derev'ev umerennoi zony (raznoobrazie, klassifikatsiia, terminologiia) [Multiscale magnitude of shoot systems of some trees in the temperate zone (diversity, classification, terminology)]. *Aktual'nye problemy sovremennoi biomorfologii. Materialy II vs Rossiiskoi shkoly-seminara s mezhdunarodnym*

uchastiem [Actual problems of modern biomorphology. Materials of II All-Russian school-seminar with international participation]. Kirov, Raduga-PRESS Publ., 2012, pp.390–403. (In Russian)

17. *Diagnozy i kliuchi vozrastnykh sostoianii lesnykh rastenii. Derev'ia i kustarniki: metodicheskie razrabotki dlia studentov biologicheskikh spetsial'nostei* [Diagnoses and keys of the age stages of forest plants. Trees and shrubs. Methodical development for students of biological specialties]. Ed. by O.V.Smirnova. Moscow, Prometei Publ., 1989. 105 p. (In Russian)

18. Serebriakov I. G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii* [Morphology of the vegetative organs of Embryophyta]. Moscow, Sovetskaia nauka Publ., 1952. 391 p. (In Russian)

19. Antonova I. S., Azova O. V., Elsukova Iu. V. Osobennosti stroeniia i ierarkhii pobegovykh sistem nekotorykh drevesnykh rastenii umerennoi zony [Features of the structure and hierarchy of shoot systems of some woody plants of the temperate zone]. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 2001, issue 2, pp.67–77. (In Russian)

20. Antonova I. S., Sharovkina M. M. Nekotorye osobennosti stroeniia pobegovykh sistem i razvitiia krony generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trekh vozrastnykh sostoianii v usloviakh 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.* [Botanical Journal], 2012, vol.97, no. 9, pp.1192–1205. (In Russian)

21. Antonova I. S., Gnilovskaia A. A. Pobegovye sistemy krony *Acer negundo* L. (Aceraceae) v raznykh vozrastnykh sostoianiiakh [Shoot systems of *Acer negundo* L. (Aceraceae) in different age stages]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 2013, vol. 98, no. 1, pp.53–68. (In Russian)

22. Goroshkevich S. N. *Prostranstvenno-vremennaia i strukturno-funktional'naia organizatsiia krony kedra sibirskogo: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [The spatio-temporal and the structural and functional organization of the crown of the Siberian cedar: Thesis of Doct. Diss.]. Tomsk, 2011. 37 p. (In Russian)

23. Khokhriakov A. P., Mazurenko M. T. *Struktura i morfogenez kustarnikov* [Structure and morphogenesis of shrubs]. Moscow, Nauka Publ., 1977. 160 p. (In Russian)

24. Sharovkina M. M., Antonova I. S. Nekotorye osobennosti stroeniia krony molodykh generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* Scop. v raznykh ekologicheskikh usloviakh [Some structural features of the crown of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. in different ecological conditions]. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 2011, issue 3, pp.26–36. (In Russian)

25. Zhukova L. A., Komarov A. S. Polivariantnost' ontogeneza i dinamika tsenopopuliatsii rastenii [Polyvariance of ontogenesis and plant cenopopulation dynamics]. *Zhurn. obshchei biologii* [Biology Bulletin Reviews], 1990, vol. 51, no. 4, pp.450–461. (In Russian)

26. Grudzinskaia I. A. Letnee pobegoobrazovanie u drevesnykh rastenii i ego klassifikatsiia [Summer shoot forming and its classification in arboreal plants]. *Bot. zhurn.* [Botanical Journal], 1960, vol. 43, no. 7, pp.968–978. (In Russian)

Статья поступила в редакцию 10 ноября, принята 24 декабря 2015 г.

Сведения об авторе:

Стаменов Мирослав Найчев — инженер

Stamenov Miroslav N. — Engineer