

## БИОМОРФОЛОГИЯ САМОСЕВА *QUERCUS ROBUR* L. В ФИТОЦЕНОЗАХ МУЗЕЯ-ЗАПОВЕДНИКА «ПАРК МОНРЕПО»

© 2021 М.Н. Стаменов

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН –  
обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН (ИФХиБППРАН),  
Московская обл., г. Пущино (Россия)

Поступила 17.08.2020

**Стаменов М.Н. Биоморфология самосева *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Парк Монрепо».** Проанализирована архитектура кроны у прегенеративных и молодых генеративных особей самосева *Quercus robur* L. в пейзажном парке «Монрепо» в г. Выборг Ленинградской области. Установлено, что, несмотря на произрастание на северо-западной границе ареала в районе выхода на дневную поверхность магматических пород, данный вид формирует те же типы габитуса, что и центральной зоне ареала – в бассейне р. Ока. Это объясняется относительно мягким климатом побережья Финского залива.

*Ключевые слова:* *Quercus robur* L., архитектура кроны, биоморфология, парк «Монрепо».

**Stamenov M.N. Biomorphology of self-seeding of *Quercus robur* L. in the plant communities of the Monrepos Park.** Crown architecture in pregenerative and young reproductive individuals of self-seeding of *Quercus robur* L. self-seeding of *Quercus robur* L. in the landscape Monrepos park within Vyborg, Leningrad oblast was analysed. Despite growing on the northwest border of its area, on the igneous rocks, the species forms such kinds of habit which are the same with ones in the central zone of its area, namely within the basin of the Oka river. We explain this fact by the relatively mild climate of the coast of the Gulf of Finland.

*Key words:* *Quercus robur* L., crown architecture, biomorphology, Monrepos park.

По мнению И.С. Антонова и Ю.В. Азова [1] крона дерева является эмерджентным образованием из побеговых систем разного уровня сложности. Её морфогенез отражает давление факторов среды на реализацию генетически обусловленной программы развития организма.

Поэтому знания об организации побеговых систем могут быть с успехом применены для оценки жизненного состояния отдельных особей и целых фитоценозов в определенных условиях местообитания [5]. Несмотря на значительный прогресс в изучении архитектуры кроны деревьев умеренной зоны в последние десятилетия [1-8], полноту охвата видов нельзя признать удовлетворительной. Особенно это касается важнейшего эдификатора гемибореальных лесов с конкурентной жизненной стратегией – *Quercus robur* L. Данный вид обладает большим ареалом, в пределах которого он формирует множество морфологических и экологических форм. В связи с этим задачей данного исследования

выступил анализ архитектуры кроны у прегенеративных и молодых генеративных особей *Q. robur* на северо-западной границе российской части ареала – в музее-заповеднике «Монрепо» в Выборге. Пейзажный парк «Монрепо» заложен в XVIII в. и в настоящее время представляет собой уникальный пример органически вписанного в естественный ландшафт паркового ансамбля с обширными насаждениями широколиственных пород.

Территория исследований расположена на северо-западе Ленинградской области, в северной части острова Твердыш городского округа Выборг, и относится к Выборгскому ландшафтному району Южно-таёжной подпровинции Кольско-Карельской провинции [10]. Здесь на дневную поверхность выходят магматические породы протерозойского возраста Балтийского кристаллического щита – граниты рапакиви. Основными типами ландшафтов в парке являются песчаные и суглинистые террасы, 9-15-метровые гранитные холмы и склоны – сельги и моренные равнины, выраженные в виде островов и полуостровов [10]. Растительность представлена сосново-еловыми и широколиствен-

---

Стаменов Мирослав Найчев, научный сотрудник, кандидат биологических наук, mslv-eiksb@inbox.ru

ными лесами, а также злаково-разнотравными лугами. Широколиственные леса в парке имеют искусственное происхождение и дают самосев.

Были описаны 9-25-летние имматурные (14 шт.), 14-35-летние виргинильные (15 шт.) и 17-30-летние молодые генеративные (6 шт.) особи. У особей были измерены значения высоты, диаметра и проекции кроны. Архитектура кроны рассматривалась на уровне двухлетней побеговой системы (ДПС), ветви от ствола и кроны одноствольного дерева (Антонова, Фатьянова, 2016). В качестве промежуточного модуля между ДПС и ветвью от ствола учтена многолетняя побеговая система, или МПС [11]. Описывали нарастание осей с использованием терминологии Е.Л. Нухимовского [9], продольную и боковую симметрию осей, подсчитывали число боковых побегов и общий порядок ветвления. Выборочно измеряли длину годовых побегов в составе крупных осей. У ветвей описывали направление роста. Крону особи относили к одному из архитектурных типов (АТ), в соответствии с типизацией габитусов у

*Q. robur*, разработанной автором в своей предыдущей статье для фитоценозов бассейна Оки [11]. В упомянутой работе наименования АТ особей виргинильного и молодого генеративного онтогенетических состояний даны по биотопическому признаку. Для имматурного онтогенетического состояния в данной работе названия АТ мы приводим по биоморфологическому признаку, а именно по нарастанию лидерной оси особи.

Наиболее распространенный у имматурных особей гемисимподиальный АТ (10 шт.) характерен для открытых незатененных или слабо затененных периферическими частями крон сосен участков, которые расположены на вершинах сельг в отдалении от берега и у их подножья рядом с берегом (рис. 1А). Ствол состоит из 2–3-летних моноподиев, образованных годовыми побегами длиннее 30 см. Моноподиальное нарастание прерывается каждые 2–3 года перевершиниванием со слабым сдвигом оси.

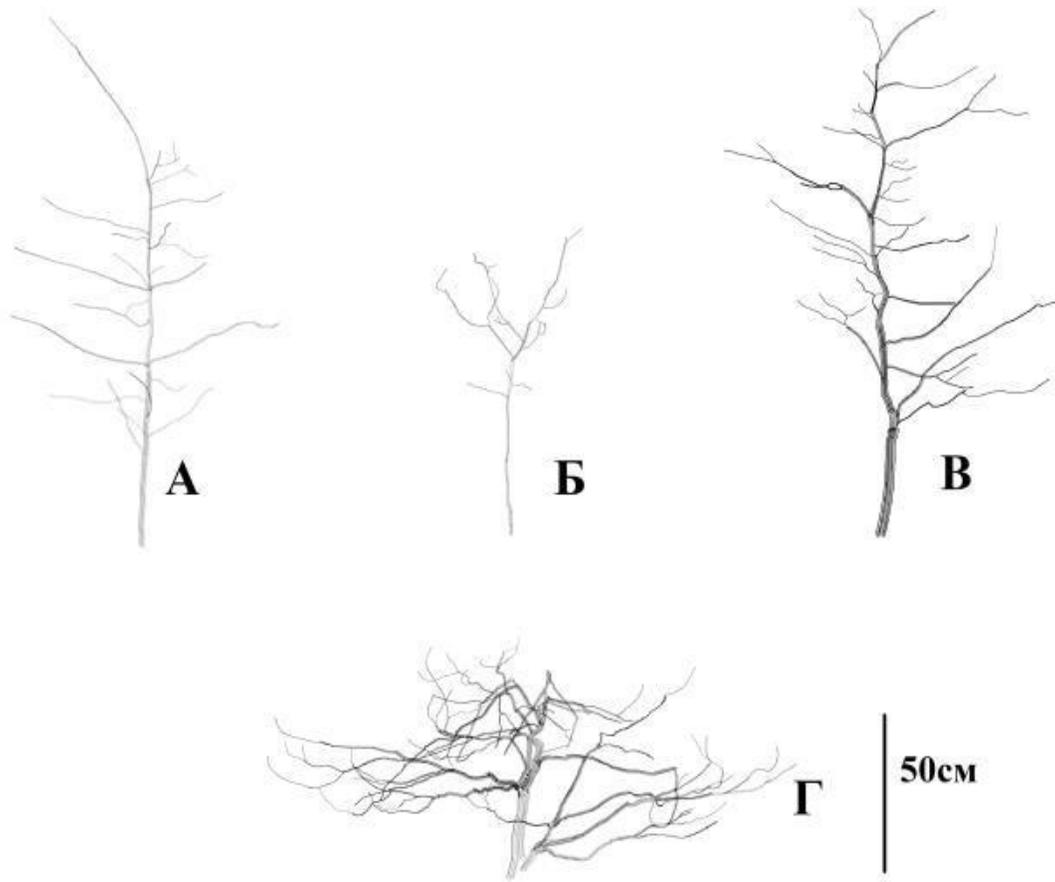


Рис. 1. Архитектурные типы у имматурных особей *Quercus robur* в парке «Монрепо»: А – гемисимподиальный, Б – симподиальный, В – ложнодихоподиальный, Г – ложнодихотомически-дисковидный

Гемисимподиальный ствол иногда заканчивается небольшим дихазием, длина осей замещения из которого несопоставимо меньше длины ствола. ДПС ствола имеют акротонное либо мезоакротонное ветвление. При акротонном ветвлении 2–4 наиболее развитых побега образуются из кольца субапикальных почек, либо из пары почек соседних метамеров в верхней четверти материнского побега. Также одиночные развитые побеги образуются из боковых почек в верхней четверти материнского побега или из кольца субапикальных почек. Ниже на материнском побеге расположено 2–5 более тонких боковых побегов. При мезоакротонном ветвлении ДПС ствола из почек материнского побега образуется 2–6 боковых побегов с возрастающими либо чередующимися длинами в направлении верхушки материнского побега. Длина наиболее развитых побегов, лежащих в основе ветвей от ствола, составляет 40–150% от длины материнского побега. Главные оси ветвей от ствола, особенно начиная со второго годичного побега, состоят, в основном, из годичных побегов длиннее 25 см. Почки ДПС главных осей ветвей от ствола образуют 2–4 боковых побега длиной 10–20 см, если особь произрастает далеко от берега. У особей, растущих непосредственно возле берега, увеличивается общее число боковых побегов на главных осях ветвей (до 10). Большинство из этих побегов короче 5 см. Также образуются и единичные побеги длиннее 30 см.

Симподиальный АТ у имматурных особей характеризуется симподиально нарастающим стволом, особенно во второй половине, с диагональными сдвигами оси и отдельными годичными побегами короче 10 см (рис. 1Б). Он отмечен у двух особей в тех же условиях, что и гемисимподиальный АТ. На стволе у особей редуцируются тонкие боковые побеги и сокращается число 3–4 побеговых мутовок. На некоторых годичных побегах ствола и главных осей ветвей от ствола пазушные почки не образуют побеги возобновления. Почки ДПС главных осей ветвей от ствола образуют меньше боковых побегов. Сами оси чаще перевершиниваются.

Общий порядок ветвления особей гемисимподиального и симподиального АТ достигает четырех при полном освещении и 7 при затенении.

У особей ложнодихоподиального АТ каждый последующий годичный побег образует ложный дихоподий, а моноподии единичны (рис. 1В). Однако общее направление роста остается ортотропным. На более слабых осях замещения, развившихся из почек дихоподиев, нарастание гемисим-

подиальное, а их ДПС имеют 1–3 боковых побега разной длины. Ветви от ствола образуются значительно реже, чем у особей гемисимподиального АТ. Общий порядок ветвления достигает 11. Особь этого АТ обнаружена у подножья сельги рядом с береговой линией.

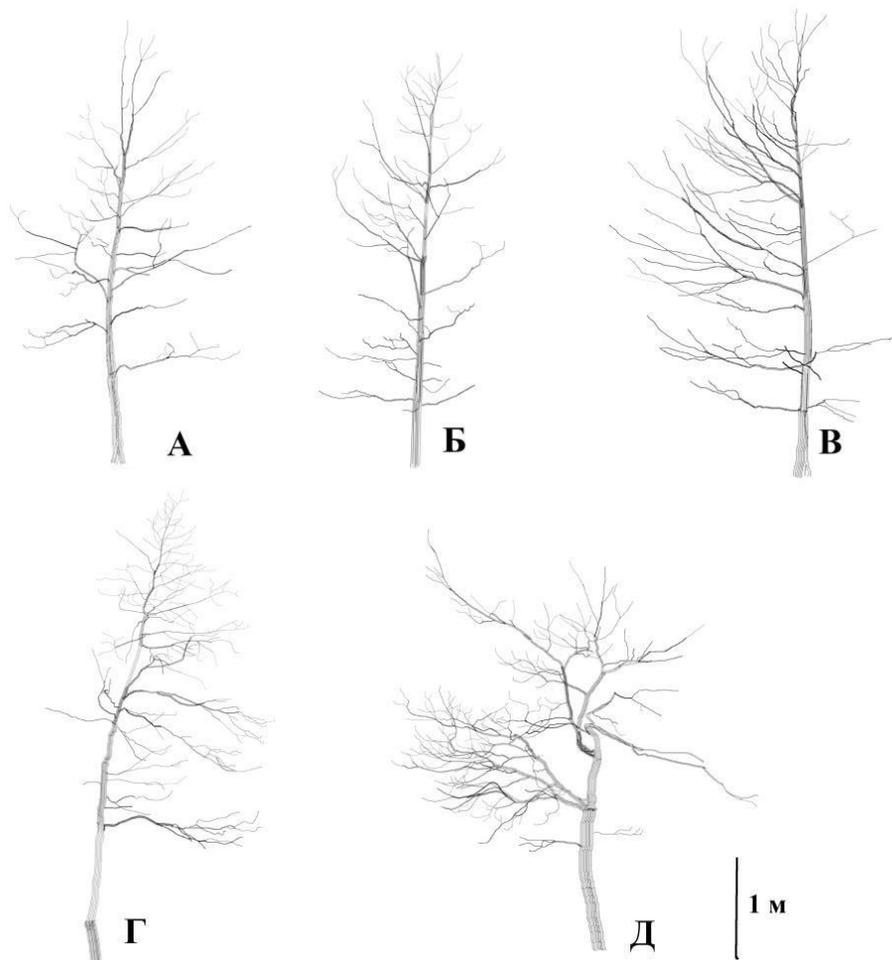
Ложнодихотомически-дисковидный АТ (рис. 1Г) отмечен у одной особи на вершине сельги. Он представляет собой дисковидную систему ложнодихоподиально-дихотомически нарастающих осей, основанных на коротком ортотропном стволе. Особь имеет многолетнее основание, от которого отходят более слабые симподиальные оси. Ствол образует четыре основные оси замещения, каждая из которых нарастает симподиально, многократно изгибается и раздваивается 4–5 раз. Оси состоят из годичных побегов разной длины. Дистальные отрезки осей нарастают 2–3 года моноподиально и имеют в своём составе ДПС с 2–6 боковыми побегами, которые обычно короче 10 см. Общий порядок ветвления достигает 16.

Рассмотрим АТ виргинильных и молодых генеративных особей. Местные особи лугового АТ (17 шт.) отличаются от особей этого типа, описанных нами в бассейне Оки (Стаменов, 2020), прежде всего меньшей требовательностью к освещенности. Особи лугового АТ имеют гемисимподиальный ствол с годичными побегами длиннее 40 см (рис. 2А, 2Б). На основе этих годичных побегов развиваются ДПС с акротонным или мезоакротонным ветвлением. По расположению боковых побегов они сходны с ДПС ствола имматурных особей. На стволе могут быть представлены либо только 1–2 побеговые ДПС, либо весь набор ДПС с акротонным ветвлением. Дифференциация между боковыми побегами по силе развития выражена значительно сильнее, чем у имматурных особей. Самая верхняя зона ствола иногда образована последовательными дихазиями. В отличие от особей лугового АТ, произрастающих на юге зоны хвойно-широколиственных лесов, у выборгских особей лугового АТ плагиотропные ветви образуются не только в нижней, но и в средней зоне кроны (рис. 2А). В средней зоне кроны, тем не менее, преобладают косо-направленные изотропные и анизотропные ветви, которые формируют как широкую, так и узкую крону. Кроме того, на террасе сельги отмечена особь с асимметричным расположением ветвей (рис. 2В). Большинство ветвей у неё ориентировано вниз по склону. У берега на гранитном валуне обнаружена особь с дифференциацией ветвей, расположенных по разные стороны ствола. В открытое пространство отходят длинные ветви с

углом не менее  $70^{\circ}$  и слабым выгибом наружу, а в пространство, затененное средневозрастной генеративной елью – ветви в 1,5–2 раза короче. Более короткие ветви обладают сильным загибом и переключаются на ортотропный рост. У большинства особей главные оси ветвей от ствола нарастают гемисимподиально, образуя несколько крупных дихазиев. У ряда особей, растущих на сельгах вдали от берега, как при затенении, так и при почти полном освещении значительно возрастает число ветвей с изогнуто-изломанной конфигурацией, особенно S-образных и поникающих. В подобном случае описанная М.Н. Стаменовым [11] у лугово-

го АТ в Калужской области нижняя зона кроны может «смещаться» вверх по стволу.

Длина годовых побегов главных осей ветвей от ствола обычно превышает 30 см. ДПС главных осей ветвей от ствола образуют как большое число боковых побегов короче 10 см, порождающих короткоживущие симподиальные побеговые системы, так и несколько побегов длиннее 20–30 см. Во втором случае наиболее развитые побеги могут давать начало мощной МПС. Общий порядок ветвления достигает 10 при полном освещении и 16 при затенении.



**Рис. 2. Архитектурные типы виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* в парке «Монрепо»: А и Б – луговой с симметричной кроной, В – луговой с асимметричной кроной, Г – опушечный, Д – лесной 2**

Опушечный АТ выявлен у одной особи, растущей непосредственно у берега под периферической частью кроны сосны (рис. 2Г). Он характеризуется преобладанием плагитропных относительно ровных и S-образных ветвей от ствола с единичными косо-направленными ветвями. Ствол принимает более извилистую форму, чем у лугово-

го АТ, но сохраняет ортотропный рост. Годичные побеги, составляющие ствол и главные оси ветвей от ствола, занимают широкий диапазон длин. Ветви образуются преимущественно из пары соседних почек в верхней части материнского побега на стволе. Главная ось ветви содержит 2–5-побеговые ДПС с одним или двумя боковыми побегами сред-

ней и большой мощности. Единичные ДПС содержат более пяти побегов короче 10 см. На сильных гипотонных МПС, образующихся на главной оси ветви от ствола число боковых побегов обычно меньше пяти, но также сохраняются ДПС с относительно длинными побегами средней толщины. Общий порядок ветвления достигает 14.

АТ «Лесной 2» описан у трех особей, высота которых не превышает 5 м. Первая особь произрастает в разреженном сосняке бруснично-черничном на пологих склонах селги среди густого ягодника. В первой половине гемисимподиальный ствол образует единичные плагиотропные ветви из 1–2 побеговых ДПС. Главные оси ветвей нарастают симподиально: либо с частыми перегибами и перевершиниваниями, либо с регулярным разделением симподиальных осей на дочерние оси замещения через образование дихазиев и L-образных ложных дихоподиев. Главная ось и её производные составлены неветвящимися и слабоветвящимися ДПС. В верхней трети крона образована кубковидной структурой из осей замещения ствола из дихазия. Они так же, как и ветви, нарастают симподиально и образуют по 4–5 крупных дихазиев. В дистальной части оси, замещающие ствол, состоят из 2–3-летних моноподиев, образованных длинными годичными побегами с редким ветвлением. Вторая особь растет у ствола старой сосны на гранитах в некотором отдалении от берега (рис. 2Д). На несколько извилистом гемисимподиальном стволе выражен один ярус дугообразных и выпукло-понижающих симподиальных ветвей. На главной оси ветви регулярно образуются ложные дихоподии с разным углом отхождения менее развитой оси. Дистальные части осей замещения состоят из ДПС с разным числом боковых побегов короче 5–10 см. На половине высоты всей кроны ствол разделяется на выпукло-понижающую и косо-ортотропную оси замещения. Каждая из них формирует 2–3 крупных дихазия и заканчивается 4–6-летними моноподиями, составленными годичными побегами длиной 20–40 см. На основе этих побегов развиваются ДПС с 2–6 боковыми побегами слабой и средней мощности. Третья особь обнаружена практически у уреза воды под кроной сосны также на гранитах. В первой половине ствола расположены одиночные ветви и ярусы с ориентацией от понижающей к косо-направленной. Их главные оси нарастают гемисимподиально с существенными изгибами, но с редкими разделениями оси. В составе ветвей от ствола образуются эпитонные и гипотонные МПС с таким же нарастанием. Главные оси ветвей от ствола и их МПС включают преимущественно слабоветвящие-

ся ДПС. Во второй половине ствол разделяется на две косо-направленные оси с 1–2 крупными дихазиями и регулярными L-образными ложными дихоподиями.

Оси замещения из ложных дихоподиев образуют сходные дочерние структуры с длинными симподиальными и моноподиальными редко ветвящимися осями. В периферийной части как основных осей, замещающих ствол, так и их дочерних образований образуются многопобеговые ДПС (до 10 тонких и средних по толщине боковых побегов). Общий порядок ветвления у типа «Лесной 2» достигает 18.

Сравним вариации АТ прегенеративных и молодых генеративных особей *Q. Robur* на северо-западе ареала и в его центральном поясе. По всей совокупности признаков АТ в парке «Монрепо» соответствуют тем АТ, которые выделены в Московской и Калужской областях. Но при этом имеется ряд экологических и биоморфологических различий в организации АТ *Q. robur* между этими регионами.

Во-первых, в парке «Монрепо» формирование лугового АТ при переходе особи из имматурного в виргинильное состояние практически не зависит от условий освещения. Во-вторых, у особей определенного АТ выражены признаки другого АТ. Так, у некоторых особей лугового АТ развивается асимметричная крона. Кроме того, ветви могут расти не только в нижней зоне кроны, но и выше по стволу. В свою очередь, у АТ «лесной 2» ДПС могут содержать больше боковых побегов, чем в центральной части ареала. При этом представленность таких «чуждых» для кокретного АТ признаков как раз демонстрирует определенную зависимость от экологических условий, прежде всего, от близости к берегу и положения в микро- и мезорельефе гранитных выходов. Независимо от условий экотопа в парке «Монрепо» преобладают гемисимподиальный АТ в имматурном состоянии и луговой АТ в виргинильном и молодом генеративном состояниях.

Экотопические различия влияют прежде всего на частные признаки побеговых систем или на отдельные группы признаков и в гораздо меньшей степени на сам выбор того или иного пути развития. Очевидно, мягкий для своей широты климат Выборга, обусловленный в том числе расположением в бухтах Финского залива, благоприятствует прохождению онтоморфогенеза *Q. robur* по таким сценариям, которые характерны для регионов его биоэкологического оптимума, с некоторой биоморфологической и экологической спецификой.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 3. С. 10-28.
2. Антонова И.С., Азова О.В., Елсукова Ю.В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2001. Вып. 2 (11). С. 67-77.
3. 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.
4. Антонова И.С., Тертерян Р.А. Развитие побеговых систем у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 39-53.
5. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники // Бот. журн. 2014. Т. 99, № 12. С. 1305-1316.
6. Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2011. Вып. 4. С. 52-62.
7. Дятлов В.В. Поливариантность структуры особей *Quercus robur* в условиях фитоценозов речных пойм некоторых районов Костромской области // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. 2006. № 4. С. 11-15.
8. Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Битюгова Г.В., Ясинская О.И., Дубах А.М. Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 5. С. 710-724. URL: <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505>.
9. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра, 1997. 630 с.
10. Соломина Ж.Б. Особенности формирования и современная ландшафтная структура парка «Монрепо» в Выборге // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 7. Науки о Земле. 2008. Вып. 4. С. 168-178.
11. Стаменов М.Н. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2020. № 1. С. 66-90. Doi: 10.24411/2072-8816-2020-10066.