
АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.412; 581.44; 581.52

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРОНЫ У *QUERCUS ROBUR* L. (*FAGACEAE*) В СООБЩЕСТВАХ ПРИИЛЬМЕНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

© М. Н. Стаменов
M. N. Stamenov

Structural and functional organization of the crown in *Quercus robur* L. (*Fagaceae*)
in the communities of the Ilmen lowland

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10. Тел.: +7 (8482) 48-99-77, e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Аннотация. Исследована организация кроны у прегенеративных, генеративных и постгенеративных особей *Quercus robur* L., произрастающих в мелколиственных и мелколиственно-широколиственных лесах, дубравах, зарослях кустарников и на лугах Приильменской низменности (в пределах Новгородского района Новгородской области). Проанализированы направление роста, характер нарастания и ветвления, а также взаиморасположение ствола, ветвей от ствола и ветвей II порядка. Установлено, что в имматурном состоянии особи *Q. robur* представлены тремя типами кроны, различающимися по направлению роста ствола и выраженности ложнодихотомического комплекса осей, замещающих ствол. В виргинильном состоянии выделено четыре типа кроны в соответствии с теми же критериями, что и у имматурных особей, а также с учётом преобладающего направления роста ветвей от ствола. В хорошо освещённых местообитаниях виргинильные особи формируют крону первого типа (с ортотропным стволом и восходящими ветвями), а в элементах мозаики древостоя – всех четырёх типов. В генеративном и постгенеративном периодах особи в целом представлены теми же типами кроны, что и в виргинильном состоянии. При этом по мере взросления и старения деревьев у них отмирают ветви в направлении верхушки ствола, а ствол и ветви от ствола могут переходить к иному направлению роста, что вызывает «переключение» на другой способ формирования кроны. В генеративном периоде онтогенеза в кроне усиливаются процессы дезинтеграции, что выражается в формировании сложных ложнодихотомических структур в составе ветвей и развитии особо крупных плагиотропных и направленных косо вверх ветвей. Указанные явления особенно выражены в разреженных древостоях и у отдельно стоящих деревьев.

Ключевые слова: биоморфология, крона, ствол, ветви, онтоморфогенез, Новгородская область.

Abstract. The crown organization was studied in pregenerative, generative and postgenerative individuals of *Quercus robur* L. growing in small-leaved and small-leaved-broad-leaved forests, oak groves, shrub thickets and meadows of the Ilmen Lowland (within the Novgorod District of the Novgorod Region). The growth direction, nature of growth and branching, as well as the relative position of the trunk, branches from the trunk and second-order branches were analyzed. It was found that in the immature stage, *Q. robur* individuals are represented by three crown types, differing in the direction of trunk growth and the expression of the pseudodichotomous complex of axes replacing the trunk. In the virginile stage, four crown types were distinguished in accordance with the same criteria as in immature individuals, and also taking into account the predominant direction of branch growth from the trunk. In well-lit habitats, virginile individuals form a crown of the first type (with an orthotropic trunk and ascending branches), and in the elements of the mosaic of the forest stand - all four types. In the generative and post-generative periods, individuals are generally represented by the same types of crown as in the virginile state. At the same time, as the trees mature and age, their branches die off in the direction of the top of the trunk, and the trunk and branches from the trunk can move to a different direction of growth, which causes a "switch" to another way of crown formation. In the generative period of ontogenesis, disintegration processes in the crown intensify, which is expressed in the formation of complex false-dichotomous structures in the branches and the development of especially large plagiotropic and obliquely upward branches. These phenomena are especially pronounced in sparse stands and in isolated trees.

Keywords: biomorphology, crown, trunk, branches; ontomorphogenesis, Novgorod Region.

DOI: 10.22281/2686-9713-2025-3-4-20

Введение

Габитус растения определяет узнаваемость вида. Воспринимаемый наблюдателем внешний облик особи формируется на протяжении онтогенеза под действием определенных факторов внешней среды. Изучением разнообразия и особенностей организации габитусов, связей между макроморфологическими особенностями и наследственно обусловленной программой развития особей, влияния окружающей среды на количественные и качественные параметры органов занимается экологическая морфология растений, или биоморфология (Savinykh, Cheryomushkina, 2015). Биоморфологические исследования ряда видов, имеющих протяжённый ареал и широкую экологическую амплитуду, еще далеки от завершения. В частности, это относится к дубу черешчатому (*Quercus robur* L.). Данный вид имеет высокую хозяйственную ценность, значительную продолжительность жизни и отличается большим формовым разнообразием (Selektsiya, 1982). Первое описание онтоморфогенеза и основных особенностей строения кроны *Q. robur* было дано И. Г. Серебряковым (Serebryakov, 1962). Впоследствии в ряде работ на примере краевой, юго-восточной части ареала были показаны морфологические девиации вида, образующиеся в неблагоприятных условиях (Belostokov, 1974; Ivanova, Mazurenko, 2013). В то же время северная часть ареала *Q. robur* расположена в подтайге и южной тайге. В последнее время увидела свет серия публикаций по архитектурным особенностям кроны у молодых и взрослых деревьев *Q. robur* в пойменных и водораздельных сообществах южнотаёжной подзоны (Stamenov, 2024 a, b). В то же время биоморфологические особенности *Q. robur* в северо-западной части ареала пока что остаются неизученными. Между тем, в районе оз. Ильмень в Новгородской области сосредоточены крупные массивы дубрав (Prirodnouye..., 1978). Поэтому целью работы мы поставили анализ способов организации кроны и её трансформацию в онтогенезе у особей *Q. robur* в сообществах Приильменской низменности.

Материалы и методы

Исследования проведены в 2022 г. в Новгородской области: в 10–30 км восточнее и юго-восточнее областного центра на территории памятников природы «Савинские дубравы» (далее в тексте – СД), «Мшагские дубравы» (МД), «Пролетарские дубравы» (ПД) и в пойме р. Большая Ниша (БН) (рис. 1).

Район исследований расположен в Приильменской низменности на высоте 25–38 м над ур. м. в пределах озёрно-ледниковой равнины. Климат умеренно-континентальный, средняя годовая температура – 3,9°C, средние температуры января и июля – –8,6°C и 17,3 °C; среднегодовое количество осадков – 680–700 мм. Почвы аллювиальные (в пойме р. Большая Ниша) и дерново-подзолистые (в остальных локалитетах) на песчано-глинистых отложениях. Регион относится к Приильменскому геоботаническому району подтаёжной зоны (Prirodnouye..., 1978).

Обследованы следующие местообитания с участием *Q. robur*. Для локалитетов 1 и 2 также приведены элементы горизонтальной мозаики. В скобках указаны обозначения местообитаний, используемые в дальнейшем в тексте. Прописные буквы после дефиса соответствуют аббревиатурам локалитетов (см. выше).

1. Берёзово-осиновый ландышево-разнотравный лес.
 - а) Сомкнутый древостой (0,8–0,9). Сомкнутость подлеска – 0,1–0,4 (1а-СД).
 - б) Окна площадью 30–80 м² (1б-СД).
 - в) Опушки (1в-СД).
2. Берёзово-осиново-дубовый ландышево-разнотравный лес.
 - а) Сомкнутый древостой (0,8–0,9). Сомкнутость подлеска – 0,6–0,8 (2а-МД).
 - б) Окна площадью 80–150 м² (2б-МД).
 - в) Опушки (2в-МД).
3. Дубовый майниково-разнотравный лес. Сомкнутость древостоя – 0,6 (3-ПД).
4. Ивово-осиново-черноольховые заросли высотой 2–3 м, местами с группировками из *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt и *Vaccinium uliginosum* L. В зарослях отмечен

низкий дубовый подрост, а также растущие поодиночке и группами по 2–4 особи взрослые деревья *Q. robur*. Присутствуют следы низовых пожаров (4-ПД; 4-БН).

5. Разнотравные луга с подростом деревьев (5-СД; 5-МД).



Рис. 1. Район исследований: СД, МД, ПД – памятники природы Савинские, Мшагские и Пролетарские дубравы соответственно; БН – пойма р. Большая Ниша.

Fig. 1. Research area: СД, МД, ПД – Savinskies, Mshagskies and Proletarskies dubravys natural monuments respectively; БН – the Bol'shaya Nisha River floodplain.

Особь учитывали маршрутным методом в 50-метровой полосе с двух сторон от исследователя. Протяжённость маршрутов составила 1–2 км. Всего строение кроны изучено у 506 особей (табл.).

Исследованы особи нормальной, пониженной и низкой жизненности, относящиеся к имматурному (*im*) и виргинильному (*v*), молодому (g_1), средневозрастному (g_2) и старому (g_3) генеративным, а также субсенильному и сенильному состояниям (*s*) (они рассмотрены совместно). Онтогенетические состояния и жизненность установлены по критериям, принятым в популяционно-онтогенетических исследованиях деревьев (Diagnozy..., 1989).

Габитус особей описан при помощи сравнительно-морфологического метода. В кроне дерева выделены три порядка основных скелетных осей: ствол (ось I видимого порядка), ветвь от ствола (ось II видимого порядка), ветвь, отходящая от ветви от ствола (ось III видимого порядка). Далее в тексте они обозначены как ствол, ветвь от ствола и ветвь II порядка. Оси в составе вильчатых структур, образующихся при разделении осей, отнесены к тому же видимому порядку, что и родительские оси. У особей каждого онтогенетического состояния проанализированы направление роста, нарастание, особенности ветвления и про-

странственные отношения между перечисленными типами осей. У 1–5 особей в местообитании измерена высота дерева, а у имматурных, виргинильных и недавно перешедших в молодое генеративное состояние особей дополнительно определён календарный возраст и измерены несколько приростов ствола и 2–3 наиболее крупных ветвей от ствола.

Распределение особей *Quercus robur* по онтогенетическим состояниям

Таблица

Distribution of the specimens of *Quercus robur* by ontogenetic stages

Table

Местообитания	Онтогенетические состояния					
	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>s</i>
1а-СД	4	39	24	9	1	
1б-СД		1	1	9	2	
1в-СД			1	4	1	
2а-МД	4	1	1	52	1	
2б-МД	2	5	2	77	2	
2в-МД	1	1		65	5	
3-ПД				11		
4-ПД				85	18	
4-БН	12	1	4	11	40	4
5-СД		1				
5-МД		2	2			

Примечание. Обозначения местообитаний и онтогенетических состояний см. в тексте.

Результаты и обсуждение

В **имматурном состоянии** выявлено три типа строения кроны.

1. С ортотропным стволом. Тип представлен двумя основными вариантами.

а) Высота и возраст особей – 1–1,5 м и 8–10 лет. Ствол нарастает неустойчиво-моноподиально. В верхней части большинства годичных побегов ствола образуются 1–2 крупные и 1–4 более мелкие плагиотропные и восходящие ветви от ствола. Восходящие ветви мощнее и длиннее плагиотропных (до 40–70% от общей высоты особи). Ветви II порядка практически не образуются. Длина побегов ствола составляет 15–40 см, побегов в составе ветвей от ствола – не более 20 см. Вариант описан у 75% имматурных особей в местообитании 4-БН (рис. 1-а).

б) Высота и возраст особей – 1,3–2,5 м и 18–22 года. Ствол имеет смешанное нарастание и включает как симподиальные, так и моноподиальные цепочки годичных побегов. Часть годичных побегов ствола не ветвится, а ветвящиеся побеги дают начало не более чем 1–2 крупным ветвям. Приросты ствола и ветвей от ствола на 10–20 см короче, чем у предыдущего варианта. Вариант отмечен у 43% имматурных особей в местообитаниях 2а–б-МД и у 75 % особей в местообитаниях 1а–б-СД (рис. 1-б).

2. С плагиотропно-дугообразным стволом (рис. 1-в). Высота и возраст особей – 0,5–0,8 м и 10–12 лет. Уже первые годичные побеги ствола растут под углом 40–60°, а последующие побеги могут быть ориентированы плагиотропно. Ствол состоит из приростов длиной 10–20 см. Крупные ветви отходят только от «верхней» стороны годичных побегов ствола и растут практически ортотропно. Длина их побегов составляет 5–18 см. На годичном побеге ствола образуется обычно одна крупная ветвь и три–четыре мелких. На ортотропных ветвях от ствола развиваются единичные ветви II порядка, состоящие из побегов короче 15 см. Горизонтальная протяжённость кроны составляет 0,8–1,3 м. К этому типу относится 25 % имматурных особей в местообитании 4-БН.

3. С ложнодихотомическим комплексом осей, замещающим ствол. Высота и возраст особей – 1,3–2,0 м и 18–22 года. В первой половине или в середине кроны на стволе образуется

неравнови́льчатая структура, состоящая из оси, растущей плагиотропно или косо вверх и выполняющей функцию ветви, и ортотропной оси, принимающей на себя роль ствола. Вторая ось в дальнейшем еще несколько раз разделяется с образованием вертикально растущих дочерних осей. Крупные ветви у данного типа практически не образуются. Длина годичных побегов обычно не превышает 20–25 см. Этому типу соответствуют 57 % иматурных особей в местообитаниях 2а–б-МД и 25 % особей в местообитаниях 1а–б-СД (рис. 1-г).

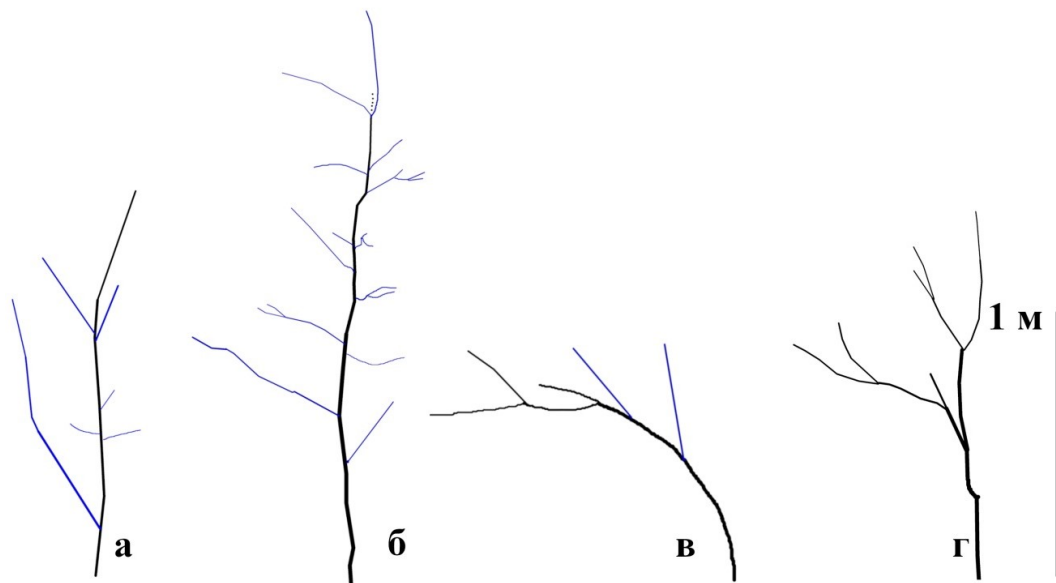


Рис. 2. Типы строения кроны у иматурных особей *Quercus robur*. а – тип 1, вариант а; б – тип 1, вариант б; в – тип 2, г – тип 3. Чёрным цветом показаны ствол и замещающие его оси, синим цветом – ветви от ствола.

Fig. 2. Types of crown structure in the immature specimens of *Quercus robur*. а – type 1, variant «а»; б – type 1, variant «б»; в – type 2; г – type 3. Black color shows the trunk and the axes that replace it. Blue color shows the branches from the trunk.

В **виргинильное состояние** переходят только те особи, которые в иматурном состоянии имели первый тип строения кроны. В соответствии с направлением роста ствола и ветвей, а также участием ложнодихотомических структур в замещении ствола, у виргинильных особей выделено четыре типа строения кроны.

1. С ортотропным стволом и преимущественно восходящими ветвями. Тип представлен двумя основными вариантами.

а) Высота и возраст особей – 2,5–4 м и 12–15 лет. Ствол нарастает неустойчиво-моноподиально. 1–2 раза он может разделяться на оси замещения. В верхней части ствола нерегулярно образуются Ивановы побеги длиной свыше 30 см, в результате чего общая длина годичного прироста может достигать 50–60 см. Крона дифференцирована на две высотные зоны, составляющие 10–25% и 75–90% от высоты всего дерева соответственно. В первой зоне образуются 2–4 ветви длиной до 0,5 м, которые растут как плагиотропно, так и по диагонали вверх, и регулярно перевершиниваются. Они образованы слабоветвящимися годичными побегами длиной 10–15 см. Вторая зона кроны включает не менее 4–5 неустойчиво-моноподиально нарастающих ветвей, имеющих восходящее направление роста. В базальной части ветвь от ствола может расти плагиотропно, но затем выпрямляется. Угол между стволом и ветвями уменьшается в сторону вершины ствола от 50° до 20°. Наиболее развитые ветви от ствола отходят от него под углом менее 30° и достигают длины

до 60–70 % от высоты всей особи. Большинство крупных ветвей второй зоны собрано в ярусы по 2–3 ветви, приуроченные к верхней четверти годичного побега ствола. Длина годичных побегов в составе ветвей от ствола составляет 15–30 см. Ивановы побеги практически не образуются. Ниже на годичном побеге обычно сформировано до 3–5 плагиотропных либо восходящих боковых побегов, дающих начало короткоживущим тонким ветвям от ствола. На годичных побегах крупных восходящих ветвей образуется по 3–8 боковых побегов, из которых впоследствии развиваются слабые ветви II порядка. Тем не менее, в кроне формируются обычно и 1–2 крупные ветви II порядка (длиной 30–40 % от крупных ветвей от ствола). Они также нарастают неустойчиво-моноподиально и состоят из годичных побегов длиной 15–25 см. Описанный вариант отмечен у всех особей, произрастающих в местообитаниях 5-СД и 5-МД (рис. 3-а).

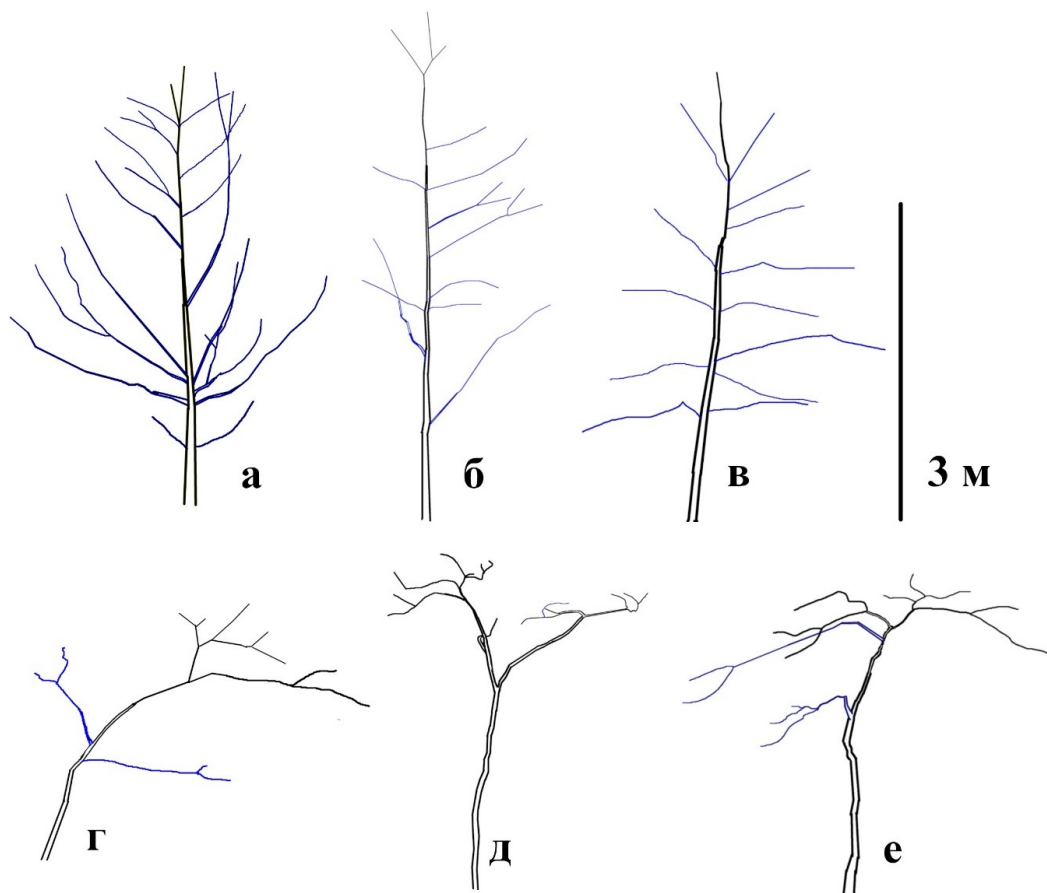


Рис. 3. Типы строения кроны у виргинильных особей *Quercus robur*. а – тип 1, вариант а; б – тип 1, вариант б; в – тип 2; г – тип 3; д, е – тип 4. Обозначения цветов см. в подписи к рис. 2.

Fig. 3. Types of crown structure in the virginile specimens of *Quercus robur*. а – type 1, variant «а»; б – type 1, variant «б»; в – type 2; г – type 3; д, е – type 4. The colors are the same with the fig. 2.

б) Высота и возраст особей – 3–4 м и 20–32 года. Ствол регулярно перевершинивается и включает годичные побеги длиной 7–10 см. Ивановы побеги не образуются ни на каких осях. Первая зона кроны слабо выражена. Во второй зоне ствол ветвится нерегулярно. Число крупных ветвей в ярусе, самих ярусов и короткоживущих ветвей значительно сокращается. Ветви от ствола часто перевершиниваются и образуют по 2–4 вильчатые структуры.

Длина годовых побегов в составе крупных ветвей от ствола не превышает 25 см. На ветвях от ствола образуются только слабо развитые ветви II порядка. Данный вариант описан у 19 % особей в местообитании 1а-СД и у всех особей в местообитаниях 1б-СД, 2а-МД, 2в-МД и 4-БН (рис. 3-б).

2. С ортотропным стволом и значительной ролью плагиотропных ветвей. Высота и возраст особей – 2–5 м и 20–30 лет. Ствол часто перевершинивается, что придает отдельным его фрагментам зигзагообразный контур. От ствола отходят 3–5 крупных ветви, которые либо на всем протяжении растут плагиотропно, либо переключаются на рост по горизонтали или вниз к поверхности почвы после непродолжительной фазы роста по диагонали вверх. Помимо плагиотропных ветвей, 1–2 ветви от ствола обычно выпрямляются в дистальной части либо растут косо вверх от своего основания. Большинство ветвей от ствола неоднократно перевершинивается, при этом часть ветвей образует неравновильчатые структуры. Нижняя дочерняя ось в такой структуре обычно берет на себя функцию продолжения ветви. Крупные ветви II порядка в кроне отсутствуют, а короткоживущие ветви II порядка образуются спорадически. Тип отмечен в следующих местообитаниях: у 30 % особей в 1а-СД, у единственной виргинильной особи в 1б-СД и у 80 % особей в 2б-МД (рис. 3-в).

3. С анизотропным стволом. Высота и возраст особей – 2,5–3,5 м и 25–35 лет. Ствол у 70 % особей данного типа включает ортотропную, направленную косо вверх и плагиотропную (или плагиотропно-понижающую) части. У 30 % особей ствол не переключается на плагиотропное направление роста. Ортотропный отрезок охватывает 30–50 %, а косонаправленный и плагиотропный отрезки – по 20–50 % от общей протяженности ствола. Ортотропная часть ствола нарастает неустойчиво-моноподиально; на ней изредка образуются 1–2 плагиотропные ветви. Растущая по диагонали часть ствола отклоняется от вертикального направления на 20–45°. На косонаправленном отрезке у большинства особей образуются 1–2 (до четырех) крупные ветви. При этом на «внутренней» стороне данной части ствола ветви имеют плагиотропную ориентацию, а на «внешней» – восходящую или ортотропную. Третий отрезок ствола может расти как по горизонтали, так и отклоняться вниз к земле. На косонаправленном и плагиотропном отрезках формируются по 2–4 неравновильчатые структуры в форме прямой или наклоненной буквы L. В плагиотропной части ствола крупные ветви не образуются. В остальных зонах кроны ветви от ствола обычно неоднократно перевершиниваются и образуют несколько неравновильчатых структур, зачастую составляющих целые последовательности ложнодихотомического строения. Как и для предыдущего типа, крупные ветви II порядка нехарактерны. Суммарная длина косого и плагиотропного отрезков кроны составляет до 2 м. Тип описан у 35 % особей в местообитании 1а-СД (рис. 3-г).

4. С ложнодихотомическим комплексом осей, замещающим ствол. Высота и возраст особей – 2–5 м и 25–35 лет. До средней части кроны ствол растёт вертикально вверх и включает как моноподиально, так и симподиально нарастающие участки, зачастую с зигзагообразными сдвигами. В высотном фрагменте от середины до верхней трети кроны ствол замещается сложно устроенной системой осей. Она образована серией вильчатых структур различной формы (в виде букв V, Y, L, Г и их сочетаний). Как правило, между первыми делениями дочерние оси нарастают симподиально. После 5–6-го раздвоения оси могут переходить к плагиотропному росту или отклоняться вниз к субстрату. В этом случае они нарастают неустойчиво-моноподиально. По ширине ложнодихотомическая система обычно превышает пространство, захватываемое ветвями от ствола. В свою очередь, ствол у особей четвертого типа ветвится нерегулярно. При этом образуются преимущественно плагиотропные ветви, которые нарастают главным образом симподиально и редко ветвятся. Тип описан у 16 % особей в местообитании 1а-СД (рис. 3-д,е).

У особей типов 2–4 в кроне не образуются Ивановы побеги. Длина годовых побегов в составе моноподиев составляет 15–30 см для ствола и 10–20 см для ветвей от ствола. Годовые побеги, составляющие симподии, обычно короче 12–15 см.

В **генеративный период онтогенеза** переходят почти исключительно те особи *Q. robur*, у которых в виргинильном состоянии крона сформирована по первому или второму типам. Генеративные особи развиваются по двум основным путям: с сохранением либо со сменой заложённого в виргинильном состоянии типа кроны. В обоих случаях активизируются процессы акропетального отмирания ветвей от ствола и ветвей II порядка. У большинства особей, кроме того, структурно преобразуются отдельные фрагменты ствола, ветвей или ветви целиком.

Высота и возраст молодых генеративных особей в местообитаниях 5-СД и 5-МД – 3–4,5 м и 18–20 лет; в остальных местообитаниях – 5–8 м и свыше 35 лет. Высота средневозрастных генеративных особей – 15–18 м в местообитаниях 1а-в-СД, 18–22 м в местообитаниях 3-ПД, 4-ПД и 4-БН и 25–27 м в местообитаниях 2а-в-МД. Высота старых генеративных особей в местообитаниях 3-ПД, 4-ПД и 4-БН – 18–22 м, в местообитаниях 1а-в-СД – 18–20 м, в местообитаниях 2а-в-МД – 25–27 м.

Типы структурной организации кроны у генеративных особей *Q. robur* в общих чертах, на уровне ствола и наиболее крупных ветвей от ствола, совпадают с теми типами, которые выявлены у виргинильных особей. Так, если особь *Q. robur* в генеративном периоде имеет габитус первого типа, это означает, что её крона образована ортотропным стволом и преимущественно восходящими ветвями (рис. 4-а, д, л). У особей с габитусом второго типа, соответственно, основными элементами кроны выступают ортотропный ствол и плагиотропные ветви (рис. 4-б). Помимо такого пути онтоморфогенеза, при котором особь в целом сохраняет структурные особенности, заложенные в виргинильном состоянии, подвергаясь лишь количественным и ряду качественных перестроек, возможен и второй путь. Он заключается в том, что после некоторой фазы развития по одному типу крона начинает соответствовать другому типу. Фактически крона дифференцируется на две высотные зоны, каждая из которых относится к определённому типу. Так, после фазы образования плагиотропных ветвей на стволе могут начать закладываться восходящие ветви, что соответствует переходу от второго к первому типу (рис. 4- в, г, ж, з, м). В свою очередь, отклонение ствола от роста по вертикали с образованием на «внешней» стороне перегиба восходящих и ортотропных ветвей после длительного формирования плагиотропных ветвей указывает на переход от второго к третьему типу (рис. 4-и). Наконец, «расщепление» ствола на несколько дочерних осей, составляющих сложную ложнодихотомическую конструкцию, свидетельствует о переходе от первого или второго к четвёртому типу (рис. 4-е, к). Тип кроны у молодых генеративных особей меняется обычно во второй трети ствола, а у средневозрастных генеративных особей – в верхней трети или четверти ствола.

Основными путями онтоморфогенеза особей *Q. robur* после перехода в генеративный период выступают сохранение первого типа и замена второго типа на первый. Исключение составляет местообитание 1а-СД, в котором примерно поровну представлены как большинство вариантов переходов между типами, так и варианты сохранения исходного типа (рис. 5).

Рассмотрим количественные и качественные особенности развития кроны в генеративном периоде онтогенеза. К **средневозрастному и старому генеративным состояниям** у особей в местообитаниях 1а-СД и 2а-МД отмирает до 50–60 % ветвей от ствола и до 60–70 % ветвей II порядка в направлении от основания к верхушке материнской ветви. У особей в местообитаниях 1б-в-СД, 2б-в-МД и 3-ПД ствол и ветви от ствола «очищаются» снизу-вверх на 30–60 %. Наконец, у особей в местообитаниях 4-ПД и 4-БН отмирает несколько нижних ветвей от ствола, а живая часть кроны составляет 65–80 % от общей высоты особи. В **молодом генеративном состоянии** средние и крупные ветви II порядка сохраняют жизнеспособность у отдельно стоящих деревьев в местообитаниях 4-ПД и 4-БН, а также у особей в местообитаниях 1а-б-СД. В **средневозрастном генеративном состоянии** во всех местообитаниях остаются живыми главным образом наиболее крупные ветви II порядка. У отдельных средневозрастных генеративных особей в местообитании 4-ПД отмирает до $\frac{3}{4}$ ветвей от ствола, соответственно, живая крона сохраняется только в верхней четверти. Вероятно, это вызвано последствиями пожаров.

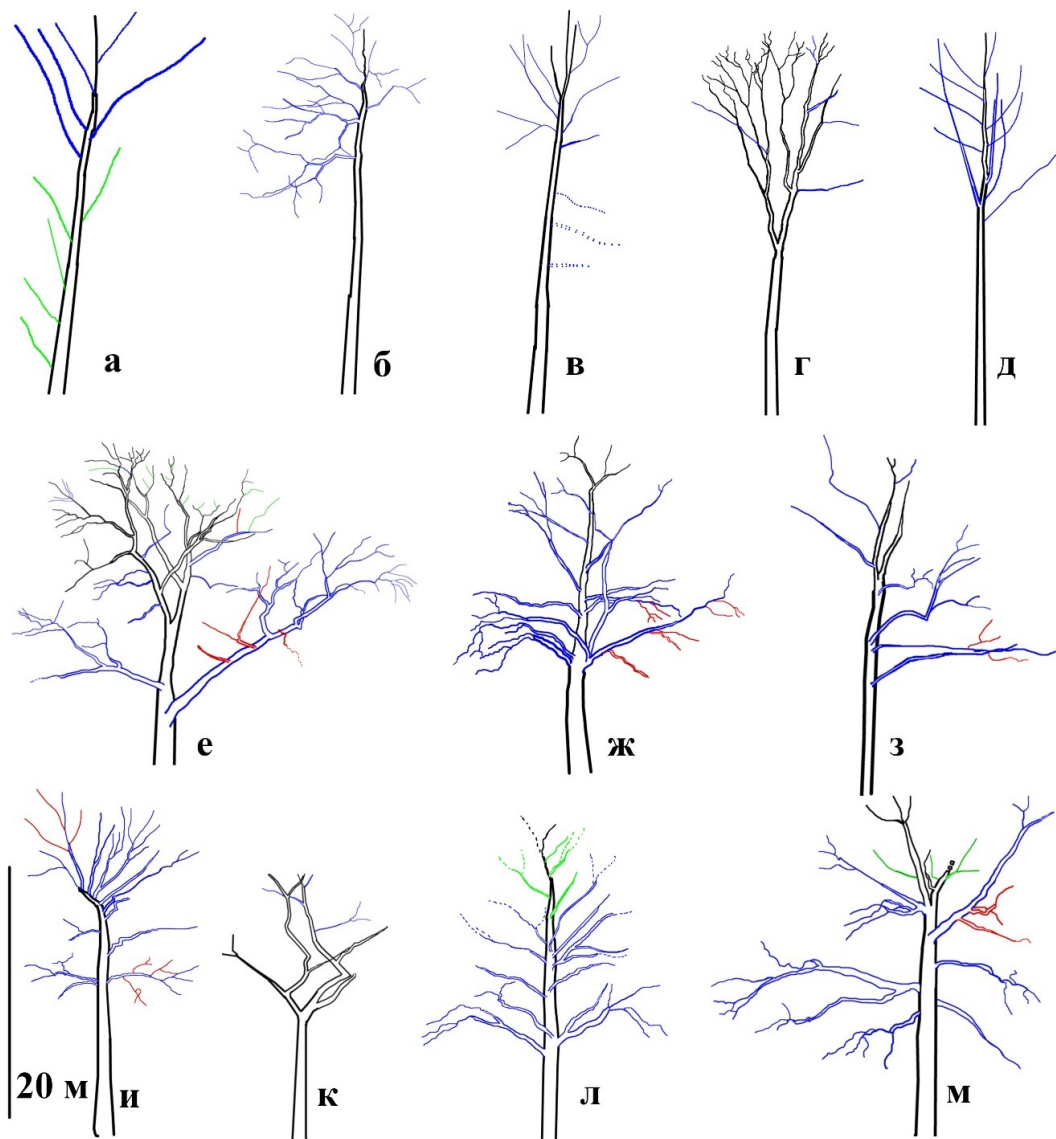


Рис. 4. Типы строения кроны и её структурные преобразования у средневозрастных (а–к) и старых (л, м) генеративных особей *Quercus robur*.

В верхнем ряду показаны особи в сомкнутом древостое (местообитания 2а–б–МД), во среднем и нижнем рядах – особи в разреженном древостое и в зарослях кустарников (местообитания 3–ПД, 4–ПД и 4–БН соответственно). Типы строения кроны: а, д, л – тип 1; б – тип 2; в, г, ж, з, м – переход от второго типа к первому; и – переход от второго типа к третьему; е, к – переход от первого или второго типа к четвёртому. Структурные преобразования: регулярные перевершинивания скелетных осей – б, г, е–м; неоднократное раздвоение ствола – г; распространение ложнодихотомических структур – б, е–и, л, м; усиление роли плагитропных ветвей – ж, з; усиление роли ортотропных ветвей – д; формирование особо крупных диагональных (восходящих) ветвей – е; развитие вторичной кроны – а, е, л, м. У одной особи чаще всего наблюдается несколько преобразований. Чёрный и синий цвета показывают оси тех же порядков, что и на рис. 2 и 3. Красным цветом отображены ветви II порядка, зелёным цветом – ветви вторичной кроны. Пунктиром обозначены отмирающие части осей.

Fig. 4. Types of crown structure and its structural transformations in the middle-aged (a–k) and old (l, m) generative specimens of *Quercus robur*.

The top row shows individuals in a closed stand (habitats 2a–b–MD), the middle and bottom rows – individuals in a sparse stand and in shrub thickets (habitats 3–PD, 4–PD and 4–BN, respectively). Crown structure types: a, d, l – type 1; b – type

2; в, г, ж, з, м – transition from the second type to the first; и – transition from the second type to the third; е, к – transition from the first or second type to the fourth. Structural transformations: regular re-topping of skeletal axes - б, г, е–м; repeated bifurcation of the trunk - г; spread of false dichotomous structures - б, е–и, л, м; increased role of plagiotropic branches - ж, з; increased role of orthotropic branches - д; formation of particularly large diagonal (ascending) branches – е; development of the secondary crown – а, е, л, м. Several transformations are most often observed in one individual. Black and blue colors show the axes of the same orders as in Fig. 2 and 3. The branches of the second order are shown in red, the branches of the secondary crown are shown in green. The dotted line indicates the dying parts of the axes.

В старом генеративном состоянии начинаются процессы базипетального отмирания побеговых систем – от дистальных к проксимальным частям ствола и ветвей. Усыхающая зона составляет 20–30 % и 50–80 % от общей протяжённости крупных ветвей от ствола и наиболее крупных ветвей II порядка соответственно.

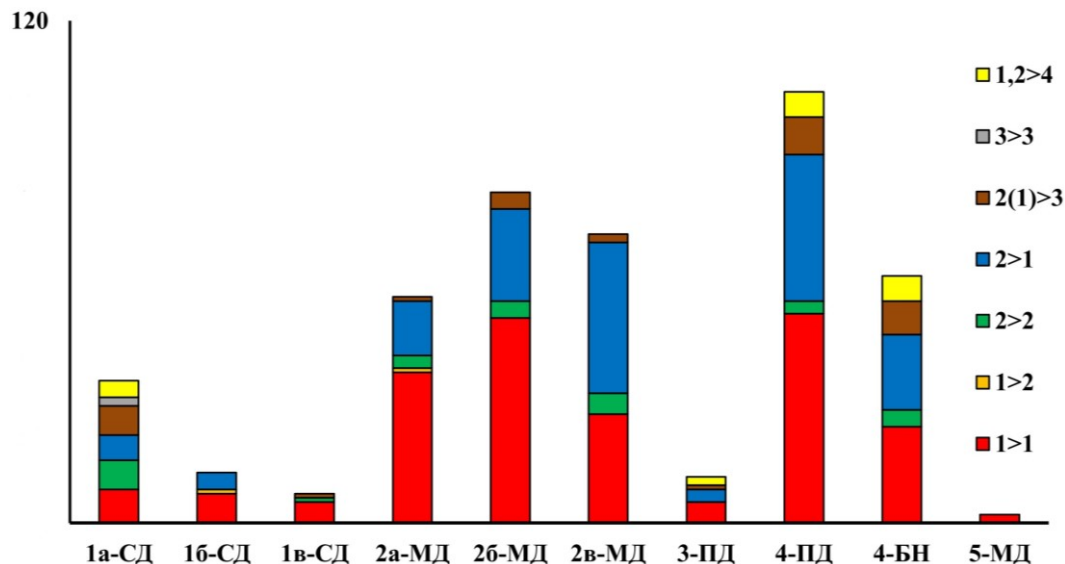


Рис. 5. Распределение типов строения кроны у генеративных и постгенеративных особей *Quercus robur*. По оси абсцисс – обозначения местообитаний. По оси ординат – число особей. В легенде – типы строения кроны и их комбинации. 1>1, 2>2, 3>3 – в генеративном/постгенеративном периоде онтогенеза сохраняются сформированные в виргинильном состоянии типы 1, 2 и 3 соответственно. В остальных случаях слева от знака «>» указан тип, сформированный в виргинильном состоянии, справа от знака «>» – тип, «заменивший» исходный в ходе развития особи в генеративном периоде онтогенеза.

Fig. 5. Distribution of the types of crown structure in generative and post-generative specimens of *Quercus robur*. Along the X-axis and Y-axis the designations of habitats and the number of specimens respectively are shown. In the legend the types of crown structure and their combinations are shown. 1>1, 2>2, 3>3 mean that during the generative and/or post-generative periods of ontogenesis types 1–3 that have been formed in virginile stage stay stable. In other cases to the left of the «>» the type formed in virginile stage is shown while to the right of the «>» the type that have replaced the initial type during the generative period of ontogenesis.

Перейдём к структурным преобразованиям отдельных частей кроны у генеративных особей *Q. robur*. Они могут затрагивать особи всех типов строения кроны.

1. Регулярные перевершинивания основных скелетных осей (рис. 4-б, г, е–м).
2. Неоднократное раздвоение ствола выше его середины (рис. 4-г). Данное преобразование не приводит к формированию сложной системы из разнонаправленных осей, как у четвёртого типа. Напротив, дочерние оси так же, как и ствол, сохраняют ортотропное направление роста.
3. Широкое распространение ложнодихотомических структур в составе ветвей от ствола и ветвей II порядка. Системы, образованные сочетанием симподиально нарастающих осей

с извилистым или «лестничным» контуром и серий вильчатых структур различной формы, охватывают дистальные части ветвей и/или крупные оси, образующиеся при разделениях ветвей (рис. 4-б, е-и, л, м).

4. Усиление роли плагиотропных ветвей. В молодом генеративном состоянии у особей первого типа в местообитании 5-МД 3–5 ветвей на границе первой и второй зон кроны в 1,3–2 раза длиннее отходящих выше от ствола восходящих ветвей. В дальнейшем часть плагиотропных ветвей выпрямляется. В то же время у средневозрастных и старых генеративных особей в местообитаниях 4-ПД и 4-БН за счёт особо длинных растущих по горизонтали ветвей ширина кроны может в 1,1–1,5 раз превышать ее высоту. Часть таких ветвей в дистальной части начинает расти вниз к земле. «Ширококронные» особи либо относятся ко второму типу, либо в средневозрастном или старом генеративном состоянии переходят от второго типа к первому (рис. 4-ж, з).

5. Усиление роли ортотропных ветвей. Одна, две или группа ветвей отходят от ствола под углом менее 20–30°. Их длина достигает 40–70% от высоты всей особи. Ортотропные ветви обычно достигают вершины кроны (рис. 4-д).

6. Формирование диагональных ветвей, зачастую с контуром сложной формы, в 1,5–2 раза превышающих по длине остальные ветви в кроне. Для подобных ветвей особенно характерны ложнодихотомические структуры (рис. 4-е).

7. Развитие вторичной кроны. У отдельных молодых генеративных особей в местообитании 1а-СД пробуждаются отдельные спящие почки, из которых развиваются относительно слабые ветви. У средневозрастных генеративных особей в местообитании 2б-МД из спящих почек в нижней трети или половине ствола отходят в основном восходящие ветви средней силы развития, часто из основания отмерших первичных ветвей (рис. 4-а). У средневозрастных и старых генеративных особей, произрастающих в местообитаниях 3-ПД, 4-ПД и 4-БН, в средневозрастном генеративном состоянии в разных частях кроны могут формироваться вторичные ветви II порядка и несколько ветвей I порядка, особенно в районе отмершей части ствола (рис. 4-е, л, м). Всего в кроне может образовываться более десяти крупных вторичных ветвей и несколько десятков средних и мелких ветвей I и II порядков. Наиболее массово вторичная крона развивается у тех особей, у которых отмерла большая часть первичных ветвей (см. выше). Вторичные ветви в основном образованы сложными ложнодихотомическими структурами и нарастают обычно симподиально. Диаметр наиболее мощных ветвей вторичного происхождения в 2,5–3 раза меньше, чем у первичных ветвей.

Перечисленные структурные изменения кроны у особей, растущих в местообитаниях 1а-в-СД и 2а-в-МД, достигают кульминации в средневозрастном генеративном состоянии, а у тех деревьев, которые произрастают в местообитаниях 3-ПД, 4-ПД и 4-БН – в старом генеративном состоянии. У особей чаще всего выражены 2–3 преобразования кроны одновременно.

В большинстве местообитаний наиболее распространены разделение ствола посредством вильчатых структур и формирование ложнодихотомических комплексов в составе ветвей (рис. 6). У значительного числа особей образуются ортотропные ветви и развивается вторичная крона. Остальные способы преобразования кроны представлены в каждом местообитании у небольшой доли особей.

В *постгенеративном периоде онтогенеза* у особей *Q. robur* отмирает верхняя треть ствола, а ветви от ствола фактически преобразуются в сучья, на которых очагово формируются вторичные побеговые комплексы. За счёт отмирания части ствола высота деревьев уменьшается до 15–18 м. Первичные ветви II порядка отмирают полностью. Какие-либо новые структурные трансформации побеговых систем по сравнению с генеративным периодом для постгенеративных особей не отмечены.

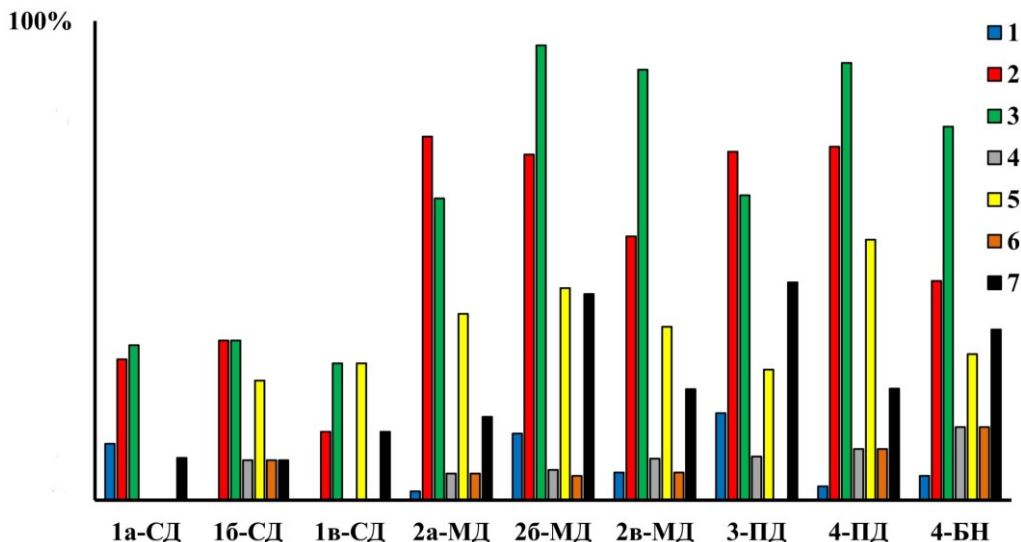


Рис. 6. Распространённость структурных преобразований кроны у генеративных и постгенеративных особей *Quercus robur*.

По оси абсцисс – обозначения местообитаний, по оси ординат – доля особей, у которых отмечено соответствующее преобразование кроны. В легенде – номера преобразований: 1 – регулярные перевершинивания скелетных осей; 2 – многократное раздвоение ствола; 3 – ложнодихотомические структуры в составе ветвей; 4, 5 и 6 – формирование особо крупных плагиотропных, ортотропных и диагональных ветвей от ствола соответственно; 7 – развитие вторичной кроны. Местообитание 5-МД не показано.

Fig. 6. Spread of structural transformations of crown in generative and post-generative specimens of *Quercus robur*. Along the X-axis and Y-axis the designations of habitats and a part of specimens with the certain transformation respectively are shown. In the legend the numbers of transformations are shown: 1 – regular relays within the skeletal axes; 2 – multiple forks within the trunk; 3 – pseudodichotomic structures within the branches; 4, 5 and 6 – formation of exceptionally large plagiotropic, orthotropic and ascending branches from the trunk respectively.; 7 – development of the secondary crown. The 5-MД habitat is not shown.

Обсуждение результатов

Наши исследования подтвердили ряд общих для древесных растений закономерностей развития кроны в онтогенезе. Они обусловлены теми «онтогенетическими задачами», которые решаются в ходе развития дерева: рост в направлении доступного света, образование семян и закрепление в ярусе древостоя (Evstigneev, Korotkova, 2023).

1. Три из пяти выделенных И. Г. Серебряковым возрастных периода морфогенеза кроны (Serebryakov, 1962), начиная с виргинильного состояния: быстрый рост, затем ослабление роста главной оси и формирование вторичной кроны. Вторичное побегообразование особенно усиливается при приближении к последнему периоду жизненного цикла дерева (Barthelemy et al., 1989, Raimbault, Tanguy, 1993, Goroshkevich, Velisevich, 2000).

2. Отмирание ветвей в акропетальном направлении по мере выхода особи в верхние ярусы сообщества (Raimbault, Tanguy, 1993).

3. Усиление процессов дезинтеграции в кроне (Antonova, Lagunova, 1999). У исследованных нами средневозрастных и старых генеративных особей ствол в верхней части неоднократно разделяется на дочерние оси. Это свидетельствует о постепенном переходе особи к полиархическому плану организации (Edelin, 1991; Kostina et al., 2024).

4. Количественная и структурная трансформация побеговых систем (Antonova, Belova, 2008; Antonova, Gnilovskaya, 2013; Antonova, Fatyanova, 2013; Antonova, Fatianova, 2016). Переход из имматурного в виргинильное состояние сопровождается сменой типа ветвления осей. Далее, по мере взросления, а затем и старения деревьев у них меняется структура ветвей от ствола, уменьшаются приросты, оси начинают нарастать симподиально и формиру-

вать ложнодихотомические структуры. Смена механизма формирования кроны по мере выхода в ярусы сообщества с большим освещением в целом характерна для светолюбивых видов (Antonova, Fatianova, 2013).

Мы также выявили ряд существенных особенностей формирования кроны у *Q. robur*, которые либо не имеют аналогов среди древесных видов умеренной зоны, либо представлены у других видов лишь частично:

1. Дифференциация виргинильных особей по механизмам формирования кроны. У *Q. robur* молодые особи формируют крону несколькими способами, которые различаются по взаиморасположению конструктивных осей и сохранности ствола в качестве функционально главной оси. В отличие от *Q. robur*, поливариантность габитуса у остальных видов деревьев обусловлена либо формированием разных жизненных форм, либо изменчивостью длин осей и числа боковых побегов, либо образованием крупных ветвей-реинтератов. Так, у широколиственных видов (*Tilia cordata* Mill., *Acer campestre* L., *Ulmus glabra* Huds.), *Prunus padus* L., *Populus tremula* L. известны как одноствольные, так и многоствольные жизненные формы с компактно и диффузно расположенными стволами (Chistyakova, 1988). У *Tilia platyphyllos* Scop. различия между особями из разных условий произрастания носят в основном количественный характер либо затрагивают побеговые системы высших порядков, а не конструктивно важные оси (Sharovkina, Antonova, 2011). У представителей таких родов, как *Acer*, *Betula*, вариабельность строения кроны обеспечивается за счёт процессов частичной или полной реинтерации, которые заключаются в формировании особо крупных ветвей, в той или иной степени воспроизводящих строение всей кроны (Kostina et al., 2015, 2016). У *T. cordata* в городских условиях особи в разных вариантах насаждений различаются по выраженности вертикальных зон кроны, морфометрическим признакам и развитости вторичной кроны (Razumovskii, 1991). Таким образом, по сравнению с упомянутыми видами именно *Q. robur* способен сформировать крону наибольшим числом способов.

2. Склонность к плагиотропному росту ветвей и крупных фрагментов ствола. Она проявляется уже у имматурных особей, характерна для виргинильного состояния и играет особо значительную роль в построении кроны в средневозрастном и старом генеративных состояниях. Плагиотропный рост осей и плоскостное расположение побеговых комплексов зачастую является адаптацией к недостатку света в лесных ценозах (Mazurenko, Khokhryakov, 1991; Antonova, Nikolaeva, 2002). Мы действительно выявили, что под пологом берёзово-осинового леса у значительной части виргинильных особей в кроне преобладают плагиотропные ветви. Однако наибольших размеров ветви горизонтального направления достигают у ряда взрослых особей, крона которых относительно равномерно освещена. Это особи в разреженной дубраве, в группах из нескольких деревьев и отдельно стоящие деревья в зарослях кустарников. В этих условиях диаметр кроны может даже превышать высоту всей особи. Формирование мощных ветвей у взрослых деревьев *Q. robur*, растущих на открытых пространствах, отмечают И. Г. Серебряков (Serebryakov, 1962) и О. И. Евстигнеев и Н. В. Короткова (Evstigneev, Korotkova, 2023). Усиленный рост кроны в ширину эти авторы объясняют, как взаимными корреляциями между главной осью и крупными ветвями, так и благоприятными почвенными условиями. Французские исследователи кроны плодовых деревьев (Raimbault, Tanguy, 1993) показывают, что образование плагиотропных ветвей обусловлено сильным апикальным доминированием ствола, которое ослабляется у взрослых особей. Большая часть исследованных нами хорошо освещённых местообитаний несёт следы рубок и пожаров (обгоревшие стволы, разрастание кустарников). Вероятно, в ходе онтогенеза световой режим сообщества менялся, отражением чего и выступает значительная протяжённость зоны с плагиотропными ветвями и/или продолжительный горизонтальный рост ветвей. Значительная часть таких ветвей выпрямляется, причем уже в составе симподиальных ложнодихотомических структур, что является реакцией на выход в полностью освещённое пространство и одновременное старение организма. В свою очередь, отклонение ствола от ортотропного роста вплоть до горизонтального направления может свидетельствовать об утрате главной осью апикального доминиро-

вания. Поскольку у имматурных и виргинильных особей ствол отклоняется в затенённых местообитаниях, а у взрослых деревьев – в верхней части кроны, то есть при достаточном освещении, вероятно, что на ранних стадиях развития ослабление апикального доминирования вызвана в большей степени экологическими причинами, а в зрелом состоянии – возрастными коррелятивными изменениями в кроне.

3. Крупные косо вверх ориентированные ветви, сильно выдающиеся за общий контур кроны. Образование ветвей, которые могут более чем в два раза превышать по длине остальные крупные ветви от ствола, мы связываем с резкой неравномерностью освещения и сменой светового режима уже в период плодоношения особи.

Если сравнить структуру кроны у особей *Q. robur* из разных природных зон и физико-географических регионов, то можно убедиться, что и в южной тайге в пределах Нижегородской области, и в степной зоне северо-востока Волгоградской области у молодых особей в целом сохраняются сходные способы построения побегового тела (Stamenov, 2023, 2024 a). Различия заключаются в экотопической приуроченности ряда типов габитуса, интенсивности ветвления ствола, роли плагиотропных и ложнодихотомических структур в построении кроны. Если сопоставить виргинильные и молодые генеративные особи из пойменных сообществ Приильменя и Нижегородского Заволжья (Stamenov, 2024a), то можно заметить, что в обоих регионах особи первого типа представлены в разных условиях освещения, а особи второго и четвертого типов приурочены к вариантам затенённых местообитаний. Сравнение организации кроны у взрослых деревьев Приильменя и Верхневолжья (Stamenov, 2024 b) показывает, что между регионами наблюдаются существенные различия по роли плагиотропных ветвей и ложнодихотомических структур в составе кроны. Для популяций *Q. robur* в Приильмье в целом характерна большая автономизация и дезинтеграция побеговых структур у взрослых и стареющих деревьев, чем для исследованной популяции Ярославского Верхневолжья.

Полученные данные по строению и преобразованию кроны *Q. robur* в онтогенезе подчеркивают необходимость изучения адаптивных возможностей побегообразования вида в разных экологических условиях, в том числе антропогенно обусловленных, с учётом биологического возраста особей.

Заключение

В сообществах Приильменской низменности имматурные особи *Q. robur* принадлежат к трём типам строения кроны, различающимся по направлению роста ствола и сформированности ложнодихотомически организованного комплекса осей, который замещает ствол. Виргинильные особи представлены четырьмя типами: 1 – с ортотропным стволом и восходящими ветвями; 2 – с ортотропным стволом и плагиотропными ветвями; 3 – с анизотропным стволом; 4 – с ложнодихотомическим комплексом осей, замещающим ствол. Структура кроны генеративных особей соответствует типам, выделенным в виргинильном состоянии. При этом у дерева исходный тип либо сохраняется, либо заменяется на другой.

Крона виргинильных особей в хорошо освещённых местообитаниях организована по первому типу. В элементах горизонтальной мозаики берёзово-осинового леса в близких соотношениях представлены особи всех четырёх типов. В генеративном периоде преобладают особи, сохраняющие первый тип либо переходящие от второго типа к первому (плагиотропные ветви сменяются восходящими). Кроме того, в генеративном периоде онтогенеза значительная часть ветвей формирует ложнодихотомические структуры, а ствол разделяется на одну или несколько дочерних осей. В местообитаниях с разреженным древостоем и у одиночных особей в средневозрастном и старом генеративном состояниях развиваются мощные относительно обособленные от остальной кроны плагиотропные и восходящие ветви.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и мониторинг природных экосистем Волжского бассейна» (FMRW-2025-0047, № 1024032600230-5-1.6.19).

Список литературы

- [Antonova, Belova] Антонова И. С., Белова О. А. 2008. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. Вып. 9. С. 10–16.
- [Antonova, Fatyanova] Антонова И. С., Фатьянова Е. В. 2013. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. Вып. 32 (31). С. 7–24.
- [Antonova, Fatyanova] Антонова И. С., Фатьянова Е. В. 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Бот. журн. Т. 101. № 6. С. 628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X>
- [Antonova, Gnailovskaya] Антонова И. С., Гниловская А. А. 2013. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Бот. журн. Т. 98. № 1. С. 53–68.
- [Antonova, Lagunova] Антонова И. С., Лагунова Н. Г. 1999. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общей биологии. № 1. С. 49–59.
- [Antonova, Nikolaeva] Антонова И. С., Николаева Н. В. 2002. Особенности структуры кроны *Frangula alnus* (Rhamnaceae) // Бот. журн. Т. 87. № 10. С. 90–101.
- Barthelemy D., Edelin C., Hallé F. 1989. Some architectural aspects of tree ageing // Ann. Sci. For. V. 46. P. 194–198.
- [Belostokov] Белостоков Г. П. 1974. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) // Бот. журн. Т. 59. № 4. С. 578–588.
- [Chistyakova] Чистякова А. А. 1988. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биологический. Т. 93. Вып. 6. С. 93–105.
- [Diagnozy...] Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей. 1989 / Ред. О. В. Смирнова. М. 105 с.
- Édelin C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // L'Arbre: Biologie et Développement. Naturalia Monspelensis, 2nd International Tree Conference. Montpellier. P. 127–154.
- [Evstigneev, Korotkova] Евстигнеев О. И., Короткова Н. В. 2023. Онтогенез дуба черешчатого на пойменных лугах Брянского полесья // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. V. 8 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-1>
- [Goroshkevich, Velisevich] Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н. 2000. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia. Сибирский бот. журн. № 2 (1). С. 110–122.
- [Ivanova, Mazurenko] Иванова А. В., Мазуренко М. Т. 2013. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Бот. журн. Т. 98. № 8. С. 1014–1030.
- [Kostina et al.] Костина М. В., Барабанищикова Н. С., Битюгова Г. В., Ясинская О. И., Дубах А. М. 2015. Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания // Сибирский экологический журн. Т. 22. № 5. С. 710–724. [https://doi.org:10.15372/SEJ20150505](https://doi.org/10.15372/SEJ20150505)
- [Kostina et al.] Костина М. В., Барабанищикова Н. С., Недосеко О. И., Стаменов М. Н. 2024. Конструктивная организация кроны лесообразующих видов деревьев средней полосы Европейской России // Бот. журн. Т. 109. № 5. С. 460–475. [https://doi.org:10.31857/S0006813624050042](https://doi.org/10.31857/S0006813624050042)
- [Kostina et al.] Костина М. В., Барабанищикова Н. С., Ясинская О. И. 2016. Изучение кроны клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с позиций концепции архитектурных моделей и реинтерации // Вестник Удмуртского ун-та. Сер.: Биология. Науки о Земле. № 4. С. 32–42.
- [Mazurenko, Khokhryakov] Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. 1991. Классы метамеров деревьев // Журн. общей биологии. Т. 52. № 3. С. 409–421.
- [Prirodnoye...] Природное районирование Новгородской области. 1978 / Ред. Н. В. Разумихин. Л. 250 с.
- Raimbault P., Tanguy M. 1993. La gestion des arbres d'ornement. 1re partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne // Revue forestière française. V. 25. N 2. P. 97–117.
- [Razumovskii] Разумовский Ю. В. 1991. Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе // Биологические науки. № 8. С. 151–160.
- [Savinykh, Cheryomushkina] Савиных Н. П., Черёмушкина В. А. 2015. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экологический журн. Т. 22. № 5. С. 659–670. [https://doi.org:10.15372/SEJ20150501](https://doi.org/10.15372/SEJ20150501)
- [Selektsiya] Селекция лесных пород. 1982. М. 223 с.
- [Serebryakov] Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 379 с.
- [Sharovkina, Antonova] Шаровкина М. М., Антонова И. С. 2011. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 3. С. 26–36.
- [Stamenov] Стаменов М. Н. 2023. Архитектура кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. на юго-восточной границе ареала (на примере Волгоградской области) // Вопросы степеведения. № 4. С. 90–105. [https://doi.org:10.24412/2712-8628-2023-4-90-105](https://doi.org/10.24412/2712-8628-2023-4-90-105)
- [Stamenov] Стаменов М. Н. 2024 а. Строение кроны у молодых особей дуба *Quercus robur* L. в различных сообществах южной тайги Нижегородского Заволжья // Биосфера. Т. 16. № 4. С. 450–461. [https://doi.org:10.24855/biosfera.v16i4.958](https://doi.org/10.24855/biosfera.v16i4.958)
- [Stamenov] Стаменов М. Н. 2024 б. Архитектура кроны у взрослых деревьев *Quercus robur* L. (Fagaceae) в пойменной дубраве вблизи северной границы ареала (Ярославская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. 18. № 4. С. 201–220. [https://doi.org:10.24412/2072-8816-2024-18-4-201-220](https://doi.org/10.24412/2072-8816-2024-18-4-201-220)

References

- Antonova I. S., Belova O. A. 2008. Transformatsiya modulei raznykh urovnei krony nekotorykh drevesnykh rastenii v svyazi s usloviyami srede i fitotsenoticheskoi pozitsiei [Different crown levels module's transformation in some trees in view of different environmental conditions and phytocoenosis position] // Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser. Biologiya i ekologiya. N 9. P. 10–16. (In Russian)
- Antonova I. S., Fatyanova E. V. 2013. K voprosu o stroenii vetvei derev'ev umerennoi zony v kontekste ontogeneticheskikh sostoyanii [On the issue of branch structure of temperate zone trees within the context of ontogeny] // Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser. Biologiya i ekologiya. N 32 (31). P. 7–24. (In Russian)
- Antonova I. S., Fatianova E. V. 2016. O sisteme urovnei stroeniya krony derev'ev umerennoi zony [On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees] // Bot. zhurn. V. 101. N 6. P. 628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X> (In Russian)
- Antonova I. S., Gniovskaya A. A. 2013. Pobegovye systemy krony *Acer negundo* L. (*Aceraceae*) v raznykh vozrastnykh sostoyaniyakh [Shoot systems of *Acer negundo* L. (*Aceraceae*) crown in different age stages] // Bot. zhurn. V. 98. N 1. P. 53–68. (In Russian)
- Antonova I. S., Lagunova N. G. 1999. O modul'noi organizatsii nekotorykh grupp vysshikh rastenii [On modular organization of some groups of plants] // Zhurn. obshchei biologii. N 1. P. 49–59. (In Russian)
- Antonova I. S., Nikolaeva N. V. 2002. Osobennosti struktury krony *Framgula alnus* (*Rhamnaceae*) [Peculiarities of crown structure of *Framgula alnus* (*Rhamnaceae*)] // Bot. zhurn. V. 87. N 10. P. 90–101. (In Russian)
- Barthelemy D., Édelin C., Hallé F. 1989. Some architectural aspects of tree ageing // Ann. Sci. For. V. 46. P. 194–198.
- Belostokov G. P. 1974. Morfologicheskaya struktura kustovidnogo podrosta *Quercus pedunculata* Ehrh. (*Fagaceae*) [Morphological structure of the bush-like seedlings of *Quercus pedunculata* Ehrh. (*Fagaceae*)] // Bot. zhurn. V. 59. N 4. P. 578–588. (In Russian)
- Chistyakova A. A. 1988. Zhiznennyye formy i ikh spektry kak pokazatel' sostoyaniya vida v tsenoze (na primere shirokolistvennykh derev'ev) [The life forms and their spectra as indicators of the species state in cenosis (deciduous trees as example)] // Bul. MOIP. Otd. biol. V. 93. N 6. P. 93–105. (In Russian)
- Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyanii lesnykh rastenii. Derev'ya i kustarniki: metodicheskie razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostei [Developmental stage diagnoses and keys for forest plants. Trees and shrubs]. Moscow. 1989. 105 p. (In Russian)
- Édelin C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // L'Arbre: Biologie et Développement. Naturalia Monspelisensia, 2nd International Tree Conference. Montpellier. P. 127–154.
- Evstigneev O. I., Korotkova N. V. 2023. Ontogenez duba cereshchatogo na poimennykh lugakh Bryanskogo poles'ya [Ontogeny of pedunculate oak in flood meadows of the Bryansk Polesie] // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. V. 8. N 2. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-1> (In Russian)
- Goroshkevich S. N., Velisevich S. N. 2000. Struktura krony kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* du Tour) na generativnom etape ontogeneza [Crown structure of *Pinus sibirica* du Tour during the generative period of ontogenesis] // Krylovia. N 2 (1). P. 110–122. (In Russian)
- Ivanova A. V., Mazurenko M. T. 2013. Varianty realizatsii ontogeneticheskoi traektorii *Quercus robur* (*Fagaceae*) Samarskoi oblasti [Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (*Fagaceae*) in Samara Region] // Bot. zhurn. V. 98. N 8. P. 1014–1030. (In Russian)
- Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Bityugova G. V., Yasinskaya O. I., Dubakh A. M. 2015. Strukturnye modifikatsii krony beryozy povislloi (*Betula pendula* Roth.) v zavisimosti ot ekologicheskikh uslovii proizrastaniya [Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions] // Contemporary problems of ecology. V. 22. N 5. P. 710–724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505> (In Russian)
- Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Nedoseko O. I., Stamenov M. N. 2024. Konstruktivnaya organizatsiya krony lesoobrazuyushchikh vidov derev'ev srednei polosy Evropeiskoi Rossii [Constructive organization of forest-forming tree species growing in the middle zone of European Russia] // Bot. zhurn. V. 109. N 5. P. 460–475. <https://doi.org/10.31857/S0006813624050042> (In Russian)
- Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Yasinskaya O. I. 2016. Izuchenie krony klyona yasenelistnogo (*Acer negundo* L.) s pozitsii kontseptsii arkhitekturnykh modelei i reiteratsii [The crown structure of *Acer negundo* L. as viewed from the standpoint of the concept of architectural models and reiteration] // Vestnik Udmurtskogo un-ta. Ser.: Biologia. Nauki o Zemle. N 4. P. 32–42. (In Russian)
- Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P. 1991. Klassy metamerov derev'ev [Classes of tree metameres] // Biology bulletin review. V. 52. N 3. P. 409–421. (In Russian)
- Prirodnoye rayonirovaniye Novgorodskoi oblasti [Natural zoning of the Novgorod region]. 1978. Leningrad. 250 p. (In Russian)
- Raimbault P., Tanguy M. 1993. La gestion des arbres d'ornement. 1^{re} partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne // Revue forestière française. V. 25. N 2. P. 97–117.
- Razumovskii Yu. V. 1991. Osobennosti razvitiya lipy *Tilia cordata* Mill. v gorode [Peculiarities of development of *Tilia cordata* Mill. in urban area] // Biologicheskie nauki. N 8. P. 151–160. (In Russian)
- Savinykh N. P., Cheryomushkina V. A. 2015. Biomorfologiya: sovremennoe sostoyanie i perspektivy [Biomorphology: current status and prospects]. Contemporary problems of ecology. V. 22. N 5. P. 659–670. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150501> (In Russian)
- Selektsiya lesnykh porod [Forest tree breeding]. 1982. Moscow. 223 p. (In Russian)

Serebryakov I. G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii [Ecological morphology of plants]. Moscow. 379 p. (In Russian)

Sharovkina M. M., Antonova I. S. 2011. Nekotorye osobennosti stroeniya krony molodykh generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* Scop v raznykh ekologicheskikh usloviyakh [Some features of the crown structure of young generative trees of *Tilia platyphyllos* Scop. in different ecological conditions] // Vestnik Sankt-Peterburgskogo un-ta. Ser. 3. Biologia. N 3. P. 26–36. (In Russian)

Stamenov M. N. 2023. Arkhitektura krony u virginil'nykh i molodykh generativnykh osobei *Quercus robur* L. na yugo-vostochnoi granice areala (na primere Volgogradskoi oblasti) [Crown architecture in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. on the southeast border of its area (on the example of the Volgograd region)] // Voprosy stepovedeniya. N 4. P. 90–105. <https://doi.org/10.24412/2712-8628-2023-4-90-105> (In Russian)

Stamenov M. N. 2024a. Stroenie krony u molodykh osobei duba *Quercus robur* L. v razlichnykh soobshchestvakh yuzhnoi taigi Nizhegorodskogo Zavolzh'ya [Crown structure of young *Quercus robur* L. trees in different communities of Trans-Volga south taiga around Nizhniy Novgorod] // Biosfera. V. 16. N 4. P. 450–461. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v16i4.958> (In Russian)

Stamenov M. N. 2024b. Arkhitektura krony u vzroslykh dereviev *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) v poimennoi dubrave vblizi severnoi granitsy areala (Yaroslavskaya oblast') [Crown architecture of mature *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) trees in a floodland oak grove near the northern border of the area (Yaroslavl Region)] // Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy. V. 18. N 4. P. 201–220. <https://doi.org/10.24412/2072-8816-2024-18-4-201-220> (In Russian)

Сведения об авторе

Стаменов Мирослав Найчев

к. б. н., м. н. с. лаборатории исследования экосистем
Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского
федерального исследовательского центра РАН, Тольятти
E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Stamenov Miroslav Naichev

Ph. D. in Biological Sciences, Junior Researcher
of the Laboratory of ecosystem research
Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti
E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru