

ВОЗМОЖНОСТИ МОДЕЛИРОВАНИЯ АРХИТЕКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВЬЕВ НА ПРИМЕРЕ ОПИСАНИЯ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО *QUERCUS ROBUR* L. В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

Стаменов М.Н.

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
mslv-eiksb@inbox.ru

Аннотация: обобщены результаты исследования побеговых систем различных иерархических уровней у *Quercus robur* L. в сообществах Центральной России и рассмотрены возможности моделирования онтоморфогенеза древесного растения на примере данного вида.

Крона дерева является одним из наиболее сложных и комплексных проявлений модульной природы растений. Исследования крон с биоморфологических и архитектурных позиций к настоящему времени достаточно многочисленны (Серебряков, 1962; Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978; Maillette, 1987; Edelin, 1991; Антонова, Фатьянова, 2014). В них рассматриваются качественные и количественные особенности организации побеговых систем различных иерархических уровней. Тем не менее, строение кроны даже у основных лесообразующих видов исследовано далеко не полно, особенно с учетом поливариантности онтогенеза в различных эколого-фитоценологических условиях. Очевидно, что вариабельность строения кроны и пути трансформации ее структурных элементов в онтогенезе определяются соотношением между действием эндо- и экзогенных факторов. Моделирование процессов нарастания и ветвления осей разных порядков в кроне позволяет прогнозировать адаптивные реакции видов на изменения факторов среды в зависимости от биологического возраста и жизненности особи. Поэтому цель данной работы – обобщение авторских исследований по онтоморфогенезу одного из видов-эдификаторов лесов Европейской России, дуба черешчатого *Quercus robur* L., и анализ возможностей моделирования архитектуры кроны и путей онтогенеза у данного вида.

Исследования проводили в 2011–2017 гг. в широколиственных лесах, сосняках, березняках и на зарастающих лугах в Южном Подмоскowie и в заповеднике «Калужские Засеки». В первых трех формациях исследовали сообщества с различиями в вертикальной и горизонтальной структуре: с редким или средним подлеском и/или подъярусом А2 древостоя, наличием ветровальных окон. Морфогенез побеговых систем описывали на уровне элементарного и годичного побегов, двухлетней побеговой системы (ДПС), ветви от ствола и ствола как организатора кроны в ряду онтогенетических состояний от имматурного до старшего генеративного для категорий нормальной и пониженной жизненности. Рассматривали особи древовидной, переходной от древовидной к стланику и стланиковой биоморф. Для элементарных и годичных побегов, а также ДПС измеряли значения количественных признаков, у побеговых систем более высокого иерархического уровня исследовали преимущественно качественные признаки. Всего исследовано свыше 500 особей.

На уровне элементарного побега реакция на улучшение условий освещения заключается в увеличении доли длинных междоузлий при менее значительном росте числа узлов. В условиях полного освещения по сравнению с условиями оконного освещения значительно возрастает доля полициклических годичных побегов с двумя и реже тремя сезонными приростами, в то время как при равномерном затенении при росте под пологом леса полициклические побеги почти не образуются. В условиях равномерного затенения преобладают неветвящиеся или слабо ветвящиеся ДПС с малым числом коротких боковых побегов, а акротонные ДПС образуются только в составе скелетных ветвей и на стволе. С улучшением условий освещения увеличивается число боковых побегов, ветвящиеся ДПС

становятся более регулярными, а в условиях полного освещения формируются мезотонные и равномерно ветвящиеся ДПС, разнообразие топологических вариантов ДПС становится максимальным. Уровень освещения влияет на конфигурацию и ориентацию скелетной ветви, а также на соотношение иерархических и полиархических зон в составе ветви. По мере улучшения условий освещения в кроне снижается доля плагиотропных ветвей с большим числом разилок и увеличивается доля дугообразных ветвей с иерархической организацией, в условиях полного освещения дугообразные ветви преобладают. В условиях полного освещения также в наибольшей степени выражены ярусы ветвей, образуемые псевдомутовками на стволе. Помимо интенсивности ветвления ДПС ствола, важным признаком, отличающим особи лесных сообществ от особей, произрастающих на открытых пространствах, выступает ориентация верхней зоны ствола и сохранность лидерной оси на всем ее протяжении. Приведенные различия наиболее выражены у особей нормальной жизненности в виргинильном состоянии у древовидной биоморфы. По мере старения особи строение побеговых систем упрощается, а в кроне усиливаются процессы дезорганизации, однако общие структурные особенности, определяемые режимом освещения, сохраняются.

На примере данных по строению побеговых систем *Q. robur* можно выделить несколько приложений для моделирования онтоморфогенеза дерева. Необходимо определять диапазон условий освещения, в пределах которого не происходит существенных перестроек побеговых систем, и прогнозировать такие изменения в вертикальной и горизонтальной структуре сообщества, при которых происходит смена режима освещения. Для каждого иерархического уровня побеговой системы нужно ранжировать признаки в ряду ослабления отклика на изменение режима освещения и обозначать диапазон их количественного и качественного ответа. Для низших уровней (элементарный и годичный побеги, ДПС) к важнейшим индикаторным признакам относятся длина узлов и число длинных междоузлий, число и топология боковых побегов, полициклизм; для скелетных ветвей – угол прикрепления и стабильность ориентации, число и топология иерархически и полиархически организованных зон; для ствола и кроны в целом – регулярность образования ярусов ветвей, выраженность архитектурного градиента, трансформацию лидерной оси в верхней части кроны. Также важно прогнозировать распределение биоморф в пределах ценопопуляции для каждого режима освещения. С точки зрения онтогенетических перестроек целесообразно выделять биоморфологические признаки, устойчиво связанные с биологическим возрастом и жизненностью особи, а также прогнозировать полноту и скорость прохождения онтогенетических стадий в зависимости от условий освещения.

Таким образом, изучение разнообразия побеговых систем на разных иерархических уровнях и их трансформация в онтогенезе у *Q. robur* открывает большие возможности для моделирования структурных и количественных адаптаций древесных растений к действию абиотических факторов.

Литература

- Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 12. С. 1305–1316.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 380 с.
- Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // L'Arbre: Biologie et Développement. Naturalia Monspeliensia, 2nd International Tree Conference, Montpellier. 1991. p. 127–154.
- Halle F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and arhitectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York: Springer - Verlag, 1978. 445 p.
- Maillette L. Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula cordifolia* near tree line // Ecology. 1987. V. 68. № 5. P. 1251–1261.