
СООБЩЕНИЯ

АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДЕЛИ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. М. В. Костина^{1,*}, Н. С. Барабанщикова^{2,**},
О. И. Недосеко^{3,***}, М. Н. Стаменов^{4,****}

¹ФГАОУ ВО “Севастопольский государственный университет”
ул. Университетская, 33, Севастополь, 299053, Россия

²ФГБОУ ВО “МПУ”
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

³Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского, Арзамасский филиал ННГУ
ул. К. Маркса, 36, Арзамас, 607220, Россия

⁴Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, г. Тольятти, 445003, Россия

*e-mail: mv.kostina@mpgu.su

**e-mail: ns.barabanshchikova@mpgu.su

***e-mail: nedoseko@bk.ru

****e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

Получена после доработки 13.09.2024 г.

Принята к публикации 08.10.2024 г.

Сопоставление структуры побеговых систем лесобразующих видов деревьев умеренной зоны с архитектурными моделями, в том числе и с теми, которые авторы концепции архитектурных моделей и другие исследователи указывают для деревьев умеренного климата — *Rauh, Scarrone, Troll, Noseran, Attims, Koriba, Leeuwenberg*, — показало, что ни по одной модели полного соответствия не наблюдается. Это обусловлено тем, что не совпадает набор признаков, используемых при описании моделей и наблюдаемый у изученных видов, а сами признаки, характеризующие модели, нуждаются в дополнении или в уточнении применительно к условиям сезонного климата, в замене на более четко сформулированные или не пригодны вовсе. Для изученных видов было предложено шесть новых конструктивных комбинаций признаков. Окончательно решить вопрос об архитектурных моделях изученных видов можно после исследования структуры побеговых систем у других видов деревьев, а также кустарников и деревянистых лиан умеренного климата. Это позволит выявить как новые варианты признаков, так и новые их комбинации, а также подтвердить обоснованность уже предложенных шести комбинаций.

Ключевые слова: побеги, скелетные оси, нарастание, ветвление, деревья, архитектурные модели

DOI: 10.31857/S0006813624100065, **EDN:** OKUOVH

Начало разработки концепции архитектурных моделей деревьев было положено F. Hallé и R.A.A. Oldeman (1970). Наиболее полно эта концепция изложена в книге “Tropical Trees and Forests” (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978). Следует отметить, что, несмотря на название книги, авторы концепции не дали однозначного определения понятию “Дерево” и изучали архитектуру древесных растений — деревьев всех ярусов лесных сообществ и произрастающих на открытых

пространствах, кустарников высотой от 2–3 м, а также лиан, древовидных однодольных.

Концепция архитектурных моделей концентрирует внимание на немногих существенных, качественных, наследственно закрепленных признаках, характеризующих определенные типы деятельности меристем, в результате которых формируется та или иная конструкция побегового тела виргинильных и молодых генеративных рас-

тений, произрастающих в оптимальных условиях. К этим признакам относятся следующие: 1) способ нарастания осей, 2) пазушное или терминальное положение соцветий, 3) плагиотропная или ортотропная ориентация осей, 4) ритмичный или непрерывный рост осей, 5) динамика развития боковых осей (силлепсис или пролепсис). Все разнообразие конструктивной организации тропических древесных растений было сведено к 24 архитектурным моделям, которые представляют собой устойчивые, наиболее часто встречающиеся и наиболее стабильные комбинации перечисленных выше признаков. Следует обратить внимание на то, что при выделении архитектурных моделей учитывают структурную организацию надземных побеговых систем и прежде всего, нарастание, ветвление и взаимоположение самых крупных элементов — ствола и отходящих от ствола мощных скелетных осей. Строение подземной побеговой системы указывается только для моделей Tomlinson и McClure.

Концепция архитектурных моделей основывается на изучении прежде всего деревьев экваториального и тропического бессезонного климата. Однако были проанализированы и некоторые древесные виды умеренного климата, произрастающие в основном в Западной Европе и Северной Америке. Было установлено, что в умеренном климате большая часть моделей из-за суровых климатических условий реализоваться не может. Большинство изученных видов деревьев умеренного климата авторы концепции отнесли к моделям *Rauh* (виды родов *Acer*, *Fraxinus*, *Pinus*, *Quercus* и др.) и *Troll* (виды рода *Ulmus*, *Tilia platyphyllos*). По мнению R.A.A. Oldeman (1974) низкая степень дифференциации осей, характерная для моделей *Rauh* и *Troll*, позволяет боковым осям взять на себя физиологические и морфологические функции главной оси в случае ее повреждения. Такая взаимозаменяемость осей является показателем “гибкости” структуры, позволяющей повысить адаптивность архитектуры растений умеренных регионов.

Для *Alnus incana* (L.) Moench. авторы концепции указывают модель *Attims*, которая отличается от модели *Rauh* постоянно (не ритмично) растущим стволом и ветвями кроны. У *Acer pseudoplatanus* L. в процессе онтогенеза модель *Rauh* сменяется моделью *Scarrone* (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978).

В данной работе мы используем не только концепцию архитектурных моделей, но тесно связанную с ней концепцию С. Édelin (1991), в основе которой лежит такой признак, как наличие одной лидирующей на протяжении всего онтогенеза оси или появление в кроне двух, реже большего числа равнозначных осей (Kostina et al., 2024).

Результаты изучения структурной организации побеговых систем у девяти видов деревьев, произрастающих в умеренно-широколиственных лесах юго-западного Квебека, проанализированных с позиций концепции архитектурных моделей и концепции двух планов конструктивной организации кроны С. Édelin (1991), показали, что для *Ulmus americana* L., *Fagus grandifolia* Ehrh., *Tsuga canadensis* (L.) Carr. характерна модель *Troll*, у *Tilia americana* L. — модель *Troll* с элементами модели *Rauh*, у *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch и *Acer saccharum* Marsh. — модель *Rauh* с элементами модели *Koriba*, у *Betula populifolia* Marsh., *Populus tremuloides* Michx и *Fraxinus americana* L. — модель *Rauh* (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999, Millet, Bouchard, 2003).

Те или иные аспекты строения побеговых систем лесообразующих видов деревьев умеренной зоны Европейской России рассмотрены в работах отечественных ученых. Особо следует отметить работы И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962), который изученные нами виды отнес к жизненной форме “одноствольные кронообразующие деревья лесного типа” и описал их онто- и морфогенез. И.Г. Серебряков акцентирует внимание на тех особенностях побеговой организации видов этой жизненной формы, которые позволяют им выходить в первые ярусы лесных фитоценозов.

По отношению к древесным растениям Средней полосы Европейской России комплексный анализ побеговых систем с использованием основных положений концепций зарубежных ученых не проводился за исключением *Salix alba* L., у которой описана модель *Leeuwenberg* (Getmanets, 2008).

Цель исследования состояла в выявлении особенностей структурно-динамической организации побеговых систем у лесообразующих видов деревьев Средней полосы европейской части России с позиций концепции архитектурных моделей.

Были поставлены следующие задачи:

- у изученных видов выявить особенности реализации каждого из признаков, лежащих в основе выделения архитектурных моделей;
- дать комплексную характеристику побеговых систем изученных видов с учетом выявленных особенностей проявления признаков архитектурных моделей;
- решить вопрос о возможности отнесения структурной организации изученных видов к той или иной архитектурной модели;
- предложить подход к решению вопроса об архитектурных моделях изученных видов.

Данная публикация является продолжением цикла статей, посвященных общим вопросам конструктивной организации деревьев умеренной зоны, произрастающих в Средней полосе европейской части России. В предыдущих статьях были рассмотрены особенности конструктивной организации деревьев, обусловленные строением генеративных побегов (Kostina et al., 2022b), и конструктивная организация деревьев с позиции концепции К. Эделина (Kostina et al., 2024).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были виргинильные и генеративные растения *Acer platanoides* L. (Aceraceae), *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Roth, *Betula alba* L. (Betulaceae), *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae), *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae), *Populus tremula* L., *Salix alba* L., *Salix pentandra* L. (Salicaceae), *Quercus robur* L. (Fagaceae), *Tilia cordata* Mill. (Tiliaceae), *Ulmus glabra* Huds., *Ulmus laevis* Pall. (Ulmaceae).

Основной метод — сравнительно-морфологический. Выявляли особенности конструктивной организации деревьев с учетом основных признаков, используемых при описании архитектурных моделей. Изучали строение вегетативных годичных побегов, двулетних и многолетних систем вегетативных побегов, принимающих участие в формировании ствола (ось I видимого порядка) и мощных осей II видимого порядка, т. е. осей, отходящих от ствола. Составляли их схемы. Принимали во внимание динамику развития дочерних побегов по отношению к материнскому побегу (силлепсис, пролепсис).

Поскольку после вступления в генеративный период в формировании скелетных осей могут принимать участие еще и резиды генеративных побегов, то принимали во внимание расположение соцветий в системе генеративных побегов (пазушное или терминальное), характер отмирания генеративных побегов после цветения и плодоношения и верхушечное или боковое расположение генеративных почек.

Сопоставляли структуру побеговых систем рассматриваемых видов со всеми архитектурными моделями, но особое внимание уделяли тем из них, которые, по мнению авторов концепции (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978) и других исследователей реализуются полностью или частично у древесных растений умеренной зоны — Attims, Rauh, Troll, Scarrone, Koriba, Leeuwenberg. Кроме того, мы сопоставили структуру побеговых систем у регулярно ветвящихся видов (*Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Salix alba*, *S. pentandra*) с моделью Noseran, для которой авторы концепции указывают участие силлептических побегов в формировании ветвей.

Особенности строения метамеров на границе годичных побегов, как морфологического признака, позволяющего судить о наличии или отсутствии ритмичности роста побегов, обусловленной эндогенными факторами, изучали у *A. incana*, относимой авторами концепции к архитектурной модели Attims, а также у *Alnus glutinosa*, *Betula pendula* и *B. pubescens*, у которых по литературным данным может отсутствовать почечное кольцо (Mikhalevskaya, Kostina, 1997; Kostina, 2003; Kostina et al., 2022b).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ритмичный или постоянный рост побегов

Применительно к изученным нами видам этот признак не работает, поскольку для них характерны сезонные ритмы, и рост побегов в зимний период останавливается. У всех изученных нами видов формируются закрытые почки.

У *Alnus incana* и *A. glutinosa* типичное почечное кольцо между годичными побегами отсутствует. Это обусловлено тем, что функцию почечных чешуй верхушечных почек выполняют прилистники одного-двух самых нижних листовых

примордиев, которые при разворачивании имеют нормально развитую листовую пластинку, хотя и несколько меньшего размера, чем у расположенных выше. При развитии побега из почки все междоузлия, в том числе и самые нижние, вытягиваются. Вместо почечного кольца формируется зона с междоузлиями длиной 0.5–2 см и небольшими листьями срединной формации.

Почечные чешуи пазушных почек у этих видов устроены так же, как и у верхушечных. Почечное кольцо в основании пазушных побегов не образуется. Пазушные почки сидят на ножках, которые представляют собой гипоподий длиной до 0.5 см.

Типичное почечное кольцо не формируется между удлиненными годичными побегами *Betula pendula* и *B. pubescens*. Функцию почечных чешуй верхушечных почек у этих видов, как и у *Alnus glutinosa* и *A. incana*, выполняют прилистники двух-трех самых нижних листовых примордиев. Эти зачатки имеют листовые пластинки и примордии почек в пазухе. Границы между удлиненными побегами определяются по зоне длиной

от одного до трех см. Однако между укороченными побегами у *Betula pendula* и *B. pubescens* почечное кольцо образуется, поскольку у трех нижних листовых примордиев листовые пластинки редуцированы и при распускании почки междоузлия не вытягиваются. Почечное кольцо выражено и у пазушных удлиненных побегов.

Пазушное или терминальное расположение соцветий

Изученные виды по строению генеративных побегов можно разделить на три группы.

1. Односезонные генеративные побеги с терминальными соцветиями. Образуются только из пазушных почек, полностью отмирают после цветения и плодоношения, не влияют на характер нарастания скелетных осей. Характерны для *Populus tremula*, *Salix alba*, *S. pentandra*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Fraxinus excelsior* (рис. 1а). У *Picea abies* из пазушных почек формируются односезонные генеративные побеги с терминальным микростробилом.

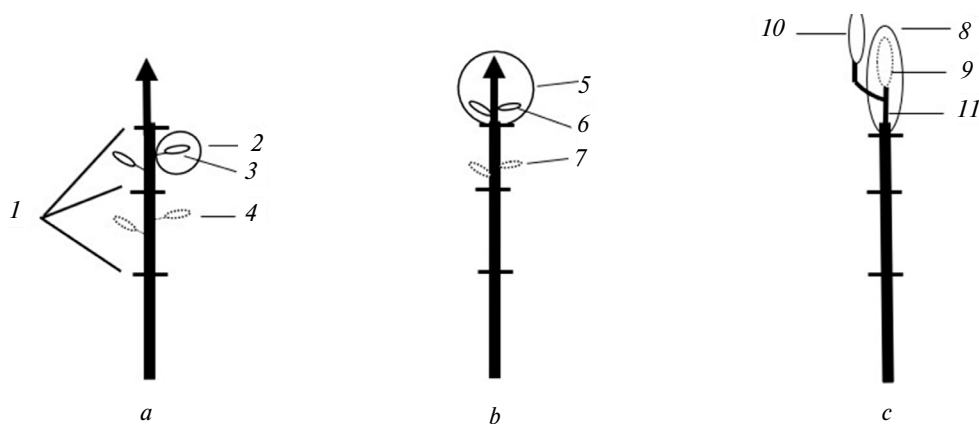


Рис. 1. Расположение генеративных побегов на скелетных осях: а — односезонный генеративный побег с терминальным соцветием. Образуется из пазушной почки; б — генеративный побег с пазушными соцветиями. Образуется из верхушечной почки; в — генеративный побег с терминальным соцветием. Образуется из верхушечной почки.

1 — границы между годичными побегами; 2 — односезонный генеративный побег; 3 — терминальное соцветие; 4 — отмерший односезонный генеративный побег прошлого года; 5 — генеративный побег с пазушными соцветиями; 6 — пазушное соцветие; 7 — отмершее пазушное соцветие; 8 — генеративный побег с терминальным соцветием прошлого года, образовавшееся из верхушечной почки; 9 — отмершее соцветие прошлого года; 10 — резид; 11 — генеративный побег с терминальным соцветием текущего года, образовавшийся из пазушной почки.

Fig. 1. Location of generative shoots on skeletal axes: а — a single-season generative shoot with a terminal inflorescence. It is formed from an axillary bud; б — a generative shoot with axillary inflorescences. It is formed from an apical bud; в — a generative shoot with a terminal inflorescence. It is formed from an apical bud.

1 — borders between annual shoots; 2 — a single-season generative shoot; 3 — a terminal inflorescence; 4 — a dead single-season generative shoot of the past year; 5 — a generative shoot with axillary inflorescences; 6 — an axillary inflorescence; 7 — a dead axillary inflorescence; 8 — a generative shoot with terminal inflorescence of the past year; 9 — a dead inflorescence of the past year; 10 — a resid; 11 — a generative shoot with terminal inflorescence of the current year formed from the axillary bud.

2. Генеративные побеги с пазушными соцветиями (*Quercus robur*, *Tilia cordata*) или с пазушными микростробилами и шишками (*Pinus sylvestris*). После цветения и плодоношения отмирают только генеративные структуры, а ось побега целиком входит в состав многолетней осевой системы и может сохранить способность к дальнейшему моноподиальному нарастанию (рис. 1b). Появление таких побегов не влияет на способ нарастания скелетных осей.

3. Генеративные побеги с терминальными соцветиями и резидами (*Acer platanoides*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*). Появление таких побегов из верхушечных почек вызывает смену моноподиального нарастания скелетных осей на симподиальное. Резид генеративного побега участвует в образовании скелетной оси (рис. 1c). Следует отметить, что у видов третьей группы мощные скелетные оси у виргинильных и молодых генеративных растений формируются из вегетативных побегов, а резиды генеративных побегов включаются в этот процесс у зрелых генеративных особей. У *Picea abies* изменение способа нарастания осей может быть обусловлено формированием из верхушечных почек генеративных односезонных побегов с терминальной шишкой.

Ортотропное или плагиотропное расположение в пространстве основных скелетных осей

Все рассмотренные виды имеют ортотропный ствол и восходящие ветви кроны. Виды различаются по первичной ориентации побегов, в том числе и принимающих участие в образовании ствола и мощных ветвей. У большинства видов, кроме *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и *U. laevis*, побег, продолжающий ось I порядка (ствол), растет ортотропно. Отходящие от этого побега мощные, акротонно расположенные боковые побеги, растут под острым углом.

У акросимподиально нарастающих *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и *U. laevis* растущий ортотропно побег замещения, участвующий в образовании ствола, начинает изгибаться и отклоняться от вертикального положения. Изгиб молодого побега может произойти в верхней трети побега (рис. 2a), ближе к середине (рис. 2b) или в проксимальной части побега (рис. 2c).

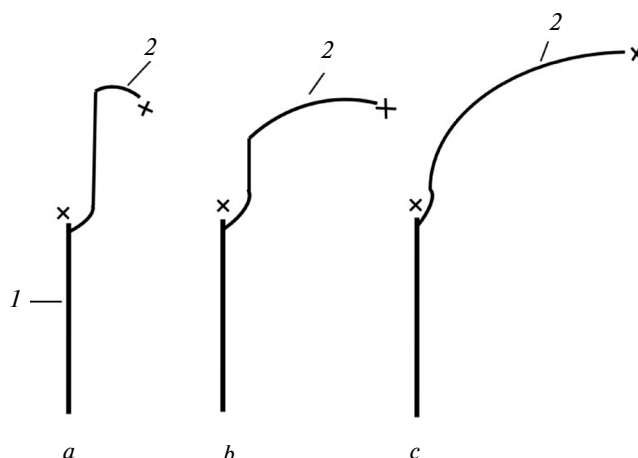


Рис. 2. Локализация изгиба побегов *Tilia cordata*, принимающих участие в формировании ствола: а — изгиб в дистальной части побега; б — изгиб в медианной части побега; в — изгиб в проксимальной части побега.

1 — побег прошлого года; 2 — побег текущего года.

Fig. 2. Localization of bending of *Tilia cordata* shoots involved in trunk formation: а — bend in the distal part of the shoot; б — bend in the median part of the shoot; в — bend in the proximal part of the shoot.

1 — shoot of the past year; 2 — shoot of the current year.

На следующий год новый побег замещения, продолжающий ось I порядка (ствол), также начинает расти ортотропно, а потом направление роста побега меняется на плагиотропное. Одновременно происходит постепенное выпрямление материнского побега (рис. 3).

Таким образом, нарастание ствола у *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и *U. laevis* характеризуется тем, что побеги замещения в первый год своего образования имеют более или менее выраженную плагиотропную ориентацию и расположенные в горизонтальной плоскости листья. На следующий год эти побеги полностью выпрямляются и целиком включаются в состав ствола. В образовании ветвей они не участвуют. Ветви кроны, отходящие от ствола под разными углами, развиваются тем же способом, что и ствол (рис. 4a).

Следует также отметить, что изгиб растущих побегов происходит не у всех побегов *T. cordata*. У виргинильных и молодых генеративных деревьев, растущих на открытом пространстве, верхушки мощных побегов, участвующих в формировании ствола, могут не поникать.

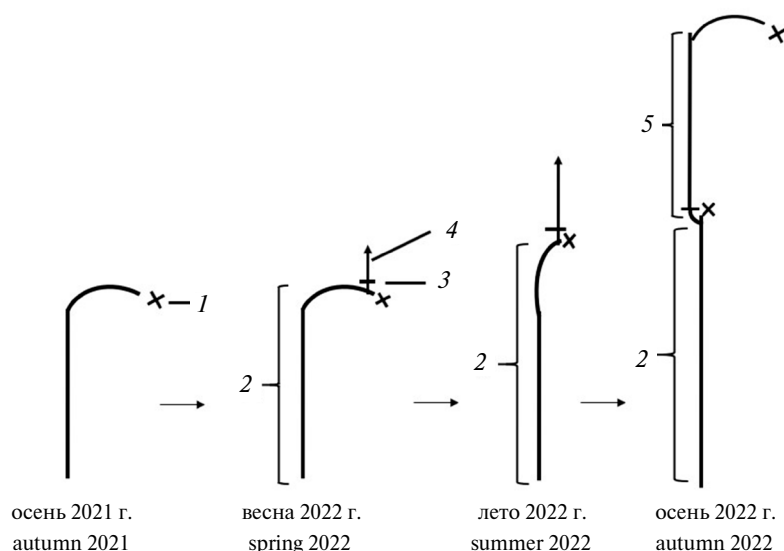


Рис. 3. Этапы выпрямления изгиба, расположенного в дистальной части побега прошлого года, в течение вегетационного периода.

1 – завершение роста побега; 2 – побег прошлого года; 3 – граница между годичными побегами; 4 – растущий побег текущего года; 5 – завершивший рост побег текущего года с поникшей верхушкой.

Fig. 3. The stages of straightening of the bend located in the distal part of the shoot of the past year during the vegetative season. 1 – a completion of the shoot growth; 2 – the shoot of the past year; 3 – the border between annual shoots; 4 – the growing shoot of the current year; 5 – the current year's shoot with a drooping top that has completed its growth.

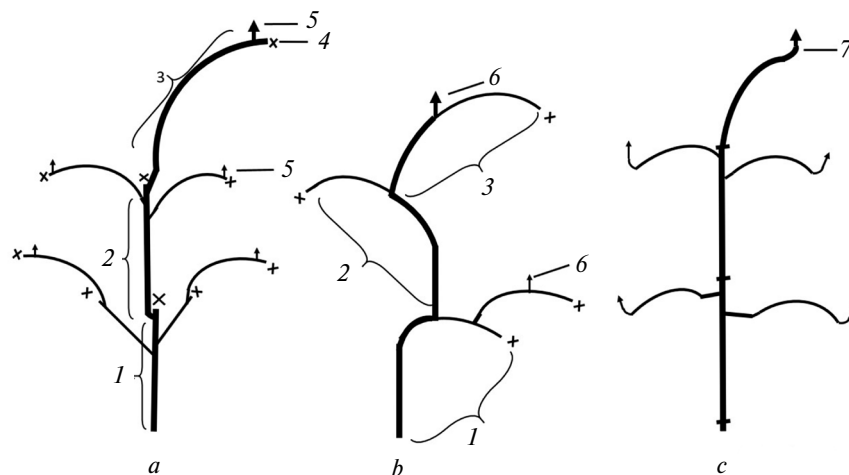


Рис. 4. Строение трехлетней верхушки ствола: *a* – *Tilia cordata*; *b* – архитектурная модель *Troll 2* (симподиальное нарастание); *c* – архитектурная модель *Troll 1* (моноподиальное нарастание).

1 – годичный побег позапрошлого года; 2 – годичный побег предыдущего года; 3 – годичный побег текущего года; 4 – гибель апикальной меристемы; 5 – возобновление акросимподиального нарастания; 6 – возобновление мезосимподиального нарастания; 7 – возобновление моноподиального нарастания.

Толстой линией обозначен ствол, тонкой – оси II порядка.

Fig. 4. The structure of the three-year top of the trunk: *a* – *Tilia cordata*; *b* – architectural model *Troll 2* (sympodial growth); *c* – architectural model *Troll 1* (monopodial growth).

1 – a one-year shoot of the year before last; 2 – a one-year shoot of the past year; 3 – a one-year shoot of the current year; 4 – a death of the apical meristem; 5 – a resumption of acrosympodial growth; 6 – a resumption of mesosympodial growth; 7 – a resumption of monopodial growth.

The trunk is indicated by a thick line, and the axes of the II order are indicated by a thin line.

Динамика развития боковых осей (силлепсис или пролепсис)

У большинства изученных нами лиственных видов можно изредка наблюдать образование небольших недолговечных силлептических побегов. Характерное для *Pinus sylvestris* внутрипочечное силлептическое ветвление ауксибластов лежит в основе формирования недолговечных брахибластов, выполняющих функцию ассимиляции.

У виргинильных и молодых генеративных растений *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Salix alba* и *S. pentandra* мощные побеги длиной более 50 см обычно всегда силлептически ветвятся. Силлептические побеги могут участвовать в формировании скелетных осей.

Можно выделить два основных варианта двухлетних побеговых систем, образующихся в результате силлептического ветвления.

1. Силлептические побеги развиваются в проксимально-медианной части материнского побега в акропетальной последовательности, образуя зону силлептических побегов. Выше этой зоны в пазухах листьев формируются почки регулярного возобновления (рис. 5a). На следующий год на основе силлептических побегов начинают формироваться оси II порядка. Из почек регулярного возобновления образуются побеги, самые мощные из которых приурочены к дистальной части материнского побега (рис. 5b). В зависимости от способа нарастания из верхушечной почки материнского побега может развиваться побег, продолжающий главную ось (см. рис. 5b), или верхушечная почка отмирает, и нарастание оси происходит акросимподиально.

Анализ строения трех–пятилетних побеговых систем силлептически ветвящихся видов показал, что наиболее сильные и долговечные оси,

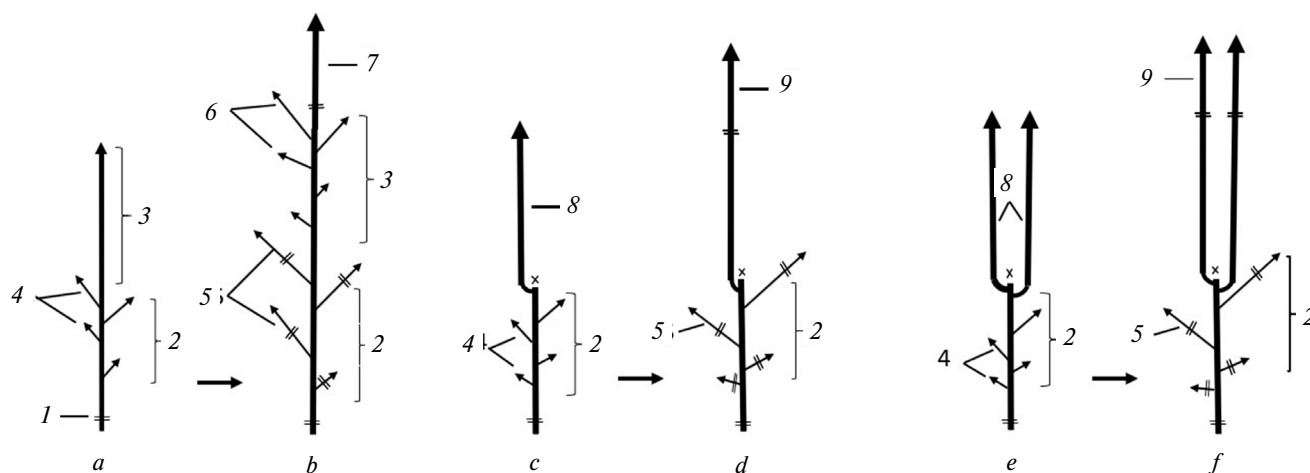


Рис. 5. Формирование двухлетней системы побегов на основе силлептически ветвящегося материнского побега: *a–b* – формирование двухлетней системы побегов на основе материнского побега, имеющего зону силлептических побегов и зону почек регулярного возобновления; *c–d* – формирование двухлетней системы побегов на основе материнского побега, имеющего зону силлептических побегов, один из которых перевершинивает материнский; *e–f* – формирование двухлетней системы побегов на основе материнского побега, имеющего зону силлептических побегов, два из которых перевершинивают материнский.

1 – граница между годовыми приростами; 2 – зона силлептических побегов; 3 – зона с почками регулярного возобновления; 4 – силлептические побеги; 5 – боковые скелетные оси, образовавшиеся на основе силлептических побегов; 6 – побеги из почек регулярного возобновления; 7 – побег из верхушечной почки; 8 – силлептический побег, перевершинивающий материнский; 9 – скелетная ось, образовавшаяся на основе силлептического побега и продолжающая нарастание материнского побега.

Fig. 5. Formation of a two-year shoot system based on a sylleptically branching maternal shoot: *a–b* – formation of a two-year shoot system based on a maternal shoot, having a zone of sylleptic shoots and a zone of buds of regular renewal; *c–d* – formation of a two-year shoot system based on a maternal shoot, having a zone of sylleptic shoots, one of which overgrows the maternal one; *e–f* – formation of a two-year shoot system based on a maternal shoot having a zone of sylleptic shoots, two of which overgrew the maternal one.

1 – boundary between annual growths; 2 – zone of sylleptic shoots; 3 – zone with buds of regular renewal; 4 – sylleptic shoots; 5 – lateral skeletal axes formed on the basis of sylleptic shoots; 6 – shoots from the buds of regular renewal; 7 – a shoot from the apical bud; 8 – sylleptic shoot, overgrowing a maternal one; 9 – skeletal axis formed on the basis of sylleptic shoot and continuing the growth of the maternal shoot.

отходящие от ствола, могут формироваться как на основе силлептических побегов, так и побегов, образующихся в зоне почек регулярного возобновления. При этом годичный прирост как бы разбивается на две части. Описанные выше особенности формирования побеговых систем приводят к тому, что у силлептически ветвящихся видов отсутствует четко выраженная приуроченность мощных осей, отходящих от ствола, к дистальной части материнского побега, что не характерно для обычно акротонно ветвящихся деревьев первой величины. Ветвление этого вида можно охарактеризовать как мезоакротонное.

2. В процессе образования силлептических побегов происходит абортация верхушки растущего материнского побега. Один или два силлептических побега перевершинивают материнский побег. Если формируется один побег замещения (рис. 5с), то он принимает направление роста материнского побега (рис. 5d) и участвует в формировании ствола. В том случае, когда развивается два побега замещения, то может произойти раздвоение ствола (рис. 5 e–f).

Способы нарастания основных скелетных осей

В образовании ствола и мощных ветвей у рассмотренных видов в основном принимают участие вегетативные побеги. По способу нарастания основных скелетных осей их можно разделить на 3 группы.

К первой группе относятся строго симподиально нарастающие виды — *Tilia cordata*, *Salix alba*, *S. pentandra*, *Ulmus glabra* и *U. laevis*. Поскольку отмирающая дистальная часть побега обычно включает всего несколько коротких метамеров, то симподиальное нарастание можно охарактеризовать как акросимподиальное.

Ко второй группе относятся виды с неустойчивым моноподиальным нарастанием — *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *B. alba*, *Fraxinus excelsior*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Quercus robur*. Переход от моноподиального к акросимподиальному нарастанию может быть вызван абортацией верхушки вегетативного побега, обусловленной как эндогенными, так и экзогенными факторами (рис. 6a), а может произойти и в результате замедления роста побега

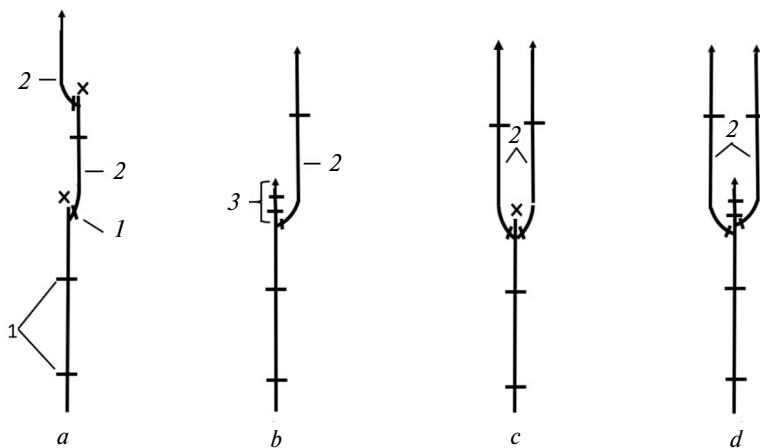


Рис. 6. Варианты перехода от моноподиального к симподиальному нарастанию ствола: *a* — акросимподиальное нарастание обусловлено абортацией верхушки побега; *b* — акросимподиальное нарастание обусловлено замедлением роста побега из верхушечной почки; *c* — ложнодихотомическое нарастание обусловлено абортацией верхушки материнского побега; *d* — ложнодихотомическое нарастание обусловлено замедлением роста материнского побега.

1 — границы между годичными побегами; 2 — побег замещения, образовавшийся из почки, расположенной в дистальной части материнского побега; 3 — побег из верхушечной почки, замедливший темп развития по сравнению с боковым побегом.

Fig. 6. Options for the transition from monopodial to sympodial growth of the trunk: *a* — the acrosympodial growth due to abortion of the top of the shoot; *b* — the acrosympodial growth due to a slowdown in the growth of shoot from the apical bud; *c* — the false dichotomy growth due to abortion of the top of the maternal shoot; *d* — the false dichotomy growth due to a slowdown in the growth of maternal shoot.

1 — borders between annual shoots; 2 — a shoot of replacement formed from a bud located in the distal part of the maternal shoot; 3 — a shoot from the apical bud, slowed down its development compared to the lateral shoot.

из верхушечной почки (рис. 6b). У изученных видов время от времени наблюдается ложнодихотомическое нарастание, обусловленное образованием двух побегов замещения (рис. 6с, d), что может привести к появлению в кроне двух мощных равноценных осей.

К третьей группе относится *Picea abies* с устойчиво моноподиальным нарастанием ствола и ветвей. Однако и у подростка этого вида под пологом лесов различных типов, и у взрослых деревьев на открытых пространствах можно изредка наблюдать отмирание не только верхушечной почки, но и нескольких боковых почек после зимнего периода покоя. Также абортация верхушки побега может произойти и в процессе его роста. В этих случаях происходит переход к акросимподиальному нарастанию.

При моноподиальном, неустойчивом моноподиальном и акросимподиальном нарастании реализуется иерархический план организации дерева (Kostina et al., 2024), а при раздвоении ствола – полиархический конструктивный план. В том случае, когда одна из сестринских осей от-

стает в темпах роста от другой, она начинает отклоняться в сторону и берет на себя функцию оси II порядка, на основе которой может сформироваться мощная долгоживущая ветвь. Вторая более быстрорастущая ось принимает ортотропное направление роста и становится лидирующей. В этом случае восстанавливается иерархический план организации дерева (рис. 7). Исключение представляет *Picea abies*. У этого вида раздвоение ствола и формирование мощных ветвей наблюдается крайне редко.

Комплексная характеристика побеговых систем по рассмотренным признакам

В табл. 1 приведена комплексная характеристика побеговых систем по тем вариантам признаков архитектурных моделей, которые выявлены у изученных видов.

Из приведенной таблицы видно, что виды одного рода сходны по наборам признаков (в родах *Ulmus*, *Salix*, *Alnus*, *Betula*). У видов из разных родов признаки комбинируются в разных сочетаниях.

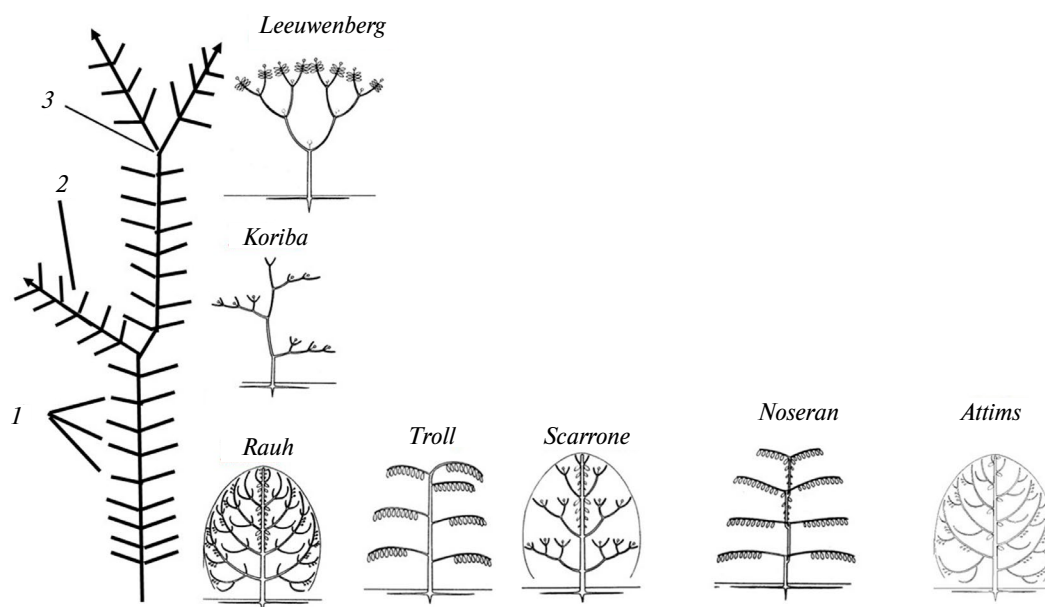


Рис. 7. Комбинированная модель деревьев умеренной зоны, формирующаяся на основе иерархических моделей *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran*, *Attims* с элементами моделей *Koriba* и *Leeuwenberg*

1 – ветви от ствола, образовавшиеся в результате реализации иерархической организации кроны; 2 – мощная ветвь от ствола, образовавшаяся в результате дифференциации осей вилки; 3 – раздвоение ствола.

Fig. 7. A combined model of temperate zone trees, formed on the basis of the *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran*, *Attims* models with the elements of the *Koriba* and *Leeuwenberg* models.

1 – branches from the trunk formed as a result of implementation of hierarchical structural organization of the crown; 2 – a powerful branch from the trunk formed as a result from the differentiation of the axes of the fork; 3 – a trunk bifurcation.

Таблица 1. Комплексная характеристика изученных видов по рассмотренным признакам
Table 1. Complex characteristics of the studied species according to the considered characters

Вид Species	Нарастание Growth			Генеративные побеги Generative shoots			Силлепис в прокси- мально- медианной части матер. побега Syllepsis in the proximal median part of a maternal shoot	Первичное направле- ние роста побегов Primary direction of shoot growth		Раздвоение ствола и мощные ветви Bifurcation of trunk and pow- erful branches	Восход. ориентация молодых ветвей Ascend- ing orienta- tion of young branches	Почеч. кольцо Bud ring
	Монопод. Monopod- ial	Неустойчи- вое моно- под. Unstable monopodial	Акросимп. Acrosym- podial	Односе- зонные Single- season	Пазушные Axillary	Термин Terminal		Плагитроп. Plagiotropic	Ортоотр. Orthotropic			
<i>Betula pendula</i>		+				+	+		+	+	+	+ –
<i>Betula alba</i>		+				+	+		+	+	+	+ –
<i>Populus tremula</i>		+		+			–		+		+	+
<i>Salix alba</i>			+	+			+		+	+	+	+
<i>Salix pentandra</i>			+	+			+		+	+	+	+
<i>Alnus glutinosa</i>		+				+	+		+	+	+	–
<i>Alnus incana</i>		+				+	+		+	+	+	–
<i>Pinus sylvestris</i>					+		–		+	+	+	+
<i>Quercus robur</i>		+			+		–		+	+	+	+
<i>Acer platanoides</i>		+				+	–		+	+	+	+
<i>Picea abies</i>	+			+			–		+	–	+	+
<i>Ulmus glabra</i>			+	+			–	+		+	+	+
<i>Ulmus laevis</i>			+	+			–	+		+	+	+
<i>Fraxinus excelsior</i>		+				+	–		+	+	+	+
<i>Tilia cordata</i>			+		+		–	+		+	+	+

ОБСУЖДЕНИЕ

Концепция архитектурных моделей F. Hallé и R.A.A. Oldeman (1970), как отмечала Т.В. Кузнецова (Kuznetsova, 1991), является, по существу, типологической. Суть типологического подхода, в том числе и метода архитектурных моделей, состоит в сравнении широкого круга объектов по немногим существенным, качественным (организационным) признакам, связанным с разными аспектами деятельности апикальных меристем. Каждый из таких признаков имеет обычно по два основных альтернативных состояния. На основе комбинации признаков можно создавать абстрактные архитектурные модели. Возможны не все теоретические комбинации признаков и, соответственно не все абстрактные архитектурные модели существуют в природе. Статус архитектурной модели получают ре-

альные комбинации признаков и конструкции побегового тела, которые будут обнаружены у тех или иных видов. В таком понимании архитектурная модель – не зависит от адаптивных свойств жизненной формы, таких как внешний облик, размеры и общая продолжительность жизни растений, длительность жизни побегов и характер их отмирания, положение побегов и почек по отношению к субстрату, способность к вегетативному размножению и т. п. (Serebryakova, 1977; Serebryakova, Bogomolova, 1984).

F. Hallé и R. Oldeman (1970) не разработали общую систему абстрактных архитектурных моделей. Они применили метод архитектурных моделей по отношению к древесным растениям бессезонного тропического климата. Предметом исследования были системы многолетних надземных побегов, на основе которых формируются скелетные оси, при этом основная скелетная

ось (ствол, ось I видимого порядка) ориентирована ортотропно и нарастает в течение длительного времени. Таким образом, был четко очерчен круг объектов, а также почвенно-климатические условия их произрастания. Данный подход привел к тому, что в характеристику архитектурных моделей F. Hallé и R.A.A. Oldeman (1970) априорно ввели признаки типичной древесной жизненной формы, имеющей ортотропно ориентированный ствол.

Типологический подход предполагает возможность выявлять и сопоставлять архитектурные модели у представителей всех жизненных форм и в разных климатических условиях. Но по причине включения F. Hallé и R. Oldeman в характеристику архитектурных моделей признаков древесной жизненной формы попытки других исследователей распространить эти же модели на представителей других жизненных форм представляются не продуктивными. Более интересно сопоставление архитектурных конструкций древесных растений, произрастающих в разных почвенно-климатических условиях.

Соответствие конструктивной организации изученных видов деревьев архитектурным моделям

Все рассмотренные нами виды ветвятся до 6–8 порядков, что исключает соответствие их структурной организации моделям *Holtum* и *Champagnat*. Для изученных видов характерно боковое, а не дихотомическое, как у модели *Schoute*, ветвление. Акросимподиальное, моноподиальное и неустойчивое моноподиальное нарастание не позволяет отнести рассмотренные виды как к мезосимподиально нарастающим моделям *Troll II*, *Mangenot*, *Champagnat*, так и к базитонно нарастающим — *Tomlinson* и *McClure*. Непрерывно (не ритмично) нарастающий ствол и ветви, характерные для моделей *Attimis*, *Cook*, *Petit*, *Roux*, *Stone* не могут реализоваться у деревьев умеренного климата. Присущие рассмотренным нами видам восходящие, а не плагиотропные ветви кроны не характерны для моделей *Aubréville*, *Fagerlind*, *Koriba*, *Massart*, *Prevo*, *Noseran*, *Troll II*. Среди изученных видов нет видов, нарастающих исключительно в результате ложнодихотомического ветвления, как это характерно для модели *Leeuwenberg*, а также нет видов, у которых ветви и ствол формируются в результате ложнодихотомического ветвления, как у модели *Koriba*. Таким образом, все рассмотренные нами

виды по одному или нескольким признакам, используемым авторами концепции (Hallé, Oldeman 1970; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978) для выделения архитектурных моделей, не соответствуют этим моделям.

Особый интерес представляет сопоставление архитектурных моделей, которые авторы концепции и другие исследователи указывают для деревьев умеренного климата, со структурной организацией побеговых систем рассматриваемых нами видов.

В табл. 2 дана комплексная характеристика архитектурных моделей *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran*, *Attimis*, *Koriba*, *Leeuwenberg* по признакам, используемым авторами концепции.

Отнесение авторами концепции (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978) *Alnus incana* к модели *Attimis* следует признать ошибочным по целому ряду признаков, из которых наиболее существенным является непрерывный рост ствола и ортотропных ветвей кроны. У этого вида, как и у всех остальных изученных нами видов, сезонные ритмы закреплены на генетическом уровне. Однако отсутствие у *Alnus incana*, а также у *A. glutinosa*, *Betula pendula* и *B. pubescens* типичного почечного кольца, свидетельствует о том, что у данных видов не наблюдаются эндогенные ритмы, обуславливающие ритмичность в изменении длин междоузлий и размеров листьев вдоль оси побега (Mikhalevskaya, Kostina, 1997; Kostina et al., 2022a). По данным К. Koriba (1958), такая структура побегов характерна для неритмично нарастающих деревьев, произрастающих в условиях бессезонного климата тропиков. Нетипичное для растений умеренной зоны строение проксимального участка побегов у *A. glutinosa* и удлинённых побегов *Betula pendula* и *B. pubescens*, а также незащищенные почечными чешуями (голые) у видов рода *Betula* мужские, а у рассмотренных видов рода *Alnus* еще и женские соцветия, свидетельствует о необходимости более глубокого изучения эндогенной и экзогенной природы ритмов роста побегов и их соподчинения сезонной ритмике. На необходимость проведения таких исследований обращала внимание О.Б. Михалевская (Mikhalevskaya, 2002, 2004).

Одной из проблем, возникающих при сопоставлении архитектурных моделей с побеговой организацией изученных видов, является несоответствие вариантов признаков, реализуемых

Таблица 2. Признаки архитектурных моделей *Rauh, Troll, Scarrone, Noseran, Attims, Koriba, Leeuwenberg*
Table 2. Characters of architectural models

Архитектурная модель Architectural model	Нарастание Growth	Соцветия Inflorescence	Ориентация молодых ветвей Orientation of young branches	Первичная плагиотропная ориентация побегов Primary plagiotropic orientation of shoots	Силлепсис в дистальной части матер. побега Syllepsis in the distal part of a maternal shoot	Ритмично нарастающие Ascending rhythmically	Иерархический конструктивный план Hierarchical constructive plan
<i>Rauh</i>	Монопод. Monopodial	Пазушное Axillary	Восходящая Ascending	—	—	+	+
<i>Troll 1</i>	Монопод. Monopodial	Пазушное Axillary	Плагиотропная Plagiotropic	+	—	+	+
<i>Troll 2</i>	Мезосимпод. Mesosympodial	Пазушное Axillary	Плагиотропная Plagiotropic	+	—	+	+
<i>Scarrone</i>	Монопод. Monopodial	Терминальное Terminal	Восходящая Ascending	—	—	+	+
<i>Noseran</i>	Акросимпод. Acrosympodial	Терминальное Terminal	Плагиотропная Plagiotropic	—	+	+	+
<i>Attims</i>	Монопод. Monopodial	Пазушное Axillary	Восходящая Ascending	—	—	—	+
<i>Leeuwenberg</i>	Ложная дихотомия False dichotomy	Терминальное Terminal	Восходящая Ascending	—	—	+	—
<i>Koriba</i>	Ложная дихотомия False dichotomy	Терминальное Terminal	Плагиотропная Plagiotropic	—	—	+	—

у исследуемых видов и характеризующих архитектурные модели. Так, F. Hallé, R. Oldeman и P. B. Tomlinson (1978) не оговаривают, является ли моноподиальное нарастание устойчивым и только изредка нарушается под воздействием экзогенных факторов, или моноподиальное нарастание может сменяться на симподиальное по эндогенным причинам. Такая неопределенность понятия затрудняет отнесение изученных нами видов с неустойчивым моноподиальным нарастанием к группе архитектурных моделей, которые характеризуются как моноподиально нарастающие, и требует специальной оговорки.

В рамках концепции архитектурных моделей признак “пазушное или терминальное расположение соцветий” рассматривается с точки зрения влияния соцветий на способ нарастания скелетных осей. Результаты исследования показали, что характер нарастания скелетных осей определяется строением генеративных побегов и особенностями их встраивания в осевую систему. При появлении пазушных соцветий и односезонных генеративных побегов скелетная ось сохраняет возможность нарастать моноподиально. Однако

следует отметить, что хотя и пазушные соцветия, и односезонные генеративные побеги отмирают в конце вегетационного сезона, это не гомологичные структуры, и относить, например, односезонные генеративные побеги *Fraxinus excelsior* к пазушным соцветиям некорректно. Односезонные генеративные побеги у изученных видов встречаются гораздо чаще, чем генеративные побеги с пазушными соцветиями, и характерны для большинства раннецветущих видов. Развитие из верхушечных почек генеративных побегов с терминальными соцветиями и резидами может не только изменить способ нарастания осей, но и привести к образованию специфических систем с участием генеративных побегов, как например у *Acer platanoides*, *Betula pendula* (Kostina et al., 2022b). У изученных нами видов генеративные побеги с терминальными соцветиями участвуют в формировании систем скелетных осей высоких порядков, и относятся к системам, которые И. С. Антонова (Antonova et al., 2023) образно называет “кружевом кроны”, или если и встраиваются в системы осей низших порядков, то на последних этапах их формирования.

Понятие “пролеписис” авторами концепции используется в широком смысле. Под пролептическими побегами понимают побеги, развивающиеся после некоторого периода покоя, причем длительность периода покоя не указывается. Такое широкое понимание пролеписиса затрудняет изучение и описание динамического аспекта формирования побеговых систем деревьев умеренного климата, невозможное без таких понятий как почка регулярного возобновления и спящая почка.

В рамках концепции признак силлептического или пролептического ветвления используется только при выделении мало различающихся моделей *Noseran* и *Prevost*. Для данных моделей характерны силлептические побеги, развивающиеся в пазухах самых верхних листьев материнского побега. На основе этих побегов образуются плагиотропные ветви кроны. Пролептические побеги образуются из почек, расположенных под силлептическими побегами, растут ортотропно и формируют ствол. По отношению к другим моделям динамический аспект образования боковых побегов авторами концепции архитектурных моделей не учитывается (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978). Более того, для одной и той же модели указываются разные варианты ветвления в умеренном и тропическом климатах. Так, модели *Rauh* и *Leeuwenberg* в умеренном климате формируются в основном в результате пролеписиса, а в тропиках — силлеписиса.

Одной из основных проблем, затрудняющих проведение сопоставления архитектурных моделей и архитектурных конструкций изученных видов, является несоответствие комбинаций признаков. Силлептические побеги регулярно образуются у *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Salix alba* и *S. pentandra*. Однако в отличие от моделей *Noseran* и *Prevost* силлептическое ветвление у этих видов приурочено к проксимально-медианной части материнского побега. Силлептические побеги участвуют не только в образовании восходящих ветвей кроны, а иногда и ствола. Почки регулярного возобновления (зимующие почки) формируются выше зоны силлептических побегов. (Antonova, Rudneva, 2010; Ermolova et al., 2012; Kostina et al., 2015, 2022a). Таким образом, структурная организация изученных нами силлептически ветвящихся видов по комплексу признаков не соответствует моделям *Noseran* и *Prevost*.

Несоответствие комбинации признаков можно также продемонстрировать на примере видов родов *Tilia* и *Ulmus*. Характерное для *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и *U. laevis* плагиотропное направление роста побегов текущего года с последующим их выпрямлением на следующий год (см. рис. 4a) сближает эти виды с моделями *Troll I* и *Troll II*. Особенности структурной организации модели *Troll II* заключаются в том, что побеги, которые участвуют в построении ствола, выпрямляются только в нижней части. Верхняя часть этих побегов принимает участие в образовании плагиотропных ветвей (см. рис. 4b). Побеги замещения формируются в средней части материнского побега, т. е. ствол нарастает мезосимподиально (рис. 4b). Сходным образом образуются и ветви (см. рис. 4b). Модель *Troll I* характеризуется моноподиальным нарастанием ствола и полным выпрямлением побегов, участвующих в его формировании. В образовании плагиотропных ветвей эти побеги не задействованы. Моноподиально нарастающие ветви развиваются из пазушных почек регулярного возобновления (см. рис. 4c). Таким образом, для структурной организации *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *U. laevis* и архитектурных моделей *Troll I* и *Troll II* характерны поникающие верхушки побегов текущего года, но по другим, принципиально важным признакам, таким как способ нарастания ствола, ориентация ветвей, а в случае модели *Troll II* и способ образования ветвей соответствия не наблюдается.

Явное расхождение по комбинации признаков между реально существующими видами и моделями усугубляется тем, что авторы концепции архитектурных моделей сами отнесли представителей этих родов, произрастающих практически “на каждом шагу” и легко доступных для изучения, к модели *Troll*.

Следует также обратить внимание на то, как структурная организация изученных видов сочетается с концепцией конструктивных планов организации кроны С. Édelin (1991).

Модели *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran* имеют иерархическую организацию. Модель *Leeuwenberg* — полиархична, т.к. материнские оси ветвятся с образованием двух равнозначных осей. Модель *Koriba* сочетает в себе иерархический и полиархический принципы строения кроны (см. рис. 7).

Конструктивную организацию изученных нами видов можно охарактеризовать в целом

как иерархическую, в которую время от времени встраиваются элементы полиархических моделей *Leeuwenberg* и *Koriba*, что наиболее характерно для видов рода *Salix* и проявляется в неоднократном раздвоении ствола и появлении мощных ветвей (см. рис. 7). У *Picea abies* иерархическая организация четко выдерживается на протяжении всего онтогенеза (Kostina et al., 2024).

Для иерархических архитектурных моделей авторы концепции указывают моноподиальный, мезосимподальный и акросимподиальный варианты нарастания скелетных осей. Для большинства изученных видов, в том числе и для *Pinus sylvestris* (Chepik, 1974; Kostina, Barabanshchikova, 2017) характерно неустойчивое моноподиальное и акросимподиальное нарастание. Длительно моноподиально нарастать может только *Picea abies*. Для полиархических моделей характерно ложно-дихотомическое нарастание, обусловленное образованием двух или более побегов замещения. Мезосимподальный вариант нарастания у изученных нами видов не реализуется.

Результаты исследования показали, что соответствие структурной организации изученных видов с архитектурными моделями, в том числе *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran*, *Attims*, *Koriba*, *Leeuwenberg* не представляется возможным по следующим причинам:

- характеристика признаков, лежащих в основе выделения архитектурных моделей, не содержит вариантов, реализуемых у исследуемых видов;
- ряд признаков в концепции сформулированы некорректно или нуждаются в уточнении применительно к условиям сезонного климата;
- комбинация признаков структурной организации исследованных видов не соответствует комбинации признаков архитектурных моделей.

Архитектурные модели лесообразующих видов деревьев умеренной зоны

Для решения вопроса об архитектурных моделях изученных нами видов можно предложить несколько подходов.

Ф. Halle, R.A.A. Oldemann (1970) отмечали, что структурная организация деревьев умеренного климата нередко представляет собой комбинацию нескольких моделей. Однако указания на то, что структурная организация таких-то видов име-

ет элементы таких-то моделей, недостаточно, поскольку приходится разъяснять, о каком элементе идет речь и показывать принципиально значимые несоответствия по другим элементам.

Описать структуру побеговых систем изученных видов деревьев с позиций концепции архитектурных моделей можно было бы, используя уже имеющиеся архитектурные модели *Rauh*, *Scarrone*, *Troll*, *Noseran* и обращая внимание на те признаки моделей, которые являются наиболее специфичными. При таком подходе можно предложить, например, модель *Noseran II*, для которой характерны силлептические побеги. Однако такая модель по большинству признаков будет отличаться от традиционной модели *Noseran*.

Мы предлагаем решить вопрос об архитектурных моделях изученных нами лесообразующих видов деревьев умеренной зоны, группируя выявленные варианты признаков в новые комбинации. Число таких комбинаций можно уменьшить, если рассматривать односезонные генеративные побеги, образующиеся из пазушных почек, и генеративные побеги с пазушными соцветиями как один вариант, не приводящий к изменению способа нарастания осей. Развитие же из верхушечных почек генеративных побегов с терминальными соцветиями и резидями может не только изменить способ нарастания осей, но и привести к образованию специфических систем с участием генеративных побегов, как например у *Acer platanoides* и *Betula pendula* (Kostina et al., 2022b).

С учетом особенностей реализации признаков у изученных нами видов деревьев мы предлагаем следующие конструктивные комбинации.

Конструктивная комбинация 1. Одноствольный поликарпик. Четко выраженный иерархический план организации. Ритмичный рост побегов. Устойчивое моноподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги регулярно не образуются. Односезонные генеративные побеги. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут ортотропно. Представитель — *Picea abies*.

Конструктивная комбинация 2. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Ритмичный рост побегов. Неустойчивое моноподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Вос-

ходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги регулярно не образуются. Односезонные генеративные побеги и генеративные побеги с пазушными соцветиями. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут ортотропно. Представители — *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*.

Конструктивная комбинация 3. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Ритмичный рост побегов. Неустойчивое моноподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги регулярно не образуются. Генеративные побеги с верхушечными соцветиями. Резиды генеративных побегов участвуют в формировании ствола и ветвей на заключительных этапах их развития. Представители — *Acer platanoides*.

Конструктивная комбинация 4. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Ритмичный рост побегов. Неустойчивое моноподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги развиваются в проксимально-медианной части и участвуют в формировании ветвей, а иногда и ствола. Генеративные побеги с верхушечными соцветиями. Резиды генеративных побегов участвуют в формировании ствола и ветвей на заключительных этапах их развития. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут ортотропно. Представители — *Alnus glutinosa*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *Betula alba*.

Конструктивная комбинация 5. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Ритмичный рост побегов. Акросимподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги развиваются в проксимально-медианной части и участвуют в формировании ветвей, а иногда и ствола. Генеративные побеги односезонные. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут ортотропно. Представители — *Salix alba*, *Salix pentandra*.

Конструктивная комбинация 6. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Рит-

мичный рост побегов. Акросимподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги регулярно не образуются. Генеративные побеги односезонные или с пазушными соцветиями. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут плагиотропно, на следующий год полностью выпрямляются. Представители — *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Ulmus laevis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция архитектурных моделей была разработана для описания и упорядочивания огромного структурного разнообразия побеговых систем древесных растений экваториального и тропического бессезонного климата, путем выявления наиболее ярких комбинаций признаков, отражающих, прежде всего, различные аспекты деятельности апикальных меристем.

Рассмотренные 15 видов лесобразующих деревьев Средней полосы европейской части России по комплексу признаков наиболее близки к моделям *Rauh*, *Scarrone*, *Troll*. Практически у всех этих видов обнаруживаются отдельные элементы моделей *Leeuwenberg* и *Koriba*, а у силлептически ветвящихся видов и модели *Noseran*. Сопоставление структуры побеговых систем изученных видов с этими моделями показало, что ни по одной из этих моделей полного соответствия не наблюдается. Это обусловлено тем, что не совпадает комбинация признаков, используемых при характеристике моделей и наблюдаемая у изученных видов. Кроме того, признаки, характеризующие структурную организацию деревьев умеренного климата, нуждаются или в дополнении, или в уточнении, или в замене на более четко сформулированные.

С учетом особенностей реализации признаков у изученных нами видов деревьев мы предлагаем шесть новых конструктивных комбинаций, к которым относятся от одного до четырех видов. Такая ситуация, возможно, обусловлена небольшим числом видов лесобразующих деревьев, произрастающих в Средней полосе европейской части России и вовлеченных в наш анализ.

Окончательно решить вопрос об архитектурных моделях изученных нами видов можно только после привлечения большого числа видов

не только деревьев, но и кустарников и древесных лиан умеренного климата, причем произрастающих как в Средней полосе Европейской России, так и в других регионах России и за рубежом. При таком подходе можно будет увеличить или сократить число основных признаков, выявить новые варианты этих признаков и их комбинации. Беглый обзор фактического доступного нам материала показал, что с увеличением числа вовлеченных в такой анализ растений возрастет и число видов, имеющих сходные комбинации признаков. Например, к конструктивной комбинации 1 помимо *Picea abies* можно отнести *Abies sibirica* Ledeb., к конструктивной комбинации 3 — не только *Acer platanoides* но и *Sorbus aucuparia* L., *Aesculus hippocastanum* L., к конструктивной комбинации 5 — помимо *Salix alba*, *Salix pentandra* добавить *Ulmus pumila* L.

После проведения такого полномасштабного исследования выделенным устойчивым комбинациям можно присвоить статус модели и, продолжив традиции F. Halle и R.A.A. Oldeman, назвать их именами выдающихся ученых, в том числе и отечественных.

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).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonova, Rudneva] Антонова И.С., Руднева М.В. 2010. Строение побеговых комплексов верхушки дерева *Betula litwinowii* Doluch. и *Betula pendula* Roth на виргинильной стадии развития. — В кн.: Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника. Киров. С. 301–307.
- [Antonova et al.] Антонова И.С., Барт В.А., Телевинова М.С. 2023. Современные подходы к изучению структуры крон деревьев. — Систематические и флористические исследования Северной Евразии. М. С. 23–26.
- [Cherik] Чепик Ф.А. 1974. Особенности формирования и строения замещающих побегов у *Pinus sylvestris* L. — Бот. журн. 3: 321–433.
- Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre. Montpellier: P. 154–168.
- [Ermolova et al.] Ермолова Л.С., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А. 2012. Морфологические особенности и сезонное развитие березы повислой в молодых древостоях на залежах. — Лесоведение. 6: 30–43.
- [Getmanets] Гетманец И.А. 2008. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере из Южного Урала). — Современные подходы к описанию структуры растений. Киров. С. 106–115.
- Hallé F., Oldeman R. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical Trees and Forests. Berlin. 441 p.
- Koriba K. 1958. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud. — The gardens bulletin Singapore. 17(1): 11–81.
- [Kostina] Костина М.В. 2003. Строение и положение первых филломов на главной и боковых осях у представителей семейства Betulaceae и Salicaceae. — Бюл. Гл. ботан. сада. 185: 78–84.
- Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasin-skaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth) Crown in Relation to Environmental Conditions. — Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050091>
- [Kostina, Barabanshchikova] Костина М.В., Барабанщикова Н.С. 2017. Некоторые аспекты формирования кроны сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). — Социально-экологические технологии. 3: 27–42.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. 2022а. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth. — Социально-экологические технологии. 3: 257–283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283>
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.И., Ясинская О.И. 2022б. Особенности конструктивной организации деревьев умеренной зоны, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов. — Бот. журн. 107(7): 627–651. <https://doi.org/10.31857/S0006813622070067>
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.И., Стаменов М. Н. 2024. Конструктивная организация кроны лесообразующих видов деревьев средней полосы Европейской России. — Бот. журн. 109(5): 455–470. <https://doi.org/10.31857/S0006813624050042>
- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1991. Морфология соцветий: современное состояние. — Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Ботаника. 12: 51–174.
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 2002. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М. 66 с.
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 2004. Ритм роста и структура побегов у тропических и субтропических древесных растений. Бюлл. ГБС, Вып. 188. С. 119–128.

- [Mikhalevskaya, Kostina] Михалевская О.Б., Костина И.Б. 1997. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. — Бюл. Гл. бот. сада. 174: 73–79.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — *Acta Biotheor.* 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — *Can. J. Bot.* 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — *Ecoscience.* 6: 187–203.
- Millet J., Bouchard B. 2003. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — *Can. J. Bot.* 33: 726–739.
- Oldeman R.A.A. 1974. L'architecture de la foret guyanaise. — *Mem. O.R.S.T.O.M.* 73. P. 1–204.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1977. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования. — Бюл. МОИП, отд. биол. 82(2): 112–128.
- [Serebryakova, Bogomolova] Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. 1984. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (Violaceae). — Бот. журн. 69(6): 729–742.

ARCHITECTURAL MODELS OF FOREST-FORMING TREE SPECIES OF THE TEMPERATE ZONE OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

M. V. Kostina^{1,*}, N. S. Barabanshchikova^{2,**},
O. I. Nedoseko^{3,***}, M. N. Stamenov^{4,****}

¹Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education “Sevastopol State University”
Universitetskaya Str., 33, Sevastopol, 299053, Russia

²Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Moscow Pedagogical State University” (MPGU)
Kibalchich Str., 6/3, Moscow, 129164, Russia

³Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod — National Research University (UNN), Arzamas Branch
K. Marks Str., 36, Arzamas, 607220, Russia

⁴Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS
10, Komzina Str., Togliatti, 445003

*e-mail: mv.kostina@mpgu.su

**e-mail: ns.barabanshchikova@mpgu.su

***e-mail: nedoseko@bk.ru

****e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

The comparison of the structure of shoot systems of forest-forming species of temperate zone trees with architectural models, including those which the authors of the concept of architectural models and other researchers indicate for the temperate climate trees (namely, *Rauh*, *Scarrone*, *Troll*, *Noseran*, *Attims*, *Koriba*, and *Leewenberg*), has shown that none of the models is in complete compliance. This is due to the fact that the sets of characters used for describing the models and observed in the studied species do not coincide, and the features characterizing the models need to be either supplemented or clarified with regard to seasonal climate conditions, or are to be replaced with more clearly formulated ones, or are not suitable at all. Six new constructive combinations of characters were proposed for the studied species. The issue of architectural models of the studied species can be finally resolved after studying the structure of shoot systems in other tree species as well as shrubs and woody temperate vines. This will make it possible to identify both new variants of characters and their new combinations, as well as to confirm the validity of the already proposed six combinations.

Keywords: shoots, skeletal axes, growth, branching, trees, architectural models

ACKNOWLEDGEMENTS

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).

REFERENCES

- Antonova I.S., Rudneva M.V. 2010. The structure of the shoot complexes of the top of the tree of *Betula litwinowii* Doluch. and *Betula pendula* Roth at the virgin stage of development. — In the book: Biological types of Christen Raunkier and modern botany. Kirov. P. 301–307 (In Russ.).
- Antonova I.S., Bart V.A., Televinova M.S. 2023. Modern approaches to studying the structure of tree crowns. — Systematic and floristic studies of Northern Eurasia. Moscow. P. 23–26 (In Russ.).
- Chepik F.A. 1974. Features of the formation and structure of replacement shoots in *Pinus sylvestris* L. — Bot. Zhurn. 3: 321–433 (In Russ.).
- Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'arkitekture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre. Montpellier. P. 154–168.
- Ermolova L.S., Gulbe Ya.I., Gulbe T.A. 2012. Morphological features and seasonal development of European birch in young stands of trees on the grassland. — Forest Science. 6: 30–43 (In Russ.).
- Getmanets I.A. 2008. Approaches to the analysis of biomorphs of species of the genus *Salix* (using the example of willows of the Southern Urals). — Modern approaches to the description of plant structure. Kirov. P. 106–115 (In Russ.).
- Hallé F., Oldeman R. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical Trees and Forests. Berlin. 441 p.
- Koriba K. 1958. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud. — The gardens bulletin Singapore. 17(1): 11–81.
- Kostina M.V. 2003. The structure and position of the first phyllomes on the main and lateral axes in the family representatives of Betulaceae and Salicaceae. — Bulletin of the Main Botanical Garden. 185: 78–84 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Bityugova G.V., Yainsinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth) Crown in Relation to Environmental Conditions. — Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S. 2017. Some aspects of the formation of the crown of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). — Social and environmental technologies. 3: 27–42 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Abakarova S.G. 2022a. Constructive organization of *Betula pendula* Roth. — Social and environmental technologies. 12(3): 257–283 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Yainsinskaya O.I. 2022b. Features of the constructive organization of trees of the temperate zone due to the structure and rhythm of the development of generative shoots. — Bot. Zhurn. 107(7): 627–651 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Stamenov M.N. 2024. Structural organization of forest-forming species of trees growing in the middle zone of the European part of Russia. — Bot. Zhurn. 109(5): 455–470.
<https://doi.org/10.31857/S0006813624050042> (In Russ.)
- Kuznetsova T.V. 1991. Morphology of inflorescences: current state. — Results of science and technology. VINITI. Ser. Botany. T. 12. P. 51–174.
- Mikhalevskaya O.B. 2002. Morphogenesis of tree plant shoots. Morphogenesis steps and their regulation. Moscow. 66 p. (In Russ.).
- Mikhalevskaya O.B. 2004. Growth rhythm and shoot structure in tropical and subtropical woody plants. — Bulletin GBS. 188: 119–128.
- Mikhalevskaya O.B., Kostina I.B., 1997. Structure, development and silleptic branching of vegetative shoots of *Betula pendula* Roth. — Bulletin of the Main Botanical Garden. 174: 73–79 (In Russ.).
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — Acta Biotheor. 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — Can. J. Bot. 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — Ecoscience. 6: 187–203.
- Millet J., Bouchard B. 2003. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — Can. J. Bot. 33: 726–739.
- Oldeman R.A.A. 1974. L'architecture de la foret guyanaise. — Mem. O.R.S.T.O.M. 73. P. 1–204.
- Serebryakov I.G. 1962. Ecological morphology of plants. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1977. On the main “architectural models” of herbaceous perennials and the modes of their transformation. — Bulletin. MOIP, dept. biol. 82(2): 112–128 (In Russ.).
- Serebryakova T.I., Bogomolova T.V. 1984. Patterns of shoot formation and life forms in the genus *Viola* (Violaceae). — Bot. Zhurn. 69(6): 729–742 (In Russ.).