

УДК 581.412; 581.44; 581.52

DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-4-201-220

**АРХИТЕКТУРА КРОНЫ У ВЗРОСЛЫХ ДЕРЕВЬЕВ *QUERCUS ROBUR* L.
(FAGACEAE) В ПОЙМЕННОЙ ДУБРАВЕ ВБЛИЗИ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ
АРЕАЛА (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

© 2024 М.Н. Стаменов

*Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, г. Тольятти, 445003, Россия
e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru*

Аннотация. Исследована структурная организация кроны у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L., произрастающих в пойменной дубраве с горизонтальной мозаикой древостоя на правом берегу р. Волга в окрестностях г. Ярославль. Всего исследовано 312 особей одноствольной и немногоствольной жизненных форм. Проанализированы количественные отношения между вертикальными зонами и стволом и ветвями в кроне, направление роста, нарастание, план организации и характер ветвления ствола и наиболее крупных и долгоживущих ветвей от ствола. Установлено, что в исследованной ценопопуляции преобладают особи с ортотропным стволом, план организации которого является иерархическим с элементами полиархического. Для ствола и осей, замещающих ствол, характерно главным образом неустойчиво-моноподиальное нарастание. Описано большое разнообразие вариантов сочетания полиархических элементов на стволе и характера отхождения ветвей от ствола. В сомкнутом древостое наиболее распространен вариант, при котором на стволе с единичными вильчатыми структурами формируются ветви, имеющие практически вертикальное направление роста. По мере увеличения уровня освещенности возрастает разнообразие вариантов. В более освещенных местообитаниях у особей также снижается высота прикрепления кроны, увеличивается отношение ширины кроны к высоте особи, возрастает доля ветвей со значительным участием симподиев и ложнодихотомических структур, а также образуется большее число ложных мутовок на стволе.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., биоморфология, ось видимого порядка, план организации, нарастание, ствол, ветвь от ствола, Ярославская область.

Поступила в редакцию: 18.06.2024. **Принято к публикации:** 10.11.2024.

Для цитирования: Стаменов М.Н. 2024. Архитектура кроны у взрослых деревьев *Quercus robur* L. (Fagaceae) в пойменной дубраве вблизи северной границы ареала (Ярославская область). — Фиторазнообразие Восточной Европы. 18(4): 201–220. DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-4-201-220

ВВЕДЕНИЕ

Ареалы большинства лесобразующих видов деревьев России охватывают несколько природных зон и целый ряд физико-географических провинций. Популяции центральных и периферических частей ареала произрастают в существенно различающихся между собой почвенно-климатических условиях. На окраине ареала сужается спектр пригодных местообитаний, при этом популяции могут заселять

несвойственные для центральной части ареала вида биотопы. На уровне особи может наблюдаться изменение сезонной динамики развития и трансформация элементов побегового тела растения вплоть до формирования специфической жизненной формы.

Один из важнейших лесообразователей - *Quercus robur* L. (Fagaceae) - в пределах бывшего СССР в диком виде произрастает от сухих степей до южной тайги и от побережья Балтийского моря до западного макросклона Уральских гор (Lositskiy, 1981). Его экологический оптимум приурочен к лесостепной зоне, особенно ее западной части (Lositskiy, 1981; Novosel'tsev, Bugaev, 1985). В степной и таежной зонах популяции *Q. robur* локализуются главным образом по поймам рек (Lositskiy, 1981). Исследователи отмечают деградацию пойменных дубрав на северной границе ареала в течение XX века (Dobrynin, Komissarova, 2012). Сокращение площади дубрав и ухудшение их жизненного состояния связано не только с серией особо холодных зим во второй половине XX века, но и с затоплением огромных площадей пойм рек, прежде всего Волги и низовий ее притоков, при заполнении каскада волжских ГЭС (Nevidomov, 2003; Dobrynin, Komissarova, 2012).

Дубравы в северной части ареала исследованы в основном с флористических и геоботанических позиций (Dobrynin, Komissarova, 2012). Особенности макроморфологической организации особей и их онтоморфогенезу уделяется гораздо меньше внимания. Едва ли не единственная работа по биоморфологии *Q. robur* в подзоне южной тайги выполнена в пойменных дубравах Костромской области (Dyatlov, 2006). Очевидно, что с учетом состояния дубовых лесов вблизи северной границы их распространения необходимо более детальное изучение биоэкологии *Q. robur* и более широкий географический охват ценопопуляций в пределах северной части ареала вида. В связи с этим целью нашей работы является анализ архитектуры кроны генеративных особей *Q. robur* в пойменной дубраве на правом берегу р. Волга вблизи Ярославля.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Ярославском районе Ярославской области, примерно в 18 км севернее центра г. Ярославль и в 1,8 км юго-восточнее пос. Михайловский (рис. 1). Координаты центра исследуемой ценопопуляции – N57.776451°, E39.763668°.

Приведем краткую физико-географическую характеристику района исследований (Nuzhdin, Guseva, 2008). Он расположен в пределах Ярославско-Костромской низины. Климат умеренно-континентальный, со средними температурами января и июля – 10,8°C и 18,2°C соответственно и среднегодовым количеством осадков в 526 мм. Почвы аллювиально-луговые на супесчаных отложениях, при этом с точки зрения почвенно-сельскохозяйственного районирования исследованная территория принадлежит к Ярославско-Некрасовскому району. В соответствии с ботанико-географическим районированием Европейской части России Ярославская область входит в состав Валдайско-Онежской подпровинции Среднеевропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области (Rastitel'nost'..., 1980). В свою очередь, согласно геоботаническому районированию Ярославской области район исследований относится к Центрально-Северному геоботаническому району (Opredelitel, 1961; Nuzhdin, Guseva, 2008).

Исследованная ценопопуляция расположена в правобережной пойме р. Волга. Она представляет собой пойменную дубраву неморально-разнотравную с формулой древостоя 10Д (рис. 2).



Рис. 1. Район исследований

Fig. 1. Research area

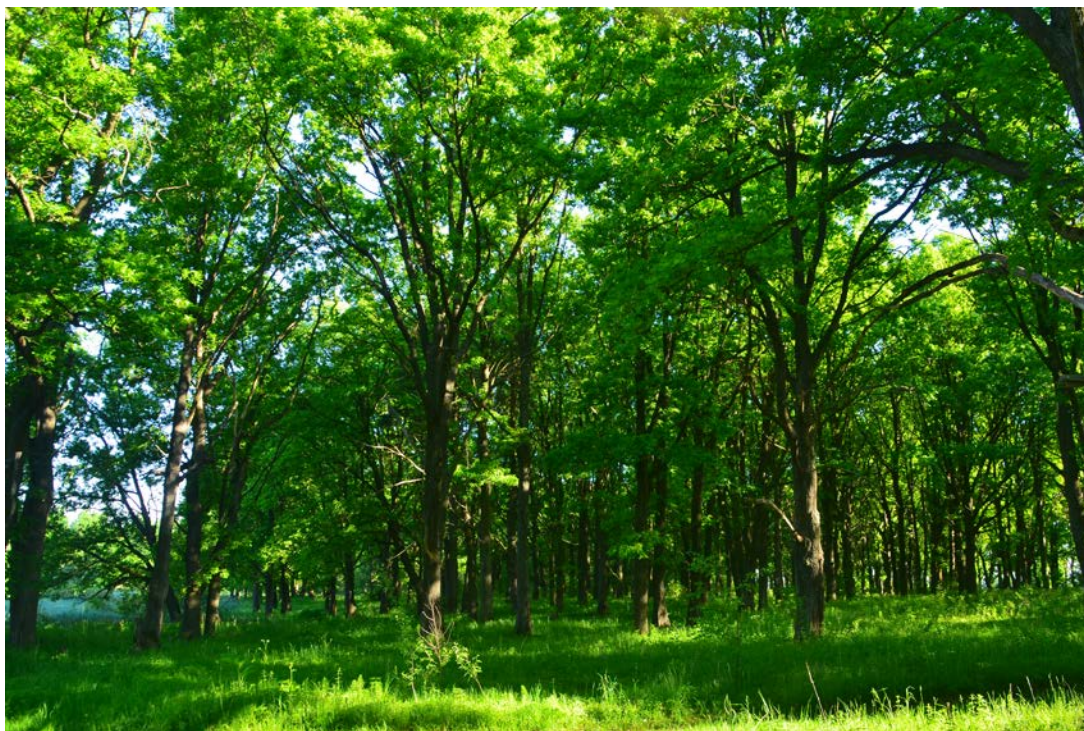


Рис. 2. Внешний вид исследуемой ценопопуляции *Quercus robur*

Fig. 2. An aspect of the studied cenopopulation of *Quercus robur*

Возраст особей *Q. robur* инструментально не определяли. По визуальной оценке он составляет 80–100 лет. Высота особей – 18–24 м, на опушках – около 15 м, диаметр ствола на высоте груди – 50–70 см, радиус проекции кроны – 6–8,5 м. Сомкнутость подлеска – 0,1–0,3. Он состоит из *Sorbus aucuparia* L., *Frangula alnus* Mill., *Viburnum opulus* L., *Sambucus racemosa* L., *Rosa* sp., а также из подроста *Tilia cordata* Mill. На стволах *Q. robur* видны следы низовых пожаров. В дубраве в разные годы проводили выборочные рубки. На южной опушке древостоя наблюдается вытаптывание травяно-кустарничкового яруса. В пределах дубравы выделено шесть типов местообитаний, различающихся по сомкнутости древостоя:

1. Сомкнутый древостой (сомкнутость – 0,8–0,9).
2. Разреженный древостой (сомкнутость – 0,5–0,6).
3. Отдельно стоящие деревья (солитеры) на полянах 20 х 20 м и более внутри сомкнутого древостоя.
4. Опушка сомкнутого древостоя.
5. Опушка разреженного древостоя.
6. Отдельно стоящие деревья на крупных полянах или прилегающих к сомкнутому древостоем участкам пойменных лугов (в том числе с локусами сомкнутого подроста *Betula pendula* Roth).

Для максимального полного охвата элементов горизонтальной мозаики древостоя учет особей в дубраве проводили, двигаясь по диагонали от одного края лесного массива к другому с севера на юг. Особи учитывали в 25-метровой полосе в каждую сторону от наблюдателя.

Структурную организацию кроны изучали у средневозрастных генеративных особей нормальной и пониженной жизненности. Категории биологического возраста и жизненности выделяли в соответствии с периодизацией онтогенеза, разработанной для деревьев (Evstigneev, Korotkov, 2016). Изучали особи одноствольной и немногоствольной (2–3 ствола) жизненных форм (ЖФ) (Chistyakova, 1988). Строение кроны анализировали для всех стволов особей немногоствольной ЖФ (табл. 1).

Таблица 1. Распределение особей *Quercus robur* по местообитаниям

Table 1. Distribution of *Quercus robur* individuals among habitats

	Местообитания					
	1	2	3	4	5	6
Особи	115	80	31	35	39	12
Стволы	116	84	32	37	42	12

Примечание. Номера типов местообитаний соответствуют списку в тексте (см. выше).

Note. The numbers of the habitat types correspond to the items of the list within the text (see above).

Архитектуру кроны рассматривали в соответствии с представлениями о конструктивной организации особи (Kostina et al., 2022) и о плане организации (Edelin, 1991). У особей выделяли наиболее значимые структурно-функциональные оси в кроне. К ним относили ствол, наиболее крупные ветви от ствола (ветви I порядка) и ветви, отходящие от ветвей I порядка (ветви II порядка). Отмечали не истинный, а видимый порядок ветвления оси. Под стволом понимали функционально главную ось кроны. В рамках концепции плана организации оценивали соподчиненность осей в кроне. При полностью иерархическом плане главным организатором кроны выступает ствол. При проявлениях полиархического плана ствол на определенной стадии развития утрачивает главенствующую роль в кроне. Потеря функционально главной оси также может наблюдаться и у ветвей. Элементы полиархического плана организации

представляют собой структуры, образующиеся при замещении оси (ствола или ветвей) в случае отмирания апикальной почки и визуально похожие на вилку. Далее в тексте они обозначаются как «вилчатые структуры». Если в состав вильчатой структуры входит три и более осей замещения, это оговаривается особо. При описании архитектуры ствола оси из вильчатых структур относили к осям замещения ствола. В зависимости от различий в мощности осей выделяли равно- и неравновилчатые структуры. Более слабые по развитию оси из неравновилчатых структур не рассматривали в качестве ветвей от ствола. Устанавливали отношение высоты прикрепления кроны (высоту отхождения от ствола первой живой ветви) к общей высоте особи и отношение максимальной ширины кроны к высоте особи. Анализировали тип нарастания, направление роста и интенсивность ветвления ствола и ветвей, а также последовательность расположения ветвей вдоль ствола и способ захвата пространства вокруг ствола. При этом нарастание осей и план организации рассматривали в качестве независимых параметров, не относя элементы полиархического плана организации к частным проявлениям симподиального нарастания. Выявляли элементы архитектурных моделей (АМ) в кроне исследуемых особей (Halle et al., 1978). При измерении вертикальных и горизонтальных соотношений между осями в кроне достоверность различий между выборками проверяли с помощью t-критерия при уровне значимости $p < 0,05$. Фотографировали и схематически зарисовывали крону особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Количественные отношения в кроне особей. Мы установили, что отношение высоты прикрепления кроны к общей высоте особи достоверно выше в сомкнутом древостое по сравнению с остальными местообитаниями. Между прочими местообитаниями достоверные различия по значениям данного параметра не обнаружены (рис. 3).

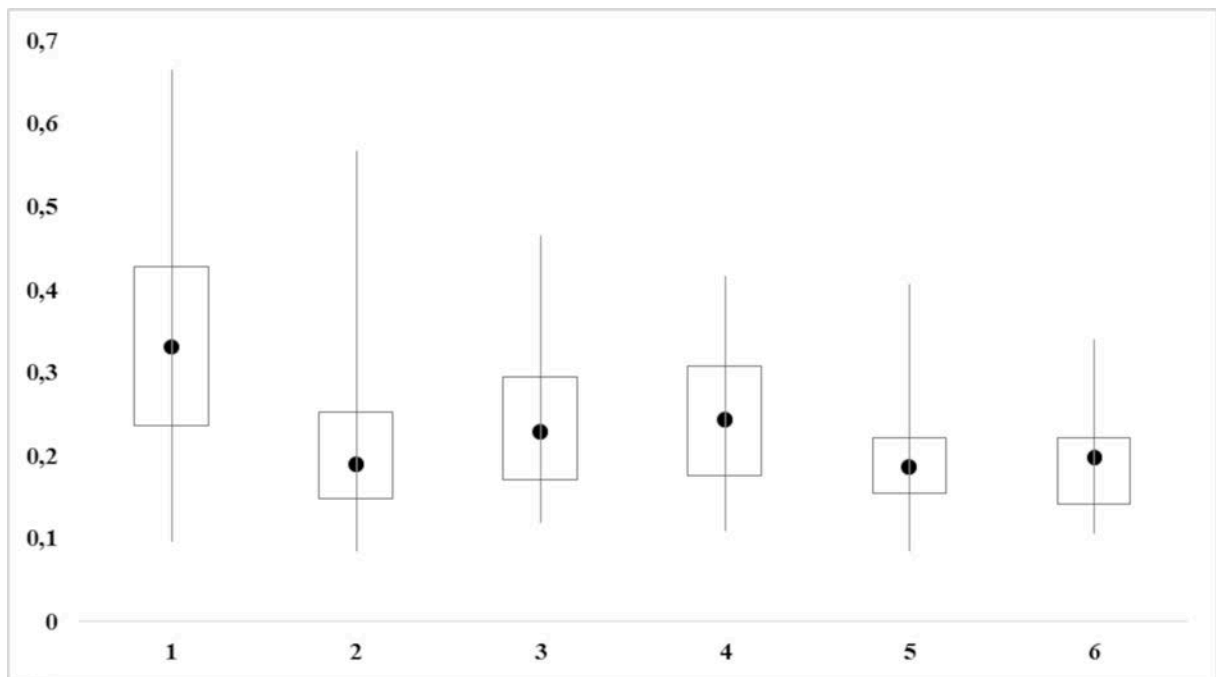


Рис. 3. Отношение высоты прикрепления кроны к общей высоте дерева у особей *Quercus robur*. По оси абсцисс – местообитания: 1 – сомкнутый древостой, 2 – разреженный древостой, 3 – отдельно стоящие деревья на полянах внутри сомкнутого древостоя, 4 – опушка сомкнутого древостоя, 5 – опушка разреженного древостоя, 6 –

пойменный луг. По оси ординат – значения отношения высоты прикрепления кроны к общей высоте дерева.

Fig. 3. The ratio of crown attachment height to total tree height in *Quercus robur* individuals. Along the x-axis are habitats: 1 – closed forest stand, 2 – sparse forest stand, 3 – isolated trees in glades inside a closed forest stand, 4 – edge of a closed forest stand, 5 – edge of a sparse forest stand, 6 – floodplain meadow. The y-axis shows the ratio of the height of the crown attachment to the total height of the tree.

Отмирание ветвей снизу вверх по стволу и в целом в направлении верхушки любой оси является одним из наиболее ярких проявлений взросления, а затем и старения особи (Serebryakov, 1962; Raimbault, Tanguy, 1993; Nikolaeva, Savchuk, 2013; Antonova, Fatianova, 2016). В сомкнутых лесах ввиду конкуренции и взаимозатенения от близко расположенных деревьев ствол очищается от ветвей сильнее, чем при свободном росте (Dyatlov, 2009; Nikolaeva, Savchuk, 2013).

Отношение ширины кроны к высоте особи также достоверно ниже в сомкнутом древостое по сравнению с прочими местообитаниями. Кроме того, у деревьев в составе разреженного древостоя, на опушках разреженного древостоя и на открытых пространствах значения данного параметра достоверно выше, чем у деревьев-солитеров на небольших полянах. В свою очередь, у особей на опушках сомкнутого древостоя отношение максимальной ширины кроны к высоте достоверно ниже, чем у деревьев на пойменных лугах (рис. 4). Таким образом, подтверждается широко известный факт образования более раскидистой кроны у деревьев-солитеров и деревьев, растущих в разреженных насаждениях (Morozov, 1949; Eisenreich, 1959; Semenishchenkov, 2020).

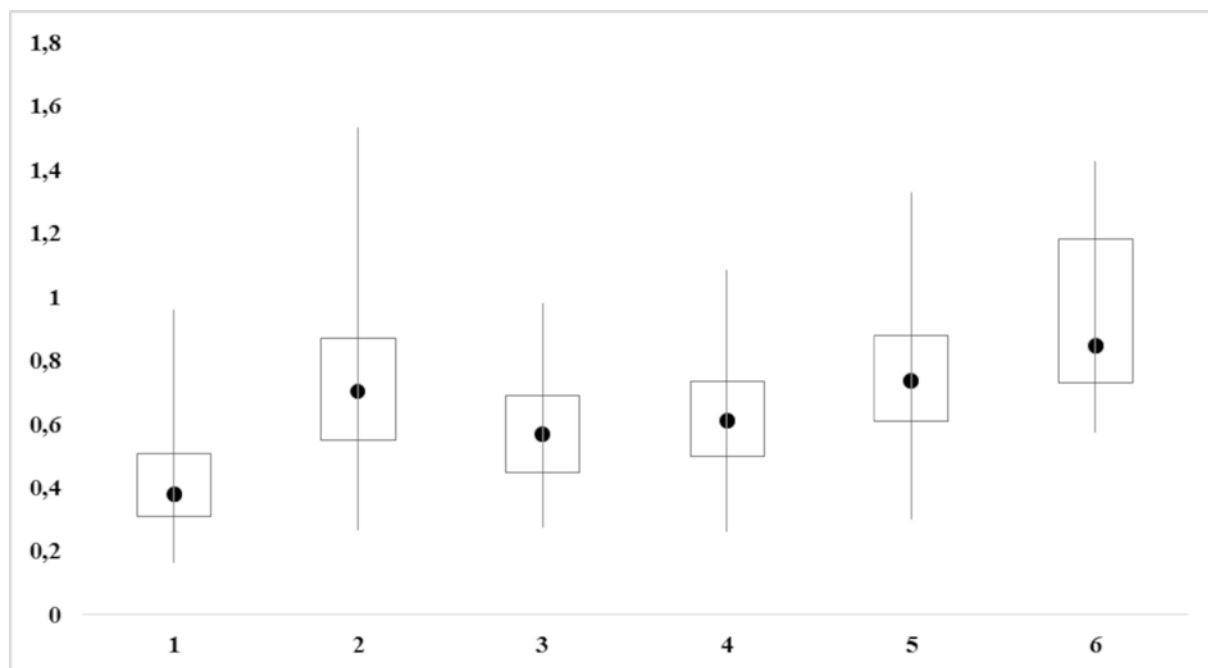


Рис. 4. Отношение максимальной ширины кроны к общей высоте дерева у особей *Quercus robur*. По оси абсцисс – местообитания. Номера местообитаний см. в подписи к рис. 3. По оси ординат – значения отношения максимальной ширины кроны к общей высоте дерева.

Fig. 4. Ratio of maximum crown width to total tree height in *Quercus robur* individuals. The x-axis is habitats. For habitat numbers, see the caption to the fig. 3. The y-axis shows the ratio of the maximum crown width to the total height of the tree.

Архитектура ствола и ветвей от ствола. Во всех местообитаниях доля особей *Q. robur*, у которых ствол или участок ствола до разделения посредством вильчатой структуры растет ортотропно, превышает 90%. У остальных особей ствол растет под углом около 70° к поверхности почвы. Отклонения ствола от роста по вертикали, принимающие форму дуги, арки, свода, отмечены у *Q. robur* в лесостепной зоне (Stamenov, 2021, 2023), у исследованных особей не отмечены.

Анализ плана организации ствола показал, что полностью иерархический план организации, при котором ствол не разделяется на оси замещения с помощью вильчатой структуры, реализуется у 7–14% особей в сомкнутом и разреженном древостое, на полянах и опушках, и у 25% особей, свободно растущих на пойменном лугу. У остальных особей отмечены элементы полиархического плана организации. Ствол один или несколько раз раздваивается или разделяется на большее число осей, зачастую с образованием сложноорганизованных ложнодихотомических систем. Примеры таких систем будут рассмотрены ниже, при описании способа захвата горизонтального пространства кроной особи.

Проведенные в последнее время исследования архитектуры кроны у различных видов листопадных деревьев умеренного климата, независимо от их фитоценотической стратегии, показали, что крупные оси, образующие крону, способны регулярно раздваиваться (Kostina et al., 2016, 2022; Stamenov, 2023). Очевидно, что проявление различных вариантов полиархического плана организации ствола реализуется в различных почвенно-климатических условиях и может рассматриваться как неотъемлемая часть стратегии морфогенеза у *Q. robur*. Экологические условия обуславливают не саму принципиальную возможность раздвоения (или разделения по типу плейохазия) ствола, а скорее топологические особенности образующихся ложнодихотомических систем.

Более чем для 80% особей во всех местообитаниях характерно неустойчиво-моноподиальное нарастание ствола. К этой группе относятся и особи с элементами полиархического плана организации: до разделения на оси замещения ствол также нарастает неустойчиво-моноподиально. При данном типе нарастания ствол перевершинивается каждые несколько лет, при этом побег, перевершинивающий предыдущий, незначительно (на 5–10°) отклоняется от направления роста моноподиально нарастающего участка ствола. У ствола сохраняется в целом «ровный» геометрический контур. Менее чем у 3% особей ствол нарастает моноподиально, не перевершиниваясь. У 15–20% особей в пределах разреженного древостоя и на его опушках и менее чем у 8% особей в остальных местообитаниях ствол перевершинивается каждые 1–2 года, при этом его контур имеет «волнообразный» вид. Неустойчиво-моноподиальное нарастание у ствола *Q. robur* можно рассматривать в качестве видоспецифического признака (Serebryakov, 1962).

С учетом характера нарастания и выраженности элементов полиархического плана организации были выделены следующие варианты строения ветвей от ствола:

1. Ветвь нарастает в целом неустойчиво-моноподиально. Отдельные участки (до трети от общей длины ветви) могут нарастать симподиально. На ветви могут образовываться единичные вильчатые структуры. Оси, замещающие ветвь, растут в том же направлении, что и ветвь ниже вильчатой структуры (рис. 5.1).

2. Нарастание ветви сходно с вариантом 1. В разных частях ветви образуются крупные вильчатые структуры, часто с достаточно широким углом между осями. В результате пространство, занимаемое всей побеговой системой ветви, значительно увеличивается. В дистальной части обычно образуется серия последовательных неравновильчатых структур (рис. 5.2).

3. Осевая структура ветви образована главным образом симподиями с волнистым контуром. Уже в проксимальной части ветви могут образовываться неравновильчатые

структуры с прямым или тупым углом между осями. Оси в составе данных структур также нарастают симподиально, при этом в составе симподия формируются структуры в виде «лесенок» за счет того, что последующий побег направлен по отношению к предыдущему под углом, который близок к прямому. Ветвь сохраняет выраженное направление роста только в базальной части (рис. 5.3).



Рис. 5. Варианты строения ветвей у ствола у особей *Quercus robur* с учетом характера их нарастания и плана организации. Номера вариантов приведены в тексте.

Fig. 5. Variants of the structure of branches near the trunk in *Quercus robur* individuals, taking into account the nature of their growth and the plan of organization. The numbers of variants are given in the text.

Ветви II порядка регулярно формируются на восходящих ветвях от ствола, принадлежащих к варианту 1. В этом случае, как правило, на нижней стороне ветви от ствола располагается 2–4 ветви II порядка, которые имеют смешанное нарастание и в целом также восходящее направление роста. Ветви III порядка формируются нерегулярно, редко ветвятся и не играют значимой роли в построении скелета кроны. Ветви более высоких порядков представляют собой короткоживущие системы, которые нарастают преимущественно симподиально. На ветвях II и более высоких порядков регулярно образуются вильчатые структуры.

Мы проанализировали распределение вариантов ветвей в кроне исследуемых особей *Q. robur* (рис. 6). В сомкнутом древостое преобладают особи, крона которых образована ветвями варианта 1. Во всех более освещенных местообитаниях у значительной части особей крона состоит из ветвей вариантов 1 и 2, а на пойменном лугу такие особи абсолютно преобладают. Особи, крона которых содержит ветви всех трех вариантов, ветви второго или второго и третьего вариантов, составляют минимальную долю во всех местообитаниях.

Развитие особи в генеративном периоде онтогенеза включает не только процессы новообразования, но и отмирания и старения побеговых систем. По мере старения особи усиливаются процессы дезинтеграции (Antonova, Lagunova, 1999; Popov et al., 2019). В связи с этим структура нижних ветвей, заложенных на ранних стадиях онтогенеза дерева, в наибольшей степени демонстрирует данные процессы. Важно подчеркнуть, что на старение особи в целом или отдельных секторов ее кроны указывают не просто единичные или даже последовательные вильчатые структуры, а системный переход к образованию ложнодихотомических структур с симподиально нарастающими осями между «вилками».

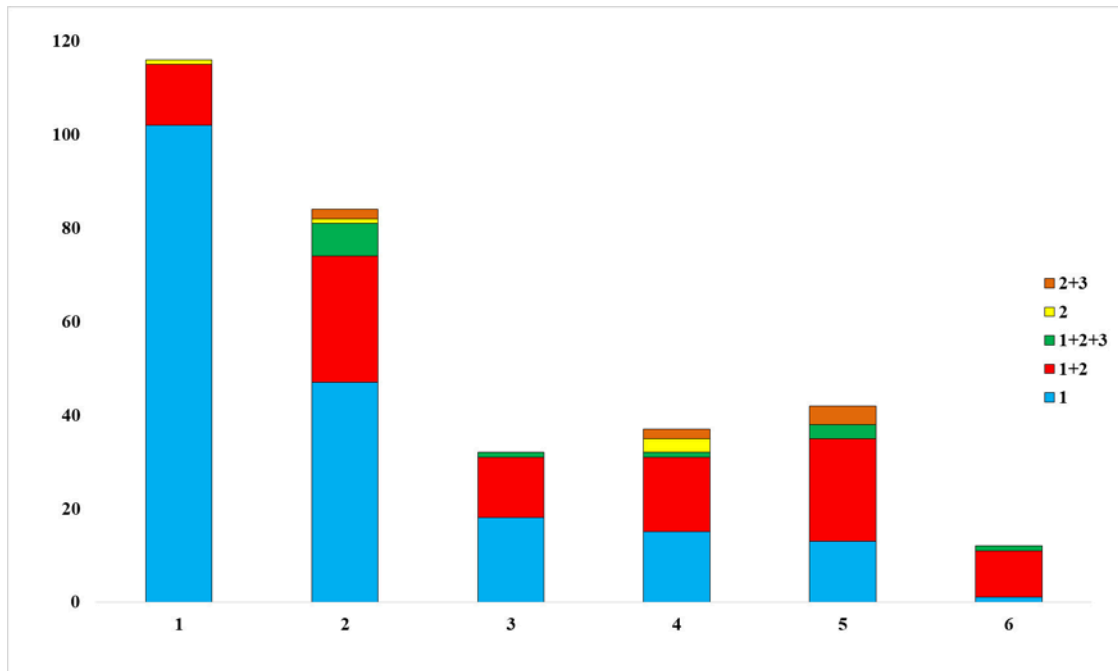


Рис. 6. Сочетания вариантов строения ветвей от ствола у особей *Quercus robur*. Номера вариантов приведены в тексте. Номера местообитаний см. в подписи к рис. 3.

Fig. 6. Combinations of variants of the structure of branches from the trunk in *Quercus robur* individuals. The numbers of variants are given in the text. For habitat numbers, see the caption to the fig. 3.

Способ захвата горизонтального пространства. Освоение пространства вокруг ствола, т.е. вширь, «по горизонтали», реализуется за счет двух основных типов осей: ветвей от ствола и систем, образующихся при раздваивании ствола. Поскольку для *Q. robur* довольно характерно регулярное проявление полиархического плана организации, мы систематизировали полиархические структуры на стволе с точки зрения их участия в захвате горизонтального пространства:

1. Одна или несколько вильчатых структур образуются в верхней половине или трети кроны. Оси замещения ствола в составе данных структур образуют узкую воронковидную структуру и растут в целом ортотропно. Длина ветвей от ствола в несколько раз превосходит расстояние между осями в составе вильчатой структуры. Поэтому именно ветви от ствола вносят основной вклад в захват пространства вокруг ствола.

2. В середине или нижней трети кроны на стволе образуется единичная вильчатая структура, из которого развиваются равнозначные по силе развития оси замещения ствола. Структура выглядит более «широкой», чем предыдущий вариант, однако захват пространства вокруг кроны, как и у варианта 1, осуществляется ветвями.

3. В середине кроны на стволе формируется первая вильчатая структура, оси которой впоследствии многократно (до 5 и более раз) разделяются на последовательные структуры. Оси замещения расходятся по диагонали. Образующаяся система играет основную роль в захвате пространства вокруг ствола в верхней половине кроны. В нижней половине кроны, ниже первой вильчатой структуры на стволе, пространство вокруг ствола захватывается ветвями.

4. На стволе образуется сходная с предыдущим вариантом система последовательных вильчатых структур. В отличие от предыдущего варианта, она играет основную роль в прирастании кроны в ширину. Система структур имеет форму от V-образной до широкого веера. Ветви образуются преимущественно на таких осях

замещения ствола, которые развиваются из третьей или четвертой по счету структуры. Длина ветвей в несколько раз меньше, чем общее расстояние между осями из вильчатых структур 3–4-го порядков.

Варианты 1–4 включают в себя элемент или группу элементов АМ Leeuwenberg (Halle et al., 1978). Единичные вильчатые структуры регулярно формируются на стволе у представителей родов *Acer*, *Betula*, *Quercus* (Kostina et al., 2016, 2022; Stamenov, 2021). Системы вильчатых структур (варианты 3 и 4) характерны для особей *Q. robur*, произрастающих в сомкнутых древостоях (Stamenov, 2021).

5. Ствол примерно в середине кроны образует первую неравновильчатую структуру. Последующие оси замещения разделяются в основном также неравновильчатыми структурами на ортотропные и плагиотропные оси. Более сильные оси чаще ортотропные, более слабые – плагиотропные. Углы между осями замещения близки к прямому, однако оси замещения более высоких порядков существенно «поворачивают» относительно осей более низких порядков. Захват пространства в по ширине происходит главным образом за счет ложнодихотомической системы из ортотропных и плагиотропных осей. Данная структура основана на последовательности элементов АМ Koriba (Halle et al., 1978).

6. Ствол особи состоит из серии неравновильчатых структур, которые в целом имеют V-образную форму. Функционально главная ось обладает зигзагообразным контуром, а более слабые оси принимают на себя функцию ветвей. Ветви в составе иерархически организованных участков ствола образуются редко и в 2–3 раза уступают по длине осям замещения из вильчатых структур.

Варианты 5 и 6 демонстрируют, что образование неравновильчатых структур приводит к формированию функциональных аналогов ветвей I порядка из более слабых осей вильчатой структуры. Чтобы подчеркнуть важность проявлений полиархического плана организации при формировании побегового тела *Q. robur* в генеративном периоде онтогенеза, мы специально отделили данный тип осей от ветвей, которые образуются при иерархическом плане организации.

С учетом направления роста ветвей от ствола от его основания к вершине были выделены следующие варианты расположения ветвей на стволе:

1. Снизу вверх по стволу/осям, замещающим ствол, в составе ветвей сокращается продолжительность плагиотропной фазы роста. Самые нижние ветви на 70–90% от своей общей длины могут состоять из участка с практически горизонтальным направлением роста. Выше по стволу протяженность плагиотропного участка резко сокращается, кроме того, угол, под которым отходит восходящий участок ветви, также сокращается от более старых ветвей к более молодым. В верхней трети-четверти ствола или замещающих его осей ветви зачастую отходят от него под углом 15°–20°.

2. На протяжении всего ствола/осей, замещающих ствол, ветви имеют угол отхождения 40°–50°. Ветви с более тупым или более острым углом практически не образуются.

Варианты 1 и 2 представляют собой дальнейшее развитие в генеративном периоде онтогенеза того типа габитуса, который наиболее характерен для *Q. robur* и других видов деревьев в условиях полного освещения (Razumovskiy, 1991; Bulanaya, 1993; Antonova, Sharovkina, 2011; Stamenov, 2021).

3. В первой половине ствола образуется ветвь, отходящая от ствола под углом 60°–80° и в 2–3 превышающая по длине остальные ветви кроны, фактически выступая за пределы ее границ.

4. В нижней или средней частях ствола или замещающих его осей формируются ветви, которые либо быстро переходят к ортотропному направлению роста, часто почти параллельно стволу, либо до половины своей длины растут под углом 40°–50°, после чего выпрямляются. Длина таких ветвей составляет до 60–90% от общей высоты особи, при этом они могут достигать вершины кроны. Если на стволе или замещающих его

осях образуется несколько ветвей с выраженным ортотропным вектором, фактически дублирующим ствол, то крона может принимать форму, близкую к соцветию «щиток». Как правило, ветви данного типа формируются на стволе последовательно: как поодиночке, так и 2–3 ярусами. Ветви данного типа характеризуются признаками частичных реитератов, т.е. таких ветвей, которые в определенной степени воспроизводят архитектуру всего дерева (Barthelemy, Caraglio, 2007). От осей, которые замещают ствол при образовании вильчатых структур, ветви, переходящие к ортотропному росту, отличаются тем, что формируются на иерархически организованном участке ствола. Их образование не связано с разделением ствола с помощью «вилки». При этом данные ветви могут значительно опережать по развитию оси в составе вильчатой структуры, замещающие ствол.

5. В кроне усиливается роль плагиотропных ветвей. По высоте зона с плагиотропными ветвями охватывает 40–70% протяженности кроны. Ветви длительно растут плагиотропно, в дистальной части выпрямляются.

6. В нижней и средней частях ствола образуются ветви сводчатой формы. В базальной части они имеют восходящее направление роста, затем образуют резкий или протяженный перегиб и переходят к «понижающему» направлению. Если ствол распадается на систему множественных вильчатых структур, а оси замещения ствола вносят большой вклад в освоение горизонтального пространства вокруг ствола, то «сводчатые» ветви могут формироваться и в верхней части кроны.

7. На стволе перемежаются восходящие и плагиотропные ветви. При этом у восходящих ветвей не наблюдается последовательного уменьшения угла, под которым отходит от ствола ветвь, в направлении вершины кроны.

Формирование плагиотропных ветвей в средней и верхней частях кроны можно рассматривать как адаптацию к локальным условиям повышенного затенения. Ветви, которые длительно растут в горизонтальном направлении, способны эффективно улавливать солнечную радиацию в условиях затенения (Antonova, Nikolaeva, 2002; Kazakova, Antonova, 2015).

8. Ветви отходят от ствола асимметрично. Данный вариант реализуется в условиях опушек при резком различии по условиям освещения между «наружной» и «внутренней» сторонами. В «наружную» сторону, в направлении опушки вверх по стволу происходит постепенный переход от плагиотропных к восходящим ветвям, в то время как на «внутренней» стороне ствола направление роста ветвей изменяется от восходящего по диагонали до ортотропного. Асимметрия усиливается при искривлении верхней части ствола и ее «повороте» в сторону освещенного пространства.

Ранее французские исследователи для визуализации сочетания различных параметров, определяющих конструкцию особи, использовали координатную сетку с двумя осями координат (Costes et al., 2006). Мы также представили сочетания вариантов реализации двух основных параметров, определяющих способ захвата особью горизонтального пространства, в виде координатной сетки (рис. 7).

Прежде всего обращает на себя внимание достаточно большое разнообразие сочетаний вариантов в большинстве местообитаний, за исключением местообитаний 3 и 6 (поляны внутри древостоя и крупные поляны/пойменный луг). Это подтверждает большой потенциал морфологической изменчивости вида (Tsarev et al., 2003). Кроме того, большой набор комбинаций вариантов как в сомкнутом древостое, так и в различных элементах горизонтальной мозаики древостоя (включая опушечные зоны), может отражать отклик кроны на световую неоднородность древостоя, которая возникает даже при достаточно высокой сомкнутости крон. В свою очередь, сниженное разнообразие вариантов на небольших и крупных полянах у деревьев-солитеров можно объяснить как раз большей однородностью условий. Важно обратить внимание на сочетания, реализующиеся в определенных условиях освещения, и на сочетания, не связанные с конкретными условиями. Так, только в сомкнутом древостое отмечены

сочетания 17 (в целом иерархический ствол и перемежающиеся плагиотропные и восходящие ветви), 26 и 28 (низко раздваивающийся ствол со сводчатыми либо асимметрично расположенными ветвями). Сочетание 17 вполне закономерно соответствует режиму освещения в местообитании: при существенном затенении часть ветвей может расти плагиотропно, что позволяет эффективнее приспособляться к недостатку солнечной радиации. Сочетания 26 и 28, напротив, в большей степени могут являться результатом совместного действия копытных животных (обгрызание подростка в раннем возрасте) или заморозков и локального светового пятна. Только при полном освещении (небольшая поляна внутри древостоя) отмечено сочетание 38 (хорошо развитая последовательность вильчатых структур на стволе и асимметрично расположенные ветви). В данном случае образование такой формы можно связать с тем, что в ходе онтогенеза особи радикально изменились условия освещения за счет выборочной рубки исходно сомкнутого древостоя. Только на опушках отмечены сочетания 36 (хорошо развитая последовательность вильчатых структур на стволе и ветви сводчатой формы), 51 и 56 (ствол, распадающийся на последовательности неравновильчатых структур из ортотропных и плагиотропных осей со сменой ветвей от плагиотропных до восходящих и с асимметричными ветвями соответственно). Вероятно, данные формы, особенно со сложными ложнодихотомическими системами из разнонаправленных осей, замещающих ствол, также хорошо отражают влияние неоднородности условий освещения на границе леса и открытого пространства.

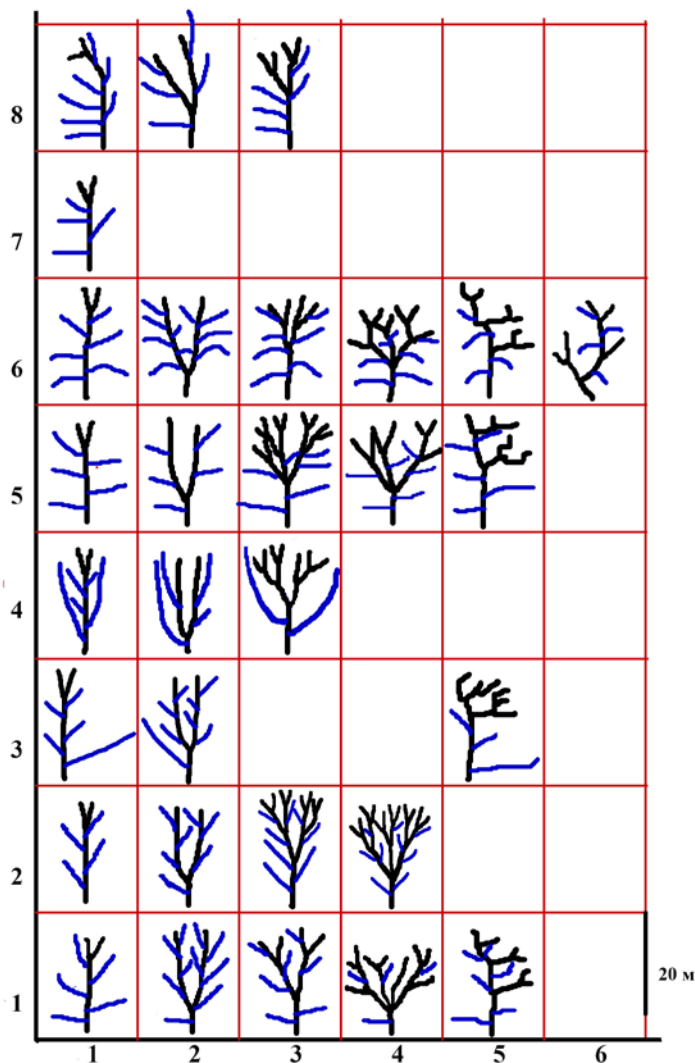


Рис. 7. Сочетания вариантов полиархических структур, образующихся на стволе, и вариантов расположения ветвей на стволе у особей *Quercus robur*. По оси абсцисс – полиархические структуры, по оси ординат – расположение ветвей. В ячейках размещены схемы сочетаний вариантов. Черным цветом показан ствол и замещающие его оси, синим цветом – ветви от ствола. Номера вариантов см. в тексте выше.

Fig. 7. Combinations of variants of polyarchic structures formed on the trunk and variants of the location of branches on the trunk in *Quercus robur* individuals. The x-axis shows polyarchic structures, the y-axis shows the location of branches. The schemes of combinations of variants are posted within the cells. The trunk and its replacement axes are shown in black, and the branches from the trunk are shown in blue. See the text above for the numbers of variants.

Мы проанализировали распределения сочетания вариантов полиархических структур на стволе и расположения ветвей на стволе (табл. 2).

Таблица 2. Распределение сочетаний вариантов полиархических структур, образующихся на стволе, и вариантов расположения ветвей на стволе у особей *Quercus robur* в исследованных местообитаниях

Table 2. Distribution of combinations of variants of polyarchic structures formed on the trunk and variants of the arrangement of branches on the trunk in *Quercus robur* individuals in the studied habitats

Сочетания вариантов	Местообитания					
	1	2	3	4	5	6
11	+	+	+	+	+	+
12	+	+		+		+
13		+		+		+
14	++	+	++	+	+	+
15			+	+		
16	+	+				
17	+					
18		+		+		
21	+	+	+	+	+	+
22	+	+				+
23	+				+	+
24	+	+	+	+	+	
25		+		+	+	
26	+					
28	+					
31		+	+	+	+	+
32	+		+			
34	+	+	+	+		
35		+			+	
36				+		
38			+			
41	+	+		+	+	
42	+	+			+	
45		+	+	+		
46		+		+	+	+
51					+	
53		+				
55		+			+	
56					+	
66	+				+	
Всего сочетаний	17	20	10	15	17	9

Примечание. Номера местообитаний см. в подписи к рис. 3. В номерах сочетаний вариантов первая цифра показывает номер варианта полиархической структуры на стволе, вторая цифра – номер варианта расположения ветвей на стволе. Номера вариантов даны в тексте. Один знак «+» означает, что сочетание вариантов отмечено

менее чем у 1/3 особей в местообитании. Знак «++» означает, что сочетание вариантов отмечено более чем у 1/3 особей в местообитании.

Note. See the caption to the figure for habitat numbers. 3. In the numbers of variant combinations, the first digit shows the number of the variant of the polyarchic structure on the trunk, the second digit shows the number of the variant of the arrangement of branches on the trunk. Variant numbers are given in the text. One “+” sign means that the combination of variants was observed in less than 1/3 of the individuals in the habitat. The “++” sign means that the combination of variants was observed in more than 1/3 of the individuals in the habitat.

Тем не менее, важно отметить, что отмеченные сочетания встречаются в исследованных местообитаниях по большей части единично либо составляют незначительную долю (менее 10–15%). Фактически же наиболее стабильным способом захвата пространства вокруг ствола у особей *Q. robur* в пойменной дубраве в целом, и в затененных, и в более освещенных местообитаниях выступает формирование ортотропных ветвей на стволе, у которого преобладает иерархический план организации. Данный способ захвата пространства вокруг ствола особенно актуален для сомкнутого затененного местообитания, поскольку способствует более рациональному использованию пространства при близком расположении особей. Обращает на себя внимание, что в исследованной нами дубраве у особей *Q. robur* преобладает стратегия роста ветвей навстречу большему количеству солнечной радиации, а не приспособления к доступному ее уровню. Крайним проявлением данной стратегии является переход ветви к строго ортотропному росту. В свою очередь, продолжительная фаза образования плагиотропных ветвей и формирование ложнодихотомических систем с плагиотропными осями, замещающими ствол, описаны у единичных особей.

В большинстве местообитаний примерно у 35–45% особей *Q. robur* на стволе образуются 1–3 ложные мутовки с 2–3 ветвями. В разреженном древостое и у свободнорастущих особей на пойменном лугу доля особей с ложными мутовками в составе ствола составляет 60–75%. У 10–12% особей ярус ветвей образован либо ложной мутовкой с четырьмя ветвями, либо сочетанием 2–3-побеговой ложной мутовки и 2–3 ветвей в верхней части материнского годичного побега. Таким образом, в более освещенных условиях ствол ветвится интенсивнее и образует ярусы ветвей, что описано и у других видов деревьев (Kazakova, Antonova, 2015).

Интересно сравнить полученные нами данные по Ярославской области с результатами исследований структуры кроны у генеративных особей *Q. robur* в пойменных дубравах соседней Костромской области (Dyatlov, 2006). В условиях Костромской области так же, как и в пойменной дубраве под Ярославлем, наибольшая плотность ветвления отмечена у свободнорастущих особей. При этом особи, растущие на пойменном лугу в Ярославской области, отличаются большей изменчивостью формы кроны по сравнению с особями на открытых пространствах в Костромской области. Угол, под которым ветви отходят от ствола, и их форма в дубраве в окрестностях Ярославля в большей степени связаны со световой обстановкой местообитания, чем в пойменных дубняках Костромской области. Описываемое автором (Dyatlov, 2006) загущение средней и верхней частей кроны в высокополнотных насаждениях, очевидно, функционально аналогично описываемым нами системам вильчатых структур, начинающимся от середины ствола.

На основании проведенных исследований можно составить следующий обобщенный «портрет» средневозрастных генеративных особей *Q. robur* в пойменных дубравах вблизи северной границы ареала. Перечислим те особенности строения, которые характерны для большинства особей во всех местообитаниях, независимо от локальных

условий освещения. Это одноствольное дерево с ортотропным стволом, который несколько раз разделяется на дочерние оси при помощи равновильчатых структур во второй половине кроны по высоте. Отрезки ствола между вильчатыми структурами нарастают преимущественно неустойчиво-моноподиально. По вертикальным и горизонтальным соотношениям в кроне, участию в составе кроны симподиально нарастающих ветвей с ложнодихотомическими структурами и по способу захвата горизонтального пространства, напротив, наблюдается достаточно большая изменчивость, связанная прежде всего с уровнем освещения. Следует отметить, что различия между местообитаниями по количественным отношениям общих признаков строения кроны у особей *Q. robur*, показанные на рис. 3 и 4, не всегда соответствуют различиям по разнообразию структур и их сочетаний между теми же местообитаниями. Это говорит о том, что у *Q. robur* реакция на изменения параметров среды носит не только количественный, но и качественный характер.

Хорошо известно высокое светолюбие *Q. robur* (Smirnova, Bobrovsky, 2004). С точки зрения формирования конструкции кроны это проявляется в увеличении разнообразия структур и вариантов их сочетаний по мере улучшения условий освещения. Наблюдаемое в сомкнутом древостое разнообразие вариантов конструкции может объясняться откликом даже на небольшие «световые пятна» в пологе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пойменной дубраве в окрестностях Ярославля в средневозрастном генеративном состоянии преобладают особи одноствольной жизненной формы с ортотропным стволом. С увеличением освещенности снижается отношение высоты прикрепления кроны к общей высоте особи и увеличивается ее ширина.

У большинства особей на стволе образуются единичные вильчатые структуры или их последовательности в средней и верхней частях ствола. План организации ствола у таких особей является иерархическим с элементами полиархического. Преобладают особи с неустойчиво-моноподиальным типом нарастания ствола и осей из вильчатых структур, замещающих ствол.

Выявлены различные сочетания полиархических элементов на стволе и последовательности расположения ветвей вдоль ствола. Наиболее распространенным является сочетание в целом иерархического ствола, на котором могут формироваться единичные вильчатые структуры, и ортотропных ветвей, способных достичь вершины кроны. Частота встречаемости данного сочетания снижается от сомкнутого древостоя к разреженным местообитаниям и пойменному лугу.

В сомкнутом древостое преобладают особи с неустойчиво-моноподиально нарастающими ветвями, в более разреженных местообитаниях увеличивается доля особей, у которых часть ветвей нарастает симподиально. Симподии особенно характерны для нижних ветвей.

Особи, растущие в более освещенных местообитаниях, образуют большее число ложных мутовок, чем в сомкнутом древостое. В условиях достаточного количества света у небольшой части особей формируются многопобеговые ложные мутовки.

В условиях пойменного ландшафта южнотаежной зоны на количественном уровне освещенность влияет на соотношения между вертикальными зонами кроны, приростом особи в высоту и ширину и интенсивность ветвления ствола. На качественном уровне количество доступной солнечной радиации оказывает влияние на встречаемость сочетаний элементов полиархического плана организации на стволе и характера расположения ветвей от ствола, а также на преобладающий тип нарастания ветвей от ствола.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» (регистрационный номер 1021060107217-0-1.6.19). Автор благодарит рецензента за ценные замечания и пожелания, способствовавшие улучшению статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Antonova, Fatianova] Антонова И.С., Фатьянова Е.В. 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны. — Бот. журн. 101(6): 628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X>

[Antonova, Lagunova] Антонова И.С., Лагунова Н.Г. 1999. О модульной организации некоторых групп высших растений. — Журн. общ. биол. 1: 49–59.

[Antonova, Nikolaeva] Антонова И.С., Николаева Н.В. 2002. Особенности структуры кроны *Frangula alnus* (Rhamnaceae). — Бот. журн. 87(10): 90–101.

[Antonova, Sharovkina] Антонова И.С., Шаровкина М.М. 2011. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа. — Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та. Сер. 3. Биология. 4: 52–62.

Barthélemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Ann. of Bot.* 99: 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>

[Bulanaya] Буланая М.В. 1993. Архитектурные модели и жизненные формы черемухи обыкновенной. — В кн.: Жизненные формы: онтогенез и структура. Межвузовский сб. науч. трудов. М. С. 25–29.

[Chistyakova] Чистякова А.А. 1988. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 93(6): 93–105.

Costes E., Lauri P. É., Regnard J. L. 2006. Analyzing Fruit Tree Architecture: Implications for Tree Management and Fruit Production. — *Horticultural Reviews*. 32: 61 p.

[Dobrynin, Komissarova] Добрынин А.П. Комиссарова М.Г. 2012. Самые северные дубравы России. Вологда. 188 с.

[Dyatlov] Дятлов В.В. 2006. Поливариантность структуры особей *Quercus robur* в условиях фитоценозов речных пойм некоторых районов Костромской области. — Вестник Костромского гос. ун-та им. Н.А. Некрасова. 4: 11–15.

Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — In: *L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre*. Montpellier. P. 154–168.

[Eisenreich] Эйзенрейх Х. 1959. Быстрорастущие древесные породы. М. 1959. 508 с.

Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: An overview. — *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 1(2): 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>

Hallé, F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. 1978. *Tropical trees and architectural analysis*. Berlin, Heidelberg, New York. 445 p.

[Kazakova, Antonova] Казакова Н.Л., Антонова И.С. 2015. Форма кроны *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch в разных возрастных состояниях и экологических условиях естественных местообитаний. — Вестник Тверского гос. уни-та. Сер. Биология и экология. 3: 135–153.

[Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. 2016. Изучение кроны клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с позиций концепции архитектурных

моделей и реитерации. — Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о Земле. 26(4): 32–42.

[Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. 2022. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth. — Социально-экологические технологии. 12(3): 257–283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283>

[Lositsky] Лосицкий К.Б. 1981. Дуб. М. 101 с.

[Morozov] Морозов Г.Ф. 1949. Учение о лесе. М.; Л. 453 с.

[Nevidomov] Невидомов А.М. 2003. Проблема экологии пойменных лесов Волжского бассейна как важнейшая составная часть в решении общей экологической проблемы Волги. — Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 5: 26–35.

[Nikolaeva, Savchuk] Николаева С.А., Савчук Д.А. 2013. Морфологические формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект. — Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2(22): 101–114.

[Novoseltsev, Bugaev] Новосельцев В.Д., Бугаев В.А. 1985. Дубравы. М. 214 с.

[Nuzhdin, Guseva]. Нуждин Б.В., Гусева О.А. 2008. География Ярославской области. Учебное пособие. Ярославль. 120 с.

[Opredelitel...] Определитель растений Ярославской области. 1961. Ярославль. 497 с.

[Popov et al.] Попов А.Г., Горошкевич С.Н., Хуторной О.В. 2019. Стелющиеся биоморфы в семействе Сосновые как продукт номогенеза и конвергенции. — Вестник Поволжского гос. технологич. ун-та. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 3(43): 73–89. <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2019.3.73>

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. 25(2): 97–117.

[Rastitel'nost'...] Растительность европейской части СССР. 1980. Л. 429 с.

[Razumovskiy] Разумовский Ю. В. 1991. Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе. — Биол. науки. 8: 151–160.

[Semenishchenkov] Семенищенков Ю.А. 2020. Экологические эффекты в формировании флористического состава и их отражение в синтаксономии пойменных дубрав бассейна верхнего Днепра. — Растительность России. 39: 26–46. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.26>

[Serebryakov] Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.

[Smirnova, Bobrovsky] Смирнова О.В., Бобровский М.В. 2004. Дуб-кочевник. — Природа. 12: 26–30.

[Stamenov] Стаменов М.Н. 2021. Архитектура кроны дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в генеративном периоде онтогенеза в фитоценозах северной лесостепи Тульской области. — Разнообразие растительного мира. 2(9): 5–39. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2021-2-5>

[Stamenov] Стаменов М. Н. 2023. Организация кроны у генеративных особей *Quercus robur* L. на западных отрогах Приволжской возвышенности. — Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 4: 3–16. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2023-4-1>

[Tsarev et al.] Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. 2003. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник. М. 520 с.

CROWN ARCHITECTURE OF MATURE *QUERCUS ROBUR* L. (FAGACEAE) TREES IN A FLOODLAND OAK GROVE NEAR THE NORTHERN BORDER OF THE AREA (YAROSLAVL REGION)

© 2024 M.N. Stamenov

*Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS
10, Komzin Str., Togliatti, 445003
e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru*

Abstract. The structural organization of the crown has been studied in middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L., growing in a floodplain oak grove with a horizontal mosaic of the forest stand on the right bank of the river Volga in the vicinity of Yaroslavl. In total, 312 individuals of the one trunk and a few trunk life forms were studied. Quantitative relationships between the vertical zones and branches and trunk in the crown, direction of growth, growth, plan of organization and pattern of branching of the trunk and the largest and longest-lived branches from the trunk were analyzed. It has been established that in the studied cenopopulation, individuals with an orthotropic trunk predominate, the organization plan of which is hierarchical with polyarchic elements. The trunk and the axes that replace the trunk are characterized mainly by unstable monopodial growth. A wide variety of options for the combination of polyarchic elements on the trunk and the patterns of direction of the branches from the trunk are described. In a closed tree stand, the most common variant is that with a trunk with single fork structures, which forms branches that have an almost vertical growth direction. As light levels increase, the variety of options increases. In more illuminated habitats, the height of the crown attachment of individuals decreases, the ratio of the crown width to the height of the individual increases, the proportion of branches with a significant participation of sympodia and pseudodichotomous structures increases, and a larger number of pseudowhorls are formed on the trunk.

Key words: *Quercus robur* L., biomorphology, axis of a visible branching order, plan of organization, growth habit, trunk, branch from the trunk, Yaroslavl region.

Submitted: 18.06.2024. **Accepted for publication:** 10.11.2024.

For citation: Stamenov M.N. 2024. Crown architecture of mature *Quercus robur* L. (Fagaceae) trees in a floodland oak grove near the northern border of the area (Yaroslavl region). — Phytodiversity of Eastern Europe. 18(4): 201–220. DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-4-201-220

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences “Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems of the Volga Basin” (registration number 1021060107217-0-1.6.19). The author thanks the reviewer for the valuable comments and suggestions that have helped to improvement of the article.

REFERENCES

- Antonova I.S., Fatianova E.V. 2016. On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees. — *Bot. Zhurn.* 101(6): 628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X> (In Russ.).
- Antonova I.S., Lagunova N.G. 1999. On modular organization of some groups of plants. — *Zhurn. Obshch. Biol.* 1: 49–59. (In Russ.).
- Antonova I.S., Nikolaeva N.V. 2002. Peculiarities of crown structure of *Frangula alnus* (Rhamnaceae). — *Bot. Zhurn.* 87 (10): 90–101. (In Russ.).
- Antonova I.S., Sharovkina M.M. 2011. Some structural features of shoot systems and crowns of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. on the continental climate under different biotope conditions. — *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gos. un-ta. Ser. 3. Biologiya.* 4: 52–62. (In Russ.).
- Barthélemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Ann. of Bot.* 99: 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Bulanaya M.V. 1993. Arkhitekturnye modeli i zhiznennye formy cheremukhi obyknovnoy [Architectural models and life forms of *Prunus padus* L.]. — In: *Zhiznennye formy: ontogenez i struktura. Mezhvuzovskiy sbornik nauchnykh trudov.* Moscow. PP. 25–29. (In Russ.).
- Chistyakova A.A. 1988. The life forms and their spectra as indicators of the species state in cenosis (deciduous trees as example). — *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy.* 93(6): 93–105. (In Russ.).
- Costes E., Lauri P. É., Regnard J. L. 2006. Analyzing Fruit Tree Architecture: Implications for Tree Management and Fruit Production. — *Horticultural Reviews.* 32: 61 p.
- Dobrynin A.P., Komissarova M.G. 2012. Northernmost oak forests of Russia. Vologda. 188 p. (In Russ.).
- Dyatlov V. V. 2006. Polyvariantnost' struktury osobey *Quercus robur* v usloviyakh fitotsenozov rechnykh poym nekotorykh rayonov Kostromskoy oblasti [Polyvariance of structure of *Quercus robur* individuals in terms of phytocenoses of floodplains in some districts of Kostroma oblast.]. — *Vestnik Kostromskogo gos. un-ta im. N.A. Nekrasova.* 4: 11–15. (In Russ.).
- Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — In: *L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre.* Montpellier, P. 154–168.
- Eisenreich H. 1959. Bystrorastushchie drevesnye porody [Schnellwachsende Holzarten]. Moscow. 508 p. (In Russ.).
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: An overview. — *Russian Journal of Ecosystem Ecology.* 1(2): 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
- Hallé, F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. 1978. *Tropical trees and architectural analysis.* Berlin, Heidelberg, New York. 445 p.
- Kazakova N.L., Antonova I.S. 2015. The crown shape of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch under the different age stages and ecological conditions in natural habitats. — *Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser. Biologiya i Ekologiya.* 3: 135–153. (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2016. The crown structure of *Acer negundo* L. as viewed from the standpoint of the concept of architectural models and reiteration. — *Vestnik Udmurtskogo un-ta. Biologiya. Nauki o Zemle.* 26 (4): 32–42. (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Abakarova S.G. 2022. Constructive organization of *Betula pendula* Roth. — *Sotsialno-ekologicheskie tekhnologii.* 12(3): 257–283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283> (In Russ.).

Lositskiy K.B. 1981. Dub [Oak]. Moscow. 101 p.

Morozov G. F. 1949. Uchenie o lese [Doctrine of a forest]. Moscow; Leningrad. 453 p.

Nevidomov A.M. 2003. Ecology Problem of Flood Plain Forests in the Volga Basin as Important Constituent in Solving General Ecological Problem of the Volga. — Izvestiya Vysshikh uchebnykh zavedeniy. Lesnoy Zhurnal. 5: 26–35. (In Russ.).

Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. 2013. Morphological forms of siberian stone pine trees (*Pinus sibirica* Du Tour) in high altitudinal forests of Severo-Chuisky range: 1. Morphological aspect. — Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya. 2 (22): 101–114. (In Russ.).

Novoseltsev V.D., Bugaev V.A. 1985. Dubravy [Oak forests]. Moscow. 214 p.

Nuzhdin B.V., Guseva O.A. 2008. Geografiya Yaroslavskoy oblasti. Uchebnoe posobie [Geography of Yaroslavl' region. A tutorial]. Yaroslavl. 120 p. (In Russ.).

Opredelitel rasteniy Yaroslavskoy oblasti. 1961. [Plant key of the Yaroslavl region] Yaroslavl. 497 p. (In Russ.).

Popov A.G., Goroshkevich S.N., Khutornoy O.V. 2019. The prostrate biomorphes in pine family as a product of nomogenesis and convergence. — Vestnik Povolzhskogo gos. tekhnologicheskogo un-ta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopolzovanie. 3 (43): 73–89. <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2019.3.73> (In Russ.).

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. 25(2): 97–117.

Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR. 1980. [Vegetation of the European part of the USSR.]. Leningrad. 429 p. (In Russ.).

Razumovskiy Yu. V. 1991. Osobennosti razvitiya lipy *Tilia cordata* Mill. v gorode [Features of the development of *Tilia cordata* Mill. in the city.] — Biol. nauki. 8: 151–160. (In Russ.).

Semenishchenkov Yu. A. 2020. Ecological effects in the formation of floristic composition and their reflection in the syntaxonomy of floodplain oak forests of the upper Dnieper basin. — Rastitel'nost' Rossii. 39: 26–46. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.26> (In Russ.).

Serebryakov I. G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russ.).

Smirnova O.V., Bobrovsky M.V. 2004. Dub-kochevnik [Oak the Nomade] — Priroda. 12: 26–30. (In Russ.).

Stamenov M.N. 2021. Crown architecture of *Quercus robur* L. in the reproductive period of ontogenesis in phytocoenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region. — Raznoobrazie rastitel'nogo mira. 2 (9): 5–39. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2021-2-5> (In Russ.).

Stamenov M.N. 2023. Crown organization in reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the western spurs of the Volga upland. — Izv. vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Yestestvennyye nauki. 4: 3–16. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2023-4-1> (In Russ.).

Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V. 2003. Breeding and Reproduction of Forest Tree Species. The textbook for high schools. Moscow. 520 p. (In Russ.).