

АРХИТЕКТУРА КРОНЫ У ВИРГИНИЛЬНЫХ И МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОСОБЕЙ *QUERCUS ROBUR* L. НА ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА (НА ПРИМЕРЕ ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ)

М.Н. Стаменов

Нижегородский государственный педагогический университет им. Козьмы Минина, Россия,
Нижний Новгород
e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Проанализирована архитектура кроны виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. в открытых и сомкнутых местообитаниях в различных элементах рельефа севера Волгоградской области. Показано, что в степной зоне севера Волгоградской области у молодых особей *Q. robur* архитектурная единица реализуется через четыре архитектурных типа. Каждый тип представлен серией форм. По мере ухудшения лесорастительных условий, особенно на верхней поверхности выравнивания Приволжской возвышенности, у особей *Q. robur* ослабляется ветвление и усиливаются полиархический план организации и вторичное побегообразование.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., Волгоградская область, биоморфология, архитектура кроны, архитектурная единица, архитектурный тип, ось видимого порядка, нарастание, ветвление.

Введение

Одним из важнейших вопросов сохранения биоразнообразия в лесостепной и степной природных зонах является состояние дубовых насаждений. Именно *Quercus robur* L. выступает важнейшим лесообразователем в немногочисленных лесных массивах естественного и искусственного происхождения в степной зоне [1-3]. Кроме того, именно в степной зоне проходит южная граница сплошного ареала вида [4]. Исследователям хорошо известна проблема усыхания дубовых лесов в семиаридных и аридных условиях, особенно в последнее столетие [5-7]. Данному явлению способствует комплекс факторов: усиление континентальности климата, увеличение частоты инвазий насекомых-филлофагов и возрастание антропогенной нагрузки на сохранившиеся лесные массивы. Для прогноза перспектив ценопопуляций *Quercus robur* L. необходим анализ их демографической структуры и особенностей онтоморфогенеза особей. С точки зрения концепции дискретного описания онтогенеза [8] особь растения характеризуется не только календарным, но и биологическим возрастом. У деревьев устойчивые перспективы естественного самоподдержания имеют только такие ценопопуляции, в которых в достаточном числе представлены особи, сформировавшие «взрослую» онтобиоморфу и готовые приступить к плодоношению. Это особи виргинильного и молодого генеративного онтогенетических состояний. С другой стороны, согласно современным представлениям отечественных биоморфологов, именно на рубеже прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза в побеговом теле древесного растения накапливается наибольший набор побеговых систем в его онтогенезе [9]. Исследование побеговых систем на различных иерархических уровнях организации кроны не только способствует формированию комплексной картины онтогенеза особей в популяциях в определенных экологических условиях, но и расширяет представления об экологической амплитуде видов и формах отклика на изменение условий среды [6].

Таким образом, целью нашей работы является анализ строения побеговых систем и типизация способов организации кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Q. robur*, произрастающих вблизи юго-восточной границы ареала вида – на севере Волгоградской области.

Материалы и методы

Исследования проводили на севере Волгоградской области, в степной зоне, в четырех локалитетах: в пределах Руднянского, Жирновского и Камышинского районов, а также в черте п.г.т. Рудня и г. Камышин (рис. 1).



Рисунок 1 – Район исследований

Примечание: 1-4 – локалитеты (пояснения в тексте).

Локалитет 1 расположен на восточной окраине Хоперско-Бузулукской равнины, на верхних надпойменных террасах рр. Терса и Щелкан и на плоском водоразделе, охватывая северо-восточную часть п.г.т. Рудня и прилегающий участок сосновых насаждений и степной залежи вдоль железной дороги «Балашов – Камышин». Высота н.у.м. – 100-120 м. Почвообразующими породами являются пески и суглинки. Почвы – южные черноземы [11].

Локалитеты 2-4 расположены в пределах южной оконечности Приволжской возвышенности.

Локалитет 2 охватывает восточную оконечность Доно-Медведицкой гряды между с. Красный Яр и х. Недоступов по правобережью р. Бурлук. Рельеф участка слабовсхолмленный, с уклоном к пойме р. Бурлук, с субмеридиональными широкими корытообразными, частично облесенными балками и узкими, и глубокими, полностью облесенными балками. Высота н.у.м. – 150-200 м. Почвообразующие породы – пески, супеси, суглинки. Почвенный покров представлен темно-каштановыми почвами и южными черноземами [11].

Локалитет 3 расположен на западной окраине г. Камышин, на слабовсхолмленной нижней поверхности выравнивания Приволжской возвышенности, на песчаных отложениях с каштановыми почвами, на высоте 80-120 м н.у.м.

Локалитет 4 охватывает район т.н. «венцов» – верхней поверхности выравнивания Приволжской возвышенности и ее подножия – и характеризуется наиболее сложным рельефом и разнообразием подстилающих пород. Участок расположен в северной части Камышинского района между с. Терновка и автодороги Р228. В составе локалитета обследованы участок нижней поверхности выравнивания Приволжской возвышенности с песками и легкими суглинками (90-130 м н.у.м), а также эрозийная останцовая

субмеридиональная гряда (130-230 м н.у.м) с крутыми склонами восточной, северной и южной экспозиций, регулярными субширотными понижениями и плоскими вершинами. К склонам южных экспозиций приурочены выходы кварцитовых и известковых песчаников. Северо-западная оконечность локалитета обладает более спокойным рельефом с отдельными глубокими субширотными облесенными оврагами. Характерны темно-каштановые почвы [11].

Климат всего района исследований континентальный [11]. Для локалитетов 1 и 2 среднесезонные температуры января и июля – –11 и +22°C соответственно, годовое количество осадков – 340-475 мм, продолжительность безморозного периода – 153-158 дней [11]. Значения тех же показателей для локалитетов 3 и 4 составляют –11 и +23°C соответственно, 295-370 мм и 148-168 дней [11].

Учет особей *Q. robur* проводили преимущественно маршрутным способом, отмечая особи в 50-метровой полосе в обе стороны от линии маршрута. В скоплениях подроста (визуально 10 и более близко произрастающих особей) закладывали пробные площади размером 20 × 20 м. Архитектуру кроны особей *Q. robur* анализировали в следующих местообитаниях (таблица). Местообитания с древостоем оценивали по трехбалльной шкале в зависимости от уровня освещенности: 1 – открытые (освещенность 80-100 %), 2 – мозаичные (освещенность 50-80 % от полной), 3 – сомкнутые (освещенность ниже 50 % от полной). Всего исследовано 362 особи.

Таблица – Местообитания виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*

Местообитание	N	
	С	П
Локалитет 1 (п.г.т. Рудня и Руднянский район)		
Зарастающая подростом деревьев залежь	22	7
Вязово-ясеневые разреженные посадки	2	1
Сосновые леса старые, в том числе		
– сосняки остепненные на дюнах	19	14
– остепненные сосново-широколиственно-ландышевые парцеллы	18	38
Дубово-березовые парцеллы разнотравные по междюнным понижениям	6	6
Локалитет 2 (Жирновский район)		
Сосновые леса остепненные молодые (возраст – около 30 лет)	26	11
Неглубокая широкая закустаренная балка	3	1
Глубокая узкая облесенная балка с зарослями кустарников	10	2
Глубокая увлажненная балка с открытыми склонами	3	3
Локалитет 3 (г. Камышин)		
Сосновые леса остепненные старые	13	19
Локалитет 4 (Камышинский район)		
Сосновые леса остепненные молодые (возраст – около 30 лет)	33	17
Верхняя поверхность выравнивания Приволжской возвышенности, в том числе		
– Открытые малоснежные склоны (южная и юго-восточная экспозиции), в т.ч. с выходами песчаника	1	12
– Открытые заснеженные склоны (северная, восточная, западная экспозиции)	1	21
– Разреженные дубравы на плато		23
– Тальвеги широких балок с дубравами средней и высокой сомкнутости		7
– Слабовсхолмленные водоразделы вне останцовой гряды		23

Обозначения: N – число особей в исследованном местообитании. С и П – особи семенного и порослевого происхождения соответственно.

Онтогенетическое состояние и жизненность определяли по принятой в популяционно-онтогенетических исследованиях методике [8]. Устанавливали происхождение особи (семенное или порослевое). Календарный возраст виргинильных особей первой подгруппы составил 10-15 лет, виргинильных особей второй подгруппы – 15-20 лет, молодых генеративных особей – 15-30 лет. Исследовали особи в высотном диапазоне 2-5 м (реже до 7 м) с диаметром ствола на высоте груди 3-18 см.

Применяли сравнительно-морфологический метод, уделяя особое внимание именно качественным, структурным характеристикам кроны (в отличие от более изменчивых количественных параметров). Побеговые системы у особей немногочисленной и многоствольной жизненных форм описывали для каждого ствола особи. Архитектуру кроны изучали в соответствии с типологией габитусов у *Q. robur*, ранее предложенной автором [12, 13], оперируя категорией архитектурного типа (АТ). Под АТ понимали реализацию архитектурной единицы вида [14], приводящую к формированию габитусов с определенной конфигурацией и взаиморасположением осей I–III видимых порядков. Особи относили к одному из четырех АТ (I–IV). Побеговые системы рассматривали на соподчиненных иерархических уровнях согласно классификации И.С. Антоновой и Е.В. Фатьяновой [9]: годичный побег, двулетняя побеговая система, или ДПС, ветвь от ствола, крона в целом. В соответствии с концепцией данных авторов [9] ДПС разделяли по структуре и выполняемым функциям, выделяя прежде всего ростовые, основные и заполняющие ДПС. Также при анализе архитектуры особей пользовались категориями плана организации и реитерации. План организации [15, 16] выделяется с учетом числа осей I видимого порядка, принимающих участие в выходе в верхние горизонты сообщества и интеграции ветвей кроны. Крайние его проявления представлены иерархическим планом (в кроне выражена только одна функционально главная ось I видимого порядка) и полиархическим (крона образована несколькими равнозначными осями, обычно замещающими ствол). Реитерация понимается как частичное или полное воспроизведение архитектурной единицы [14, 17]. Особи фотографировали и схематично зарисовывали.

Результаты и обсуждение

Архитектурные типы и их распределение. У АТ I и II скелетные оси нарастают неустойчиво-моноподиально, а ствол растет в целом ортотропно. У АТ I большинство ветвей вдоль ствола отходит вверх под острым углом, который постепенно уменьшается в акропетальном направлении. При этом в первой половине ствола могут формироваться ветви, длительное время растущие горизонтально. У АТ II закономерность в изменении направления роста ветвей вверх по стволу не прослеживается. Скелетные оси у АТ III и IV характеризуются смешанным моноподиально-симподиальным нарастанием, упрощенным ветвлением и сокращением длины значительной части годичных побегов в своем составе. При этом у АТ III главной скелетной осью кроны выступает ствол, а у АТ IV ствол замещается системой дочерних осей, формирующих ложнодихотомические структуры.

АТ I наиболее распространен в исследованных местообитаниях севера Волгоградской области (рис. 2). В тех местообитаниях, которые не отображены на диаграммах (открытые пространства и заросли кустарников в различных элементах рельефа), доля особей АТ I составляет 80-100 %.

АТ I демонстрирует основные черты организации архитектурной модели Rauh, являющейся одной из наиболее распространенных среди деревьев умеренного климата и особенно характерной для *Q. robur* [18, 19]. Поэтому представляется вполне закономерным столь широкое распространение особей с данным АТ в сообществах с различиями по положению в рельефе и уровню освещенности. Стратегия роста ветвей вверх, в направлении большего количества доступной солнечной радиации, указывает на светолюбивую природу вида [20, 21]. Вместе с тем, при сильном снижении освещенности, особенно при смыкании полога в парцеллах с широколиственными видами и *Betula pendula* Roth., а также в наиболее

возвышенных (и, соответственно, наименее влагообеспеченных) участках дюнного микрорельефа в сосняках увеличивается доля особей с АТ II и III. Обращает на себя внимание также более низкая доля особей АТ II и III в мозаичных и сомкнутых парцеллах старого сосняка в черте Камышина, который находится в более жестких климатических условиях по сравнению с Руднянским районом. Возможно, это связано с более выровненным микрорельефом и особенностями залегания грунтовых вод, что в совокупности позволяет формироваться АТ I и под пологом леса.

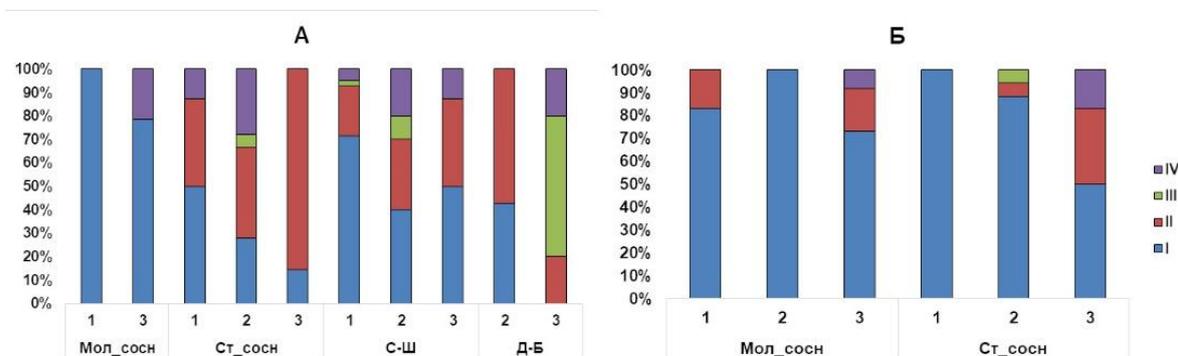


Рисунок 2 – Распределение особей *Quercus robur* по архитектурным типам в местообитаниях севера Волгоградской области

Примечание: А и Б – местообитания локалитетов 1–2 (п.г.т. Рудня, Руднянский и Жирновский районы) и 3–4 (Камышин и Камышинский район) соответственно. Подписи по оси абсцисс: Мол_сосн и Ст_сосн – молодые и старые сосняки соответственно; С-Ш и Д-Б – сосново-широколиственные и дубово-березовые парцеллы соответственно. 1, 2 и 3 – открытые, мозаичные и сомкнутые местообитания соответственно. Легенда: I–IV – индексы архитектурных типов.

Типовые формы и модусы трансформации. Категория архитектурного типа отображает прежде всего конфигурацию, взаиморасположение и тип нарастания скелетных осей особи. Вариабельность побеговых систем в пределах типа мы описали с использованием категории формы. Формы различаются по разнообразию структурных вариантов ростовых и основных ДПС, направлению роста ветвей и замещающих ствол осей в определенных зонах кроны или в кроне в целом, преобладанию иерархического или полиархического плана организации, проявлению немедленной или отложенной реитерации и процессов вторичного побегообразования. При этом выделяемые нами формы АТ не соответствуют тому пониманию формы кроны, которое выражается в уподоблении внешнего контура кроны определенной геометрической фигуре (яйцевидная, эллиптическая и т.п.). С учетом того, какой из перечисленных параметров строения кроны в наибольшей степени определяет ее архитектуру, были выделены следующие формы:

1. Типовые (ТФ). У АТ I выражены три ТФ. Все они характеризуются регулярным акротонным ветвлением ДПС в составе ствола и мезоакротонным и акротонным ветвлением ДПС, слагающих оси II видимого порядка. Различия между ними заключаются в структурных характеристиках ДПС:

а) ТФ 1 (рис. 3.1) – в составе ствола образуются 2-4 ростовые ДПС с ложной мутовкой из 3-5 приверхушечных боковых побегов, прочие ДПС ствола несут 1-2 боковых побега в верхней части материнского побега. Для осей II видимого порядка характерны основные ДПС с 5-7 (до 10-12) боковыми побегами и единичные ростовые ДПС с одним сильным боковым побегом.

б) ТФ 2 (рис. 3.2) характеризуется тем, что в составе ствола не образуются ДПС с ложными мутовками из трех и более боковых побегов, а оси II видимого порядка состоят из 2-5-побеговых основных ДПС.

в) ТФ 3 (рис. 3.3, 3.4) представляет собой «усиление» ТФ 1. Ствол состоит из последовательности (не менее 3-4) ДПС с ложными мутовками, содержащими от 3 до 7

боковых побегов (рис. 3.4). К ТФ мы также отнесли особи, у которых оси I и II видимых порядков нарастают строго моноподиально не менее 5 лет (рис. 3.3).

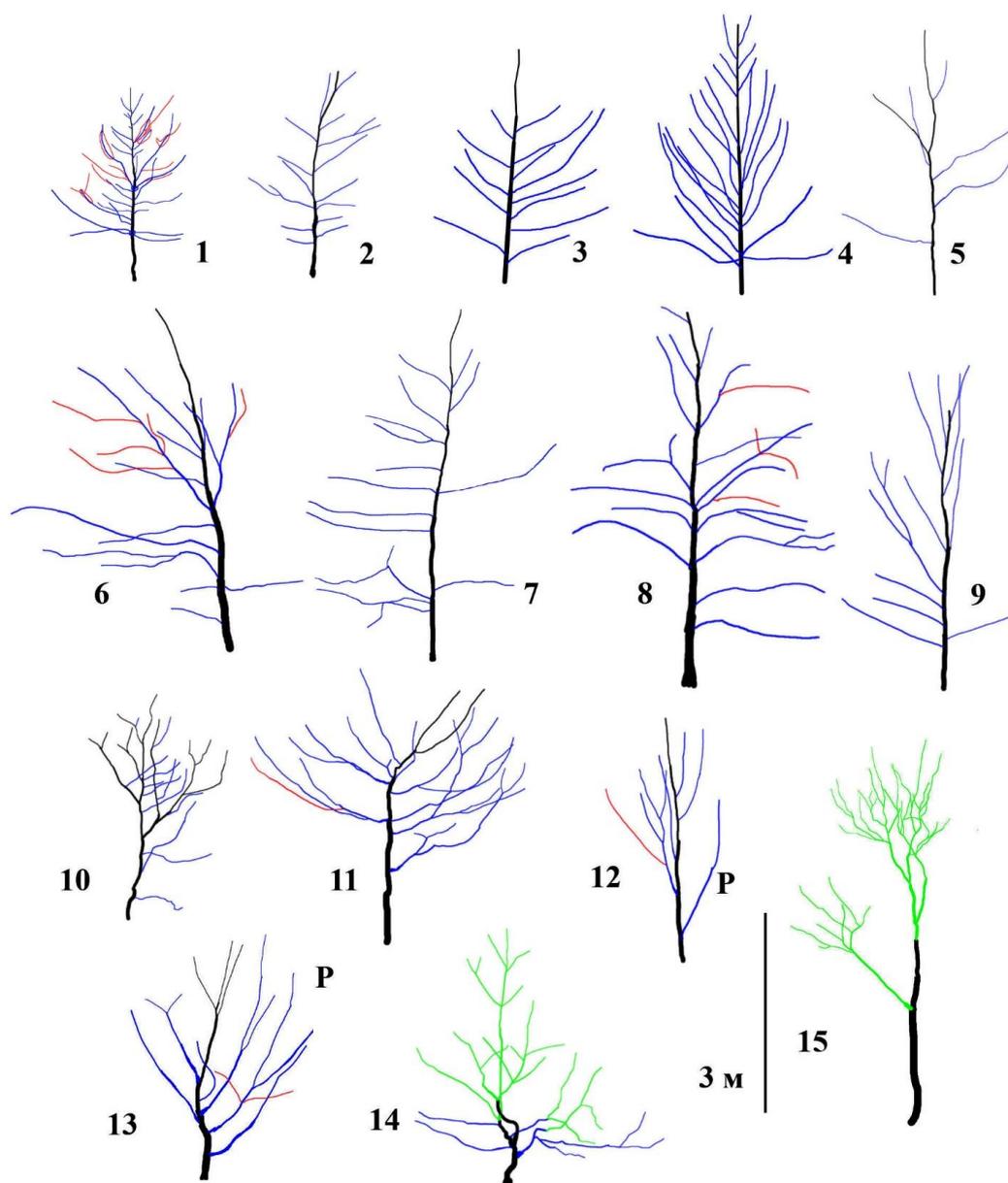


Рисунок 3 – Формы архитектурного типа I у особей *Quercus robur* в местообитаниях севера Волгоградской области

Примечание: 1 и 2 – типовые формы (ТФ) 1 и 2; 3 и 4 – типовая форма 3 с последовательностью двулетних побеговых систем (ДПС) с ложными мутовками (3) и с длительным строго моноподиальным нарастанием ствола (4); 5 – редуцированная форма; 6-9 – формы с усилением роли ветвей определенного направления роста: 6 и 7 – с плагиотропными ветвями (6 – с мощными нижними плагиотропными ветвями, 7 – с удлиненной «первой» зоной кроны), 8 – с поникающими ветвями, 9 – с ортотропными ветвями; 10 – полиархическая форма; 11 – наклонно-асимметричная форма; 12 и 13 – реитеративная форма (12 – с одиночной ветвью-реитератом, 13 – с серией ветвей-реитератов в виде структуры, напоминающей соцветие «щиток»); 14 и 15 – форма со вторичным побегообразованием; Р – ветви-реитераты. Черным и синим цветом показаны оси I и II видимых порядков соответственно. Синими кружками (у ТФ 1) показаны ложные мутовки. Красные линии показывают оси III видимого порядка на ростовых ДПС осей II видимого порядка. Красным контуром обведены основные ДПС, имеющие более 5 боковых побегов. Зеленым цветом показаны вторичные оси I–III видимых порядков.

При исходном выделении АТ в природных зонах широколиственных и хвойно-широколиственных лесов такое строение кроны, которое соответствует ТФ 1 у АТ I, рассматривалось нами как индикатор наиболее оптимальных условий для развития *Q. robur* [12]. В свою очередь, ТФ 2 того же АТ широко распространена в островных остепненных борах Воронежской области [13]. ТФ 3 отмечена в наиболее защищенных от ветров местообитаниях в южной лесостепи Воронежской области, как правило, на лесных полянах с невысоким подростом [9].

У АТ II и III в кронах особей, принадлежащих к ТФ, без какой-либо определенной закономерности сочетаются плагиотропные и косонаправленные ветви (рис. 4.1). У АТ IV четко выделяются две основные типовые формы – с подобными дихазиям изотомными и анизотомными структурами первого порядка на стволе. Первую форму мы обозначили как VT-форму (рис. 4.2, 4.3), поскольку подобная дихазия структура имеет вид воронки или диска (зонтика). Второй ТФ является L-форма: подобная дихазия структура напоминает повернутую под разным углом букву L (рис. 4.4, 4.5). Структуры на основе разделений более высоких порядков у обеих типовых форм АТ IV могут обладать различным контуром.

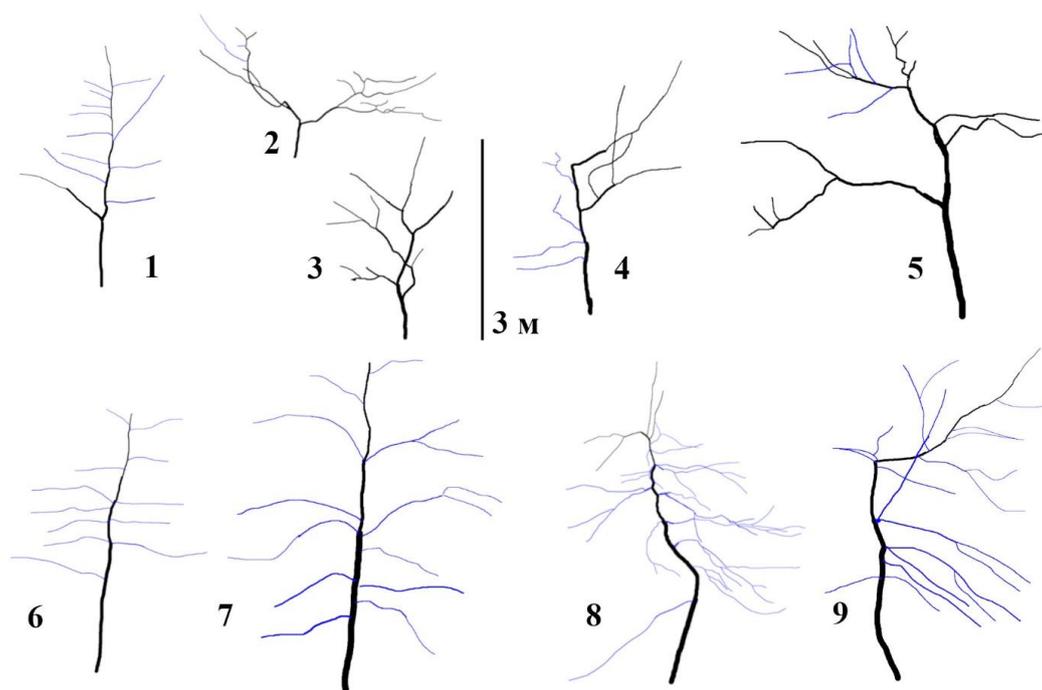


Рисунок 4 – Формы архитектурных типов (АТ) II–IV у особей *Quercus robur* в местообитаниях севера Волгоградской области

Примечание: 1 – типовая форма у АТ II; 2-5 – типовые формы у АТ IV (2 и 3 – с подобными дихазиям T- и V-образными структурами, 4 и 5 – с подобными дихазиям L-образными структурами); 6-8 – с усилением роли ветвей определенного направления роста (6 и 7 – АТ II, с плагиотропными и поникающими ветвями соответственно, 8 – АТ III, с поникающими ветвями); 9 – наклонно-асимметричная форма у АТ II. Цветовые обозначения как на рис. 3.

Остальные формы всех АТ можно рассматривать как производные от группы типовых форм. У особей АТ I ветвление осей I–II видимых порядков у перечисленных ниже форм обычно соответствует ветвлению ствола и скелетных ветвей у ТФ 1-2, редко – 3. У особей, произрастающих на склонах южной экспозиции (свыше 50 % особей), реже в ценопопуляциях прочих элементов рельефа (14-30 % особей) верхней поверхности выравнивания Приволжской возвышенности в Камышинском районе ствол в нижней, иногда в средней части в той или иной степени S-образно искривлен, а оси II видимого порядка визуальны выглядят более изломанными за счет более частых перевершиниваний.

2. Редуцированная (рис. 3.4). Число скелетных ветвей в кроне сокращается до 2-4. Из почек остальных ДПС ствола развиваются либо полускелетные ветви с диаметром в 3-4 раза меньше, чем у скелетных, либо относительно короткоживущие оси II видимого порядка, которые в 5-6 раз тоньше скелетных ветвей. Данная форма отмечена у всех АТ.

3. Группа форм, у которых усилена роль ветвей определенного направления роста:

а) С плагиотропными ветвями. У АТ I данная форма реализуется за счет увеличения протяженности вдоль ствола «первой» зоны кроны, которая может достигать до 70 % от общей высоты особи (рис. 3.7). Нижние плагиотропные ветви также могут отличаться более интенсивным ростом, чем расположенные выше косонаправленные (рис. 3.6). Кроме того, отдельные скелетные плагиотропные ветви могут образовываться и в пределах «второй» зоны кроны, состоящей из косонаправленных ветвей.

б) С поникающими ветвями. У АТ I скелетные ветви со середины или с дистальной трети главной оси растут косо или почти отвесно вниз (рис. 3.8). До перегиба они могут расти плагиотропно (особенно в нижней части кроны) или косо вверх. Отдельные оси III видимого порядка, особенно в дистальной части скелетной ветви, также загибаются вниз, иногда с заворотом внутрь кроны.

У АТ II (рис. 4.6, 4.7) и III (рис. 4.8) формы с плагиотропными и поникающими ветвями характеризуется кроной с абсолютным преобладанием ветвей, растущих горизонтально или загибающихся вниз к земле. 25 % от исследованных особей (суммарно по всем АТ), у которых отношение ширины кроны к высоте особи превышает 0,9, приходится на форму с плагиотропными ветвями.

в) С ортотропными ветвями (рис. 3.9). Форма отмечена только у АТ I. Ветви во «второй» зоне кроны растут под углом к стволу не более 30°, при этом базальный плагиотропный отрезок в составе главной оси не выражен.

4. Полиархическая. Данная форма особенно характерна для АТ I (рис. 3.10). На стволе образуется несколько подобных дихазиям структур, при этом дочерние оси из них нарастают неустойчиво-моноподиально, в отличие от особей АТ IV, скелетные оси которых нарастают преимущественно симподиально.

5. Наклонно-асимметричная (рис. 3.11, 4.9). Ствол растет по диагонали или в виде выпуклой наружу полудуги. Со средней или дистальной части он принимает близкую к плагиотропной ориентацию. При этом на «внутренней» стороне ствола скелетные ветви обычно растут плагиотропно или поникают, а на «внешней» – косо вверх. У особей АТ I наклон и загиб ствола выражен в меньшей степени, чем у особей АТ II, и наблюдается в верхней четверти оси, часто в виде резкого поворота под 90°. За счет отклонения ствола от ортотропного направления роста отношение ширины кроны к высоте особи может превышать 2 (около 25 % от всех «ширококронных» особей).

6. Реитеративная. В кроне большую роль играет одна или несколько ветвей-реитератов. Если акт реитерации единичен, то такая ветвь обладает большой протяженностью вдоль ствола либо по ширине кроны (рис. 3.12). Во втором случае ветвь выходит за пределы основного массива ветвей кроны. При множественной реитерации мы отметили появление структуры, отчасти напоминающей соцветие «щиток» (рис. 3.13). Серия косонаправленных ветвей последовательно отходит от ствола, достигая примерно одной и той же верхней границы.

7. Со вторичным побегообразованием. Пробуждение спящих почек может как охватывать отдельные участки осей I–III видимых порядков, так и полностью воспроизводить первичную крону. Во втором случае, как правило, архитектура вторичной ортотропной оси и совокупности ветвей на ней приближена к конструкции ТФ 1 или 2 у АТ I (рис. 3.14, 3.15). Вторичные оси у особей, произрастающих на склонах останцовая гряды в Камышинском районе, чаще перевершиниваются по сравнению со вторичными побеговыми осями особей *Q. robur* в других местообитаниях.

Чтобы упростить визуальное восприятие графиков, показывающих распределение форм АТ *Q. robur* по исследованным местообитаниям, мы рассмотрели совместно особи всех АТ (рис. 5).

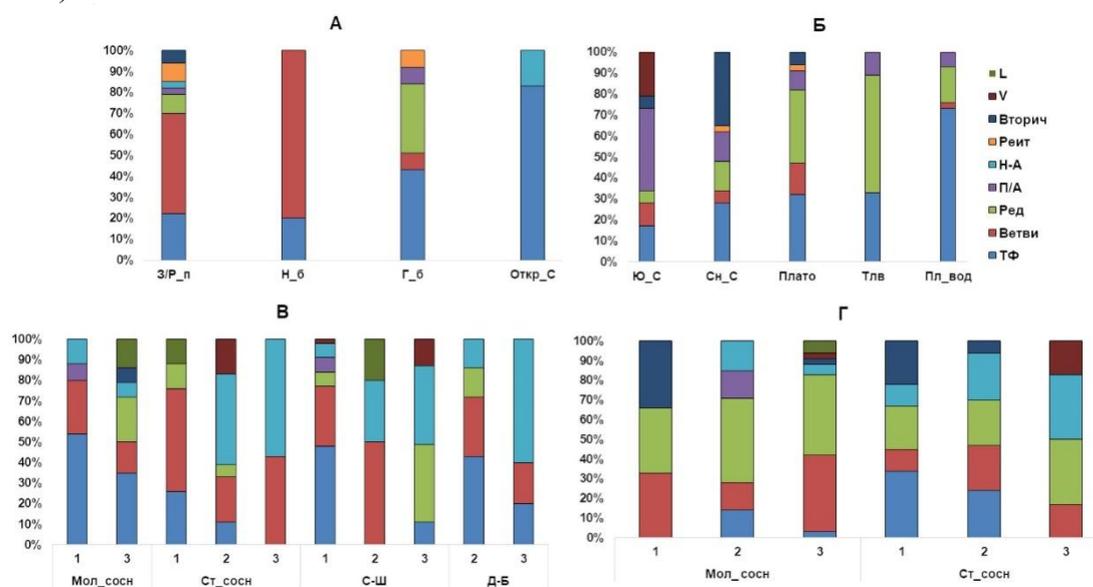


Рисунок 5 – Распределение особей *Quercus robur* по формам архитектурных типов в местообитаниях севера Волгоградской области

Примечание: А и Б – открытые местообитания локалитетов 2 и 4 (Жирновский и Камышинский районы) соответственно. Подписи по осям абсцисс на рис. А и Б: З/Р_п – зарастающая залежь и разреженные посадки, Н_б и Г_б – неглубокая и глубокая балки соответственно, Откр_С – глубокая балка с открытыми склонами, Ю_С и Сн_С – склоны южной экспозиции и склоны северной, западной и восточной экспозиций соответственно, Плато – вершина останцовая гряды, Тлв – тальвеги субширотных балок на останцовой гряде, Пл_вод – слабовсхолмленные водоразделы вне останцовой гряды. В и Г – сомкнутые местообитания локалитетов 1-2 (п.г.т. Рудня, Руднянский и Жирновский районы) и 3-4 (Камышин и Камышинский район) соответственно. Подписи по осям абсцисс на рис. В и Г как на рис. 2. В легенде – обозначения форм: ТФ – типовые, Ветви – с усилением роли ветвей определенной ориентации, Ред – редуцированная, П/А – полиархическая, Н/А – наклонно-асимметричная, Реит – реитеративная, Вторич – со вторичным побегообразованием, V и L – VT- и L-формы у АТ IV соответственно.

В северо-западной части района исследований наибольшая доля особей, сформировавших типовые формы АТ, выявлена на луговом склоне балки с близким залеганием грунтовых вод. Благоприятное сочетание условий полного освещения, защищенности от ветров и хорошей влагообеспеченности и/или достаточного почвенного плодородия способствуют наиболее полной реализации программы, заложенной в архитектурную единицу вида [22, 23]. При этом на открытых водоразделах и на полянах или в крупных окнах сосняков доля особей ТФ, прежде всего у АТ I, редко достигает 50%. В юго-восточной части района исследований, в пределах южной оконечности Приволжской возвышенности, наибольшая доля особей типовых форм (как правило, ТФ 1) отмечена в порослевых разреженных дубравах по выровненным водоразделам. Все особи ТФ 1 в данных местообитаниях имеют порослевое происхождение, т.е. фактически демонстрируют процесс полного восстановления архитектурной единицы за счет полной реитерации [17]. В свою очередь, в наиболее сомкнутых молодых сосновых посадках, несмотря на хорошую защиту от ветров, а также на южных склонах останцовой гряды доля особей типовых форм минимальна. Таким образом, в отличие от более мягких климатических и почвенно-гидрологических условий воронежской лесостепи [13], в условиях степи Волгоградской области для формирования ТФ у АТ I особей *Q. robur* необходимо сочетание комплекса факторов, а не только отсутствие затенения.

Особи редуцированной формы наиболее распространены в различных местообитаниях Камышинского района, особенно в возвышенных и пониженных элементах рельефа останцовой гряды, а также в молодых сосняках и сомкнутых парцеллах старых сосняков. В северо-западной части района исследований особи редуцированной формы составляют значимую часть ценопопуляции на склонах глубокой облесенной балки. Как можно заметить, выпадение скелетных ветвей и общее «разреживание» кроны, а также уменьшение значений количественных признаков годичных побегов наблюдаются не только в связи с затенением, как это характерно для видов, произрастающих в условиях южной тайги или смешанных лесов [24-26], но и при произрастании на бедных субстратах и сильном обдувании ветрами. Совокупность действия неблагоприятных факторов в лесостепных и степных условиях на особи *Q. robur* показана ранее на примере Самарского Предволжья и Заволжья [27].

Наибольшая доля особей, главным отклонением от типовых форм у которых выступает усиленный горизонтальный или понижающий рост ветвей, зафиксирована на открытых водораздельных пространствах, в закустаренной неглубокой балке на северо-западе района исследований и в парцеллах сосновых лесов разной сомкнутости, возраста и породного состава, а также преимущественно в Руднянском и Жирновском районах. При этом в целом на открытых пространствах (зарастающая залежь, поляны в молодых сосняках и сосново-широколиственных парцеллах) примерно в равном количестве представлены особи с преобладанием плагиотропных и понижающих ветвей. В то же время под пологом леса преобладают особи со значительным развитием плагиотропных ветвей. Особи с ортотропными ветвями встречаются очень редко, преимущественно по открытым пространствам Руднянского и Камышинского районов. При этом механизмы, за счет которых в кроне особи усиливается роль плагиотропных или понижающих ветвей, в целом различаются в зависимости от уровня освещенности. На залежах или увеличивается протяженность «первой» зоны кроны, и/или в дистальной части осей II–III видимых порядков происходит перегиб, после которого ось растет вниз к земле. Это явление на хорошо освещенных и вместе с тем продуваемых участках можно объяснить нарушением внутрикronовых корреляций в условиях открытого пространства в семиаридных условиях. В то же время под пологом леса разной сомкнутости плагиотропные ветви чаще преобладают на всем протяжении ствола, что в большей степени соответствует традиционному пониманию роли плагиотропных ветвей и побеговых систем в целом. Согласно этому пониманию, в условиях затенения горизонтальный рост помогает наиболее полно улавливать солнечную радиацию [28-30].

Полиархическая форма преобладает среди особей, произрастающих на южных склонах останцовой гряды в Камышинском районе. Условия хорошо инсолируемых и сильно обдуваемых склонов с выходами каменистых пород являются одними из наиболее жестких в исследуемом регионе. Под действием комплекса неблагоприятных факторов особи достаточно сильно отклоняются от АТ I, приближаясь к полиархически организованному АТ IV. В этих же условиях отмечены и отдельные особи АТ IV, представляющие собой приподнятый на 50–70 см над поверхностью субстрата стланик или полустланик, ширина кроны которого превышает высоту особи в 7-8 раз.

Особи наклонно-асимметричной формы наиболее распространены в разреженных и сомкнутых парцеллах старых сосняков Руднянского района, в том числе с участием широколиственных видов деревьев и в дубово-березовых локусах в междюнных понижениях, а также в старом сосняке в Камышине. Данная форма, наряду с полиархической, демонстрирует еще одно существенное отклонение от жизненной формы одноствольного дерева в целом. Однако, в отличие от условий Самарского Право- и Левобережья [27], подобные стадии перехода от дерева к стланику зафиксированы в относительно хорошо защищенных от ветров участках. Это может быть связано с ухудшением температурных и гидрологических условий для развития *Q. robur* в степи

Волгоградской области по сравнению с лесостепью Самарской области. Вместе с тем, своеобразное «поникание» ствола было отмечено автором и в сомкнутых насаждениях севера Воронежской области, в более благоприятных климатических условиях [13].

Особь реитеративной формы редки как на северо-западе, так и на юго-востоке района исследований. Они выявлены только на открытом пространстве залежи на плоском водоразделе и в закустаренных парцеллах облесенной глубокой балки. При этом в условиях южной лесостепи Воронежской области формы с ветвями-реитератами из почек возобновления образуются чаще под пологом сосняков различных типов [13].

Особь со значительным развитием вторичной кроны составляют до трети от всех исследованных особей *Q. robur* в следующих местообитаниях Камышинского района и Камышина: на снежных склонах останцовой гряды и на полянах в молодых и старых сосняках. Очевидно, что пробуждение спящих почек связано с отмиранием первичной кроны, которое вполне закономерно происходит уже у молодых особей *Q. robur* в условиях сухой степи южной оконечности Приволжской возвышенности в пределах Камышинского района. Для более увлажненного северо-запада области это явление менее характерно, по крайней мере, у молодых особей. При этом в средневозрастном и тем более старом генеративном онтогенетическом состояниях, в древостоях старше 50 лет вторичное побегообразование, вызванное погодным режимом конкретного вегетационного сезона и инвазиями насекомых-филлофагов, является достаточно обычным явлением и в более западных районах – в пределах лесостепи Воронежской области [31]. У исследованных нами особей образование вторичной кроны преимущественно носит характер травматической реитерации. Этот механизм помогает восстанавливать скелетный и ассимиляционный аппарат кроны в неблагоприятных условиях и при старении особи [14, 17, 32].

Формирование габитуса в виргинильном и молодом генеративном состояниях у *Q. robur* в условиях степи Волгоградской области отражает две тенденции, по-видимому, весьма характерные именно для семиаридных и аридных условий. Во-первых, это ускорение развития [33] – прежде всего более раннее начало плодоношения [34]. Более ранний переход в генеративный период онтогенеза соотносится и с более ранним старением. Во-вторых, в том или ином виде у особей проявляется отклонение от типичной жизненной формы дерева, что приводит к формированию целого морфологического ряда. К его членам относятся особи с усиленным развитием поникающих и в некоторых случаях плагиотропных ветвей, особи с наклоненным или горизонтально повернутым стволом, особи, ширина кроны которых превышает общую высоту дерева. Сходные явления, а также карликовость, потеря регулярности ветвления, хаотичное пробуждение спящих почек установлены у молодых особей и в более северных и лучше увлажненных районах Высокого Заволжья и Предволжья на территории Самарской области [27]. При этом отклонение от ортотропного роста в более северных районах характерно для опушек и открытых пространств в условиях сложного рельефа [27], а на юго-востоке ареала оно наблюдается и в более защищенных местообитаниях. В свою очередь, в пределах севера Волгоградской области усиление континентальности климата в направлении с северо-запада на юго-восток в сочетании с жесткими почвенно-гидрологическими и аэрологическими условиями приводит к тому, что архитектурная единица *Q. robur* реализуется через формы с сильно упрощенным ветвлением и отчетливо выраженным полиархическим планом организации.

Выводы

В исследованных местообитаниях севера Волгоградской области виргинильные и молодые генеративные особи *Q. robur* представлены четырьмя архитектурными типами (I–IV). Те же АТ ранее были выявлены в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (в Московской и Калужской областях) и в подзоне южной лесостепи (Воронежская область).

Каждый АТ реализуется через набор форм. К ним относятся типовые формы и формы, у которых преобладает один из модусов отклонений от конструкции типовой формы. С учетом преобладающего модуса выделены следующие формы: редуцированная, с усиленным развитием ветвей определенного направления роста (плагиотропное, поникающее, ортотропное), полиархическая, наклонно-асимметричная, реитеративная и с вторичным побегообразованием.

В открытых сообществах во всех элементах рельефа абсолютно преобладают особи АТ I. В молодых сосновых лесах как на северо-западе, так и на юго-востоке района исследований также преобладают особи АТ I. В старых сосняках, в том числе в сосново- и березово-широколиственных парцеллах, на северо-западе района исследований преобладают особи АТ II, а на юго-востоке региона – АТ I.

Особь, у которой сформирована типовая форма АТ I, на северо-западе района исследований преобладают на открытых склонах увлажненной глубокой балки, а на юго-востоке – в разреженных порослевых дубравах на слабовсхолмленных водоразделах. В прочих местообитаниях и элементах рельефа преобладают особи редуцированной, наклонно-асимметричной форм и форм с плагиотропными или поникающими ветвями.

С усилением континентальности климата, от Хоперско-Бузулукской равнины и Доно-Медведицкой гряды к южной оконечности Приволжской возвышенности, в исследованных ценопопуляциях *Q. robur* возрастает доля особей с ослабленным ветвлением ствола, усиленным полиархическим планом организации и мощным развитием вторичных побеговых систем.

Положение в рельефе и близость материнских пород оказывают наибольшее влияние на архитектуру молодых особей *Q. robur* в условиях останцовой гряды южной оконечности Приволжской возвышенности в Камышинском районе.

Благодарности

Автор признателен М.А. Лемешевой за стилистическую работу с текстом рукописи и рецензентам за замечания и пожелания по форме и содержанию рукописи.

Список литературы

1. Бельгард А.Л. Степное лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1971. 336 с.
2. Годунов С.И., Тищенко В.В. Рост и развитие дуба черешчатого в урочищах низшего таксономического ранга агроландшафтов Каменной Степи // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. 2005. № 2. С. 130-133.
3. Золотухин А.И., Шаповалова А.А., Овчаренко А.А. Антропогенная динамика структуры и биоразнообразия пойменных дубрав Среднего Прихоперья. Балашов: «Николаев», 2010. 164 с.
4. Новосельцев В.Д., Бугаев В.А. Дубравы. М.: Агропромиздат, 1985. 214 с.
5. Бугаев В.А., Мусиевский А.Л., Царалунга В.В. Дубравы Европейской части России // Лесной Журнал. 2004. № 2. С. 7-13.
6. Матвеев В.И., Матвеева Т.Б., Соловьева В.В. *Quercus robur* L. как вид, рекомендуемый для внесения в Красную книгу Самарской области // Раритеты флоры Волжского бассейна: сб. докл. участников рос. науч. конф. Самара, 2009. С. 125-138.
7. Здоровцов В.А., Дунаев А.В. К вопросу о состоянии старовозрастных древостоев дуба в фитоценозах лесостепных заповедных дубрав // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2017. № 4 (253). Вып. 38. С. 68-75.
8. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. no. 1 (2). pp. 1-31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>.

9. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботанический журнал. 2016. Т. 101. № 6. С. 628-649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X>.
10. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 12. С. 1305-1316.
11. География и экология Волгоградской области: учеб. пособие для ср. шк. 2-е изд., перераб. и доп. / авт. кол. под общ. ред. проф. В.А. Брылева. Волгоград: Перемена, 2005. 260 с.
12. Стаменов М.Н. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. XIV. № 1. С. 66-90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>.
13. Стаменов М.Н. Архитектурная единица у молодых особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных лесах южной лесостепи Воронежской области // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 2. С. 186-219. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219>.
14. Barthélemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Annals of Botany*. 2007. vol. 99. pp. 375-407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>.
15. Édelin C. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre. Montpellier, 1991. pp. 154-168.
16. Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth. // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 3. С. 257-283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283>.
17. Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Битюгова Г.В., Ясинская О.И., Дубах А.М. Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22. № 5. С. 710-724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505>.
18. Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 3. С. 10-28.
19. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений (иллюстрированный словарь). М., 2005. 256 с.
20. Verdu M., Climent J. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (Sapindaceae) // *American Journal of Botany*. 2007. V. 94. № 8. pp. 1316-1320.
21. Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 9. С. 1192-1205.
22. Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 1. С. 53-68.
23. Казакова Н.Л., Антонова И.С. Форма кроны *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch в разных возрастных состояниях и экологических условиях естественных местообитаний // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». 2015. № 3. С. 135-153.
24. Антонова И.С., Николаева Н.В. Особенности структуры кроны *Frangula alnus* (Rhamnaceae) // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 10. С. 90-101.

25. Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub in Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy // *Annals of Botany*. 2010. vol. 105. pp. 205-220. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp273>.
26. Горошкевич С.Н. Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2018. № 42. С. 140-159. DOI: 10.17223/19988591/42/7.
27. Иванова А.В., Мазуренко М.Т. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // *Ботанический журнал*. 2013. Т. 98. № 8. С. 014-1030.
28. Ричардс П. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1961. 448 с.
29. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // *Журнал Общей Биологии*. 1991. Т. 52. № 3. С. 409-421.
30. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest // *Canadian Journal of Botany*. 1998. vol. 76. pp. 2100-2118.
31. Уткина И.А., Рубцов В.В. Прорастание почек и регенеративное побегообразование у дуба после дефолиации насекомыми // *Лесоведение*. 1989. № 3. С. 46-54.
32. Николаева С.А., Савчук Д.А. Морфологические формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2013. № 2 (22). С. 101-114.
33. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
34. Крючков С.Н., Иозус А.П., Завьялов А.А. Генеративные особенности основных древесных пород в условиях сухой степи // *Успехи современного естествознания*. 2018. № 12. С. 70-74.

Конфликт интересов: Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Поступила в редакцию 17.07.2023

Принята к публикации 12.12.2023

CROWN ARCHITECTURE IN VIRGINAL AND YOUNG REPRODUCTIVE INDIVIDUALS OF *QUERCUS ROBUR* L. ON THE SOUTHEAST BORDER OF ITS AREA (ON THE EXAMPLE OF THE VOLGOGRAD REGION)

M. Stamenov

Nizhny Novgorod State Pedagogical University, Russia, Nizhny Novgorod

e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Crown architecture in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. in open and closed habitats in various parts of relief of the northern Volgograd region is analyzed. It is shown that in the steppe zone of the northern Volgograd region the architectural unit of young individuals of *Q. robur* is realized through four architectural types. Each type is represented by a series of forms. With the worsening of the forest conditions, especially on the top level of the Volga upland, branching of individuals of *Q. robur* gets weaker while polyarchic plan of organization and secondary shoot formation increase.

Key words: *Quercus robur* L., Volgograd region, biomorphology, crown architecture, architectural unit, architectural type, axis of a visible order, increment, branching.

References

1. Bel'gard A.L. *Stepnoe lesovedenie*. M.: Lesnaya promyshlennost', 1971. 336 s.
2. Godunov S.I., Tishchenko V.V. Rost i razvitie duba chereshchatogo v urochishchakh nizshogo taksonomicheskogo ranga agrolandshaftov Kamennoi Stepi. *Vestnik VGU. Seriya: Geografiya. Geoekologiya*. 2005. N 2. S. 130-133.
3. Zolotukhin A.I., Shapovalova A.A., Ovcharenko A.A. Antropogennaya dinamika struktury i bioraznoobraziya poimennykh dubrav Srednego Prikhoper'ya. Balashov: "Nikolaev", 2010. 164 s.
4. Novosel'tsev V.D., Bugaev V.A. *Dubravnyy*. M.: Agropromizdat, 1985. 214 s.
5. Bugaev V.A., Musievskii A.L., Tsaralunga V.V. *Dubravnyy Evropeiskoi chasti Rossii*. *Lesnoi Zhurnal*. 2004. N 2. S. 7-13.
6. Matveev V.I., Matveeva T.B., Solov'eva V.V. *Quercus robur L. kak vid, rekomenduemyi dlya vnoseniya v Krasnuyu knigu Samarskoi oblasti. Raritety flory Volzhskogo basseina: sb. dokl. uchastnikov ros. nauch. konf. Samara, 2009*. S. 125-138.
7. Zdorovtsov V.A., Dunaev A.V. K voprosu o sostoyanii starovozrastnykh drevostoev duba v fitotsenozakh lesostepnykh zapovednykh dubrav. *Nauchnye vedomosti. Seriya Estestvennye nauki*. 2017. N 4 (253). Vyp. 38. S. 68-75.
8. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. no. 1 (2). pp. 1-31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>.
9. Antonova I.S., Fat'yanova E.V. O sisteme urovnei stroeniya krony derev'ev umerennoi zony. *Botanicheskii zhurnal*. 2016. T. 101. N 6. S. 628-649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X>.
10. Antonova I.S., Fat'yanova E.V. Neobkhodimost' ispol'zovaniya znaniy o stroenii i razvitii krony derev'ev v razlichnykh fundamental'nykh i prikladnykh razdelakh geobotaniki. *Botanicheskii zhurnal*. 2014. T. 99. N 12. S. 1305-1316.
11. *Geografiya i ekologiya Volgogradskoi oblasti: ucheb. posobie dlya sr. shk. 2-e izd., pererab. i dop. avt. kol. pod obshch. red. prof. V.A. Bryleva*. Volgograd: Peremena, 2005. 260 s.
12. Stamenov M.N. Polivariantnost' gabitusa virginil'nykh i molodykh generativnykh osobei *Quercus robur L.* (Fagaceae) v fitotsenozakh basseina Verkhnei i Srednei Oki. *Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy*. 2020. T. XIV. N 1. S. 66-90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>.
13. Stamenov M.N. Arkhitekturnaya edinitsa u molodykh osobei *Quercus robur L.* v lugovykh stepyakh i ostrovnykh lesakh yuzhnoi lesostepi Voronezhskoi oblasti. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*. 2023. T. 13. N 2. S. 186-219. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219>.
14. Barthélemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*. 2007. vol. 99. pp. 375-407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>.
15. Édelin C. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. *L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre*. Montpellier, 1991. pp. 154-168.
16. Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Abakarova S.G. Konstruktivnaya organizatsiya *Betula pendula* Roth. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*. 2022. T. 12. N 3. S. 257-283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283>.
17. Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubakh A.M. Strukturnye modifikatsii krony berezy povisloi (*Betula pendula* Roth.) v zavisimosti ot ekologicheskikh uslovii proizrastaniya. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 2015. T. 22. N 5. S. 710-724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505>.
18. Antonova I.S., Azova O.V. Arkhitekturnye modeli krony drevesnykh rastenii. *Botanicheskii zhurnal*. 1999. T. 84. N 3. S. 10-28.
19. Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. *Biomorfologiya rastenii (illyustrirovannyi slovar')*. M., 2005. 256 s.
20. Verdu M., Climent J. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (Sapindaceae). *American Journal of Botany*. 2007. V. 94. N 8. pp. 1316-1320.

21. Antonova I.S., Sharovkina M.M. Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i razvitiya krony generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trekh vozrastnykh sostoyanii v usloviyakh umerenno-kontinental'nogo klimata. *Botanicheskii zhurnal*. 2012. T. 97. N 9. S. 1192-1205.
22. Antonova I.S., Gnilovskaya A.A. Pobegovye sistemy krony *Acer negundo* L. (Aceraceae) v raznykh vozrastnykh sostoyaniyakh. *Botanicheskii zhurnal*. 2013. T. 98. N 1. S. 53-68.
23. Kazakova N.L., Antonova I.S. Forma krony *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch v raznykh vozrastnykh sostoyaniyakh i ekologicheskikh usloviyakh estestvennykh mestoobitaniy. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya i ekologiya"*. 2015. N 3. S. 135-153.
24. Antonova I.S., Nikolaeva N.V. Osobennosti struktury krony *Frangula alnus* (Rhamnaceae). *Botanicheskii zhurnal*. 2002. T. 87. N 10. S. 90-101.
25. Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub in Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany*. 2010. vol. 105. pp. 205-220. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp273>.
26. Goroshkevich S.N. Struktura krony u molodykh generativnykh derev'ev kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* du Tour). Prostranstvennaya organizatsiya raznoobraziya pobegov. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2018. N 42. S. 140-159. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/7>.
27. Ivanova A.V., Mazurenko M.T. Varianty realizatsii ontogeneticheskoi traektorii *Quercus robur* (Fagaceae) Samarskoi oblasti. *Botanicheskii zhurnal*. 2013. T. 98. N 8. S. 1014-1030.
28. Richards P. *Tropicheskii dozhdevoi les*. M.: Izd-vo inostr. lit-ry, 1961. 448 s.
29. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Klassy metamerov derev'ev. *Zhurnal Obshchei Biologii*. 1991. T. 52. N 3. S. 409-421.
30. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. *Canadian Journal of Botany*. 1998. vol. 76. pp. 2100-2118.
31. Utkina I.A., Rubtsov V.V. Prorastanie pohek i regenerativnoe pobegoobrazovanie u duba posle defoliatsii nasekomymi. *Lesovedenie*. 1989. N 3. S. 46-54.
32. Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. Morfologicheskie formy kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* du Tour) v vysokogornnykh lesakh Severo-Chuiskogo khrebta: 1. Morfologicheskii aspekt. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2013. N 2 (22). S. 101-114.
33. Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii*. M.: Vysshaya shkola, 1962. 378 s.
34. Kryuchkov S.N., Iozus A.P., Zav'yalov A.A. Generativnye osobennosti osnovnykh drevesnykh porod v usloviyakh sukhoi stepi. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*. 2018. N 12. S. 70-74.

Сведения об авторе:

Мирослав Найчев Стаменов
 К.б.н., доцент, Нижегородский государственный педагогический университет
 им. Козьмы Минина
 ORCID 0000-0002-2500-7925
 Miroslav Stamenov
 Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Nizhny Novgorod State Pedagogical
 University

Для цитирования: Стаменов М.Н. Архитектура кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. на юго-восточной границе ареала (на примере Волгоградской области) // Вопросы степеведения. 2023. № 4. С. 90-105. DOI: 10.24412/2712-8628-2023-4-90-105