
ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.412

О СТЕЛЮЩЕЙСЯ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОМ ПОЛЕСЬЕ¹

© 2025 г. Н. В. Короткова^a, О. И. Евстигнеев^{b,*}

^a Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов им. А.С. Исаева РАН, ул. Профсоюзная, д. 84/32,
Москва, 117997 Россия

^b Государственный природный биосферный заповедник “Брянский лес”, ст. Нерусса, Брянская обл., 242180 Россия

*E-mail: quercus_eo@mail.ru

Поступила в редакцию 07.08.2024 г.

После доработки 17.10.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

Изучение пластичности жизненных форм деревьев позволяет понять механизмы устойчивости их популяций в сообществах. Объект исследования — стелющаяся жизненная форма (стланец) дуба черешчатого. Цель работы — показать значение стланца для устойчивого существования популяций дуба в лесных ценозах. Дуб изучали в Нерусско-Деснянском Полесье. Полевые исследования выявили, что стланец дуба формируется при ограниченной освещенности в сосняках-черничниках, сосняках-брусничниках, сосняках бруслично-мшистых, сосняках суходольно-разнотравных и березняках бруслично-черничных. Морфологический анализ показал, что стланец образуется несколькими способами: полеганием и укоренением ортотропного стволика, нижних горизонтальных ветвей и порослевых побегов подроста, а также побегов формирования квазисенильных особей (торчков). Стелющаяся жизненная форма — это проявление фитоценотической толерантности дуба. Стланец — это крайне низкий вариант жизненности подроста. В этом угнетенном состоянии дуб может существовать под лесным пологом более пятидесяти лет. При улучшении освещенности стланец сначала преобразуется в полусланец, а затем — в прямостоячее кронообразующее дерево. В этом проявляется факультативность стланца дуба.

Ключевые слова: *Quercus robur*, стланец, жизненная форма дерева, фитоценотическая толерантность, жизненность растений.

DOI: 10.31857/S0024114825020092, **EDN:** FYEVIB

Углубленное изучение внешнего облика деревьев разных видов показало, что они, как правило, образуют несколько вариантов жизненных форм, один из которых относится к стелющейся (Чистякова, 1978, 1988; Восточноевропейские ..., 2004; Недосеко, 2014). Распростертую жизненную форму деревьев называют стланцем, кустарников — стланником, а кустарников — стланичком (Мазуренко, 1978). Выделяют облигатные и факультативные стелющиеся формы. Облигатная форма определяется наследственными причинами, внешние условия могут лишь усилить или ослабить плагиотропный характер роста. Облигатные стланцы и стланики — типичные компоненты сообществ в полярных областях и на верхней границе леса в горах. Примеры таких растений — *Pinus pumila* Rgl., *Juniperus depressa* Stev., *J. sabina* L. (Серебряков, 1962; Берман, Важенин, 2014). Факультативная стелющаяся форма древесных растений — это результат воздействия неблагоприятных экологических

условий: отрицательной температуры, сильного ветра, сухого и бедного субстрата, низкой освещенности и др. При устранении этих факторов распространенный характер роста теряется, растения развиваются прямостоячие формы (Мазуренко, 1978). Среди деревьев восточноевропейских лесов факультативный стланец формируют *Acer campestre* L., *Malus sylvestris* Mill., *Sorbus aucuparia* L., *Tilia cordata* Mill. (Smirnova et al., 1999; Восточноевропейские ..., 2004). Образование стелющейся формы у перечисленных видов — это реакция особей на затенение, которое создается верхними ярусами леса. При улучшении освещения стланец может преобразоваться в настоящее дерево (Чистякова, 1988).

В известной нам литературе мы не нашли сведений о том, что дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) может сформировать стелющуюся форму в сообществах лесной зоны. Стланец дуба обнаружен только на юго-восточной границе его распространения

¹ Исследование Н.В. Коротковой выполнено в рамках молодежной лаборатории ЦЭПЛ РАН «Климаторегулирующие функции и биоразнообразие лесов» (регистрационный номер 12211150023-6).

в жарком климате лесостепной и степной зон на возвышенных элементах рельефа при иссушающих летних и зимних ветрах (Мильков, 1951; Белостоков, 1974; Иванова, Мазуренко, 2013). Однако наши исследования, проведенные в центральной части ареала дуба, выявили, что угнетенный подрост этого вида может существовать в форме стланца под пологом некоторых типов лесов.

В связи с этим в работе поставили цель — показать значение стланца дуба для устойчивого существования его популяций в лесных сообществах. При этом решали две задачи: 1) выявили лесные ценозы, в которых дуб образует стланец; 2) анализировали особенности морфогенеза этой жизненной формы дуба.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Особи дуба изучали в Неруско-Деснянском Полесье. Район относится к зоне северных широколиственных лесов с небольшим участием ели Полесской подпровинции Восточно-европейской провинции Европейской широколиственно-лесной области (Растительность ..., 1980). Детально морфогенез стланца изучали в ценозах одного типа леса — в сосняке-черничнике по классификации Б. В. Гроздова (1950). Эти сообщества господствуют в Неруско-Деснянском Полесье, они занимают более половины территории (Евстигнеев, 2010). Подстилающая порода сосняка-черничника — песок; глубина грунтовых вод — около полутора метров; местообитание по эдифической сетке П. С. Погребняка (1968) — влажная суборь, B_3 . В ярусе трав преобладают *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Convallaria majalis* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Melampyrum pratense* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Solidago virgaurea* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Vitis vitis-idaea* L. В напочвенном покрове доминируют зеленые мхи — *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw., *Polytrichum juniperinum* Hedw. Для выяснения сообществ, в которых дуб образует стланец, проводили дополнительные маршрутные исследования и в других типах леса: березняке бруснично-черничном, березняке липовом, дубняке медунично-липовом, дубняке снытево-лещиновом, осиннике медунично-липовом, сосняке-брусничнике, сосняке бруснично-мшистом, сосняке суходольно-разнотравном. Подробная характеристика перечисленных типов леса дана в работе Б. В. Гроздова (1950).

Площадь, занимаемую стланцем, определяли по формуле эллипса. У каждого стланца выявляли самое протяженное корневище. Затем измеряли его длину, диаметр стебля у основания, возраст, а также годичный прирост побегов в дистальной, средней и проксимальной частях. Возраст стланца определяли морфологическим методом, по числу годичных приростов на корневище. Один прирост от другого

отличали по кольцеобразным рубцам на месте опавших почечных чешуй. Отдельно анализировали боковые дуговидно восходящие надземные веточки, которые развиваются из спящих почек на корневище. Определяли их высоту, возраст, диаметр основания и длину всех годичных приростов.

В пяти сообществах сосняка-черничника выявили долю стланцев в структуре подроста дуба. Для этой цели в ценозах закладывали пробные площади от 0.5 до 1.0 га. Площадь считалась достаточной, если неней было представлено не менее ста особей подроста дуба. Во время определения численности подроста вся куртина стланца выступала в качестве самостоятельной счетной единицы. При характеристике подроста оценивали его биологический возраст (онтогенетическое состояние): j — ювенильный, $i m_1$ и $i m_2$ — имматурный первой и второй подгрупп, v_1 и v_2 — виргинильный первой и второй подгрупп. При установлении биологического возраста опирались на ранее собранные данные по характеристикам онтогенетических состояний дуба (Евстигнеев, Короткова, 2024).

Над 16 стланцами измеряли освещенность на уровне 30—40 см от почвы. Это соответствовало высоте стланцев. Использовали люксметр LX1010BS. Освещенность определяли каждый час с 10 часов утра до 17 часов вечера в течение одного солнечного дня в середине лета, когда развитие листьев было максимальным. Одновременно измеряли полную освещенность на открытом пространстве. Значения освещенности выражали в процентах от полной и усредняли за весь интервал времени. Все данные обработаны статистическими методами. Вычисляли среднее арифметическое (M), ошибку среднего (m_M), среднее квадратическое отклонение (σ), минимальное и максимальное значения признака (min и max), во всех случаях указали объем выборки (N). Для парного сравнения несвязанных выборок применяли непараметрический тест Манна — Уитни (Ермолаев, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Маршрутные исследования показали, что стланец дуба образуется в световых лесах (термин С. Ф. Курнаева, 1980), под полог которых проходит достаточное количество света для существования светолюбивых видов. К таким типам леса в Неруско-Деснянском Полесье относятся: сосняк-черничник, сосняк-брусничник, сосняк бруснично-мшистый, сосняк суходольно-разнотравный, березняк бруснично-черничный. Известно, под полог подобных типов леса проникает свыше 5% освещенности от полной (Алексеев, 1975). Стланцы дуба совершенно отсутствуют в теневых лесах. К таким типам леса принадлежат: дубняк медунично-липовый, дубняк снытево-лещиновый, березняк липовый, осинник медунично-липовый. Исследования экологов показали, что

освещенность над травяным покровом в подобных лесах не бывает выше 3% от полной (Малкина и др., 1970; Алексеев, 1975). Таким образом, вегетативная подвижность дуба, лежащая в основе формирования стланца, может реализоваться только в сообществах с относительно высокой освещенностью и полностью подавлена в теневых лесах.

Детальные исследования, проведенные в ценозах сосняка-черничника, показали, что стелющаяся жизненная форма дуба чаще образуется под лесным пологом при освещенности от 5 до 8% от полной ($M = 6.4\%$; $\sigma = 1.45$; $N = 16$). Такая световая обстановка характерна для приземного яруса сосняков с развитым подростом из *Picea abies* (L.) Karst., *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. В этих сообществах на долю стланцев от имматурного и виргинильного подроста, из которого преимущественно формируются растения со стелющейся жизненной формой, в популяциях дуба приходится от 20 до 40% особей. Ранее было показано, что при таком световом режиме формируется подрост дуба крайне низкой жизненности (Евстигнеев, Короткова, 2024).

В условиях сосняка-черничника у стланца дуба наибольшей интенсивностью роста в длину и толщину обладают горизонтальные побеги. Диаметр их стеблей и длина годичных приростов значимо превышают (тест Манна — Уитни, $p < 0.001$) сходные показатели боковых восходящих надземных побегов, которые возникают из спящих почек (табл.). В результате в общей структуре стланца лежащие побеги оказываются скелетными и наиболее долговечными. На них образуются придаточные корни (рис. 1). Благодаря формированию стеблеродных корней скелетные оси плотнее прижимаются к почве и могут углубиться до 15 см. С появлением придаточных корней плагиотропные побеги стланца превращаются в корневища, для которых уже в течение первого сезона характерна значительная лигнификация.

Т. Г. Дервиз-Соколова (1966) предложила назвать такие одревесневающие корневища ксилиоризомами.

Длина плагиотропного участка стланца может быть различной, иногда достигает пяти метров и больше, а максимальный диаметр в основании ксилиоризома равен 3.7 см. Наибольший возраст изученных стланцев дуба, определенный морфологически по смене побегов на ксилиоризоме, составляет 56 лет, а средний — 35 лет (табл.). Исследователи пишут, что определить возраст ксилиоризома анатомическими методами, как правило, невозможно, так как годичные кольца в древесине не всегда откладывются (Гроссет, 1959; Чистякова, 1978). Выпадение годичных колец И. Г. Серебряков (1962) объяснял блокирующими действием придаточных корней, а В. Г. Колищук (1974) — недостаточным количеством пластических веществ для формирования вторичной древесины по всей длине скелетной оси.

На всем протяжении горизонтально растущего многолетнего одревесневшего и укоренившегося побега, или ксилиоризома, периодически просыпаются спящие почки. Из них формируются боковые дуговидно восходящие надземные веточки (рис. 1). Они отличаются слабым ростом в длину и толщину, а также характеризуются небольшим долголетием. Средняя высота таких восходящих побегов составляет всего 23 см, диаметр их стеблей в основании — только 0.4 см, а возраст — лишь пять лет (табл.). Эти веточки приподнимаются не выше средней глубины снежного покрова, которая в районе исследования составляет 40 см (Природное ..., 1975). Все части стланца, выступающие над снегом, гибнут от промерзания и высыхания во время крепких морозов. Такая неустойчивость к низким температурам обусловлена слабым развитием механических тканей приподнимающихся побегов в условиях сильного затенения. Большая часть дуговидно восходящих веточек, как правило, вновь ложится под тяжестью влажного снега и формирует собственную корневую

Таблица. Биохронологические характеристики стланца у дуба черешчатого

Признаки	Показатели				
	<i>N</i>	$M \pm m_M$	σ	<i>min</i>	<i>max</i>
Характеристики ксилиоризомов и площадь стланца					
Возраст, годы	33	35 ± 1.3	7.7	21	56
Длина, м	33	3.0 ± 0.16	0.90	1.4	5.2
Диаметр основания, см	33	2.2 ± 0.13	0.72	0.7	3.7
Длина годичного прироста, см	99	10 ± 0.5	4.8	3	40
Площадь стланца, m^2	33	12 ± 2.5	14.1	1	71
Характеристики боковых дуговидно восходящих надземных веточек					
Возраст, годы	33	5 ± 0.5	2.8	1	12
Высота, см	33	23 ± 1.5	8.7	7	40
Диаметр основания, см	33	0.4 ± 0.03	0.17	0.2	0.8
Длина годичного прироста, см	63	6 ± 0.5	4.2	1	25

Примечание. *N* — объем выборки, *M* — среднее арифметическое, m_M — ошибка среднего, σ — среднее квадратическое отклонение, *min* и *max* — минимальное и максимальное значения.

систему. При таком плахиотропном росте у стланца образуется многократно ветвящийся ксилоризом.

У стланца дуба четко прослеживаются адаптации к низкой освещенности. В этих условиях развитие укореняющихся парциальных образований (боковых дуговидно восходящих надземных побегов), которые формируются из спящих почек на ксилоризоме, ограничено *j* и *im*, онтогенетическими состояниями. Известно, что дуб этого биологического возраста характеризуется повышенной теневыносливостью по сравнению с более взрослыми особями (Евстигненев, 2022). Кроме того, у стланцев существенно сокращается интенсивность ростовых процессов: средний прирост по высоте восходящих веточек составляет всего 6 см (табл.). Одновременно у этих побегов уменьшаются затраты продуктов фотосинтеза

на образование механических тканей (древесных волокон). Физиологи лесных растений считают, что все это свидетельствует о перенаправлении потока пластических веществ с дыхания роста на поддерживающее дыхание существующих структур, что чрезвычайно важно для жизни угнетенного подроста при ограниченной освещенности (Малкина и др., 1970; Цельникер, 1978). Вместе с этим для надземных структур стланца характерны частые отмирания и перевершинивания в системе побегов, что позволяет растению отторгнуть значительную долю дышащих частей и сократить расходы на поддерживающее дыхание. Кроме того, И. Г. Серебряков (1962) утверждает, что формирование системы придаточных корней существенно замедляет старение растений. Все это способствует более длительному

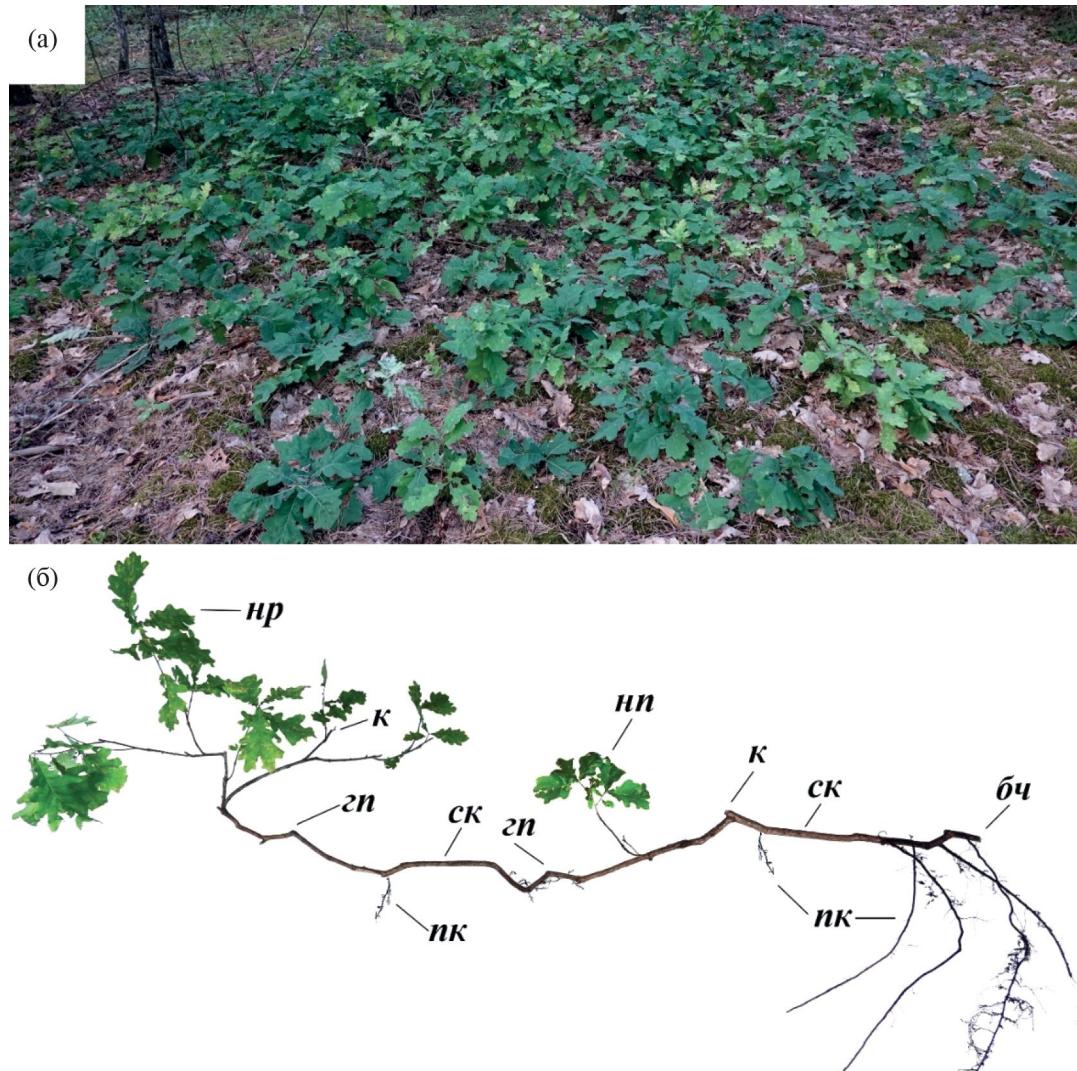


Рис. 1. Стланец дуба черешчатого (A) и его ксилоризомом (Б).

Обозначения: *бч* — отмирание базальной (проксимальной) части ксилоризома; *gp* — границы годичных приростов; *к* — перевершинивание в побеговой системе; *нп* — боковые дуговидно восходящие надземные побеги, которые сформировались из спящих почек; *hp* — нарастание побегов на периферии ксилоризома, в его дистальной части; *nk* — придаточные корни; *ск* — стебель ксилоризома. Площадь стланца — 40 м². Длина ксилоризома — 1.7 м.

поддержанию положительного баланса пластических веществ стланца и значительному продлению его жизни под пологом леса в условиях фитоценотического угнетения.

Стланец у дуба возникает четырьмя способами (рис. 2). Во всех случаях началом для образования распростертой жизненной формы служит подрост низкой и крайне низкой жизненности. Первый способ образования стланца — это полегание и укоренение стволиков j или im_1 подроста. В течение первых лет жизни, до пяти—десяти лет, главная ось этих растений остается ортотропной. В условиях ограниченной освещенности высота особей в этом возрасте небольшая, всего 20—40 см. Диаметр стебля также незначительный — от 0.2 до 0.5 см. Такие

тонкие побеги, как правило, ложатся под тяжестью снега, опавших веток и листьев. Горизонтальные стебли, оказавшись во влажной подстилке или в моховом покрове, укореняются. Если ложится имматурная особь, для которой характерны боковые веточки, то над поверхностью подстилки оказываются верхушки нескольких облиственных побегов. Так у семенных особей дуба образуется многолетняя горизонтальная разветвленная часть стланца. Иногда стланец могут сформировать im_2 и v , особи дуба (рис. 2, I), если они полегли под тяжестью упавшего ствола соседнего дерева и сохранили целостность корневой системы, а восходящие побеги из-за низкой освещенности не развиваются выше травяного покрова.

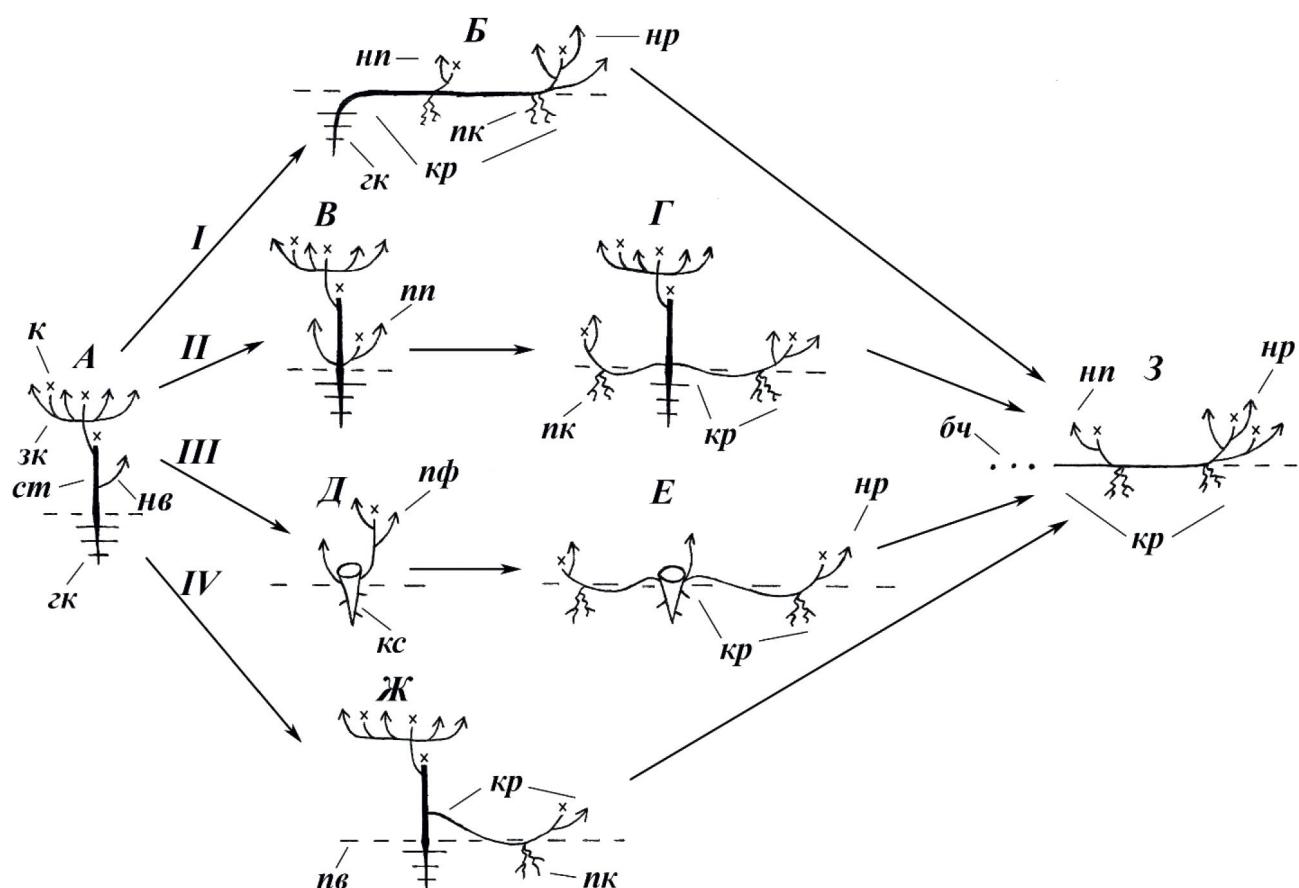


Рис. 2. Способы образования жизненной формы стланца у дуба черешчатого на примере имматурного подроста второй подгруппы (im_2): I — полегание и укоренение стволика подроста; II — из порослевых побегов, которые развиваются из спящих почек в основании стволика подроста; III — из побегов формирования (скелетных осей) квазисенильного подроста (“торчков”); IV — из нижних ветвей подроста.

Обозначения: *A* — подрост низкой жизненности с зонтиковидной кроной; *B* — стланец с живым главным корнем; *C* — подрост низкой жизненности с порослевыми побегами; *D* — подрост низкой жизненности с побегами формирования; *E* — квазисенильный подрост с ксилическими корнями; *F* — квазисенильный подрост с ксилическими корнями; *G* — подрост низкой жизненности с укорененной нижней ветвью (ксилическими корнями); *H* — стланец с отмершей базальной частью; *бч* — отмирание базальной части стланца; *гк* — главный корень; *зк* — зонтиковидная крона; *к* — перевершинивание в побеговой системе; *кр* — ксилическим корнем; *кс* — ксилическим корнем; *нв* — нижняя ветвь; *нп* — боковые дуговидно восходящие надземные побеги, которые сформировались из спящих почек; *нр* — нарастание и укоренение побегов на периферии стланца; *нв* — поверхность почвы; *пк* — придаточные корни; *пп* — порослевой побег; *нф* — побег формирования (скелетная ось); *ст* — стволик подроста.

Морфологи растений считают, что появление придаточных корней на ксилиоризоме со временем приводит к ослаблению функционального значения системы главного корня, который через некоторое время может отмереть (Серебряков, 1962). В последующем отмирание, как правило, распространяется и на базальную часть полегшей главной оси (рис. 1, 2). При этом отсыхание старой части стланца сопровождается непрерывным нарастанием и укоренением молодых побегов на его периферии. Эти побеги, как правило, дуговидно изгибаются в сторону лучшего освещения. Физиологи растений полагают, что в основе этого явления лежит следующий механизм: при плахиотропном положении растущего побега ауксины в большей степени концентрируются на нижней затененной стороне стебля, клетки которого начинают интенсивно делиться и растягиваться, в результате молодой побег изгибается в сторону света (Веретенников, 2006). Однако из-за слабого развития механических тканей часть вновь образованных побегов снова полегает и укореняется. Стланец становится вегетативно подвижным.

Второй способ формирования стланца — из порослевых побегов, которые развиваются из спящих почек в основании ствола преимущественно im_2 и v_1 подроста низкой жизненности (рис. 2, II). У данных особей со временем прекращается активный рост главной оси по высоте. Об этом свидетельствует зонтиковидная форма кроны (Евстигнеев, Короткова, 2024). И. Г. Серебряков (1962) предполагает, что такая остановка верхушечного роста коррелятивно вызывает пробуждение спящих почек в базальной части ствола и формирование порослевых побегов. В первые два-три года эти побеги отличаются усиленным ортотропным ростом: длина их годичных приростов — 20–30 см. Затем длина приростов уменьшается до минимальных значений (2–5 см). Возраст этих побегов небольшой — от пяти до десяти лет. В условиях ограниченной освещенности диаметр основания порослевых стеблей незначительный — около 0,5 см. Из-за слабого развития механических тканей такие тонкие побеги часто ложатся под тяжестью снега и опавших веток. Кроме того, некоторые исследователи считают, что полегание порослевых побегов усиливается вследствие уменьшения тургора их тканей: в начале морозного периода транспирация стеблей все еще продолжается, а поступление воды от корней уже прекратилось (Васильев, 1956). Эти побеги, приняв горизонтальное положение, постепенно покрываются подстилкой и укореняются, превращаясь в ксилиоризомы. В некоторых случаях порослевые побеги, а затем и ксилиоризомы, могут сформироваться в основании и генеративных деревьев. С течением времени из-за низкой освещенности часть прямостоячих материнских растений погибает, от них остаются только плахиотропные побеги с придаточными корнями.

Третий способ образования стланца — из побегов формирования квазисенильных особей (рис. 2, III).

У деревьев квазисенильные особи, отличающиеся крайней низкой жизненностью, известны под названием «торчки» (Смирнова и др., 1984). Они способны длительно существовать в угнетенном состоянии. У квазисенильного подроста из-за недостатка света отмирает почти вся надземная ось, а под землей живыми сохраняются ксилиоподий и корень. Ксилиоподий — вертикальная утолщенная подземная часть растения, которая сформирована из разросшегося основания надземных побегов и базальной части главного корня (Белостоков, 1974; Евстигнеев, Короткова, 2024). В состояние “торчка” может переходить im_1 , im_2 и v_1 подрост дуба низкой жизненности. У таких растений из запаса спящих почек на ксилиоподии периодически возникают новые надземные побеги формирования (скелетные оси), которые через каждые 10–20 лет снова отмирают. В условиях ограниченной освещенности диаметр основания этих осей в первые три-четыре года незначительный — не более 0,5 см. Такие тонкие и гибкие побеги часто полегают, покрываются подстилкой и формируют придаточные корни. Верхушки плахиотропных ветвей постоянно нарастают, дуговидно поднимаясь над почвой. Их приrostы небольшие и слабые, к концу осени с наступлением первых морозов они также прижимаются к земле. Со временем в структуре стланца сохраняются только горизонтальные укорененные побеги — ксилиоризомы. Это связано с отмиранием ксилиоподия, спящие почки которого дали начало рас простертой форме дуба.

Четвертый способ формирования стланца — из нижних боковых горизонтальных ветвей im_2 и v_1 подроста (рис. 2, IV). Основная причина полегания нижних ветвей — навалы снега и опавшие сучья, которые прижимают побеги к земле. Кроме того, некоторые ботаники полагают, что с наступлением морозов нижние ветви изгибаются и полегают из-за неодинаковой усушки древесины на разных сторонах горизонтально расположенных стеблей (Гроссет, 1959). Боковые ветви, оказавшись на земле, сначала покрываются опавшими листьями, а затем зарастают сверху травянистыми растениями. В условиях достаточной влажности на них появляются придаточные корни либо в первый год, либо в последующие несколько лет. По прошествии некоторого времени в составе особи иногда сохраняются только рас простертые ксилиоризомы, поскольку исходное ортотропно растущее деревце, давшее начало стланцу, погибает из-за низкой освещенности.

Выше было показано, что отличительная черта стланца — это преобладание в его побеговой системе ксилиоризомов. У стланца дуба все ксилиоризомы сформированы побегами надземного происхождения. Эти побеги полегают, засыпаются опадом и благодаря втягивающей деятельности придаточных корней постепенно оказываются в почве. Такие ксилиоризомы надземного происхождения называют погружающимися, или эпигеогенными (Чистякова, 1978). В развитии эпигеогенного ксилиоризома различаются две

фазы: надземная и подземная. В течение первой фазы будущий ксилиоризом в основном фотосинтезирует, а во второй — вегетативно разрастается, осваивая новую территорию. В районе исследования средняя площадь, занимаемая разросшимся стланцем, составляет 12 м², а максимальная — 71 м² (табл.).

Направление роста стланца неслучайно. В лесном сообществе он разрастается, как правило, в сторону опушки или окна с большей освещенностью (рис. 1, А). Это явление физиологи растений назвали положительным фототропизмом (Веретенников, 2006). В случае, если стланец «доползает» до места с лучшей освещенностью или над ним сформируется окно в ярусе древостоя, то боковые дуговидно восходящие надземные побеги, появляющиеся из спящих почек на ксилиоризоме, начинают активно расти. Их годичные приrostы по высоте многократно увеличиваются. Степень развития этих побегов зависит от световой обстановки. При освещенности около 10% от полной восходящие побеги стланца развиваются до *im₂* онтогенетического состояния. Высота этих особей — от полутора до трех метров (рис. 3). М. Т. Мазуренко (1978) такую стелющуюся

жизненную форму древесных растений, отдельные побеги которой вышли из травяного покрова и стали прямостоячими, назвала полустланцем. В сосняках-черничниках на долю полустланцев приходится 5% подроста. При освещенности свыше 20% от полной восходящие побеги стланца могут сформировать деревья виргинильного и генеративного обликов. Такие морфологические преобразования свидетельствуют о том, что стланец дуба — это факультативная жизненная форма, которая при улучшении светового режима преобразуется в кронообразующее дерево с развитым стволом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стелющаяся жизненная форма дуба черешчатого — это проявление фитоценотической толерантности вида. Стланцы дуба представляют собой группу особей крайне низкой, или сублетальной, жизненности. Они формируются при ограниченной освещенности в сосняках-черничниках, сосняках-брусничниках, сосняках бруснично-мшистых, сосняках суходольно-разнотравных и березняках бруснично-черничных.

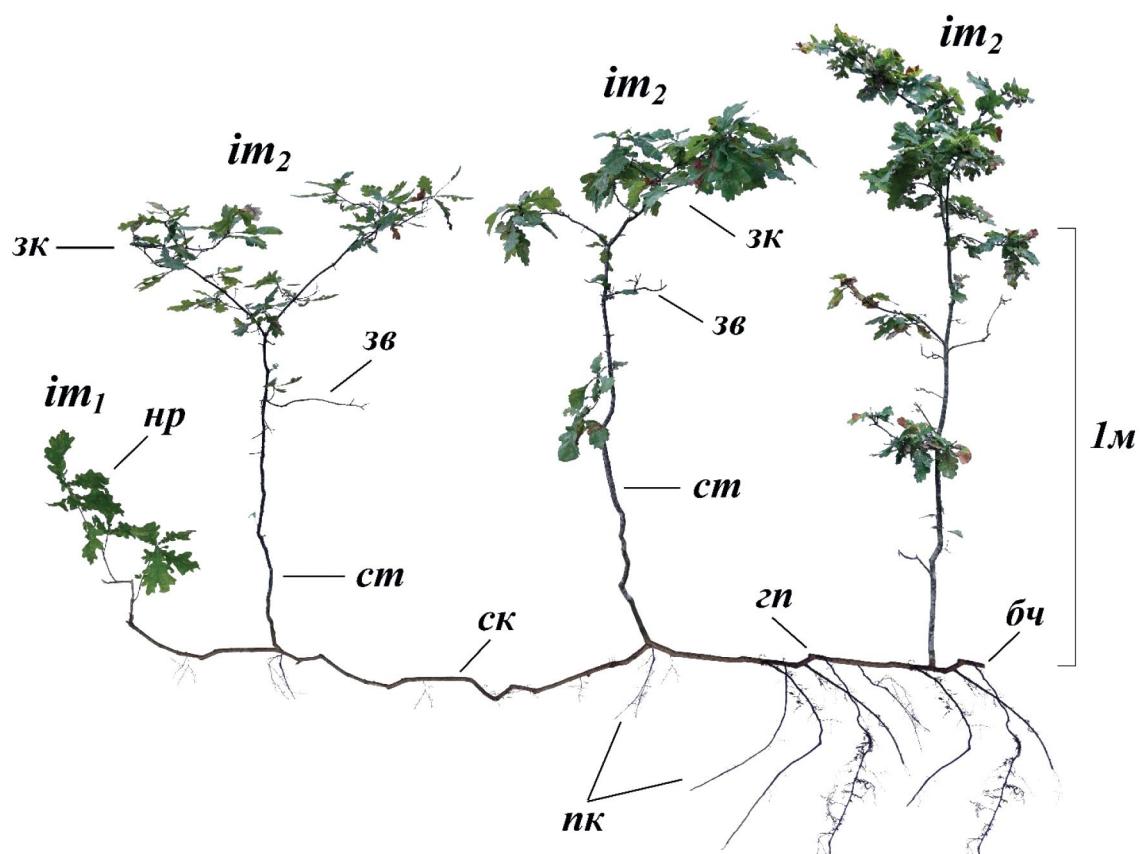


Рис. 3. Полустланец дуба черешчатого.

Обозначения: *бч* — отмирание базальной (проксимальной) части ксилиоризома; *гп* — границы годичных приростов; *зк* — зонтиковидная корона; *нр* — нарастание побегов на периферии ксилиоризома, в его дистальной части; *нк* — придаточные корни; *ск* — стебель ксилиоризома; *ст* — стволик подроста. Биологический возраст парциальных образований: *im₁* — имматурная особь первой подгруппы; *im₂* — имматурная особь второй подгруппы.

Большинство стланцев возникают из особей низкой жизненности, которые прежде чем отмереть, как правило, создают стелющуюся жизненную форму. Она образуется несколькими способами: полеганием и укоренением ортотропного стволика, нижних горизонтальных ветвей и порослевых побегов подроста, а также побегов формирования квазисенильных особей. Благодаря стелющейся жизненной форме дуб способен длительно, более пятидесяти лет, задерживаться на начальных этапах развития и накапливаться под лесным пологом. Так, на долю стланцев в сообществах сосняка-черничника приходится от 20 до 40% подроста. Эти особи выполняют функцию популяционного резерва, который реализуется при улучшении ценотических условий. Другими словами, при увеличении освещенности угнетенный стланец способен преобразоваться сначала в виргинильные, а затем в генеративные деревья. В этом обнаруживается факультативность стланцев дуба.

В основе длительного существования стланца дуба при фитоценотическом стрессе лежит его способность к максимальному снижению энергии жизнедеятельности. Это проявляется в сокращении интенсивности ростовых процессов. Последнее свидетельствует о перенаправлении потока пластических веществ с дыхания роста на поддерживающее дыхание существующих структур. Это важно для продолжительной жизни подроста при ограниченной освещенности. Вместе с этим для стланца характерны частые отмирания в системе побегов, что позволяет растению отторгнуть существенную долю дышащих частей и сократить затраты на поддерживающее дыхание. Таким образом, стланец дуба — это не случайное явление, он представляет собой один из способов выживания подроста в неблагоприятных условиях сообщества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А.* Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 225 с.
- Белостоков Г.П.* Габитус кустовидного подроста древесных растений // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 391—404.
- Белостоков Г.П.* Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 578—588.
- Берман Д.И., Важенин Б.П.* Бессмертен ли кедровый стланник? // Природа. 2014. № 9. С. 34—47. EDN: SNKATJ
- Васильев В.Н.* Растительность Анадырского края. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 218 с.
- Веретенников А.В.* Физиология растений. М.: Академический Проект, 2006. 480 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. EDN: PZQZPD
- Гроздов Б.В.* Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск: Брянский лесохозяйственный ин-т, 1950. 56 с.
- Гроссет Г.Э.* Кедровый стланник. М.: МОИП, 1959. 140 с.
- Дервиз-Соколова Т.Г.* Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. И *Salix phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С. 28—38.
- Евстигнеев О.И.* Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов: дис. ... док. биол. наук: 03.02.08. Нижний Новгород: НГУ, 2010. 513 с. EDN: XYUBNZ
- Евстигнеев О.И.* Отношение деревьев к свету: онтогенетический аспект. М.: Изд-во «Перо», 2022. 36 с. EDN: QISYEN
- Евстигнеев О.И., Короткова Н.В.* Поливариантность онтогенеза дуба черешчатого в сосняках Брянского полесья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. V. 9. № 1. P. 1—29. DOI 10.21685/2500-0578-2024-1-3. EDN: DTJZUZ
- Ермоляев О.Ю.* Математическая статистика для психологов. М.: Флинта, 2004. 336 с.
- Иванова А.В., Мазуренко М.Т.* Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 8. С. 1014—1030. EDN: QYTOIX
- Колищук В.Г.* Экологоморфологические особенности и жизненные формы стелющихся древесных растений // Проблемы ботаники. 1974. Т. 12. С. 222—227.
- Курнаев С.Ф.* Теневые широколистственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука, 1980. 316 с.
- Мазуренко М.Т.* О жизненной форме стелющихся лесных растений // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 593—603.
- Малкина И.С., Цельниker Ю.Л., Якишина А.И.* Фотосинтез и дыхание подроста (методические подходы к изучению баланса органического вещества). М.: Наука, 1970. 184 с.
- Мильков Ф.Н.* Стелющаяся форма дуба на меловых холмах юго-востока Русской равнины // Природа. 1951. № 6. С. 49—50.
- Недосеко О.И.* Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы. Нижний Новгород: НГУ, 2014. 426 с.
- Погребняк П.С.* Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
- Природное районирование и типы сельскохозяйственных земель Брянской области / Под ред. Н.А. Гвоздецкого. Брянск: Приокское кн. изд-во, 1975. 612 с.
- Растительность европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибовой. Л.: Наука, 1980. 431 с. EDN: VLBMBX
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 379 с.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисинильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 2. С. 216—225.

Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.

Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере

широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 95. Вып. 6. С. 93—105.

Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 129—137.

Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B. [et al.]. Ontogeny of a tree // Bot. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 8—20. EDN: PIXUFB

On the Prostrate Growth Form of the Pedunculate Oak

N. V. Korotkova¹, O. I. Evstigneev^{2,*}

¹ Isaev Centre for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya st., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

² State Nature Biosphere Reserve "Bryansk Forest", Nerussa, 242180 Russia

*E-mail: quercus_eo@mail.ru

Studying the plasticity of tree life forms helps to understand the mechanisms ensuring the stability of their populations in forest communities. The object of the study is the prostrate life form (trailing shrub, 'stlanec') of the pedunculate oak (*Quercus robur* L.). The aim of the work is to show the importance of prostrate form for the stable existence of oak populations in forest coenoses. The oak was studied in Nerussa-Desna Woodland. Field studies have revealed that the prostrate form of oak forms under limited illumination in bilberry pine forests, cowberry pine forests, green moss — cowberry pine forests, mixed-herb pine forests and cowberry-bilberry birch forests. Morphological analysis has shown that the prostrate form forms in several ways: lying down and rooting of the orthotropic trunk, of lower horizontal branches and shoots of the undergrowth, as well as of forming shoots of quasi-senile individuals. The prostrate life form is a manifestation of the oak's phytocoenotic tolerance. The prostrate form is a variant of the undergrowth characterised by extremely low vitality. In this depressed state, the oak can exist under the forest canopy for more than fifty years. With improved illumination, the prostrate form first transforms into a semi-prostrate form, and then into an upright crown-forming tree. This demonstrates the optionality of the oak's prostrate lifeform.

Keywords: *Quercus robur*, prostrate growth form, growth form of a tree, phytocoenotic tolerance, plant vitality.

Acknowledgments: The research by N. V. Korotkova was carried out in the youth laboratory of the Centre for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences (CEPF RAS) "Climate-regulating functions and biodiversity of forests" (registration number 122111500023-6).

REFERENCES

- Alekseev V.A., *Svetovoi rezhim lesa (Light regime of forest)*, Leningrad: Nauka, 1975, 228 p.
- Belostokov G.P., Gabitus kustovidnogo podros-ta drevesnykh rastenii (Habitus of the young bush-like arborescent plants), *Bot. zhurn.*, 1980, Vol. 65, No. 3, pp. 391—404.
- Belostokov G.P., Morfologicheskaya struktura kustovidnogo podrosta *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) (Morphological structure of the bush-like seedlings of *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae)), *Bot. zhurn.*, 1974, Vol. 59, No. 4, pp. 578—588.
- Berman D.I., Vazhenin B.P., Bessmerten li kedrovyi st-lanik? (Is Siberian dwarf pine immortal?), *Priroda*, 2014, No. 9, pp. 34—47.
- Chistyakova A.A., O zhiznennoi forme i vegetativnom razrastanii lipy serdtsevidnoi (On the life form and vegetative spreading of the small-leaved lime *Tilia cordata* Mill.), *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1978, Vol. 83, Issue 2, pp. 129—137.
- Chistyakova A.A., Zhiznennye formy i ikh spektry kak po-kazateli sostoyaniya vida v tsenoze (na primere shiroko-listvennykh derev'ev) (The life forms and their spectra as indicators of the species state in cenosis (deciduous trees as example)), *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1988, Vol. 95, No. 6, pp. 93—105.
- Derviz-Sokolova T.G., Anatomo-morfologicheskoe stroenie *Salix polaris* Wahlb. i *Salix phlebophylla* Anderss. (Anatomo-morphological structure of *Salix polaris* Wahlb. and *S. phlebophylla* Anderss.), *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1966, Vol. 71, Issue 2, pp. 28—38.

- Ermolaev O.Y., *Matematicheskaya statistika dlya psichologov* (Mathematical statistics for psychologists), Moscow: Flinta, 2004, 336 p.
- Evstigneev O.I., Korotkova N.V., Polivariantnost' ontogeneza duba chereshchatogo v sosnyakakh Bryanskogo poles'ya (Ontogeny polyvariance of pedunculate oak in pine forests of the Bryansk polesie), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2024, Vol. 9, No. 1, pp. 1–29.
DOI 10.21685/2500-0578-2024-1-3.
- Evstigneev O.I., *Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh bio-geotsenozov. Diss. dok. biol. nauk* (Mechanisms for maintaining biological diversity of forest biogeocenoses. Doctor's biol. sci. thesis), Nizhny Novgorod: NGU, 2010, 513 p.
- Evstigneev O.I., *Otnoshenie derev'ev k svetu: ontogeneticheskii aspekt* (Trees' relationship to light: ontogenetic aspect), Moscow: Izd-vo "Pero", 2022, 36 p.
- Grosset G.E., *Kedrovyi stlanik* (Siberian dwarf pine), Moscow: MOIP, 1959, 140 p.
- Grozov B.V., *Tipy lesa Bryanskoi, Smolenskoi i Kaluzhskoi oblastei* (Forest types of Bryansk, Smolensk and Kaluga regions), Bryansk: Bryan-skii lesokhozyaistvennyi in-t, 1950, 56 p.
- Ivanova A.V., Mazurenko M.T., Varianty realizatsii ontogeneticheskoi traektorii *Quercus robur* (Fagaceae) Samarskoi oblasti (Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (Fagaceae) in Samara region), *Bot. zhurn.*, 2013, Vol. 98, No. 8, pp. 1014–1030.
- Kolishchuk V.G., Ekologo-morfologicheskie osobennosti i zhiznennye formy stelyu-shchikhysa drevesnykh rastenii (Ecological and morphological features and life forms of prostrate woody plants), *Problemy botaniki*, 1974, Vol. 12, pp. 222–227.
- Kurnaev S.F., *Tenevyye shirokolistvennye lesa Russkoi ravniny i Urala* (Shadow broadleaf forests of the Russian Plain and the Urals), Moscow: Nauka, 1980, 316 p.
- Malkina I.S., Tsel'niker Y.L., Yakshina A.I., *Fotosintez i dykhanie podrostka (metodicheskie podkhody k izucheniyu balansa organicheskogo veshchestva)* (Photosynthesis and respiration of undergrowth (methodological approaches to the study of organic matter balance)), Moscow: Nauka, 1970, 184 p.
- Mazurenko M.T., O zhiznennoi forme stelyushchikhysa lesnykh rastenii (On the life forms of the creeping silvicolous plants), *Bot. zhurn.*, 1978, Vol. 63, No. 4, pp. 593–603.
- Mil'kov F.N., Stelyushchayasya forma duba na melovykh kholmakh yugo-vostoka Russkoi ravniny (Creeping oak form on the chalk hills of the south-eastern Russian Plain), *Priroda*, 1951, No. 6, pp. 49–50.
- Nedoseko O.I., *Boreal'nye vidy iv podrodov Salix i Vetrix: ontomorfogenet i zhiznennye formy* (Boreal willow species of the subgenera *Salix* and *Vetrix*: ontomorphogenesis and life forms), Nizhny Novgorod: NGU, 2014, 426 p.
- Pogrebnyak P.S., *Obshchee lesovedstvo* (General silviculture), Moscow: Kolos, 1968, 440 p.
- Prirodnoe raionirovanie i tipy sel'skokhozyaistvennykh zemel' Bryanskoi oblasti*, (Natural zoning and types of agricultural lands of the Bryansk region), Bryansk: Priokskoe kn. izdvo, 1975, 612 p.
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR* (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
- Serebryakov I.G., *Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh* (Ecological morphology of plants: lifeforms of angiosperms and conifers), Moscow: Vysshaya shkola, 1962, 378 p.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomin I.I., Kvazisenil'nost' kak odno iz proyavlenii fitotsenoticheskoi tolerantnosti rastenii (Quasisenility as one of manifestations of phytocoenotic tolerance of the plants), *Zhurn. obshchei biologii*, 1984, Vol. 45, No. 2, pp. 216–225.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaogol'nova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M., Ontogeny of a tree, *Botanicheskii zhurnal*, 1999, Vol. 84, No. 12, pp. 8–19.
- Tsel'niker Y.L., *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rastenii* (Physiological basis of the shade-tolerance of woody plants), Moscow: Nauka, 1978, 212 p.
- Vasil'ev V.N., *Rastitel'nost' Anadyrskogo kraja* (Vegetation of Anadyr region), Moscow-Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1956, 218 p.
- Veretennikov A.V., *Fiziologiya rastenii* (Plant physiology), Moscow: Akademicheskii Proekt, 2006, 480 p.
- Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European Forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.