

УДК 581.41, 581.44

**РИТМОЛОГИЧЕСКИЕ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
ЛЕТНЕГО ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У *QUERCUS ROBUR* L.**

© М.Н. Стаменов

Исследовали ритмологические и структурно-топологические особенности летнего побегообразования у элементарных побегов и боковых побегов двухлетних побеговых систем прегенеративных особей *Quercus robur* L. Исследования проводили в Южном Подмоскowie и в заповеднике «Калужские Засеки» (Калужская область) в сосняках бореально-неморальных, березняках лугово-опушечных и неморальных и на зарастающих мезофитных лугах. Для исследования выбирали побеговые системы из разных ярусов кроны и на вершине лидерной оси. Выделяли силлептическое и пролептическое распускание почек, Ивановы побеги не рассматривали. Отмечали положение узла с распутившейся почкой на материнском побеге, а для летнего побега также учитывали общую длину и длину междоузлий, число узлов, расположение по отношению к материнской оси, жизнеспособность. При выделении вариантов пространственной структуры побеговых систем с летним побегообразованием руководствовались характером продольной симметрии материнской оси. Давали интервальные оценки для значения количественных признаков побегов. Силлептическое побегообразование нехарактерно для *Q. robur* и обнаружено у одной угнетенной постоянным повреждением фитофагами особи на зарастающем лугу. У пролептически ветвящихся элементарных побегов преобладает акротонный тип продольной симметрии, при пролептическом распускании почек у боковых побегов двухлетних побеговых систем преобладают акротонные и акромезотонные варианты. Значения длины побега, числа узлов и длины междоузлий у побегов, сформированных пролептически, очень переменны. Более высокие значения характерны для побеговых систем у особей на зарастающих лугах, а также в составе ветвей верхнего яруса кроны и лидерной оси. Большое разнообразие вариантов пространственной организации двухлетних побеговых систем с пролептическим побегообразованием и хорошая сохранность почек пролептических побегов после зимовки у виргинильных особей, произрастающих на зарастающих лугах, позволяют предполагать, что летнее распускание пазушных почек в условиях открытого пространства является частью стратегии *Q. robur* по захвату пространства и заполнению кроны.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., крона, летнее побегообразование, двухлетняя побеговая система, элементарный побег, пролептический побег

Введение. Согласно разработанным во 2-й половине XX в. концепциям, растение представляет собой систему иерархически соподчиненных единиц [1, 2]. Исследования И.С. Антоновой с соавт. [3] показали, что важнейшим структурным элементом, определяющим видоспецифический габитус и стратегию развития кроны дерева, выступает двухлетняя побеговая система (ДПС). Данные исследователи установили, что изучение организации минимальных единиц побегового тела растения – элементарных и годичных побегов – не может дать полного представления об организации кроны дерева [3]. Вместе с тем у целого ряда голо- и покрытосеменных видов древесных растений отмечен так называемый

мный полициклический рост годичных побегов: формирование нескольких элементарных побегов за сезон [4, 5]. Явление полициклического роста годичных побегов особенно широко описано у дуба черешчатого *Quercus robur* L., на примере формирования Ивановых побегов – элементарных побегов, образующихся при втором и последующих циклах роста из апикальной почки предшествующего побега [4, 5]. Однако образование нескольких побегов за вегетационный сезон, без зимнего периода покоя у почки, можно трактовать шире, в качестве летнего побегообразования [5], учитывая распускание всех почек элементарного побега и боковых побегов ДПС. Участие в формировании кроны образующихся в результате лет-

него побегообразования структур у *Q. robur* практически не изучено с позиций современных представлений об архитектуре побегового тела растения. Поэтому целью нашей работы выступил анализ разнообразия побеговых структур, образующихся при распускании почек на побегах *Q. robur* в составе ДПС в течение вегетационного сезона и не относящихся к Ивановым побегам, а также качественная оценка влияния освещения, онтогенетического состояния и положения побеговой системы в кроне на набор структур, сформированных за счет летнего побегообразования.

Объекты и методы исследования.

Исследования проводили в 2012–2016 гг. на юге Московской области и в заповеднике «Калужские Засеки», включая его охранную зону. Единицами исследования выступали элементарный побег (ЭП) и предложенная И.С. Антоновой с соавт. двухлетняя побеговая система, или ДПС [3], но сформированная на основе ЭП. В качестве модельных сообществ выбрали зарастающие мезофитные луга (50 ЭП и 55 ДПС), березняки лугово-опушечные (6 ЭП и 9 ДПС) и неморальные (6 ЭП и 4 ДПС), сосняки бореально-неморальные (4 ЭП и 2 ДПС). Сомкнутость яруса древостоя в березняках лугово-опушечных – 0.4–0.6, в березняках неморальных и в сосняках бореально-неморальных – 0.7–0.8. Для описания выбирали иматурные и виргинильные особи, произрастающие вне затенения высоким травостоем на зарастающих лугах или подлеском в лесах. Онтогенетические состояния определяли по принятой методике [6]. У особей, произрастающих на зарастающих лугах, описывали ЭП и ДПС из терминальных зон нижней, средней и верхней ветвей, а также на вершине ствола. У особей, произрастающих в условиях затенения в лесах всех указанных типов, выбирали любые ветви, на которых были сформированы ЭП и ДПС с признаками летнего побегообразования. Рассматривали ЭП с летним распусканием боковых почек элементарного побега, ДПС с летним распусканием боковых и апикальных почек боковых (дочерних) побегов. Тип боковой почки определяли по Т.Н. Астаповой [7]. Также учитывали ритмологический аспект летнего распускания почек в соответствии с «Биоморфологическим словарем» [8]: при од-

новременном росте побегов из пазушных почек и растяжении междоузлий материнского побега образуются силлептические побеги, при распускании пазушных почек после некоторого периода покоя, но без зимовки – пролептические побеги. Летние побеги из апикальных почек дочерних побегов ДПС мы также относили к пролептическим. Под материнской осью ДПС в тексте мы понимаем ЭП. Отмечали положение узла с распутившейся почкой на материнском побеге, а для летнего побега – общую длину и длину междоузлий, число узлов, расположение по отношению к материнской оси, жизнеспособность. При выделении вариантов пространственной структуры побеговых систем с летним побегообразованием учитывали продольную симметрию материнской оси [8]. Для значений количественных признаков побегов приводили интервальные оценки.

Результаты и обсуждение. Мы приводим результаты исследования силлептического побегообразования у ЭП, пролептического побегообразования у ЭП, пролептического побегообразования у дочерних (боковых) побегов ДПС.

Силлептическое побегообразование описано только для одного ЭП у иматурной особи второй подгруппы на зарастающем лугу, поврежденной многолетним обгрызанием фитофагами, на ортотропной ветви. В средней части материнской оси образовано два жизнеспособных силлептических побега с 6 и 11 узлами и длиной 0.6 от материнской оси, длины междоузлий – 2–4 см (рис. 1, 1).

При пролептическом ветвлении ЭП отмечены следующие варианты его продольной симметрии: акротонные с одним побегом из верхней боковой или венечной почки, побеги из средних боковых почек очень короткие (< 1 см) или отсутствуют (рис. 1, 2а, 2б); акротонные с группой из двух-трех побегов из верхних боковых и венечной почки (рис. 1, 3а) или с псевдомутовкой из двух-трех побегов из венечных почек (рис. 1, 3б), побеги из средних боковых почек отсутствуют; мезотонные с одним-двумя (до семи в условиях зарастающих лугов) побегами (рис. 1, 4а, 4б); три-четыре побега расположены равномерно (на ЭП <10 см и с числом узлов ≤ 5, рис. 1, 5); со стохастическим расположением одного-четырех коротких (<1 см) побегов (рис. 1, 6). У особей на

зарастающих лугах доля каждого варианта от общего числа пролептически ветвящихся ЭП ($n = 50$) составляет 36, 38, 16, 4 и 6% соответственно. У особей в березняках лугово-опушечных представлены только акротонные варианты, в березняках неморальных – все варианты, в сосняках бореально-неморальных – только акротонные варианты с одним побегом. У 20% пролептически ветвящихся ЭП особей на зарастающих лугах, по 17% в березняках лугово-опушечных и неморальных и у 75% в сосняках бореально-неморальных отмечено усыхание апикальной почки (рис. 1, 2б), дистальной зоны ЭП или его второй половины. Длина пролептических побегов в составе акротонных, мезотонных и равномерно ветвящихся систем очень вариабельна: от 5–6 см до 20–30 см. Она составляет при этом от 0.2 до 7–8 от длины родительского ЭП. Отдельные ЭП на ортотропных осях верхних скелетных ветвей и ствола у имматурных особей второй подгруппы и виргинильных особей на зарастающих лугах формируют акротонно расположенные пролептические побеги, достигающие 80 см при одиночном

и 40–50 см при групповом расположении. Число узлов пролептических побегов составляет 5–22, а у самых длинных побегов – 32–34. Длина междуузлий – 1–4 см, 5–8 см у самых длинных побегов, при этом междуузлия с длиной более 4 см единичны. После зимовки на пролептических побегах распускается от одного до четырех-пяти почек в средней и дистальной зонах побега. Число распустившихся почек больше у пролептических побегов виргинильных особей. У имматурных особей первой подгруппы на зарастающих лугах ветвятся пролептически такие ЭП, которые участвуют в сложении ДПС в зоне лидерной оси, расположенной выше уровня травостоя. Указанные ЭП формируют преимущественно акротонные системы. У имматурных особей второй подгруппы и виргинильных особей в условиях зарастающих лугов пролептически ветвятся ЭП в разных ярусах кроны. В березняках и сосняках неморально-бореальных пролеписис отмечен у ЭП на верхних ветвях и на вершине ствола.

Разнообразие топологических вариантов, образуемых при пролептическом побегообразо-

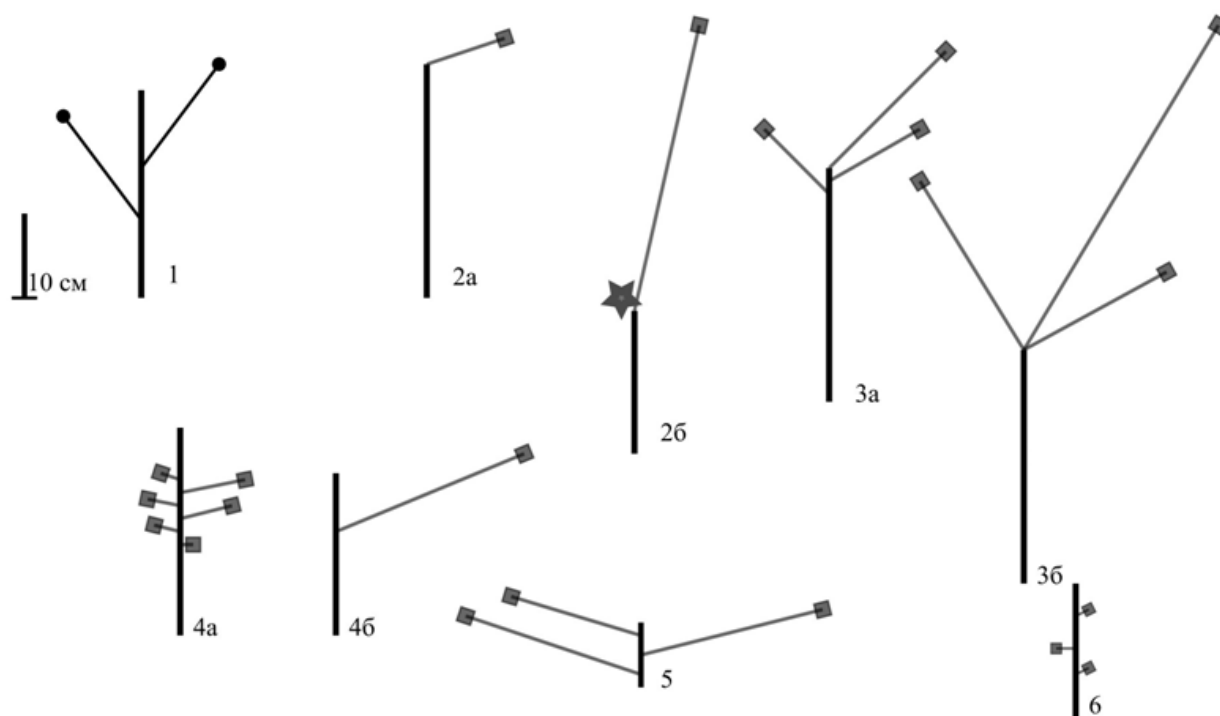


Рис. 1. Схемы топологических вариантов силлептического и пролептического побегообразования у элементарных побегов (ЭП) прегенеративных особей *Quercus robur* L. на зарастающих лугах. Вертикальная черная линия – ЭП, черные линии с кружками – силлептические побеги, серые линии с квадратиками – пролептические побеги, звездочка обозначает высохшую апикальную почку ЭП: 1 – ЭП с силлептическими побегами; 2–6 – ЭП с пролептическими побегами. Расшифровки номеров побеговых систем см. в тексте

вании у боковых побегов ДПС, выше, чем при пролептическом ветвлении ЭП. Для выделения вариантов мы учитывали тип пролептически распутившейся почки на боковом побеге ДПС (только боковые, только апикальная, боковые и апикальная) и зону родительского побега ДПС с летним распусканием боковых побегов (рис. 2).

У особей на зарастающих лугах у 64% исследованных ДПС на боковых побегах распускаются пролептически только апикальные почки, у 5% – только боковые, у 31% – боковые и апикальные почки. У особей, произрастающих в лесах, на дочерних побегах ДПС летние побеги образуют только апикальные почки. У особей на зарастающих лугах у 38% ДПС почки распускаются только на одном дочернем побеге из верхней боковой или венечной почки материнской оси (рис. 2, 1), у 15% – на двух-трех побегах в псевдомутовке или на группе побегов в терминальной зоне материнской оси (рис. 2, 2), у 9% – на одном-трех побегах в средней зоне материнской оси

(рис. 2, 3), у 33% – акромезотонно на одиночно или групповым образом расположенных побегах в средней и терминальной зонах материнской оси (рис. 2, 4), у 5% – на коротких ДПС (<5 см, 4–5 узлов) с одним-двумя боковыми побегами (рис. 2, 5). У особей в березняках отмечены ДПС с акротонным, мезо- и мезоакротонным расположением распутившихся летом боковых побегов, в сосняках – с мезоакротонией и укороченные ДПС. У ДПС особей на зарастающих лугах длина летнего апикального прироста бокового побега и число его узлов очень изменчивы: от 1–2 см до 37–57 см и от 5 до 21 узла, самые длинные междуузлия – 4,5–5,2 см. Длина летнего апикального прироста бокового побега составляет 0,4–5,0 от длины весеннего побега. У виргинильных особей, растущих на зарастающих лугах, отдельные ДПС содержат побеги с двумя летними апикальными приростами, каждый из которых не превышает 20 см и образован 7–15 узлами. Положение бокового побега на материнской оси ДПС не влияет

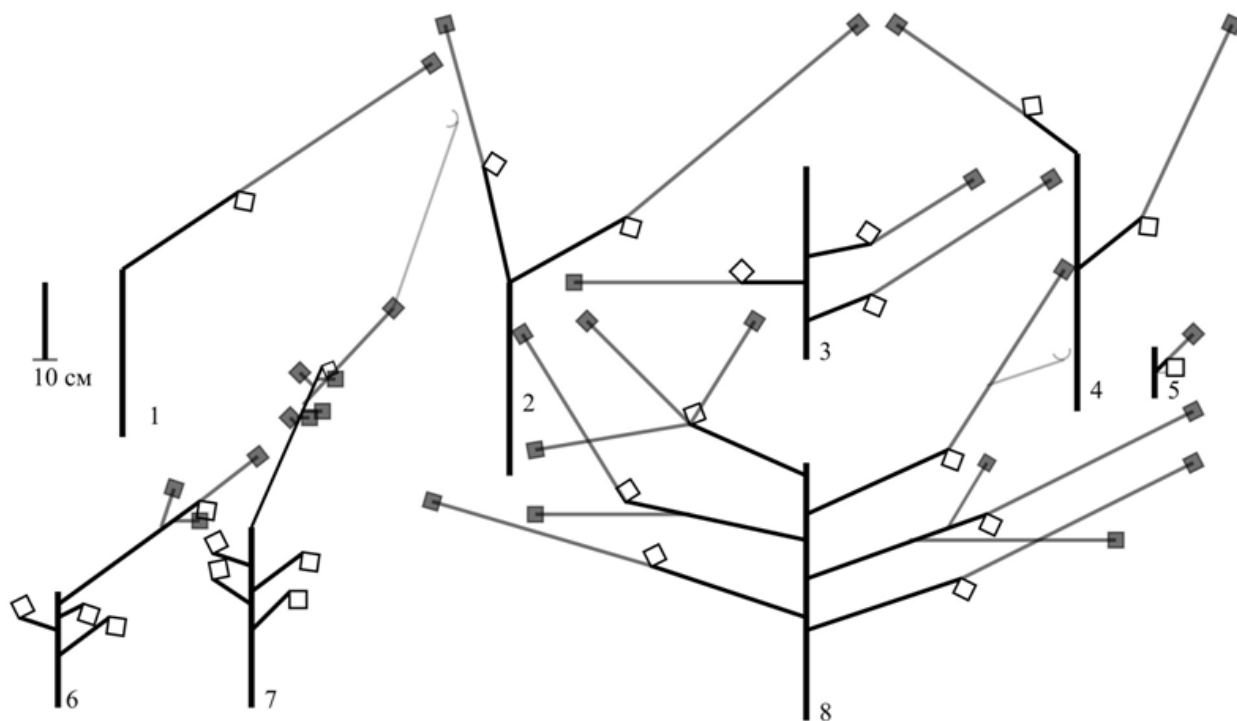


Рис. 2. Схемы топологических вариантов пролептического побегообразования на дочерних побегах двух-летних побеговых систем (ДПС) у регенеративных особей *Quercus robur* L. на зарастающих лугах. Черные вертикальные линии и серые линии с квадратиками обозначают то же, что и на рис. 1. Черные линии с ромбиками – дочерние побеги ДПС. Светло-серые линии с подковами – пролептические побеги второй летней (третьей за сезон) стадии роста. Цифры обозначают ДПС с пролептическим побегообразованием только из апикальных (1–5), апикальных и боковых (6–8) почек дочерних побегов. Расшифровки номеров побеговых систем см. в тексте

на значения количественных характеристик летних апикальных приростов бокового побега. На ДПС особей, растущих в лесах, летние апикальные приросты боковых побегов составляют 3–9 см и образованы 4–8 узлами. Большинство летних апикальных приростов у ДПС особей на зарастающих лугах после зимовки сохраняют 4–11 жизнеспособных почек в разных зонах побега. У ДПС особей, растущих в лесах, часть летних апикальных приростов боковых побегов после зимовки гибнет, на сохранившихся жизнеспособными остаются 2–4 почки. При распускании средних и верхних боковых, а также венечных почек бокового побега ДПС образуется от одного до семи пролептических побегов, расположенных в середине или второй половине бокового побега, их длина составляет 2–11 см, число узлов 7–16 (рис. 2, 6–8). Длина и число узлов пролептических побегов из венечных почек бокового побега ДПС может достигать 16–19 см и даже 48–55 см и 20–22 см соответственно. Очень редко пролептический побег из пазушной почки бокового побега ДПС образует еще один приrost. У пролептических побегов из пазушных почек боковых побегов ДПС после зимовки выживают 2–9 почек, четыре обследованных побега погибли полностью. Летнее побегообразование на втором году развития ДПС наблюдается только у иматурных особей второй подгруппы и виргинильных особей. У особей на зарастающих лугах ДПС с пролептическим распусканием почек на боковых побегах отмечены в разных зонах кроны, у особей в лесах – на верхних ветвях с ортотропной ориентацией и/или на вершине ствола.

Таким образом, результаты наших исследований показали, что для прегенеративных особей *Q. robur* характерно большое разнообразие систем, образующихся при распускании незимовавших почек родительского и дочерних побегов двухлетней побеговой системы. Роль таких систем в сложении кроны и набор их топологических и ритмологических вариантов наибольшие в условиях освещения открытых пространств. Близкие закономерности установлены для ряда хвойных видов [9], что подчеркивает важность фактора освещения для организации побеговых систем дерева, независимо от его систематической принадлежности.

Выводы.

1. Для *Quercus robur* L. установлено большое топологическое разнообразие побеговых систем, образующихся при летнем распускании почек элементарного побега (ЭП) и боковых побегов двухлетних побеговых систем (ДПС).

2. Силлептическое побегообразование нехарактерно для *Q. robur* и отмечено у одной угнетенной постоянным повреждением фитофагами особи.

3. У ДПС с пролептическим ветвлением ЭП наиболее распространенным типом продольной симметрии является акротония, у ДПС с пролептическим ветвлением боковых побегов – акротония и акромезотония.

4. Значения длины побега, числа узлов и длины междоузлий у пролептических побегов очень переменны. Более высокие значения характерны для особей на зарастающих лугах, для ветвей верхнего яруса кроны и лидерной оси.

5. Большое разнообразие вариантов пространственной организации ДПС с пролептическим побегообразованием и хорошая сохранность почек пролептических побегов после зимовки у виргинильных особей, произрастающих на зарастающих лугах, позволяют предполагать, что летнее распускание пазушных почек в условиях открытого пространства является частью стратегии *Q. robur* по захвату пространства и заполнению кроны.

Литература

1. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП, Отд. биол. 1974. Т. 79, № 1. С. 100–113.
2. Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль у растений как структура и категория // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2008. Вып. 9. С. 227–233.
3. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Форма кроны дерева и мультимасштабность побеговых систем // Современная ботаника в России: труды XIII Съезда Русского ботанического общества. 2013. Т. 1. С. 31–33.
4. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.
5. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботанический журнал. 1960. Т. 43, № 7. С. 968–978.
6. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтинкина и др. М., 1989. 105 с.

7. Астапова Т.Н. Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосковья // Ученые записки Московского городского педагогического института им. В.П. Потемкина. 1954. Т. 37. С. 135–155.

8. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с.

9. Матюхин Д.Л. Системы элементарных моноритмических побегов у хвойных // Известия ТСХА. 2012. Вып. 1. С. 142–152.

References

1. Gatsuk L.E. Gemmaxylar plants and the hierarchical system of units of their shoots. Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdelenie biologii, 1974, vol. 79, no. 1, pp. 100–113.

2. Savinykh N.P., Maltseva T.A. Plant's modules as structure and category. Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya, 2008, issue 9, pp. 227–233.

3. Antonova I.S., Fatyanova E.V. Tree crown shape and multi-extent of shoot systems. Sovremennaya botanika v Rossii Trudy XIII Syezda Russkogo botanicheskogo obshchestva.

(Tolyatti, September 16–22, 2013). Tolyatti, Cassandra, 2013, vol. 1, pp. 31–33.

4. Serebryakov I.G. Morphology of vegetative organs in higher plants. Moscow, 1952. 391 p.

5. Grudzinskaya I.A. Summer-shoot formation in trees and its classification. Botanicheskiy zhurnal, 1960, vol. 43, no. 7, pp. 968–978.

6. Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Poltinkina I.V., Kutyna I.S., Lishchinsky N.N. Diagnoses and keys to age states of forest plants. Trees and shrubs. Metodicheskie razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsialnostey. Moscow, 1989. 105 p.

7. Astapova T.N. Growth and formation of oak shoots in Moscow region forests. Uchenye zapiski Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo instituta im. V.P. Potemkina, 1954, vol. 37, pp. 135–155.

8. Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Plant morphology: An illustrated glossary. Uchebnoe posobie. Second edition, revised and amended. Moscow, 2005. 256 p.

9. Matyukhin D.L. Systems of elementary mono-rhythmic shoots in conifers. Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii, 2012, no. 1, pp. 142–152.



RHYTHMOLOGICAL AND STRUCTURAL FEATURES OF THE SUMMER SHOOT FORMATION IN *QUERCUS ROBUR* L.

© M.N. Stamenov

Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Sciences, RAS,
2, ulitsa Institutskaya, 142290, Pushchino, Moscow Oblast, Russian Federation

The rhythmological and structure-topological features of the summer shoot formation in monorhythmic shoots and lateral shoots of the two-year shoot systems of pregenerative individuals of *Quercus robur* L. The research is carried out in boreal-nemoral pineries, meadow and nemoral birch-woods and overgrowing meadows situated in the southern part of Moscow oblast and in the «Kaluzhskiye Zaseki» reserve. Shoot systems from different crown layers and based on the top of the trunk were chosen. We considered both sylleptic and proleptic bud sprouting and didn't consider lammas shoots. We denoted positions of the nodes with the sprouted buds on the parental shoot. In summer shoots we counted the number of nodes, measured total and internodes' length, considered spatial relationships between summer shoots and parent shoots and estimated shoot vitality. Describing the patterns of the topological structure of the systems with the summer shoot formation we took into account the longitudinal symmetry of the parent axis. We gave interval estimations for the quantitative parameters of the shoots. The sylleptic shoot formation isn't characteristic of *Q. robur* and found in only constantly gnawed individual growing in the overgrowing meadow. Proleptically branching monorhythmic shoots are mainly acrotonic while lateral shoots of the two-year shoot systems have mostly acrotonic and acromesotonic proleptical branching. The values of shoot length, number of nodes and internode length in proleptic shoots are very variable. The higher values are characteristic of the shoot systems in individuals growing in the overgrowing meadows and of those shoot systems that are in the upper layers of the crown including the top of the trunk. In virginile individuals growing in the overgrowing meadows the great diversity of the topologic patterns in the proleptically branching two-year shoot systems and the good survival of the buds within the proleptic shoots after winter allow us to assume that summer sprouting of the auxiliary buds under the open space conditions is a part of *Q. robur* strategy for capturing space and fulfilling the crown.

Key words: *Quercus robur* L., crown, summer shoot formation, two-year shoot system, monorhythmic shoot, proleptic shoot.