

ОБЗОР БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ РОССИИ

© 2025 М.Н. Стаменов

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

Аннотация. Обобщены публикации отечественных исследователей второй половины XX века, посвященные онтогенезу и экологической морфологии древесных растений. Рассмотрены 15 лесообразующих видов деревьев. Установлено, что наиболее слабо изучены пионерные виды деревьев, а наиболее полно – *Pinus sibirica* и *Quercus robur*. У всех видов недостаточно описана изменчивость габитуса в пределах экологической амплитуды и в различных частях ареала. Перспективным представляется охват слабоизученных видов и ранее не рассмотренных вариантов экологических условий, проведение комплексных междисциплинарных исследований и разработка математических моделей морфогенеза кроны.

Ключевые слова: экологическая морфология, онтогенез, биоморфология, история ботаники.

Поступила в редакцию: 22.05.2025. **Принято к публикации:** 30.08.2025.

Для цитирования: Стаменов М.Н. 2025. Обзор биоморфологических исследований основных лесообразующих видов России. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(3): 312–328. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-312-328

ВВЕДЕНИЕ

Начиная с работ И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1952, 1962), в отечественной науке стали проводиться систематические исследования жизненных форм и в целом макроструктуры растений, выделившиеся в целостное интегральное направление – экологическую морфологию растений, или биоморфологию (Khokhryakov, 1975). Больше чем за полвека развития новой научной дисциплины вышло большое число публикаций, посвященных различным аспектам строения кроны и ее преобразований в ходе индивидуального развития у целого ряда видов деревьев, естественно произрастающих на территории бывшего СССР. Более того, сложилось несколько подходов к анализу количественных и качественных параметров организации габитуса растений. В связи с этим кажется вполне своевременным подвести промежуточные итоги биоморфологических исследований лесообразующих видов деревьев на территории России и оценить перспективы дальнейшего изучения структуры кроны и онтоморфогенеза деревьев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данном обзоре мы решили охватить публикации по лесообразующим видам деревьев России. Их перечень приведен в Национальном Атласе [Natsional'nyi atlas, 2021]. Мы рассматривали только такие виды, для которых площадь образуемых ими древостоев превышает 1 млн га по данным на 2003 г. [Natsional'nyi atlas, 2021]. Для родов *Picea*, *Larix*, *Betula* обзор проведен по видам, населяющим Европейскую и Азиатскую части страны. В родах *Fagus* и *Alnus* рассмотрены виды *F. sylvatica* и *A. glutinosa* соответственно. Всего рассмотрено 15 видов, приведенных ниже

- 1) Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.);
- 2) Сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica* Du Tour);
- 3) Ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Н. Karst.);

- 4) Ель финская (*Picea ×fennica* (Regel) Kom.);
- 5) Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.);
- 6) Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.);
- 7) Лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.);
- 8) Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.);
- 9) Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.);
- 10) Бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky);
- 11) Липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.);
- 12) Берёза повислая (*Betula pendula* Roth);
- 13) Береза Эрмана (*Betula ermanii* Cham.);
- 14) Осина (*Populus tremula* L.);
- 15) Ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.).

При выборе литературы для составления обзора встал вопрос о том, насколько широко нужно трактовать биоморфологические исследования. По таким видам, как, например, *P. sylvestris*, опубликована обширная литература, которая формально затрагивает вопросы количественных преобразований в кроне, но фактически рассматривает изменение высоты дерева, диаметра ствола и ряда других показателей вне связи со структурой кроны, биологическим возрастом особи и иерархией ее побеговых систем. Такие публикации отражают результаты лесоводственных (Vais, 2011; Tikhonova, 2012; Ivanov et al., 2019) либо эколого-биохимических исследований (Konovalov et al., 2001; Ivanov et al., 2014; Freiberg, Stetsenko, 2017). Поэтому в настоящем обзоре мы рассматриваем работы в пределах двух больших направлений, сложившихся в отечественной науке во второй половине XX века:

1) Популяционно-онтогенетическое. В соответствии с концепцией дискретного описания онтогенеза, сформулированной в трудах Т.А. Работнова (Rabotnov, 1950) и А.А. Уранова (Uranov, Smirnova, 1969), развитие растения описывается через набор онтогенетических состояний, каждое из которых характеризуется определенным соотношением процессов новообразования и отмирания. Естественно, детализируя протекание онтогенеза, исследователи уделяют внимание и внешнему облику растения в каждом онтогенетическом состоянии. Прежде всего их интересуют морфометрические показатели особи (высота общая и прикрепления кроны, диаметр ствола, радиус кроны). Также учитывается ряд качественных (форма кроны, интенсивность растрескивания коры) и физиологических (интенсивность дыхания и фотосинтеза) параметров. Тем не менее, анализ жизненной формы и побеговых систем особи в рамках описания онтогенеза имеют подчиненное значение.

2) собственно биоморфологическое. Основоположителем данного направления является И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1962). Он проделал огромную работу по систематизации подходов к классификации жизненных форм у различных исследователей и предложил собственную классификацию. Подход И.Г. Серебрякова к упорядочиванию разнообразия жизненных форм заключается в том, что ведущим признаком, определяющим габитус растения, названа продолжительность жизни главной оси растения. Описывая жизненные циклы деревьев и кустарников, автор выделяет четыре-пять периодов онтоморфогенеза, различающихся по степени доминирования главной оси в кроне. Последующие исследования биоморфологии деревьев в той или иной степени опираются на структурно-функциональное разграничение роли осей разных порядков в кроне дерева, впервые отчетливо сформулированное И.Г. Серебряковым (Serebryakov, 1962). В ходе дальнейшего развития в пределах данного направления сформировался ряд подходов:

а) выделение жизненных форм по направлению роста главной оси и ряду других признаков (формирование вторичной кроны, образование дополнительных осей). В соответствующих работах, как правило, не рассматриваются структурно-функциональные особенности побеговых систем, составляющих крону дерева.

б) выделение структурных единиц кроны разного ранга и анализ их соподчинения. В качестве отдельных системных целостностей рассматриваются оси разного видимого порядка или системы побегов, образованные материнским и боковыми побегами.

3) анализ морфогенеза годичного побега, включая строение почек и их дифференциацию вдоль побега, сезонный ритм роста побегов.

Приведенное деление является в некотором роде условным, особенно для собственно биоморфологического направления. Зачастую в рамках одного исследования сочетаются первый и второй, либо второй и третий подходы.

Обзор биоморфологических исследований построен по следующему принципу. Для каждого вида рассмотрена изученность в рамках популяционно-онтогенетического и собственно биоморфологического направлений. Перечисление работ начинается с упоминания вида И.Г. Серебряковым (Serebryakov, 1962). Далее приводятся данные по описанию онтогенеза. Затем последовательно анализируются работы по разнообразию жизненных форм, структурно-функциональной и иерархической организации побеговых систем, различным аспектам морфогенеза побегов. Данные блоки разбиты на отдельные абзацы.

В обсуждении сопоставлена изученность рассматриваемых видов деревьев по различным направлениям биоморфологических исследований и предложено авторское видение перспектив дальнейшего изучения габитуса деревьев.

В обзоре рассмотрены только русскоязычные публикации, вышедшие в печать в основном после публикации программных монографий И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1952, 1962). Исключения сделаны для тех более ранних работ, в которых рассмотрены принципиальные вопросы, касающиеся морфогенеза побегов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

***Pinus sylvestris*.** И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1962) выделяет в жизненном цикле *P. sylvestris* четыре возрастных периода, различающихся по степени выраженности, а затем и доминирования в кроне главной оси (ствола) и интенсивности роста ветвей. В общих чертах охарактеризовано нарастание ствола и ветвей в каждом возрастном периоде. Особое внимание автор уделяет коррелятивным отношениям между осями разных порядков, относя их к важнейшим факторам формирования кроны *P. sylvestris* в онтогенезе.

Последующие описания возрастных преобразований у данного вида выполнены уже с точки зрения дискретного подхода к описанию онтогенеза (Ontogeneticheskiy atlas, 2013; Evstigneev, 2014). В указанных работах для Московской, Тверской, Брянской областей и республики Марий Эл уточнены значения параметров и качественные признаки, характеризующих онтогенетические состояния в каждой категории жизненности. В «Онтогенетическом атласе» (Ontogeneticheskii atlas, 2013), кроме того, перечислены проявления морфологической (на примере строения корневой системы и шишек), анатомической (по структуре древесины), размерной и временной поливариантности *P. sylvestris*.

В работе по бассейну Северной Двины (Tarkhanov, Birjukov, 2013) авторы выделяют у *P. sylvestris* узко- и ширококронные формы. У них различаются геометрическая форма контура кроны и направление роста ветвей. При этом у узкокронной формы отмечены различные варианты контура кроны в зависимости от района произрастания. Классификацию жизненных форм у *P. sylvestris* можно найти в работе по морфоструктуре деревьев, произрастающих на песках о. Ольхон (Kasyanova, 2016). Автор отделяет «типичную» жизненную форму от т.н. «модификантов». Жизненные формы выделены по вегетативной подвижности растения, направлению роста главной оси и крупных ветвей, соотношениям между стволом и ветвями, числу главных осей, степени их погруженности в субстрат, выраженности асимметрии кроны. Установлена связь между экологическими условиями местообитания и вероятностью формирования в них соответствующих жизненных форм.

Конструкцию побегового тела *P. sylvestris* на примере произрастающих в Подмосковье и в заповеднике «Брянский лес» деревьев анализируют М.В. Костина и Н.С. Барабанщикова (Kostina, Barabanshchikova, 2017). Авторы отмечают наличие у *P. sylvestris* двух вариантов резервного побегообразования: из верхушечных почек брахибластов и боковых почек, расположенных на материнском побеге ниже мутовки боковых побегов (Kostina et al., 2020). Подчеркивается, что эти спящие почки сохраняют жизнеспособность непродолжительное время и играют незначительную роль в построении кроны. Была выявлена роль верхушечных почек брахибластов в восстановлении ветвей и ствола в случае различного рода повреждений ауксисбластов: из-за снегопада, млекопитающими и фитофагами, при обрезке кроны. Разнообразие систем побегов у рода *Pinus*, включая *P. sylvestris*, за один цикл видимого роста, или, по терминологии автора, моноритмических систем побегов (МСП), описывают Д.Л. Матюхин и М.В. Симахин (Matyukhin, Simakhin, 2020). Наконец, динамический и структурный подход к анализу развития побеговых систем вида совмещают И.С. Антонова и Р.А. Тертерян (Antonova, Terteryan, 1997; Antonova, Terterjan, 2000). На примере растущих на побережье Финского залива отдельно стоящих деревьев и особей в насаждениях разной степени

сомкнутости исследователи доказывают, что скорость роста оси зависит от ее порядка, времени образования, жизненности особи и уровня освещенности. Характер развития оси подчиняется следующим пяти фазам роста: малых приростов, увеличивающихся с возрастом приростов, стабильно максимальных приростов, быстро уменьшающихся приростов и стабильно малых приростов. М.В. Костина с соавторами показывает, что появление в составе скелетных осей генеративных побегов с мужскими стробилами и женскими шишками не приводит к смене способа нарастания осей (Kostina et al., 2022b).

***Pinus sibirica*.** Периодизация онтогенеза вида приведена для особей в сообществах юго-востока Западной Сибири (Nikolaeva et al., 2011). Выделено 11 возрастных состояний.

Разнообразие жизненных форм *P. sibirica* проанализировано в ряде крупных работ (Velisevich et al. 2013; Nikolaeva, Savchuk, 2014; Velisevich, Chernova, 2014; Nikolaeva, Philimonova, 2016). Важно отметить, что формирование габитуса изучено в различных физико-географических регионах Сибири, зачастую с контрастными экологическими условиями (верховые болота и высокогорья). Показаны направления морфогенеза у прямостоячих и стелющихся форм, а также сочетания элементов стланца, дерева и куста в кроне особи в зависимости от толщины снежного покрова или плотности сфагновых мхов (Velisevich et al. 2013, Velisevich, Chernova, 2014). Формирование спектра переходов от одноствольного дерева к стланнику в лесотундровом поясе гор Центрального Алтая исследователи в значительной степени объясняют отмиранием фрагментов ствола и крупных скелетных осей (Nikolaeva, Savchuk, 2014; Nikolaeva, Philimonova, 2016).

Анализом строения кроны *P. sibirica* на различных иерархических уровнях ее организации много лет плодотворно занимается коллектив ученых под руководством С.Н. Горошкевича (Goroshkevich, Velisevich, 2000; Goroshkevich, 2004, 2018; Velisevich et al., 2018). В их работах детально описана динамика роста побегов и осей в зависимости от их положения в кроне и биологического возраста дерева, рассмотрена роль спящих почек в образовании вторичной кроны. Весьма ценно, что авторы зонировать сектора кроны и части отдельных ветвей по расположению и типу генеративных побегов. Также следует отметить публикацию, в которой рассматривается формирование кроны после двух приёмов декапитации (Matveeva et al., 2020). Исследователи приводят данные по морфометрическим параметрам кроны (включая такие архитектурные характеристики, как угол прикрепления верхних боковых ветвей) после обрезки ствола (первая декапитация) и верхушек лидирующих осей (вторая декапитация).

Помимо работ С.Н. Горошкевича с соавторами, вопросу роли спящих почек в побегообразовании у *P. sibirica* также уделяет внимание М.В. Костина (Kostina et al., 2020). Показано, что у данного вида спящие почки, расположенные в верхней части побега, под мутовкой, дольше, чем у *P. sylvestris*, сохраняют жизнеспособность.

***Picea abies*.** Как и у *P. sylvestris*, И.Г. Серебряков также выделяет у *P. abies* четыре возрастных периода в развитии дерева (Serebryakov, 1962).

В рамках концепции дискретного описания онтогенеза возрастные преобразования кроны *P. abies* в Брянском Полесье анализирует А.М. Романовский (Romanovsky, 2001). Он отмечает, что в районе исследований *P. abies* не достигает постгенеративного периода. Также автор выделяет уровень повышенной жизненности.

Ю.Л. Цельникер анализирует значения морфометрических параметров, а также массы побегов и хвои в составе ветвей различных порядков с учетом их возраста (Tsel'niker, 1994). На основе проведенных измерений автор составляет эмпирическую модель структуры кроны, которая позволяет прогнозировать рост ветвей в зависимости от величины прироста главной оси.

Роль вторичного побегообразования в построении кроны у *P. abies* изучена М.В. Костиной и Н.С. Барабаншиковой (Kostina, Varabanshchikova, 2018). Установлено, что вторичная крона у этого вида не формируется, поскольку спящие почки не иницируются в основании ветвей I порядка. Появление побегов из спящих почек у *P. abies* происходит во время продолжающегося нарастания ветвей и обусловлено старением хвои и небольших ветвей II–V порядка. Поскольку в основании этих побегов также могут пробуждаться спящие почки, то со временем образуются разновозрастные структуры длиной до 0.8 м, которую авторы сравнивают с пучком. Помимо этого, М.В. Костина с соавторами анализируют роль генеративных побегов в конструктивной организации особей (Kostina et al., 2022b). Авторы показывают, что появление пазушных побегов с мужскими стробилами не влияет на характер нарастания скелетных осей. Образование на заключительных этапах формирования скелетных осей генеративных побегов с

женской шишкой приводит к смене способа нарастания оси с моноподиального на симподиальное.

Picea ×fennica. И.Г. Серебряков отмечает у данного вида образование узкой, вытянутой кроны в предгорьях и нижнем поясе Хибинских гор (Serebryakov, 1962). Формирование узкокронной формы вида он связывает с увеличением продолжительности жизни хвои в 2–3 раза по сравнению с равнинными местообитаниями.

Picea obovata. Онтогенез вида описан в условиях севера и северо-востока Европейской части России (Stavrova et al., 2017; Braslavskaya, Yefimenko, 2021). На Кольском полуострове исследователи выделяют в жизненном цикле *P. obovata* три стадии виргинильного состояния и описывают характеристики особи, перешедшей в постгенеративный период (Stavrova et al., 2017). Для темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника установлены соотношения между онтогенетическими состояниями и перспективами достижения особями подроста высоты генеративных деревьев (Braslavskaya, Yefimenko, 2021).

Larix sibirica. В работе по жизненным формам деревьев на песках о. Ольхон (Kasyanova, 2016) для *P. sylvestris* и *L. sibirica* описан общий набор габитусов. Деревья растут прямо вверх и под углом к поверхности почвы, крона имеет различную конфигурацию, симметрию относительно ствола и положение над субстратом, ствол в той или иной степени погребен под толщей песчаных наносов, наконец, дополнительные стволы различаются по силе развития.

Дифференциация побегов на брахи- и ауксибласты у *L. sibirica* рассмотрена в работах Ю.Л. Целникер (Tsel'niker, 1997; Pautova, 2002; Kostina et al., 2020). Исследование М.В. Костиной с соавторами показало, что брахибласты у данного вида функционально замещают спящие почки (Kostina et al., 2020).

Abies sibirica. Прохождение фаз онтогенеза с детальным и подробным описанием онтогенетических состояний в условиях Подмосковья дает Ю.Д. Нухимовская [Nukhimovskaya, 1971]. Как и у многих других видов деревьев, автор не обнаружила особи постгенеративного периода. Примечательно, что Ю.Д. Нухимовская зонировала крону по расположению женских шишек и мужских стробилов, описывает механизм полегания нижних ветвей и выделяет варианты формы кроны в зависимости от уровня освещения.

В работе М.В. Костиной с соавторами для деревьев *A. sibirica*, произрастающих в Главном ботаническом саду РАН (г. Москва), указывается, что спящие почки закладываются не в области почечного кольца, а в пазухах хвоинок. Авторы показывают, что реинтерационные комплексы, образующиеся из спящих почек, могут замещать скелетные оси, отходящие от ствола (Kostina et al., 2020).

Quercus robur. В своем классическом обзоре И.Г. Серебряков выделяет пять возрастных периодов в онтоморфогенезе *Q. robur* (Serebryakov, 1962). Прослежено развитие особи от сеянца через формирование кустовидной формы, затем формы дерева до ослабления роста главной оси и массового пробуждения спящих почек. Автор показывает различия в формировании кроны и роста осей разных порядков для контрастных условий освещения.

Дискретное описание онтогенеза *Q. robur* приводится для пойменных сообществ и сосновых лесов Брянского Полесья (Evstigneev, Korotkova, 2023, 2024). Авторам удалось обнаружить особи сенильного онтогенетического состояния. Рассмотрена интенсивность плодоношения у свободнорастущих деревьев. Возрастные перестройки кроны проанализированы в контексте ценотической роли особей каждого онтогенетического состояния.

Организацию весьма характерной для *Q. robur* жизненной формы «торчка», или, с точки зрения популяционной биологии растений, особи в квазисенильном онтогенетическом состоянии, подробно рассматривает О.В. Смирнова с соавторами (Smirnova et al., 1984). Очень детальную классификацию как габитуса, так и побеговых систем различного иерархического уровня у «торчков» и близких к ним форм, включая относительно редко изучаемые ветви от ствола, приводит в серии работ, выполненных в Жигулевских горах, Г.П. Белостоков (Belostokov, 1974, 1980, 1981, 1983). Особенно важно, что автор систематизирует разнообразие вариантов многолетнего основания (ксилоподия) у кустовидного подростка, выделяет возрастные фазы в морфогенезе подростка и оценивает возможности переходов между кустовидными и собственно «древесными» формами подростка. Кроме того, Г.П. Белостоков классифицирует побеговые системы низшего иерархического уровня с учетом их строения и функциональной роли в кроне, что фактически соответствует современному модульно-иерархическому подходу к описанию побегового тела растения. Результаты еще одного исследования по девиациям основной жизненной формы *Q. robur*, выполненного также в

Среднем Поволжье, вблизи восточной границы ареала вида, опубликованы в статье А.В. Ивановой и М.Т. Мазуренко (Ivanova, Mazurenko, 2013). Авторы описывают особенности строения и морфометрические признаки полустланцевых и стланцевых форм. Подчеркивается, что наблюдаемые отклонения факультативны, поскольку после снятия факторов стресса особи способны вернуться к основной форме роста.

Внутрикronовые соотношения между стволом и ветвями, вертикальное и горизонтальное зонирование кроны в различных типах пойменных древостоев Костромской области исследованы В.В. Дятловым (Dyatlov, 2006). Классификация типов кроны в зависимости от степени сохранности крупных скелетных ветвей и замещения их вторичной кроной предложена Н.Ф. Каплиной и Н.Н. Селочником для дубрав лесостепи Воронежской области (Kaplina, Selochnik, 2009). Авторы выделяют три типа кроны: раскидистая, зонтиковидная, узкокronная. Анализ строения двулетних и многолетних побеговых систем, ветвей разных порядков, а также классификация габитусов по направлению роста ветвей, наличию ложнодихотомических структур в кроне и пространственным отношениям между скелетными осями проводится М.Н. Стаменовым (Stamenov, 2016, 2020, 2021, 2023, 2024ab). Автор выделяет 3–4 типа организации кроны у виргинильных и молодых генеративных особей и до десяти путей их преобразования по мере достижения особями старого генеративного состояния. М.Н. Стаменов изучает организацию кроны в различных лесорастительных условиях в пределах всего ареала *Q. robur*.

Зонирование годичного побега и строение почек в различных его зонах описала Т.Н. Астапова (Astopova, 1954). Она выделяет т.н. венечные почки, составляющие вместе с апикальной почкой комплекс верхушки побега. Их наличие во многом определяет конструкцию кроны вида. Еще одно характерное свойство *Q. robur* – способность к полициклическому росту годичных побегов – рассматривает И.А. Грудзинская (Grudzinskaya, 1960, 1964). Она анализирует особенности регулярного побегообразования, к которому относит Ивановы и «скрытые» Ивановы побеги. В работе (Grudzinskaya, 1964) И.А. Грудзинской подведены определенные итоги изучения морфогенеза побегов *Q. robur*. В дальнейшем к вопросу разнообразия вариантов летнего побегообразования у данного вида возвращаются М.Н. Стаменов (2018) и М.В. Костина с соавторами (Kuznetsova et al., 2024). Вклад генеративных побегов в построение кроны *Q. robur* оценивают М.В. Костина с соавторами (2022b). Авторами было описано четыре варианта генеративных побегов. Генеративные побеги с женскими соцветиями могут входить в состав крупных скелетных осей, не меняя характер их нарастания.

***Tilia cordata*.** А.А. Чистякова описывает несколько путей онтогенеза у *T. cordata*: для особей семенного происхождения и для парциальных образований в составе сложных ксилоризомных индивидов (Chistyakova, 1979). Также она раскрывает механизм дезинтеграции сложных клоноподобных образований. Позднее Ю.В. Разумовский на примере зеленых зон г. Москва прослеживает трансформацию кроны *T. cordata* (Razumovsky, 1991). Автор выделяет в кроне несколько структурно-функциональных зон и детально описывает процессы развития составляющих их ветвей. Ю.В. Разумовским описано несколько путей онтоморфогенеза вида в городских условиях в зависимости от степени антропогенного стресса и сомкнутости насаждения. Трансформацию ксилоризомных образований в деревья разного уровня развития рассматривают Ю.В. Зайцева и И.С. Антонова (Zaitseva, Antonova, 2009).

Рассматривая конструктивную организацию кроны с позиций концепции архитектурных моделей, М.В. Костина с соавторами (Kostina et al., 2024a) выявили особенности формирования вторично выпрямляющихся скелетных осей. Было также установлено, что чередование в развитии ствола иерархической и полиархической фазы, так же, как и у *Q. robur*, приводит к формированию самых крупных и долговечных ветвей, реже к раздвоению ствола.

Разнообразие структурно-функциональных типов двулетних побеговых систем (ДПС) и их модификации в онтогенезе *T. cordata* описаны Ю.В. Зайцевой и И.С. Антоновой (Zaitseva, Antonova, 2019). Авторы отмечают, что в ходе индивидуального развития в кроне особи меняется соотношение между заполняющими, основными и ростовыми ДПС, а по мере старения усиливаются процессы дезинтеграции. Выявлены два пути развития тонкоствольного дерева с зонтиковидной кроной на ксилоризоме.

***Betula pendula*.** И.Г. Серебряков, описывая онтоморфогенез *B. pendula*, выделяет у нее те же возрастные периоды, что и у *Q. robur*: от появления одностебельного сеянца до формирования вторичной кроны (Serebryakov, 1962). При этом он отмечает значительно более раннюю кульминацию ростовых процессов у *B. pendula* по сравнению с *P. sylvestris*, *P. abies* и *Q. robur*.

Также автор анализирует причины плакуемости ветвей *B. pendula*, связывая их поникание с недоразвитием вторичной ксилемы.

Соотношение и сезонный ход роста побегов разных типов в составе осей последовательных порядков у произрастающих на залежах молодых особей *B. pendula* изучены Л.С. Ермоловой с соавторами (Ermolova et al., 2012). Авторы разделяют побеги на главный (в составе ствола), ростовые (ауксисбасты), латеральные. Отдельно рассмотрены силлептические побеги и брахисбасты. Авторы также отмечают быстрое формирование жизненной формы дерева и подчеркивают большую роль силлептических побегов в формировании фитомассы особи (Михалевская, Костина, 1997). В статьях М.В. Костиной с соавторами (Kostina et al., 2015, 2022a) крона деревьев изучена с точки зрения трех концепций: архитектурных моделей, реитерации и плана организации. Показано, что морфологическая пластичность вида обусловлена в основном формированием реитерационных комплексов и силлептическим побегообразованием. В дальнейшем авторы выявляют в кроне *B. pendula* проявления полиархического плана организации, которые обуславливают реализацию сложной архитектурной модели вида, основанной на модели Rauh и включающей элементы моделей Leeuwenberg и Koriba (Kostina et al., 2022a).

Структура и морфогенез удлинённых и укороченных вегетативных и генеративных побегов у *B. pendula* подробно описаны О.Б. Михалевской и М.В. Костиной (Mikhalevskaya, Kostina, 1997). В работе (Kostina et al., 2022b) показано различие между вкладом женских и мужских генеративных побегов в структуру кроны. Так, на основе генеративных побегов с женскими соцветиями развиваются короткоживущие симподиально нарастающие оси. В то же время генеративные побеги с мужскими соцветиями участвуют в построении крупных скелетных осей. Их появление отражается на изменении габитуса дерева.

***Populus tremula*.** Количественные признаки годичных побегов у молодых деревьев подробно проанализированы в статье М.В. Бобровского и Н.В. Бобровской (Bobrovsky, Bobrovskaya, 1998). Способность *P. tremula* к образованию Ивановых побегов отмечена М.Д. Даниловым (Danilov, 1948).

***Alnus glutinosa*.** Из работы М.В. Костиной с соавторами можно узнать, что для этого вида характерно силлептическое ветвление и формирование генеративных побегов может вызвать смену нарастания оси в том случае, если они развиваются из апикальной почки (Kostina et al., 2022b).

***Larix gmelinii*, *Fagus orientalis*, *Betula ermanii*.** Русскоязычные работы по онтогенезу и биоморфологии видов отсутствуют.

Отдельно следует отметить последнюю обзорную работу по применимости концепции архитектурных моделей к анализу конструктивной организации крон деревьев, произрастающих в умеренном поясе России (Kostina et al., 2024b). Сопоставление структуры побеговых систем изученных видов с архитектурными моделями, введенные французскими исследователями (Halle et al., 1978) для описания структуры крон у деревьев влажного экваториального климата показало, что ни по одной из этих моделей полного соответствия не наблюдается. В качестве альтернативы данным моделям М.В. Костина с соавторами предлагают шесть конструктивных комбинаций, учитывающих план организации, нарастание и направление роста главных осей, тип продольной симметрии годичного побега, периодичность плодоношения, роль генеративных побегов в построении кроны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего следует обратить внимание на пробелы в сведениях по онтогенезу и биоморфологии по двум важнейшим лесообразующим видам Азиатской части России – *Larix gmelinii* и *Betula ermanii*, а также по лесообразователю предгорных и горных лесов юга умеренного пояса (Предкавказье и горы Большого Кавказа) – *Fagus orientalis*. Остальные виды в тематическом отношении освещены достаточно неравномерно (табл.):

Таблица. Изученность онтогенеза и экологической морфологии основных лесообразующих видов России

Table. Study of ontogenesis and ecological morphology of the main forest-forming species of Russia

	Онтогенез Ontogenesis	Жизненные формы Life forms	Иерархия побеговых систем, конструктивная организация Hierarchy of the shoot systems, constructive organization	Строение, морфогенез и ритм развития побегов Structure, morphogenesis and rhythm of shoot development	Изменчивость в пределах ареала Variability within the area
<i>P. sylv.</i>	++	+	+	+	-
<i>P. sib.</i>	+	++	++	++	+
<i>P. ab.</i>	+	-	+	+	-
<i>P. f.</i>	-	+	-	-	-
<i>P. ob.</i>	++	-	-	-	+
<i>L. sib.</i>	-	+		++	-
<i>A. sib.</i>	+	+	-	+	-
<i>Q. r.</i>	+	++	++	++	+
<i>T. c.</i>	+	++	+	+	-
<i>B. p.</i>	+	-	+	+	-
<i>P. t.</i>	-	-	-	+	-
<i>A. g.</i>	-	-	-	+	-

Примечание: *P. sylv.* – *Pinus sylvestris*, *P. sib.* – *Pinus sibirica*, *P. ab.* – *Picea abies*, *P. f.* – *Picea ×fennica*, *P. ob.* – *Picea obovata*, *L. sib.* – *Larix sibirica*, *A. sib.* – *Abies sibirica*, *Q. r.* – *Quercus robur*, *T. c.* – *Tilia cordata*, *B. p.* – *Betula pendula*, *P. t.* – *Populus tremula*, *A. g.* – *Alnus glutinosa*.

Note: *P. sylv.* – *Pinus sylvestris*, *P. sib.* – *Pinus sibirica*, *P. ab.* – *Picea abies*, *P. f.* – *Picea ×fennica*, *P. ob.* – *Picea obovata*, *L. sib.* – *Larix sibirica*, *A. sib.* – *Abies sibirica*, *Q. r.* – *Quercus robur*, *T. c.* – *Tilia cordata*, *B. p.* – *Betula pendula*, *P. t.* – *Populus tremula*, *A. g.* – *Alnus glutinosa*.

Сразу остановимся на слабой изученности пионерных видов деревьев – *Betula pendula* и особенно *Populus tremula* и *Alnus glutinosa*. При этом разнообразие жизненных форм полноценно не описано ни у одного из данных видов. Единственное упоминание *Picea ×fennica* в контексте биоморфологической литературы мы находим у И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962), и то, скорее в сравнительном аспекте. На противоположном «полюсе» по охвату исследованиями находятся *Pinus sibirica* и *Quercus robur*. Важно отметить, что у данных видов не просто выявлены определенные наборы жизненных форм, но еще и проанализирована иерархическая организация побеговых систем кроны и ее динамика в ходе развития особи. Охват ареала и спектра экологических условий в целом недостаточный даже у *Pinus sibirica*, *Picea obovata* и *Quercus robur*. У остальных видов онтогенетические и биоморфологические исследования проводили без выраженной привязки к определенным почвенно-климатическим условиям либо без учета потенциальной географической изменчивости побеговых систем. Кроме того, даже если вид исследован в нескольких частях ареала, работы, в которых бы сравнивались качественные и количественные показатели строения кроны в разных экологических условиях отстоящих друг от друга географических локаций, либо отсутствуют, либо не ставят своей целью провести сравнение показателей в пределах ареала вида.

На основе краткого обзора отечественных исследований кроны дерева можно наметить следующие направления, или «точки роста» биоморфологии деревьев в России:

1. Расширение географии исследований с охватом всех основных вариантов местообитаний видов в пределах их ареалов. В этом направлении необходимо придерживаться нескольких принципов. Во-первых, выявлять тот вариант организации кроны, который преобладает в условиях биоэкологического оптимума вида. Во-вторых, определять экологический и географический диапазон, в пределах которого «оптимальная» конструкция особей не

претерпевает существенных изменений. В-третьих, устанавливать пределы отклонений от «нормы» архитектуры вида. Вот почему важно уделять внимание не только центральным и краевым, но и промежуточным зонам ареалов. В частности, исследуя вариабельность побеговых систем кроны у *Q. robur*, интересно установить, как соотносятся изменения в конструкции осей с уменьшением гидротермического коэффициента и усилением континентальности климата.

2. Сопряжение собственно сравнительно-морфологических исследований с популяционно-генетическими и экофизиологическими исследованиями. Сравнивая габитус деревьев из пространственно разделенных (тем более большими расстояниями) популяций, важно «отделять» влияние экологических факторов от различий в реализации генотипов. Кроме того, внешнее выражение морфогенеза дерева неизбежно коррелирует с осуществлением его физиологических функций.

3. Разработка математических моделей онтоморфогенеза кроны. Первые шаги в этом направлении сделаны И.С. Антоновой с соавторами (Seits, Antonova, 2012; Antonova, Bart, 2019). Данные исследователи работают преимущественно на уровне низших иерархических уровней кроны – двулетних побеговых систем (ДПС). Перспективным представляется моделирование и прогнозирование развития крупных единиц, таких как ствол и ветви от ствола.

Автор отдает себе отчет в том, что работа по первому и особенно по второму направлениям связана с большими финансовыми затратами и необходимостью планировать и координировать сложные междисциплинарные исследования. Поэтому отчасти их можно рассматривать в качестве средне-, а то и долгосрочной перспективы. Задачами ближайшего времени правильно было бы обозначить всестороннее изучение побеговых систем разного иерархического ранга (особенно ветвей от ствола) и охват тех видов деревьев, архитектура которых до сих пор слабо изучена.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен рецензенту за ценные советы и замечания по тексту рукописи. 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, Bart] Антонова И.С., Барт В.А. 2019. Зависимость строения побегов и побеговых систем от их положения в кроне *Ulmus glabra* (Ulmaceae). — Бот. журн. 104(2): 254–268. <https://doi.org/10.1134/S0006813619020029>
- [Antonova, Terteryan] Антонова И.С., Тертерян Р.А. 1997. Развитие побеговых систем у *Pinus sylvestris* (Pinaceae). — Бот. журн. 82(9): 39–56.
- [Antonova, Terteryan] Антонова И.С., Тертерян Р.А. 2000. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae). — Бот. журн. 85(1): 109–120.
- [Astopova] Астапова Т.Н. 1954. Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосковья. — Уч. зап. Московск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. 37: 135–155.
- [Belostokov] Белостоков Г.П. 1974. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae). — Бот. Журн. 59(4): 578–588.
- [Belostokov] Белостоков Г.П. 1980. Габитус кустовидного подроста древесных растений. — Бот. Журн. 65(3): 91–404.
- [Belostokov] Белостоков Г.П. 1981. Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений. — Бот. Журн. 66(1): 86–98.
- [Belostokov] Белостоков Г.П. 1983. Системы стеблеложения подроста древесных растений. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 88(1): 87–94.
- [Bobrovsky, Bobrovskaya] Бобровский М.В., Бобровская Н.Е. 1998. Структурно-функциональные элементы кроны и их пространственные отношения у *Acer platanoides* (Aceraceae) и *Populus tremula* (Salicaceae). — Бот. журн. 83(4): 114–125.

- [Braslavskaya, Yefimenko] Браславская Т.Ю., Ефименко А.С. 2021. Поливариантность развития подроста ели сибирской в темнохвойных лесах Северного Предуралья. — Лесоведение. 6: 627–644. <https://doi.org/10.31857/S0024114821060048>
- [Chistyakova] Чистякова А.А. 1979. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. — Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 84(1): 85–98.
- [Danilov] Данилов М. Д. 1948. О вторичных (Ивановых) побегах осины (*Populus tremula* L.). — Докл. Акад. Наук СССР. 61(3): 541–544.
- [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.
- [Ermolova et al.] Ермолова Л.С., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А. 2012. Морфологические особенности и сезонное развитие березы повислой в молодых древостоях на залежах. — Лесоведение. 6: 30–43.
- [Evstigneev] Евстигнеев О.И. 2014. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском Полесье. — Лесоведение. 2: 69–77.
- [Evstigneev, Korotkova] Евстигнеев О.И., Короткова Н.В. 2023. Онтогенез дуба черешчатого на пойменных лугах Брянского Полесья. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 8(2): 1–21. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-1>
- [Evstigneev, Korotkova] Евстигнеев О.И., Короткова Н.В. 2024. Поливариантность онтогенеза дуба черешчатого в сосняках Брянского Полесья. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 9(1): 33–63. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-3>
- [Freiberg, Stetsenko] Фрейберг И.А., Стеценко С.К. 2017. Влияние пестицидов на морфологию ствола сосны обыкновенной на Среднем Урале. — Лесоведение. 1: 39–44.
- [Goroshkevich] Горошкевич С.Н. 2004. Связь роста и сексуализации в развитии ветвей как фактор половой дифференциации популяции кедра сибирского. — Лесоведение. 6: 42–49.
- [Goroshkevich] Горошкевич С.Н. 2018. Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов. — Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 42: 140–159.
- [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): 110–122.
- [Grudzinskaya] Грудзинская И.А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. — Бот. журн. 43(7): 968–978.
- [Grudzinskaya] Грудзинская И.А. 1964. Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба (*Quercus robur* L.). — Бот. журн. 49(3): 321–337.
- Hallé, F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York. 445 p.
- [Ivanov et al.] Иванов Ю.В., Пашковский П.П., Карташов А.В., Иванова А.И., Савочкин Ю.В. 2014. Морфогенез осевых органов семян сосны и ели при действии света различного спектрального состава. — Вестник Московского гос. ун-та леса – Лесной вестник. 18(1): 110–116.
- [Ivanov et al.] Иванов В.В., Борисов А.Н., Петренко А.Е. 2019. Влияние густоты древостоя на формирование кроны и рост по диаметру сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). — Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 3(369): 9–16.
- [Ivanova, Mazurenko] Иванова А.В., Мазуренко М.Т. 2013. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области. — Бот. журн. 98(8): 1014–1030.
- [Kaplina, Selochnik] Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. 2009. Морфология крон и состояние дуба черешчатого в средневозрастных насаждениях лесостепи. — Лесоведение. 3: 32–42.
- [Kasyanova] Касьянова Л.Н. 2016. Разнообразие морфоструктуры деревьев на дюнных песках острова Ольхон (озеро Байкал). — География и природные ресурсы. 2: 78–84.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1975. Соматическая эволюция однодольных. М. 196 с.
- [Konovvalov et al.] Коновалов В.Н., Тарханов С.Н., Костина Е.Г. 2001. Состояние ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях азрального загрязнения. — Лесоведение. 6: 43–46.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова 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. — Сиб. экол. журн. 22(5): 710–724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505>
- [Kostina, Barabanshchikova] Костина М.В., Барабанщикова Н.С. 2017. Некоторые аспекты формирования кроны сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). — Социально-экологические технологии. 4: 27–42.
- [Kostina, Barabanshchikova] Костина М.В., Барабанщикова Н.С. 2018. Строение и формирование вторичной кроны у *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae). — Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 3: 233–246.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. 2020. Роль спящих почек в построении кроны у некоторых хвойных и лиственных видов деревьев умеренной зоны. — Сиб. экол. журн. 27(3): 344–357. <https://doi.org/10.15372/SEJ20200308>
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. 2022а. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth. — Социально-экологические технологии. 12(3): 257–283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283>
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.И., Ясинская О.И. 2022б. Особенности конструктивной организации деревьев умеренного пояса, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов. — Бот. журн. 107(7): 627–651. <https://doi.org/10.31857/S0006813622070067>
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.И., Стаменов М.Н. 2024а. Конструктивная организация кроны лесообразующих видов деревьев средней полосы Европейской России. — Бот. журн. 109(5): 460–475. <https://doi.org/10.31857/S0006813624050042>
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.И., Стаменов М.Н. 2024б. Архитектурные модели лесообразующих видов деревьев средней полосы Европейской части России. — Бот. журн. 109(10): 1031–1048. <https://doi.org/10.31857/S0006813624100065>
- [Kuznetsova et al.] Кузнецова А.Д., Костина М.В., Барабанщикова Н.С. 2024. Летнее побегообразование у *Acer platanoides* L., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall., *Salix caprea* L. — В сб.: Экологическая морфология растений. Материалы XI всерос. Конф. с междунар. участием, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М. С. 244–247.
- [Matveeva et al.] Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Гришлов Д.А., Гришлова М.В. 2020. Формирование кроны сосны кедровой сибирской после двух приемов декапитации. — Хвойные бореальной зоны. 38(1–2): 43–47.
- [Matyukhin, Simakhin] Матюхин Д.Л., Симахин М.В. 2020. Разнообразие побеговых структур у сосен (*Pinus* L.). — Естественные и технические науки. 11(149): 51–57. <https://doi.org/10.25633/ETN.2020.11.05>
- [Mikhalevskaya, Kostina] Михалевская О.Б., Костина В.Б. 1997. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. — Бюлл. ГБС. 174: 73–79.
- [Natsional'nyi atlas] Национальный Атлас (<https://nationalatlas.ru/tom3/356-357.html>). 2021. (Дата обращения – 22.05.2025)
- [Nikolaeva et al.] Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. 2011. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. — Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. 4(1): 3–22.
- [Nikolaeva, Philimonova] Николаева С.А., Филимонова Е.О. 2016. Жизненные формы *Pinus sibirica* (Pinaceae) в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай). — Растительный мир Азиатской России: Вестник Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН. 1(21): 16–23.
- [Nikolaeva, Savchuk] Николаева С.А., Савчук Д.А. 2014. О систематизации морфологических форм кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) в высокогорных лесах. — Вестник Алтайского гос. аграрн. ун-та. 2(112): 64–69.
- [Nukhimovskaya] Нухимовская Ю. Д. 1971. Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях Подмосковья. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 76(2): 105–112.
- [Ontogeneticheskii atlas] Онтогенетический атлас растений. 2013. Том 7. Йошкар-Ола. 364 с.
- [Pautova] Паутова Н. В. 2002. Структура кроны лиственницы сибирской. — Лесоведение. 4: 3–13.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та АН СССР им. В.Л. Комарова. Сер. III (Геоботаника). 6: 7–204.

- [Razumovsky] Разумовский Ю.В. 1991. Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе. — Биол. науки. 8: 151–160.
- [Romanovsky] Романовский А.М. 2001. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском Полесье. — Бот. журн. 86(8): 72–85.
- [Seits, Antonova] Сейц К.С., Антонова И.С. 2012. Структура изменчивости побегов в кроне древесного растения *Ulmus laevis* (Ulmaceae). — Бот. журн. 97(5): 593–613.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 390 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Smirnova et al.] Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. 1984. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толератности растений. — Журн. общ. биол. 45(2): 216–225.
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2016. Структурно-функциональное разнообразие и количественные признаки двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в различных условиях освещения в центре Европейской России. — Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. 1: 49–61.
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2018. Ритмологические и структурные особенности летнего побегообразования у *Quercus robur* L. — Известия Уфимского научного центра РАН. 1: 35–40.
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2020. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки. — Фиторазнообразие Восточной Европы. — 14(1): 66–90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>
- [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/10.22281/2686-9713-2021-2-5-39>
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2023. Архитектурная единица у молодых особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных лесах южной лесостепи Воронежской области. — Социально-экологические технологии. 13(2): 186–219. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219>
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2024a. Макроморфологические особенности особей *Quercus robur* L. в Александровском районе Оренбургской области. — Вопросы степеведения. 1: 48–59. <https://doi.org/10.24412/2712-8628-2024-1-48-59>
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2024b. Строение кроны у молодых особей дуба *Quercus robur* L. в различных сообществах южной тайги Нижегородского Заволжья. — Биосфера. 16(4): 450–461. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v16i4.958>
- [Stavrova et al.] Ставрова Н.И., Горшков В.В., Мишко А.Е. 2017. Онтогенез ели сибирской *Picea obovata* (Pinaceae) в малонарушенных северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах. — Бот. журн. 102(2): 163–185. <https://doi.org/10.1134/S000681361702003X>
- [Tarkhanov, Biryukov] Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю. 2013. Формовое разнообразие *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в бассейне Северной Двины. — Раст. ресурсы. 49(4): 481–490.
- [Tikhonova] Тихонова И.В. 2012. Морфоструктура ствола и кроны низкорослых деревьев *Pinus sylvestris* L. в условиях недостаточного увлажнения. — Хвойные бореальной зоны. 30(1-2): 174–179.
- [Tsel'niker] Цельникер Ю.Л. 1994. Структура кроны ели. — Лесоведение. 3: 34–44.
- [Tsel'niker] Цельникер Ю. Л. 1997. Структура кроны лиственницы. — Лесоведение. 3: 40–42.
- [Uranov, Smirnova] Уранов А.А., Смирнова О.В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 74(1): 119–134.
- [Vais] Вайс А.А. 2011. Закономерности изменения сбига стволов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с учетом морфологии дерева в условиях Западно-Сибирского Среднетаежного равнинного района. — Актуальные инновационные исследования: наука и практика. 4: 10–18.
- [Velisevich, Chernova] Велисевич С.Н., Чернова Н.А. 2014. Морфогенез жизненных форм *Pinus sibirica* (Pinaceae) на олиготрофных болотах юга Западной Сибири. — Бот. журн. 99(9): 988–1001.
- [Velisevich et al.] Велисевич С.Н., Хуторной О.В., Горошкевич С.Н. 2013. Морфогенез стелющихся и прямостоячих форм *Pinus sibirica* du Tour (Pinaceae) на интразональных границах распространения. — Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер.: Биология. 6(3): 275–289.

[Velisevich et al.] Велисевич С.Н., Попов А.В., Горошкевич С.Н. 2018. Структура кроны вегетативного потомства молодых и зрелых генеративных деревьев сосны кедровой сибирской. — Сиб. лесн. журн. 6: 69–79. <https://doi.org/10.15372/SJFS20180606>

[Zaitseva, Antonova] Зайцева Ю.В., Антонова И.С. 2009. Трансформация парциальных образований *Tilia cordata* Mill. в одноствольное дерево. — Вестник Тверского гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. 11: 100–103.

[Zaitseva, Antonova] Зайцева Ю.В., Антонова И.С. 2019. Побеговые системы *Tilia cordata* Mill. в различных возрастных состояниях. — В кн.: Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: материалы II междунар. научно-практической конф. С. 334–338.

REVIEW OF BIOMORPHOLOGICAL STUDIES OF THE MAIN FOREST-FORMING SPECIES OF RUSSIA

© 2025 M.N. Stamenov

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

Abstract. The article summarizes publications of Russian researchers of the second half of the 20th century devoted to the ontogenesis and ecological morphology of woody plants. Fifteen forest-forming tree species are considered. It is established that pioneer tree species are the least studied, while *Pinus sibirica* and *Quercus robur* are the most thoroughly studied. The variability of habitus within the ecological amplitude and in different parts of the range is insufficiently described for all species. Coverage of poorly studied species and previously unconsidered variants of ecological conditions, complex interdisciplinary research and development of mathematical models of crown morphogenesis seem promising.

Key words: ecological morphology, ontogenesis, biomorphology, history of botany.

Submitted: 22.05.2025. **Accepted for publication:** 30.08.2025.

For citation: Stamenov M.N. 2025. Review of biomorphological studies of the main forest-forming species of Russia. — Phytodiversity of Eastern Europe. 19(3): 312–328. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-312-328

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to the reviewer for valuable advice and comments on the text of the article. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga Basin RAS “Comprehensive assessment of the state of biological resources and monitoring of natural ecosystems of the Volga Basin” (FMRW-2025-0047), № 1024032600230-5-1.6.19.

REFERENCES

Antonova I.S., Bart V.A. 2019. Dependence of *Ulmus glabra* (Ulmaceae) shoots and shoots systems structure from their position in crown. — Bot. Zhurn. 104(2): 254–268. <https://doi.org/10.1134/S0006813619020029> (In Russ.).

Antonova I.S., Terteryan R.A. 1997. Development of shoot systems in *Pinus sylvestris* (Pinaceae). — Bot. Zhurn. 82(9): 39–56. (In Russ.).

[Antonova, Terterjan] Антонова И.С., Тертерян Р.А. 2000. On the structural organization of the *Pinus sylvestris* crown. — Bot. Zhurn. 85(1): 109–120. (In Russ.).

Astapova T.N. 1954. Rost i formirovanie pobegov duba v lesakh Podmoskov'ya [Growth and formation of oak shoots in the forests of Moscow region]. — Uch. Zap. Moskovsk. Gor. pedagogich. in-ta im. V.P. Potemkina. 37: 135–155. (In Russ.).

- Belostokov G.P. 1974. Morphological structure of the bush-like seedlings of *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae). — Bot. Zhurn. 59(4): 578–588. (In Russ.).
- Belostokov G.P. 1981. Age phases in morphogenesis of the juvenile woody plants. — Bot. Zhurn. 66(1): 86–98. (In Russ.).
- Belostokov G.P. 1983. Systems of stem pattern in wood plants regrowth. — Byull. MOIP. Otd. Biol. 88(1): 87–94. (In Russ.).
- Bobrovsky M.V., Bobrovskaya N.E. 1998. Description of structurefunctional elements of crowns and their spatial relationships in *Acer platanoides* (Aceraceae) and *Populus tremula* (Salicaceae). — Bot. Zhurn. 83(4): 114–125. (In Russ.).
- Braslavskaya T. Yu., Yefimenko A.S. 2021. Polyvariance of Siberian Spruce Undergrowth Development in Dark Coniferous Forests of the Northern Cis-Ural Region. — Lesovedenie. 6: 627–644. <https://doi.org/10.31857/S0024114821060048> (In Russ.).
- Chistyakova A.A. 1979. The great life cycle of *Tilia cordata* Mill. — Byull. MOIP. Otd. Biol. 84(1): 85–98. (In Russ.).
- Danilov M.D. 1948. O vtorichnykh (Ivanovykh) pobegakh osiny (*Populus tremula* L.) [About the lammas of *Populus tremula* L.]. — Dokl. Akad. Nauk SSSR. 61(3): 541–544. (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 conditions of phytocenoses of floodplains of some districts of Kostroma region]. — Vestnik Kostromskogo gos. un-ta im. N.A. Nekrasova. 4: 11–15. (In Russ.).
- Ermolova L.S., Gul'be Ya.I., Gul'be T.A. 2012. Morphological Features of the Structure and Seasonal Development of European White Birch in Young Stands on Laylands. — Lesovedenie. 6: 30–43. (In Russ.).
- Evstigneev O.I. 2014. Ontogenesis polyvariancy of Scotch pine in Bryansk Polesia. — Lesovedenie. 2: 69–77. (In Russ.).
- Evstigneev O.I., Korotkova N.V. 2023. Ontogeny of pedunculate oak in flood meadows of the Bryansk polesie. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 8(2): 1–21. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-1> (In Russ.).
- Evstigneev O.I., Korotkova N.V. 2024. Ontogeny polyvariance of pedunculate oak in pine forests of the Bryansk polesie. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 9(1): 33–63. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-3> (In Russ.).
- Freiberg I.A., Stetsenko S.K. 2017. Pesticide effect on the Scots pine trunk morphology in Central Urals. — Lesovedenie. 1: 39–44. (In Russ.).
- Goroshkevich S.N. 2004. Relationship between Shoot Growth and Sexualization as a Factor of Sexual Differentiation of *Pinus sibirica* Populations. — Lesovedenie. 6: 42–49. (In Russ.).
- Goroshkevich S.N. 2018. Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity. — Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya. 42: 140–159. (In Russ.).
- Goroshkevich S.N., Velisevich S.N. 2000. Struktura krony kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* du Tour) na generativnom periode ontogeneza [Crown structure of *Pinus sibirica* du Tour during the generative stage of ontogenesis]. — Krylovia. Sibirskiy bot. Zhurn. 2(1): 110–122. (In Russ.).
- Grudzinskaya I.A. 1960. Summer-shoot formation in trees and its classification. — Bot. Zhurn. 43(7): 968–978. (In Russ.).
- Grudzinskaya I.A. 1964. Some results of studies shoot ontogeny in the *Quercus robur* L. — Bot. Zhurn. 49(3): 321–337. (In Russ.).
- Hallé, F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York. 445 p.
- Ivanov Yu.V., Pashkovsky P.P., Kartashov A.V., Ivanova A.V., Savochkin Yu.V. 2014. Morfogenez osevykh organov seyantsev sosny i eli pri deistvii sveta razlichnogo spektral'nogo sostava [Morphogenesis of axial organs of pine and spruce seedlings under the influence of light of different spectral composition]. — Vestnik Moskovskogo gos. un-ta lesa – Lesnoy Vestnik. 18(1): 110–116. (In Russ.).
- Ivanov V.V., Borisov A.N., Petrenko A.E. 2019. Influence of Stand Density on Crown Formation and Growth along the Diameter of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). — Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Lesnoy zhurnal. 3(369): 9–16. (In Russ.).
- Ivanova A.V., Mazurenko M.T. 2013. Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (Fagaceae) in Samara region. — Bot. Zhurn. 98(8): 1014–1030. (In Russ.).

- Kaplina N.F., Selochnik N.N. 2009. Morphology of Crowns and *Quercus robur* State in Middle-Aged Forest-Steppe Plantations. — Lesovedenie. 3: 32–42. (In Russ.).
- Kasyanova L.N.. 2016. Morphostructural diversity of trees on dune sands of Olkon island (lake Baikal). — Geografiya i prirodnye resursy. 2: 78–84. (In Russ.).
- Khokhryakov A.P. 1975. Somaticheskaya evolyutsiya odnodol'nykh [Somatic evolution of Monocotyledons]. Moscow. 196 p. (In Russ.).
- Konovalov V.N., Tarkhanov S.N., Kostina E.G. 2001. Status of assimilative apparatus in Scots pine under air pollution. — Lesovedenie. 6: 43–46. (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Bitugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubakh A.M. 2015. Structural modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions. — Sib. Ekol. Zhurn. 22(5): 710–724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505> (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S. 2017. Some features of crone formation in common pine (*Pinus sylvestris* L.). — Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii. 4: 27–42. (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S. 2018. Structure and formation of the secondary crown at *Picea abies* (L.) Karst. — Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser. Biologiya i ekologiya. 3: 233–246. (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2020. Role of latent buds in crown architecture in coniferous and deciduous trees of the temperate zone. — Sib. Ekol. Zhurn. 27(3): 344–357. <https://doi.org/10.15372/SEJ20200308> (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Abakarova S.G. 2022a. Constructive organization of *Betula pendula* Roth. — Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii. 12(3): 257–283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283> (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Yasinskaya O.I. 2022b. Features of architectonic organization of trees of temperate belt caused by structure and dynamics of generative shoots development. — Bot. Zhurn. 107(7): 627–651. <https://doi.org/10.31857/S0006813622070067> (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Stamenov M.N. 2024a. Constructive organization of forest-forming tree species growing in the middle zone of European Russia. — Bot. Zhurn. 109(5): 460–475. <https://doi.org/10.31857/S0006813624050042> (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Stamenov M.N. 2024b. Architectural models of forest-forming tree species of the temperate zone of the European part of Russia. — Bot. Zhurn. 109(10): 1031–1048. <https://doi.org/10.31857/S0006813624100065> (In Russ.).
- Kuznetsova A.D., Kostina M.V., Barabanshchikova N.S. 2024. Summer shoot formation in *Acer platanooides* L., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall., *Salix caprea* L. — In: Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Materialy XI vsenos. Konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyashchyonnoy pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh. Moscow. P. 244–247. (In Russ.).
- Matveeva R.N., Butorova O.F., Grishlov D.A., Grishlova M.V. 2020. Formation crown cedar siberian pine after two prie decapitations. — Khvoynye boreal'noy zony. 38(1-2): 43–47. (In Russ.).
- Matyukhin D.L., Simakhin M.V. 2020. Variety of shooting structures in pine (*Pinus* L.). — Estestvennyye i tekhnicheskie nauki. 11(149): 51–57. <https://doi.org/10.25633/ETN.2020.11.05> (In Russ.).
- Mikhalevskaya O. B., Kostina V. B. 1997. Structure, development and silleptic branching of vegetative shoots in *Betula pendula* Roth. — Byull. GBS. 174: 73–79. (In Russ.).
- Natsional'nyi atlas (<https://nationalatlas.ru/tom3/356-357.html>). 2021. (accessed: 22 May 2025) (In Russ.).
- Nikolaeva S.A., Velisevich S.N., Savchuk D.A. 2011. Ontogeny of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* du Tour) in Southeastern West Siberian plain. — Zhurn. Sib. Fed. Un-ta. Biologiya. 4(1): 3–22. (In Russ.).
- Nikolaeva S.A., Philimonova E.O. 2016. *Pinus sibirica* (Pinaceae) living form at forest-tundra mountain ecotone in Severo-Chuisky range (the Altai mountains). — Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii: Vestnik Tsentral'nogo Sibirskogo botanicheskogo sada SO RAN. 1(21): 16–23. (In Russ.).
- Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. 2014. On systematization of Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* du Tour) morphological forms in high mountain forests. — Vestnik Altayskogo gos. agrarn. Un-ta. 2(112):64–69. (In Russ.).
- Nukhimovskaya Yu.D. 1971. The ontogenesis of *Abies sibirica* Ledeb. in the vicinity of Moscow. — Byull. MOIP. Otd. Biol. 76(2): 105–112. (In Russ.).

- Ontogeneticheskiy atlas rasteniy [The ontogenetic atlas of plants]. 2013. Vol. 7. Yoshkar-Ola. 364 p. (In Russ.).
- Pautova N. V. 2002. Crown structure of *Larix sibirica*. — *Lesovedenie*. 4: 3–13. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of the perennial herbal plants in the meadow coenoses]. — *Tr. Bot. in-ta AN SSSR im. V.L. Komarova. Ser. III (Geobotanika)*. 6: 7–204. (In Russ.).
- Razumovsky Yu.V. 1991. Osobennosti razvitiya lipy *Tilia cordata* Mill. v gorode [Features of development of *Tilia cordata* Mill. in urban area]. — *Biol. nauki*. 8: 151–160. (In Russ.).
- Romanovsky A.M. 2001. Variations of *Picea abies* (Pinaceae) life cycle in Bryansk woodlands. — *Bot. Zhurn.* 86(8): 72–85. (In Russ.).
- Seits K.S., Antonova I.S. 2012. The structure of shoot variability in the crown of a woody plant *Ulmus laevis* (Ulmaceae). — *Bot. Zhurn.* 97(5): 593–613. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of the vegetative organs of the Embriophytes. Moscow. 390 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomina I.I. 1984. Quasisenility as one of manifestations of phytocoenotic tolerance of the plants. — *Zhurn. Obshch. biol.* 45(2): 216–225. (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2016. Structural and functional diversity and quantitative parameters of two-year shoot systems of pregenerative individuals of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in different light conditions in the central part of European Russia. — *Vestnik Sankt-Peterburgskogo un-ta. Ser. 3. Biologiya*. 1: 49–61. (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2018. Rhythmological and structural features of the summer shoot formation in *Quercus robur* L. — *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN*. 1: 35–40. (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2020. Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in phytocenoses of the Upper and Middle Oka river. — *Fitoraznoobrazie Vostocnoy Evropy*. 14(1): 66–90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066> (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2021. Crown architecture of *Quercus robur* L. in the reproductive period of ontogenesis in phytocenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region. — *Raznoobrazie rastitel'nogo mira*. 2(9): 5–39. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2021-2-5-39> (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2023. Architectural unit in young individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and isular forests of the Southern forest-steppe of Voronezh region. — *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*. 13(2): 186–219. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219> (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2024a. Macromorphological features of individuals of *Quercus robur* L. in the Alexandrovsky district of the Orenburg region. — *Voprosy stepovedeniya*. 1: 48–59. <https://doi.org/10.24412/2712-8628-2024-1-48-59> (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2024b. Crown structure of young *Quercus robur* L. trees in different communities of Trans-Volga south taiga around Nizhniy Novgorod. — *Biosfera*. 16(4): 450–461. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v16i4.958> (In Russ.).
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Mishko A.E. 2017. Ontogeny of *Picea obovata* (Pinaceae) in old-growth northern taiga dwarf shrub-green moss pine-spruce forests. — *Bot. Zhurn.* 102(2): 163–185. <https://doi.org/10.1134/S000681361702003X> (In Russ.).
- Tarkhanov S.N., Biryukov S.Yu. 2013. Form diversity of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in Northern Dvina basin. — *Rast. res.* 49(4): 481–490. (In Russ.).
- Tikhonova I.V. 2012. Morfostruktura stvola i krony nizkoroslykh dereviev *Pinus sylvestris* L. v usloviyakh nedostatochnogo uvlazhneniya [Morphostructure of trunk and crown of low trees of *Pinus sylvestris* L. in conditions of insufficient moisture]. — *Khvoynye boreal'noy zony*. 30(1-2): 174–179. (In Russ.).
- Tsel'niker Yu.L. 1994. Struktura krony eli [The structure of the *Picea abies* crown]. — *Lesovedenie*. 3: 34–44. (In Russ.).
- Tsel'niker Yu.L. 1997. Struktura krony listvenitsy [The structure of the *Larix sibirica* crown]. — *Lesovedenie*. 3: 40–42. (In Russ.).
- Uranov A.A., Smirnova O.V. 1969. Classification and basic features of the development of perennial plant populations. — *Byull. MOIP. Otd. biol.* 74(1): 119–134. (In Russ.).

Vais A.A. 2011. Zakonomernosti izmeneniya sbega stvolov sosny obyknovennoy (*Pinus sylvestris* L.) s uchetom morfologii dereva v usloviyakh Zapadno-Sibirskogo Srednetaezhnogo ravninnogo rayona [Regularities in change of the Scots pine trunk rush with regard to the tree morphology in conditions of West Siberian middle taiga plain district]. — Aktual'nye innovatsionnye issledovaniya: nauka i praktika. 4: 10–18. (In Russ.).

Velisevich S.N., Chernova N.A. 2014. Morphogenesis of *Pinus sibirica* (Pinaceae) life-forms in oligotrophic bogs in the south West Siberia. — Bot. zhurn. 99(9): 988–1001. (In Russ.).

Velisevich S.N., Khutornoy O.V., Goroshkevich S.N. 2013. Morphogenesis of Upright and Prostrate Growth forms of *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae) at the Intrazonal Distribution Limits. — Zhurn. Sib. Fed. Un-ta. Ser.: Biologiya. 6(3): 275–289. (In Russ.).

Velisevich S.N., Popov A.V., Goroshkevich S.N. 2018. Crown structure of vegetative progeny of young and mature generative trees of the siberian stone pine. — Sib. Lesn. Zhurn. 6: 69–79. <https://doi.org/10.15372/SJFS20180606> (In Russ.).

Zaitseva Yu.V., Antonova I.S. 2009. Transformation the shrub-form of *Tilia cordata* Mill. young growth in to the single-trunk tree. — Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser.: Biologiya i ekologiya. 11: 100–103. (In Russ.).

Zaitseva Yu.V., Antonova I.S. 2019. Shoot systems of *Tilia cordata* Mill. in various age states. — In: Sokhranenie lesnykh ekosystem: problem i puti ikh resheniya. materialy II mezhdunar. nauchno-prakticheskoy konf. P. 334–338. (In Russ.).