

Научная статья

УДК 581.412+581.44+581.52

DOI: 10.32516/2303-9922.2025.54.3

Конструктивная организация кроны у *Quercus robur* L. на юго-западе Костромской области

Мирослав Найчев Стаменов

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия, mslv-eiksb@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2500-7925>

Аннотация. Исследованы структурные особенности организации кроны у особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), произрастающих в пойменных сообществах низовьев р. Кострома. Строение кроны анализировали у особей прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза. Проведены измерения морфометрических параметров, установлены направление роста, характер нарастания, план организации побеговых систем. Изучены ствол (ось I видимого порядка) и скелетные оси кроны — ветви от ствола (оси II видимого порядка) и ветви II порядка (оси III видимого порядка). Описаны особенности размещения ветвей вдоль ствола. Показано, что в различных условиях освещения преобладающим способом формирования кроны является образование ортотропного ствола с единичными вильчатыми структурами, от которого отходят преимущественно восходящие ветви. В средневозрастном генеративном состоянии увеличивается доля особей со значительным участием полиархических элементов в составе ствола и ветвей, а также с продолжительной зоной плагитропных ветвей на стволе.

Ключевые слова: дуб черешчатый, биоморфология, структура кроны, план организации побеговых систем, ствол, ветви.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и мониторинг природных экосистем Волжского бассейна (FMRW-2025-0047)». Регистрационный номер 1024032600230-5-1.6.19. Автор благодарит М. А. Лемешеву за помощь в проведении полевых исследований и анонимных рецензентов за советы и замечания, способствовавшие улучшению рукописи.

Для цитирования: Стаменов М. Н. Конструктивная организация кроны у *Quercus robur* L. на юго-западе Костромской области // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2025. № 2 (54). С. 84—95. URL: http://vestospu.ru/archive/2025/articles/54/3_54_2025.pdf. DOI: 10.32516/2303-9922.2025.54.3.

Original article

Crown structure of *Quercus robur* L. in southwest of Kostroma region

Miroslav N. Stamenov

Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti, Russia, mslv-eiksb@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2500-7925>

Abstract. The article studies the structural features of the crown in *Quercus robur* L. specimens growing in floodplain communities of the lower reaches of the Kostroma River. The crown structure was analyzed in specimens of the pregenerative and generative periods of ontogenesis. Morphometric parameters were measured, the growth direction, the character of growth, the plan of organization of the main skeletal axes of the crown were established. The trunk (axis of the first visible order) and the skeletal axes of the crown — branches from the trunk (axes of the second visible order) and branches of the second order (axes of the third visible order) were studied. The features of the placement of branches along the trunk are described. It is shown that under different lighting conditions, the predominant method of crown formation is the formation of an orthotropic trunk with single

© Стаменов М. Н., 2025

forked structures, from which mainly ascending branches depart. In the mature generative stage, the proportion of individuals with a significant participation of polyarchic elements in the trunk and branches, as well as with a long zone of plagiotropic branches on the trunk, increases.

Keywords: pedunculate oak, biomorphology, crown structure, plan of organization of the shoot systems, trunk, branches.

Acknowledgments. The work was carried out within the framework of the state task of the Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS “Comprehensive assessment of the state of biological resources and monitoring of natural ecosystems of the Volga basin” (No. 1024032600230-5-1.6.19). The author is grateful to M. A. Lemesheva for assistance in conducting field research and to the anonymous reviewers for advice and comments that helped to improve the manuscript.

For citation: Stamenov M. N. Crown structure of *Quercus robur* L. in southwest of Kostroma region. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal*, 2025, no. 2 (54), pp. 84—95. DOI: <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2025.54.3>.

Введение

Одной из важнейших задач экологической морфологии растений можно считать анализ организации побеговых систем и жизненных форм видов в различных частях их ареалов. Данное направление исследований особенно перспективно для видов, обладающих широким ареалом и высокой пластичностью, в частности для дуба черешчатого (*Quercus robur* L.).

Морфологическая изменчивость *Q. robur* была рассмотрена еще И. Г. Серебряковым [15]. Впоследствии онтогенез вида в условиях пойменных сообществ и сосняков на юге зоны хвойно-широколиственных лесов (Брянская область) был детально описан в работах О. И. Евстигнеева и Н. В. Коротковой [6; 7]. В упомянутых работах особенности строения кроны *Q. robur* и ее преобразования в ходе развития особи изучены главным образом на примере той части ареала, которая достаточно близка к его экологическому оптимуму. Однако в исследованиях по экологической морфологии *Q. robur* не менее важно уделять внимание и краевым частям ареала. В рамках данного направления можно отметить работы, выполненные вблизи юго-восточной границы сплошного распространения *Q. robur* [1; 9].

В то же время популяции *Q. robur*, расположенные в северной части его ареала, в подзоне южной тайги, до недавнего времени оставались довольно слабо освещенными с точки зрения организации побеговых систем и разнообразия габитуса особей. Так, по сути единственной биоморфологической работой по северным дубравам являлась публикация В. В. Дятлова [5]. В 2024 г. представления об особенностях организации наиболее крупных осей в кроне *Q. robur* в северной части ареала были расширены после выхода публикации по материалам исследований в Ярославской области [16].

В связи с этим целью данной работы мы определили анализ конструктивной организации кроны у особей *Q. robur* в подзоне южной тайги.

Объекты и методы исследований

Исследования проведены вблизи г. Костромы на территории памятника природы «Аганинская дубрава» и в примыкающих участках луговых фитоценозов (рис. 1). Далее в тексте весь район исследований обозначен как Аганинская дубрава.

Для территории исследований характерен умеренно континентальный климат. С позиций физико-географического районирования памятник природы расположен на Костромской низине [12], на цокольной террасе долины р. Кострома [14]. Подстилающими породами являются аллювиальные пески, на которых сформировались дерново-подзолистые среднегумусированные почвы [12]. Территория исследований входит в подзону южной тайги и относится к Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Северо-европейской таежной провинции [3]. На территории памятника природы фитоценозы

представлены фрагментами дубрав неморально-разнотравных, липняков неморальных, молодых и средневозрастных мелколиственных лесов, а также пойменных лугов с под-
ростом деревьев и кустарниками.



Рис. 1. Район исследований. Закрашенный контур соответствует границам Костромской области. Красная звездочка показывает расположение места исследований. На врезке — фрагмент космоснимка в районе памятника природы «Аганинская дубрава». Красный квадрат — площадь, в пределах которой проводили исследования

Объект исследования — *Q. robur* — выполняет функцию средообразующего вида, или вида-эдификатора [2]. Северная граница ареала вида проходит в пределах подзоны южной тайги [13], к которой относится и юго-запад Костромской области.

Особи *Q. robur* учитывали маршрутным методом на площади примерно 10 га в наиболее освещенных местообитаниях:

1. Окна площадью 20—100 м² в дубняках неморально-разнотравных, вероятно, испытавшие выборочные рубки древостоя. Исследовали средневозрастные и старые генеративные особи *Q. robur*, расположенные в центре или по периферии окна.

2. Березняки разнотравные.

3. Опушки дубняков неморально-разнотравных с зарослями кустарников и подростом деревьев. Опушки в ряде случаев появились также в результате выборочных рубок.

4. Участки пойменных лугов с зарослями кустарников и подростом деревьев.

Всего исследовано 228 особей (табл. 1).

Таблица 1

Распределение исследованных особей *Quercus robur* по местообитаниям

Местообитание	Онтогенетическое состояние				
	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>
1	1		1	28	2
2	5	2			
3	7	37	7	62	5
4	13	27	4	22	5

Примечание. Номера местообитаний соответствуют их перечню в тексте. Индексы онтогенетических состояний: *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g₁* — молодое генеративное, *g₂* — средневозрастное генеративное, *g₃* — старое генеративное.

У каждой анализируемой особи *Q. robur* определяли онтогенетическое состояние в соответствии с ранее разработанными в популяционно-биологических исследованиях деревьев методиками [4; 19]. У части деревьев устанавливали календарный возраст, измеряли общую высоту, диаметр на высоте почвы или груди, радиус кроны по четырем проекциям. У имматурных, виргинильных и недавно перешедших в молодое генеративное состояние особей измеряли длины годичных побегов, сформировавшихся в составе ствола и крупных ветвей за два-три последних года. Календарный возраст в прегенеративном периоде и у недавно перешедших в молодое генеративное состояние деревьев определяли по числу почечных колец на стволе. Точному установлению возраста может препятствовать наличие Ивановых побегов. Мы выявили, что данный тип побегов нерегулярно образуется в составе ствола только у части виргинильных и молодых генеративных особей, начиная с 13—15-го года жизни дерева. При этом годичные побеги осей II видимого порядка практически не включают Ивановы побеги. В связи с этим если хотя бы один годичный побег ствола состоял из двух элементарных побегов, то число приростов ствола сравнивали с числом приростов ветвей и на этом основании делали заключение о возрасте растения. Для прочих онтогенетических состояний возраст устанавливали при помощи возрастного бурава Haglof для твердой древесины. При этом верхняя граница диапазона возраста у старых генеративных особей приведена по литературным данным [14]. Величина выборки измеряемых особей зависела от числа особей соответствующего онтогенетического состояния, произрастающих в местообитании: 5 — если в местообитании представлено 5 и более особей; 1—4 — если в местообитании представлено менее 5 особей.

Характеристика исследованных особей дана в таблице 2.

Таблица 2

Значения морфометрических параметров особей *Quercus robur*

Параметр	Онтогенетическое состояние				
	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃
Высота дерева, м	0,5—1,5	2,5—5	5—10	20—24	22—24
Диаметр ствола*, см	1—1,5	2—4	7—18	30—50 (до 80)	60—80
Радиус кроны, м	0,3—0,7	0,9—1,5	1,5—3	4—8	7—10
Возраст, лет	5—10	8—20	18—45	50—120	100—200
Протяженность живой кроны, %	70—95	70—90	35—90	40—85	50—75
Ширина кроны / высота особи, %	30—65	40—65	45—70	35—85	37—70
Приросты ствола по высоте**, см	10—30	15—60	20—60	—	—
Приросты крупных ветвей по длине**, см	10—20	15—40	20—40	—	—

Примечания:

* У имматурных особей диаметр ствола измеряли на уровне почвы, у виргинильных и генеративных — на высоте груди (1,3 м).

** В средневозрастном и старом генеративном состояниях приросты ствола по высоте и крупных ветвей по длине не измеряли.

Габитус особи оценивали с позиций анализа конструктивной организации кроны. В соответствии с представлениями М. В. Костиной с соавторами [11] под конструктивной организацией понимали строение и взаимное расположение наиболее крупных осей, составляющих скелет особи. Для этого рассматривали направление роста и характер нарастания основных скелетных осей. К ним относили ствол — ось I видимого порядка, ветви от ствола — оси II видимого порядка и ветви II порядка — оси III видимого порядка. Также учитывали особенности плана организации побеговых систем. С. Édelin [18] и

М. В. Костина с соавторами [10; 11] выделяют два плана организации побеговых систем у деревьев:

1. Иерархический план. Главным структурно-функциональным элементом кроны дерева является ствол. Оси последующих порядков соподчинены осям предыдущих порядков.

2. Полиархический план. Ствол разделяется на две или более структурно и функционально равнозначных осей, что нарушает соподчиненность между стволом и осями более высоких видимых порядков.

Далее в тексте определения «иерархический» и «полиархический» применяются не только по отношению к организации совокупности побеговых систем особи, но и к отдельным элементам осей разных видимых порядков. Конструктивную организацию кроны описывали на основе ранее предложенной нами типологии [17]. Также отмечали появление вторичного побегообразования в кроне особей. Нарастание осей анализировали по фотографиям с помощью зеркального фотоаппарата Nikon D3100 с объективом Tamron AF 18—200.

Результаты исследования и их обсуждение

У особей *Q. robur* реализуются элементы иерархического и полиархического планов организации побеговых систем. В связи с этим конструкцию особей *Q. robur* определяют направление роста и план организации ствола, характер расположения ветвей вдоль ствола и особенности строения осей II и III видимых порядков. Ствол как главная ось кроны формируется четырьмя способами:

1. Ствол растет на большем своем протяжении ортотропно. Он нарастает неустойчиво-моноподиально, либо не раздваиваясь, либо один-два раза разделяясь на дочерние стволы посредством образования вильчатых структур (рис. 2: 1—6).

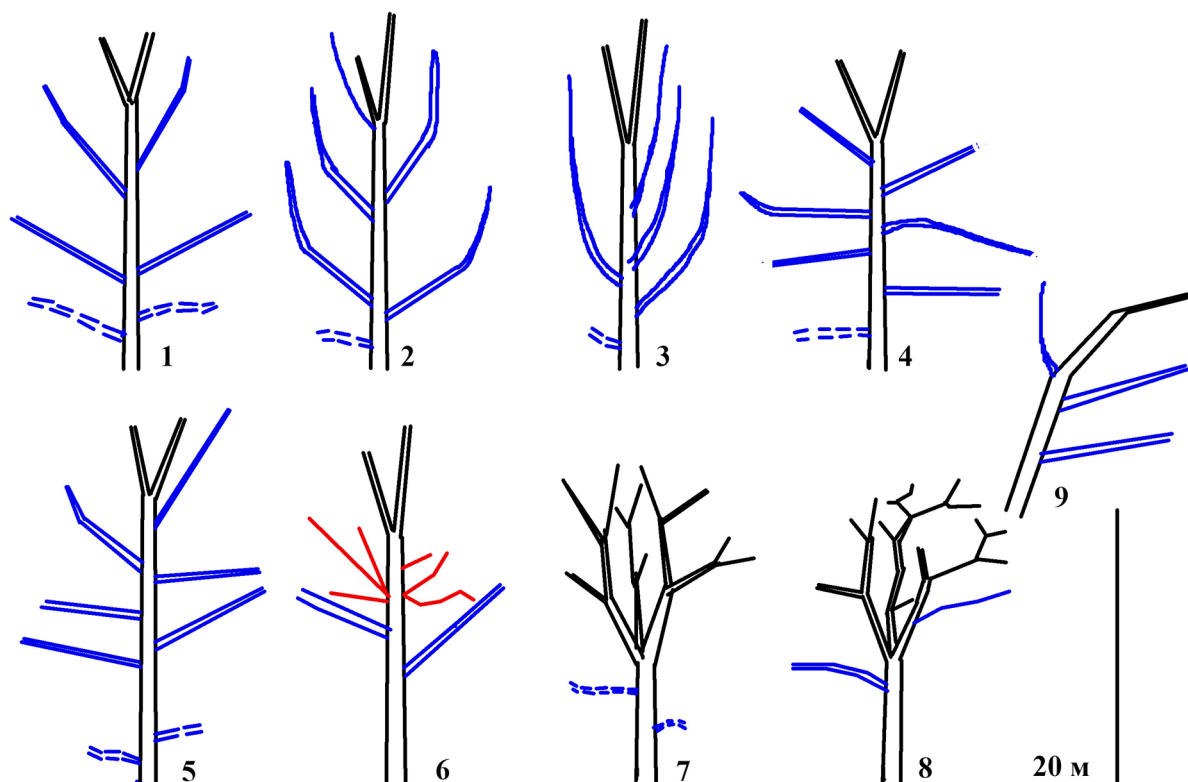


Рис. 2. Конструктивная организация кроны у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur*. Обозначения см. в тексте. Черным цветом показаны ствол и его дочерние оси, синим и красным цветом — оси II видимого порядка. Синий цвет соответствует наиболее крупным ветвям от ствола из почек возоб-

новления (первичного происхождения), а красный цвет — ветвям из спящих почек (вторичного происхождения). Пунктиром показаны отмершие ветви. У ветвей отображено только общее направление роста, без структурных особенностей. Способы формирования ствола: 1—6 — 1-й; 9 — 2-й; 7 — 3-й; 8 — 4-й

Наибольшая доля особей, у которых ствол не раздваивается, характерна для имматурного онтогенетического состояния. Уже в виргинильном состоянии доля особей без вильчатых структур на стволе составляет не более 30%, а в генеративном периоде — не более 4—10%. Оси, которые замещают ствол в результате его разделения, продолжают расти ортотропно, фактически воспроизводя программу ствола. Таким образом, ствол и его дочерние оси выполняют прежде всего функцию выхода в более высокие ярусы сообщества, в то время как горизонтальное пространство осваивают оси II видимого порядка.

2. Ствол растет по диагонали под углом к поверхности почвы менее 60—70°. В верхней части он может принимать близкое к плагиотропному направление роста (рис. 2: 9). Подобное отклонение ствола от ортотропного направления роста отмечено у виргинильных и генеративных особей.

3. В нижней части кроны или в ее середине ствол впервые раздваивается или разделяется на три (редко больше) дочерних ствола. Замещающие исходный ствол оси (дочерние стволы) неоднократно (до пяти-шести раз) формируют вильчатые структуры вплоть до верхней части кроны. Оси в составе вильчатой структуры имеют восходящее направление, но уже не почти строго ортотропное, как у первого способа, а скорее диагональное. За счет этого дочерние стволы 5-го и более высоких порядков могут отходить от воображаемого продолжения исходного ортотропного ствола под углом 30—35°. В итоге горизонтальное пространство осваивается не столько за счет осей II видимого порядка, сколько за счет системы из нескольких дочерних стволов (рис. 2: 7). Важно отметить, что между вильчатыми структурами дочерние стволы нарастают главным образом неустойчиво-моноподиально.

4. Ствол, так же как и у особей, формирующих крону предыдущим способом, неоднократно разделяется на дочерние стволы. При этом часть осей, замещающих ствол, имеет плагиотропное направление роста. Как ортотропные, так и плагиотропные стволы могут сильно отклоняться от первоначального направления роста, образуя своего рода L- и Г-образные структуры. Ряд дочерних осей нарастает симподиально (рис. 2: 8).

Первые два способа формирования кроны соответствуют иерархическому плану организации с полиархическими элементами. Третий и четвертый способы представляют собой переходные стадии между иерархическим и полиархическим планом организации побеговых систем. Данные способы наиболее полно реализуются у вышедших в ярус древостоя особей, относящихся к средневозрастному и старому генеративным состояниям. В молодом генеративном состоянии признаком того, что в ходе дальнейшего онтогенеза особь будет формировать крону одним из данных способов, является относительно раннее раздвоение ствола. Затем ствол еще один-два раза разделяется на две оси, но множественные ложнодихотомические структуры в кроне не формируются. У виргинильных особей переходное между иерархическим и полиархическим планами организации состояние не отмечено. Однако в имматурном состоянии в условиях относительного затенения (полог березняков, небольшие окна) ствол особи способен разделиться на неравные оси замещения на высоте ниже 1 м.

И прегенеративные, и генеративные особи *Q. robur* во всех местообитаниях формируют крону преимущественно первым способом. При этом в средневозрастном генеративном состоянии увеличивается доля особей с полиархическим планом организации кроны (рис. 3).

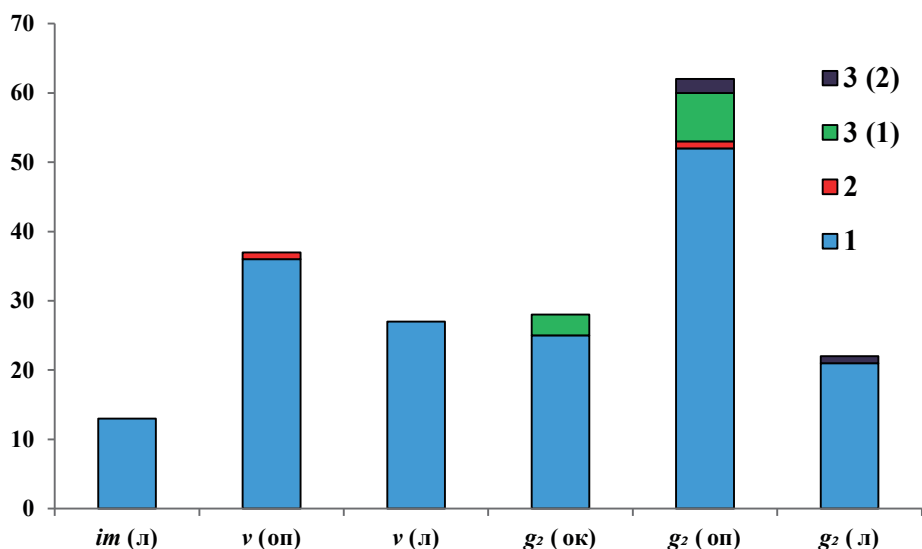


Рис. 3. Распределение способов формирования кроны у особей *Quercus robur* по онтогенетическим состояниям и местообитаниям. Индексы онтогенетических состояний см. в примечаниях к табл. 1. Индексы местообитаний: л — луга (в том числе с зарослями кустарников и подростом деревьев), оп — опушки, ок — окна. По каждому онтогенетическому состоянию распределение приведено только для таких местообитаний, в которых выявлено более 10 особей соответствующего онтогенетического состояния. По оси ординат — число особей. В легенде — способы формирования кроны (приведены выше в тексте)

Характер расположения осей II видимого порядка (далее в тексте они обозначены как ветви) на стволе может быть сведен к трем основным типам:

1. В кроне преобладают восходящие ветви. Они растут либо по диагонали вверх (рис. 2: 1), либо почти ортотропно (рис. 2: 2). У единичных особей ортотропные ветви могут отходить от ствола в виде яруса, образуя некоторое подобие соцветия «щиток» (рис. 2: 3). У особей, крона которых сформирована преимущественно восходящими ветвями, несколько нижних ветвей обычно растут плагиотропно.

2. На стволе образуется зона протяженностью до 50—60% от высоты особи, состоящая из таких ветвей, которые длительно растут плагиотропно (рис. 2: 4). Дистальные части ветвей в основном выпрямляются, а у отдельных нижних ветвей начинают поникать. Единичные ветви растут вниз практически от своего основания. Зона с плагиотропными ветвями сменяется зоной с восходящими ветвями (см. предыдущий тип).

3. На стволе в различной последовательности перемежаются восходящие и плагиотропные ветви (рис. 2: 5).

Кроме перечисленных типов, следует отметить также асимметричное отхождение ветвей у виргинильных и генеративных особей, растущих на опушках древостоя (10—20% деревьев в данном местообитании). Более длинные ветви ориентированы в сторону большего количества света (рис. 2: 9). Кроме того, у части средневозрастных генеративных и у всех старых генеративных особей развивается вторичная крона (рис. 2: 6). Она включает до 10—30 плагиотропных и восходящих ветвей, которые имеют как неустойчиво-моноподиальное, так и симподиальное нарастание с элементами ложнодихотомических структур.

В имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях преобладают особи, расположение ветвей в кроне которых соответствует первому типу. В средневозрастном генеративном состоянии увеличивается доля особей со вторым типом расположения ветвей, однако преобладают во всех местообитаниях особи с преимущественно восходящими ветвями (рис. 4).

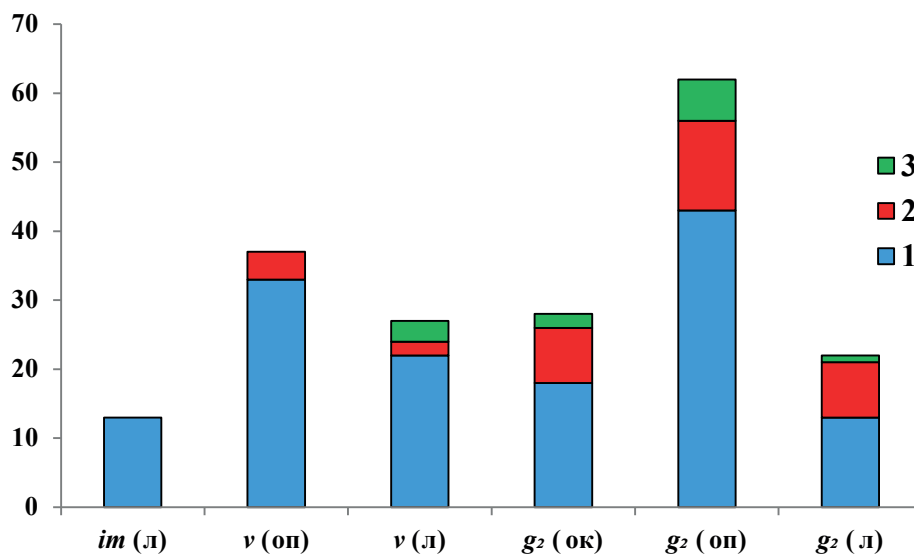


Рис. 4. Распределение типов расположения осей II видимого порядка (наиболее крупных ветвей) вдоль ствола у особей *Quercus robur* по онтогенетическим состояниям и местообитаниям. В легенде — типы расположения осей (см. текст). Подписи по осям абсцисс и ординат и прочие обозначения такие же, как на рисунке 3

С учетом особенностей нарастания и выраженности полиархического плана организации было выделено два основных типа осей II видимого порядка (далее в тексте они обозначены как ветви):

1. Строго иерархические ветви или ветви с единичными вильчатыми структурами. Либо для всей ветви, либо для тех ее участков, которые расположены между «вилками», характерно неустойчиво-моноподиальное нарастание (рис. 5: 1, 2).

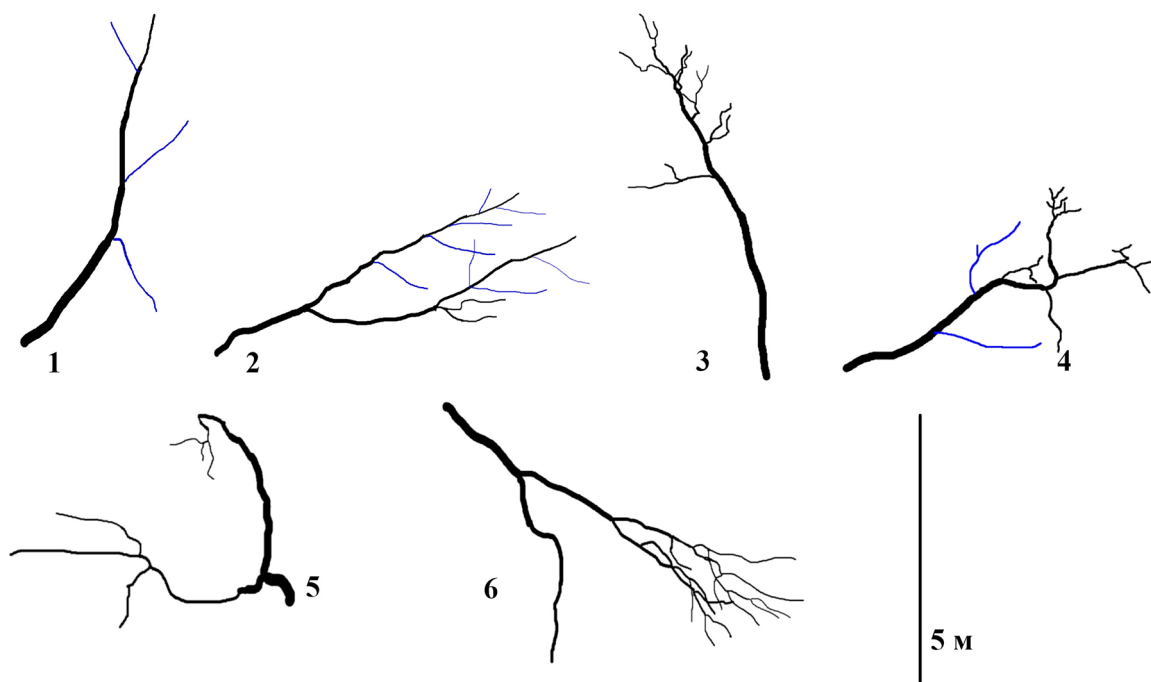


Рис. 5. Типы осей II видимого порядка (наиболее крупных ветвей от ствола) у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur*. Синим цветом показаны оси III видимого порядка. Цифровые обозначения см. в тексте

2. Ветви с различными вариантами ложнодихотомических структур. Ветви могут формировать серию симподиев или крупных вильчатых структур с короткими годичными побегами и сильно искривленным контуром в дистальной части, а в проксимальной и медиальной частях обладать неустойчиво-моноподиальным нарастанием (рис. 5: 3, 4). Также описаны ветви, которые разделяются на дочерние оси с изогнутым контуром уже в проксимальной части (рис. 5: 5, 6). Хорошо выраженные полиархические элементы могут формироваться у ветвей всех направлений роста.

В иматурном и виргинильном состояниях во всех местообитаниях крона особей образована ветвями только первого типа. В средневозрастном генеративном состоянии во всех местообитаниях 50—70% особей формируют несколько ветвей второго типа (рис. 6).

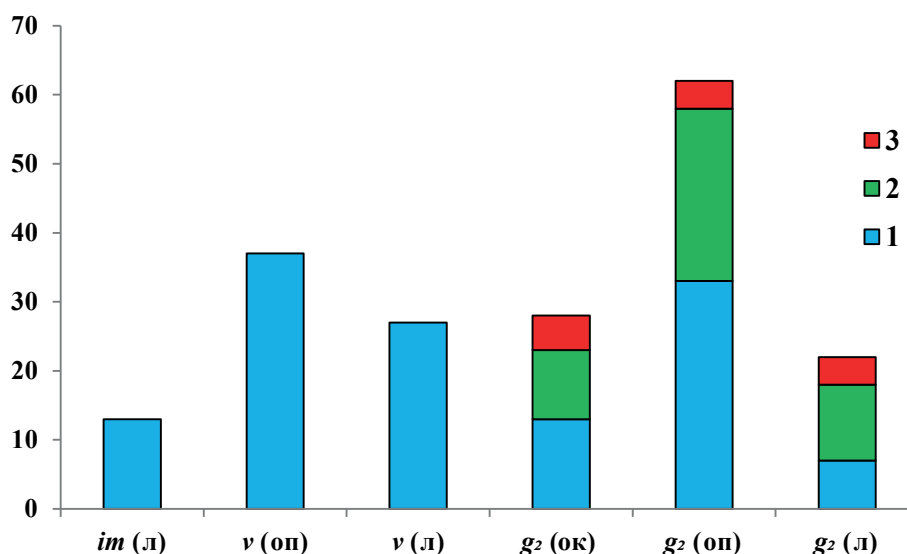


Рис. 6. Распределение сочетаний типов осей II видимого порядка (наиболее крупных ветвей от ствола) у особей *Quercus robur* по онтогенетическим состояниям и местообитаниям. В легенде — преобладающий тип осей: 1 — крона особи сформирована преимущественно осями первого типа, 2 — в кроне представлены в близких соотношениях оси первого и второго типов, 3 — крона особи сформирована преимущественно осями второго типа. Подписи по осям абсцисс и ординат и прочие обозначения такие же, как на рисунке 3

Длина наиболее крупных осей III видимого порядка достигает 40—60% от длины осей II видимого порядка. Наиболее развитые оси III видимого порядка обычно отходят от «нижней» стороны оси II видимого порядка и растут плагиотропно или косо вверх. В средневозрастном генеративном состоянии для осей III видимого порядка характерно более широкое распространение ложнодихотомических структур по сравнению с осями II видимого порядка.

У исследованных нами особей *Q. robur* хорошо выражена морфологическая поливариантность, которая является одним из типов поливариантности онтогенеза [8]. В относительно однородных условиях одного местообитания у особей реализуется несколько вариантов плана организации ствола и характера отхождения от ствола наиболее крупных ветвей (осей II видимого порядка). Однако, несмотря на вариабельность побеговых структур в близких экологических условиях, у *Q. robur* преобладает один способ построения побегового тела на уровне наиболее крупных осей. Крона особей в разных онтогенетических состояниях формируется преимущественно на основе иерархически органи-

зованного ортотропно направленного ствола с включением отдельных полиархических элементов. Данный способ построения конструкции характерен для многих лесообразующих видов деревьев первой величины умеренного климата [11]. В пределах одного плана организации кроны проявляется изменчивость, которая обусловлена разнообразием направления роста ветвей и ложнодихотомических структур, возникающих при образовании в составе ветви вильчатых структур. Полиархичность в структуре кроны *Q. robur* формируется при резком осветлении (вывалах соседних деревьев и выборочных рубках).

Заключение

В местообитаниях Аганинской дубравы и ее окрестностей *Q. robur* в различных онтогенетических состояниях формирует преимущественно иерархически организованный и ортотропно ориентированный ствол с единичными вильчатыми структурами. Преобладают особи, у которых пространство вокруг ствола осваивают главным образом растущие по диагонали вверх, т.е. восходящие ветви. Усиление полиархического плана организации ствола и ветвей, а также отклонение ствола от вертикального роста наиболее характерно для средневозрастных генеративных особей, произрастающих на опушках древостоев, а также в окнах, образовавшихся при вывалах соседних деревьев и при выборочных рубках.

В дальнейшем представляется перспективным охватить биоморфологическими исследованиями ценопопуляции *Q. robur* в остальных пойменных местообитаниях Костромской области и других физико-географических районах, расположенных в пределах южнотаежной подзоны. Особенно важно анализировать адаптации побеговых систем *Q. robur* к действию различных экологических факторов за пределами его сплошного распространения.

Список источников

1. Белостоков Г. П. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 4. С. 578—588.
2. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность : в 2 кн. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с.
3. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР / отв. ред. В. Д. Александрова, Т. К. Юрковская. Л. : Наука, 1989. 64 с.
4. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники : метод. разработки для студ. биологических специальностей / под ред. О. В. Смирновой. М. : Прометей, 1989. 105 с.
5. Дятлов В. В. Поливариантность структуры особей *Quercus robur* в условиях фитоценозов речных пойм некоторых районов Костромской области // Вестник Костромского государственного университета им. Н. А. Некрасова. 2006. № 4. С. 11—15.
6. Евстигнеев О. И., Короткова Н. В. Онтогенез дуба черешчатого на пойменных лугах Брянского полесья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023. Vol. 8, N 2. P. 1—21. DOI: 10.21685/2500-0578-2023-2-1.
7. Евстигнеев О. И., Короткова Н. В. Поливариантность онтогенеза дуба черешчатого в сосняках Брянского Полесья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9, N 1. P. 33—63. DOI: 10.21685/2500-0578-2024-1-3
8. Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450—461.
9. Иванова А. В., Мазуренко М. Т. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 8. С. 1014—1030.
10. Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Абакарова С. Г. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12, № 3. С. 257—283. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283.
11. Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Недосеко О. И., Стаменов М. Н. Конструктивная организация кроны лесообразующих видов деревьев средней полосы Европейской России // Ботанический журнал. 2024. Т. 109, № 5. С. 460—475. DOI: 10.31857/S0006813624050042.
12. Леострин А. В. Флора бассейна реки Кострома : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2019. 320 с.

13. Лосицкий К. Б. Дуб. М. : Лесная промышленность, 1981. 101 с.
14. Постановление Администрации Костромской области «О создании особо охраняемой природной территории регионального значения памятник природы “Аганинская дубрава”». Кострома, 2023. 11 с.
15. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
16. Стаменов М. Н. Архитектура кроны у взрослых деревьев *Quercus robur* L. (Fagaceae) в пойменной дубраве вблизи северной границы ареала (Ярославская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2024. Т. 18, № 4. С. 201—220. DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-4-201-220.
17. Стаменов М. Н. Биоморфология *Quercus robur* L. (Fagaceae) на Верхневолжской низменности (на примере заказника «Дубравна» в Талдомском городском округе Московской области) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2024. Вып. 2. С. 141—149. DOI: 10.17072/1994-9952-2024-2-141-149.
18. Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation / L'Arbre: Biologie et Développement // Naturalia Monspelienisia. 2nd International Tree Conference. Montpellier, 1991. P. 127—154.
19. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (2). P. 1—31. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.

References

1. Belostokov G. P. Morfologicheskaya struktura kustovidnogo podrosta *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) [Morphological structure of bush-like undergrowth of *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae)]. *Botanicheskii zhurnal — Botanical Journal*, 1974, vol. 59, no. 4, pp. 578—588. (In Russian)
2. *Vostochnoevropейskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost': v 2 kn.* [Eastern European forests. History in the Holocene and the present. In 2 books]. Moscow, Nauka Publ., 2004. Book 1. 479 p.; Book 2. 575 p. (In Russian)
3. *Geobotanicheskoe raionirovanie Nechernozem'ya evropeiskoi chasti RSFSR* [Geobotanical zoning of the Non-Black Earth Region of the European part of the RSFSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1989. 64 p. (In Russian)
4. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyanii lesnykh rastenii. Derev'ya i kustarniki: metod. razrabotki dlya stud. biologicheskikh spetsial'nostei* [Diagnoses and keys to age states of forest plants. Trees and shrubs. Methodological manual for students of biological specialties]. Moscow, Prometei Publ., 1989. 105 p. (In Russian)
5. Dyatlov V. V. Polivariantnost' struktury osobei *Quercus robur* v usloviyakh fitotsenozov rechnykh poim nekotorykh raionov Kostromskoi oblasti [Polyvariety of the structure of *Quercus robur* individuals in the conditions of phytocenoses of river floodplains of some areas of the Kostroma region]. *Vestnik Kostromskogo gosudarstvennogo universiteta im. N. A. Nekrasova — Vestnik of Kostroma State University*, 2006, no. 4, pp. 11—15. (In Russian)
6. Evstigneev O. I., Korotkova N. V. Ontogenez duba chereshchatogo na poimennykh lugakh Bryanskogo poles'ya [Ontogeny of pedunculate oak in flood meadows of the Bryansk Polesie]. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2023, vol. 8, no. 2, pp. 1—21. DOI: 10.21685/2500-0578-2023-2-1. (In Russian)
7. Evstigneev O. I., Korotkova N. V. Polivariantnost' ontogeneza duba chereshchatogo v sosnyakh Bryanskogo Poles'ya [Ontogeny polyvariance of pedunculate oak in pine forests of the Bryansk Polesie]. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2024, vol. 9, no. 1, pp. 33—63. DOI: 10.21685/2500-0578-2024-1-3 (In Russian)
8. Zhukova L. A., Komarov A. S. Polivariantnost' ontogeneza i dinamika tsenopopulyatsii rastenii [Polyvariety of ontogenesis and dynamics of plant coenopopulations]. *Zhurnal obshchei biologii*, 1990, vol. 51, no. 4, pp. 450—461. (In Russian)
9. Ivanova A. V., Mazurenko M. T. Varianty realizatsii ontogeneticheskoi traektorii *Quercus robur* (Fagaceae) Samarskoi oblasti [Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (Fagaceae) in Samara region]. *Botanicheskii zhurnal — Botanical Journal*, 2013, vol. 98, no. 8, pp. 1014—1030. (In Russian)
10. Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Abakarova S. G. Konstruktivnaya organizatsiya *Betula pendula* Roth [Constructive organization of *Betula pendula* Roth]. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii — Environment and Human: Ecological Studies*, 2022, vol. 12, no. 3, pp. 257—283. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283. (In Russian)
11. Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Nedoseko O. I., Stamenov M. N. Konstruktivnaya organizatsiya krony lesoobrazuyushchikh vidov derev'ev srednei polosy Evropeiskoi Rossii [Constructive organization of forest-forming tree species growing in the Middle zone of European Russia]. *Botanicheskii zhurnal — Botanical Journal*, 2024, vol. 109, no. 5, pp. 460—475. DOI: 10.31857/S0006813624050042. (In Russian)
12. Leostin A. V. *Flora basseina reki Kostroma: dis. ... kand. biol. nauk* [Flora of the Kostroma River basin. Cand. Dis.]. St. Petersburg, 2019. 320 p. (In Russian)
13. Lositskii K. B. *Dub* [Oak]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1981. 101 p. (In Russian)

14. *Postanovlenie Administratsii Kostromskoi oblasti "O sozdanii osobo okhranyaemoi prirodnoi territorii regional'nogo znacheniya pamyatnik prirody "Aganinskaya dubrava" [Resolution of the Administration of the Kostroma region "On the creation of a specially protected natural area of regional significance, the natural monument "Aganinskaya Dubrava"]*. Kostroma, 2023. 11 p. (In Russian)
15. Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii* [Ecological morphology of plants]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1962. 378 p. (In Russian)
16. Stamenov M. N. Arkhitektura krony u vzroslykh derev'ev *Quercus robur* L. (Fagaceae) v poimennoi dubrave vblizi severnoi granitsy areala (Yaroslavskaya oblast') [Crown architecture of mature *Quercus robur* L. (Fagaceae) trees in a floodland oak grove near the Northern border of the area (Yaroslavl region)]. *Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy — Phytodiversity of Eastern Europe*, 2024, vol. 18, no. 4, pp. 201—220. DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-4-201-220. (In Russian)
17. Stamenov M. N. Biomorfologiya *Quercus robur* L. (Fagaceae) na Verkhnevolzhskoi nizmennosti (na primere zakaznika "Dubravna" v Taldomskom gorodskom okruge Moskovskoi oblasti) [Biomorphology of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in the Upper Volga lowland (Based on the example of the Dubravna reserve in the Taldomsky city district of the Moscow region)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser. Biologiya — Bulletin of Perm University. Biology*, 2024, is. 2, pp. 141—149. DOI: 10.17072/1994-9952-2024-2-141-149. (In Russian)
18. Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. L'Arbre: Biologie et Développement. *Naturalia Monspeliensia. 2nd International Tree Conference*. Montpellier, 1991, pp. 127—154.
19. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, vol. 1 (2), pp. 1—31. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.

Информация об авторе

М. Н. Стаменов — кандидат биологических наук, младший научный сотрудник

Information about the author

M. N. Stamenov — Candidate of Biological Sciences, Junior Researcher

Статья поступила в редакцию 26.12.2024; одобрена после рецензирования 12.02.2025;
принята к публикации 20.05.2025

The article was submitted 26.12.2024; approved after reviewing 12.02.2025;
accepted for publication 20.05.2025