

## КОНСТРУКТИВНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРОНЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2024 г. М. В. Костина<sup>1, \*</sup>, Н. С. Барабанщикова<sup>2, \*\*</sup>,  
О. И. Недосеко<sup>3, \*\*\*</sup>, М. Н. Стаменов<sup>4</sup>

<sup>1</sup>ФГАОУ ВО «Севастопольский государственный университет»  
ул. Университетская, 33, Севастополь, 299053, Россия

<sup>2</sup>ФГБОУ ВО «МПГУ»  
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

<sup>3</sup>Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет  
им. Н.И. Лобачевского, Арзамасский филиал ННГУ  
ул. К. Маркса, 36, Арзамас, 607220, Россия

<sup>4</sup>Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН  
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003, Россия

\*e-mail: mv.kostina@mpgu.su

\*\*e-mail: ns.barabanshchikova@mpgu.su

\*\*\*e-mail: nedoseko@bk.ru

Поступила в редакцию 24.10.2022 г.  
Получена после доработки 11.03.2024 г.  
Принята к публикации 19.03.2024 г.

С позиций концепции С. Édelin (1991) изучена конструктивная организация 12 видов деревьев умеренной зоны европейской части России, составляющих первые ярусы фитоценозов. В основе конструктивной организации изученных видов лежит принцип иерархического построения кроны, т.е. соподчинения боковых скелетных осей главной оси — стволу. У цветковых растений широко распространено симподиальное нарастание, в одном из вариантов которого есть предпосылки для появления в кроне элементов полиархической организации — двух равнозначных осей, образующих вилку, что иногда приводит к раздвоению ствола. Последующая дифференциация осей вилки на лидирующую и соподчиненную может привести к формированию ветвей, которые по долговечности и мощности превосходят ветви иерархической организации. Появление элементов полиархической организации менее детерминировано, чем элементов иерархической. У рассмотренных видов реже вилки появляются у *Picea abies*, чаще — у *Salix alba* и *S. pentandra*. У теневыносливых видов включение элементов полиархической организации в иерархическую конструкцию лежит в основе формирования зонтиковидной кроны в условиях низкой освещенности, а на открытом пространстве у всех видов, за исключением *Picea abies*, позволяет сформировать более раскидистую крону. Не выявлена корреляция между конструктивной организацией рассмотренных видов и их ролью в сукцессионной системе, а также между их долговечностью и теневыносливостью.

**Ключевые слова:** деревья, нарастание, ветвление, годичные побеги, системы побегов, скелетные оси видимых порядков, конструктивная организация

DOI: 10.31857/S0006813624050042, EDN: QJTJRX

Исследования С. Édelin (1991), предложившего концепцию двух планов организации кроны, показали, что формирование лидирующей оси (ствола), сохраняющейся на протяжении большей части онтогенеза дерева, происходит только при реализации так называемого иерархического плана.

Полиархический план организации характеризуется тем, что принцип соподчинения нарушается, поскольку лидирующая ось постоянно раздваивается с образованием осей, равноценных как по силе развития, так и по функциональной роли. Эти оси образуют структуру, называемую вилкой

(Millet, Bouchard, Edelin, 1998a, b, 1999). У одних видов в течение всего онтогенеза реализуется только иерархический или только полиархический план, а у других видов происходит чередование иерархического и полиархического планов.

Описывая структуру и морфогенез деревьев, И. Г. Серебряков и другие ученые (Serebryakov, 1962; Zaugol'nova, 1968; Chistyakova, 1979, 1988; Vahrameeva, 1975; Romanovsky, 2001; Antonova et al., 2007; Antonova, Sharovkina, 2012; Antonova, Fat'yanova, 2013; Nedoseko, 1993, 2014; Stamenov, 2016a, b) в основном уделяли внимание видам, которые соответствуют деревьям с иерархическим планом организации кроны. Однако И. А. Гетманец (Getmanets, 2010) отмечала, что у *Salix alba* ствол постоянно раздваивается, что характерно для полиархической организации побеговой системы.

С позиций концепции плана организации кроны была проанализирована структура побеговых систем 9 видов деревьев, произрастающих в умеренно-широколиственных лесах юго-западного Квебека (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999; Millet, Bouchard, 2003).

По результатам проведенных исследований был сделан вывод о существовании зависимости между конструктивной организацией деревьев разных видов и их ролью в сукцессионной системе. У светолюбивых видов ранних стадий сукцессии — *Populus tremuloides* и *Betula populifolia* — иерархический план организации является основным и сохраняется на протяжении всего онтогенеза. У *Ulmus americana*, *Fraxinus americana*, *Tilia americana* и *Carya cordiformis*, относящихся к среднесукцессионным видам, раздвоение ствола происходит чаще, чем у раннесукцессионных видов. Однако в результате дифференциации сестринских осей осуществляется возврат к иерархическому плану. Виды поздних стадий сукцессии — *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, *Tsuga canadensis* — способны в ходе онтогенеза чередовать иерархическую и полиархическую фазы роста ствола. Они теневыносливы, имеют большой срок жизни и более пластичны в плане адаптации к изменяющимся условиям, чем виды ранних и средних стадий сукцессии (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999; Millet, Bouchard, 2003).

В связи с этими исследованиями зарубежных коллег большой интерес представляет выявление особенностей конструктивной организации аборигенных видов деревьев средней полосы ев-

ропейской части России с позиций концепции С. Édelin и их роли в сукцессионной системе.

Основными задачами настоящего исследования было:

1. Выявить возможные пути возникновения вилки при развитии годичных и двулетних побеговых систем.
2. Изучить строение пяти-шестилетних систем побегов для выяснения дальнейшего развития вилки.
3. Выявить способы формирования ветвей, отходящих от ствола.
4. Установить специфику конструктивной организации деревьев, обусловленных появлением вилки в зависимости от видовой принадлежности дерева и экологических условий.
5. Сопоставить конструктивную организацию изученных видов деревьев с их ролью в сукцессионной системе.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были виргинильные и генеративные особи *Acer platanoides* L. (Aceraceae), *Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh. (Betulaceae), *Picea abies* (L.) Karst, *Populus tremula* L., *Salix alba* L., *Salix pentandra* L. (Salicaceae), *Tilia cordata* Mill. (Tiliaceae).

*Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae), *Quercus robur* L. (Fagaceae), *Ulmus glabra* Huds., *Ulmus laevis* Pall. (Ulmaceae) изучены в основном по литературным источникам и частично нами в природных условиях.

Исследование побеговых систем проводили, опираясь на концепцию модульной организации (Gattsuk, 1974; Shafranova, 1990; Tomlinson, 1982; Notov, 1999). Структурный анализ побеговых систем, в основе которого лежит сравнительно-морфологический метод, осуществляли путем выделения в теле растения иерархически соподчиненных структурных элементов. В качестве структурных элементов использовали годичные побеги, двулетние побеговые системы, скелетные оси I и II видимых порядков, ветвь от ствола.

Выявляли особенности строения двулетних и многолетних систем вегетативных побегов, принимающих участие в формировании ствола (ось I порядка) и мощных осей II порядка, даю-

щих начало ветвям, отходящим от ствола. Учитывали характер нарастания главной и боковых осей двулетних побеговых систем, принимая во внимание временной аспект развития боковых осей по отношению к главной оси (силлеписис, пролеписис в широком смысле).

Изучали особенности организации пяти-шестилетних побеговых систем, возникших в результате формирования двух побегов замещения, дающих начало вилке. Возраст таких систем определяли по годичным кольцам и чередованию мощных и более слабых ветвей.

Выявляли частоту возникновения вилок и скорость их нивелирования у виргинильных и генеративных растений нормальной жизненности.

Исследовали структуру кроны изучаемых видов на открытых пространствах и в насаждениях, а у средневозрастных генеративных растений *Betula pendula* также подсчитывали число раздвоений ствола и мощных ветвей.

Выявляли особенности конструктивной организации деревьев с позиций концепции К. Эделина (Édelin, 1991). Проводили сопоставление конструктивной организации деревьев с их ролью в сукцессионной системе.

#### Определения терминов, используемых для описания побегов и систем побегов в данной работе

**Конструктивная организация дерева** – строение и взаимное расположение скелетных осей дерева.

**Скелетная ось** – ось, живущая более одного года.

**Скелетная ось истинного порядка** – ось, формирующаяся в результате моноподиального нарастания.

**Скелетная ось видимого порядка** – ось, хорошо зрительно выделяющаяся в кроне дерева и формирующаяся в результате как моноподиального, так и симподиального нарастания или их сочетания. Данное понятие позволяет сравнивать скелетные оси, образовавшиеся в результате разных способов нарастания.

**Основные скелетные оси** – наиболее мощные оси дерева – ствол (ось I видимого порядка) и самые мощные оси II и III видимого порядка.

**Ветвь** – система побегов, образующаяся в результате нарастания и ветвления скелетной оси.

**Ветвь, отходящая от ствола** (ветвь I порядка), – ветвь, образующаяся в результате нарастания и ветвления оси II видимого порядка.

**Двулетняя система побегов** – система побегов, формирующаяся в течение двух вегетационных периодов из пазушных и верхушечной почки (если она имеется). В отличие от двулетних побеговых систем в понимании И. С. Антоновой и ее коллег (Antonova, Belova, 2009), предлагаемый нами объем этого понятия позволяет учитывать не только специфику ветвления, но и нарастания системы.

**Побег замещения** – боковой побег, перерастающий материнский и обеспечивающий дальнейшее нарастание скелетной оси древесного растения.

**Вилка** – структура, образованная двумя равноценными побегами замещения. Формируется в результате нарастания, называемого ложной дихотомией или ветвлением по типу дихазия (Zhmylev et al., 2002; Serebryakova et al., 2006).

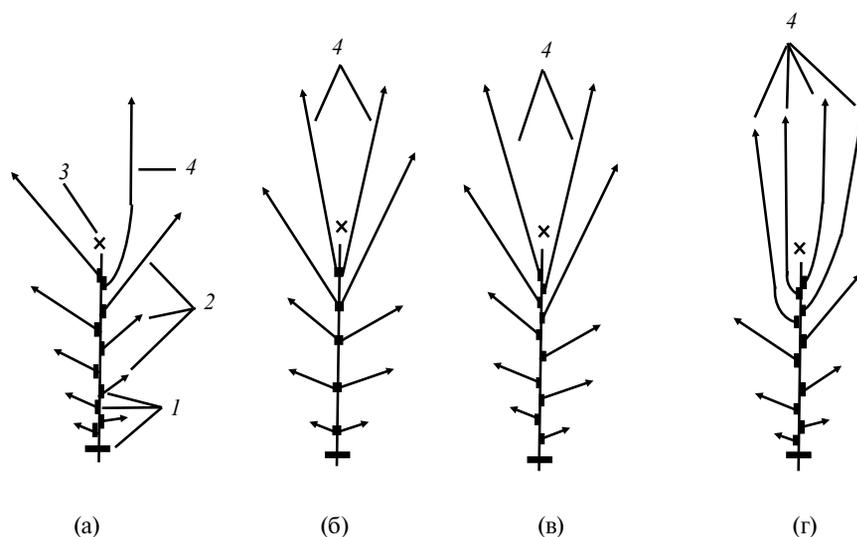
**Пролеписис** – развитие боковых побегов после периода покоя без указания длительности этого периода.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Особенности формирования годичных и двулетних моноподиальных и симподиальных систем побегов, приводящие к формированию структуры вилка.** Установлено, что у всех изученных видов, вне зависимости от способа нарастания осей и филлотаксиса, могут формироваться двулетние системы побегов, имеющие как иерархическое, так и полиархическое строение.

При симподиальном нарастании иерархические системы образуются в том случае, когда один из боковых побегов перевершинивает материнский, т.е. формируется один побег замещения (рис. 1а). При образовании нескольких побегов замещения, имеющих равную длину и диаметр, возникают полиархические системы. Обычно таких побегов замещения бывает два, и формируется структура “вилка”. Вилка может образоваться как при супротивном, так и при очередном листорасположении (рис. 1б, в). Если один из побегов замещения ненамного превышает по длине другие, то формируется неявнополиархическая система побегов (рис. 1г).

При моноподиальном нарастании иерархические системы формируются, когда побег, образу-



**Рис. 1.** Системы побегов, формирующиеся в течение двух лет у видов с симподиальным нарастанием: а – иерархическая система побегов; б – полиархическая система с супротивным листорасположением и двумя побегами замещения, образующими “вилку”; в – полиархическая система с очередным листорасположением и двумя побегами замещения, образующими “вилку”; г – неявнополиархическая система побегов.

1 – почечное кольцо; 2 – боковые побеги; 3 – отмершая верхушка побега; 4 – побег замещения.

**Fig. 1.** Shoot systems formed within two years in the species with sympodial growth: а – hierarchic shoot system; б – polyarchic system with opposite leaf arrangement and two replacement shoots forming a “fork”; в – polyarchic system with alternate leaf arrangement and two replacement shoots forming a “fork”; г – inexplicit polyarchic shoot system.

1 – bud ring; 2 – lateral shoots; 3 – dead shoot top; 4 – replacement shoot.

ющийся из верхушечной почки, длиннее боковых (рис. 2а). Если боковые побеги не на много отличаются по длине от побега из верхушечной почки, то формируется неявнополиархическая система побегов (рис. 2б). Система будет иметь иерархический план организации и в том случае, когда побег, образующийся из верхушечной почки, отстает в росте от боковых побегов, один из которых берет на себя функцию побега замещения (рис. 2в). Наблюдения показали, что такой отстающий в росте побег нарастает не более трех лет, а затем отмирает. При формировании двух или большего числа побегов замещения возникает полиархическая система (рис. 2г). При отклонении верхушки материнского побега в сторону побег замещения возникает в медианной части материнского побега или ближе к дистальному концу. Материнский побег и побег замещения нарастают с одинаковой интенсивностью (рис. 2д), образуя полиархическую систему. Следует отметить, что у изученных нами видов вариант 2д встречается крайне редко.

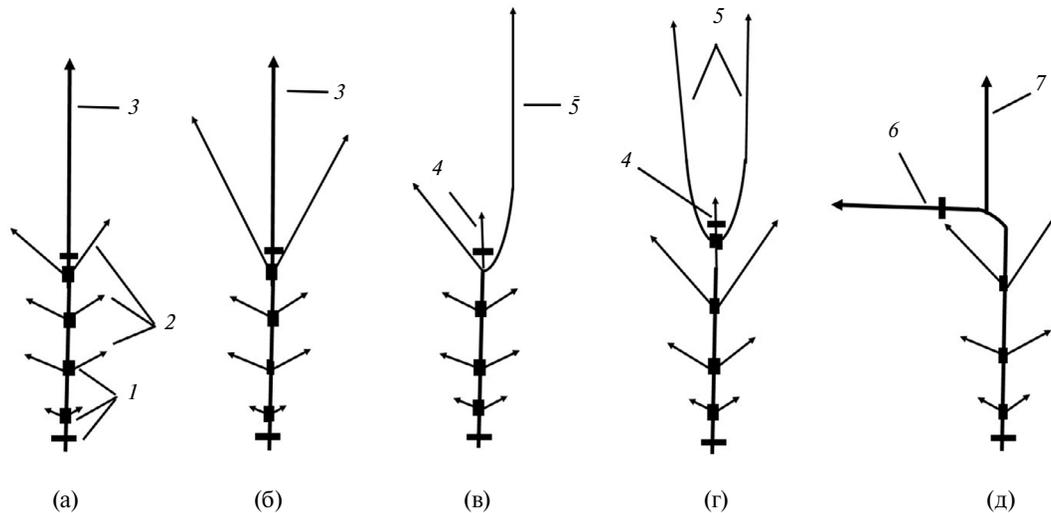
У виргинильных и молодых генеративных растений *Betula pendula*, а также *Betula alba*, *Salix*

*alba*, *Salix pentandra* побеги, принимающие участие в построении ствола, нередко силлептически ветвятся, и иерархические и полиархические системы могут сформироваться в течение одного вегетационного периода.

Иерархические системы образуются, если силлептические побеги не перевершинивают растущий материнский побег (рис. 3а). Также иерархическая система формируется, если верхушка растущего материнского побега отмирает, а один из силлептических побегов перевершинивает материнский (рис. 3б). При образовании полиархических систем материнский побег перевершинивают два или более силлептических побегов равной длины и диаметра (рис. 3в).

**Чередование в ходе онтогенеза иерархической и полиархической фазы роста ствола.** Изучение пяти-шестилетних побеговых систем, принимающих участие в формировании ствола и мощных осей, отходящих от ствола у виргинильных и генеративных растений, позволило выявить ряд закономерностей дальнейшего развития вилки.

Появление вилки, как это уже отмечено выше, обусловлено формированием двух побегов заме-



**Рис. 2.** Системы побегов, формирующихся в течение двух лет у видов с моноподиальным нарастанием: а – иерархическая система побегов, образовавшаяся в результате моноподиального нарастания с явно выраженным преобладанием по длине побега из верхушечной почки над боковыми побегами; б – неявнополиархическая система побегов, сформировавшаяся в результате моноподиального нарастания с не большим преобладанием по длине побега из верхушечной почки над боковыми побегами; в – иерархическая система побегов, образовавшаяся в результате замедления роста побега из верхушечной почки и формирования побега замещения; г – полиархическая система, образовавшаяся в результате замедления роста побега из верхушечной почки и формирования двух побегов замещения; д – полиархическая система, образовавшаяся в результате одинаковых темпов роста побега из верхушечной почки и бокового побега.

1 – почечное кольцо; 2 – боковые побеги; 3 – побег из верхушечной почки, превосходящий по длине и толщине боковые побеги; 4 – побег из верхушечной почки, отстающий в развитии от боковых побегов; 5 – боковые побеги, перерастающие побег из верхушечной почки и образующие вилку; 6 – побег из верхушечной почки, образующий вилку с побегом из боковой почки; 7 – боковой побег, не отстающий в росте от побега из верхушечной почки.

**Fig. 2.** Shoot systems formed within two years in the species with monopodial growth: а – hierarchic shoot system formed as a result of monopodial growth with a pronounced length predominance of the shoot from the apical bud over lateral shoots; б – inexplicit hierarchic shoot system formed as a result of monopodial growth with slight length predominance of the shoot from the apical bud over lateral shoots; в – hierarchic shoot system formed as a result of slowing growth of the shoot from the apical bud and the formation of a replacement shoot; г – polyarchic system formed as a result of slowing growth of shoot from the apical bud and the formation of two replacement shoots; д – polyarchic system formed as a result of equal growth rates of the shoot from the apical bud and a lateral shoot.

1 – bud ring; 2 – lateral shoots; 3 – a shoot from the apical bud, exceeding lateral shoots in length and thickness; 4 – a shoot from the apical bud, lagging in development from lateral shoots; 5 – lateral shoots outgrowing the shoot from the apical bud and forming a fork; 6 – a shoot from the apical bud forming a fork with a shoot from a lateral bud; 7 – a lateral shoot not lagging in growth from the shoot from the apical bud.

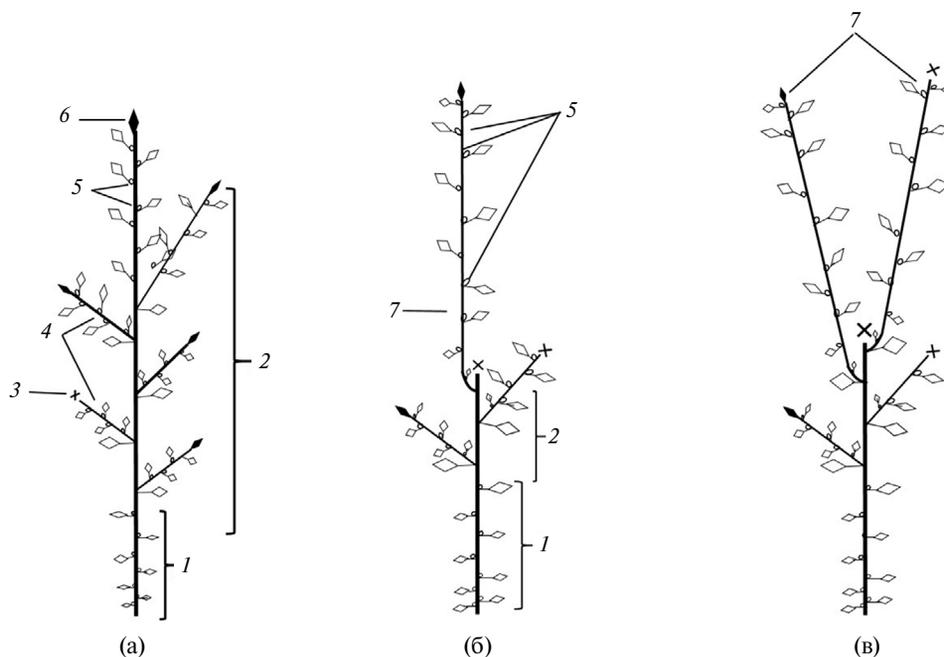
щения. Если они нарастают с одинаковой интенсивностью на протяжении длительного времени, то это может привести к появлению в кроне двух мощных равноценных осей (рис. 4а) и реализации полиархического конструктивного плана организации дерева (рис. 5а).

В том случае, когда одна из сестринских осей отстает в темпах роста от другой, она начинает отклоняться в сторону и берет на себя функцию оси II порядка. Вторая, более быстрорастущая ось принимает ортотропное направление роста и становится лидирующей (рис. 4б, в). Таким образом, в результате дифференциации осей вилки

на лидирующую и подчиненную система из полиархической вновь становится иерархической.

Степень выраженности вилки в кроне определяется тем, как быстро происходит дифференциация осей на лидирующую и подчиненную. Если дифференциация вилки задерживается, то в кроне дерева появляется мощная ось II видимого порядка, на основе которой формируется долгоживущая ветвь (рис. 4б). В этом случае в конструктивной организации дерева прослеживаются элементы полиархической организации (рис. 5б).

Если дифференциация осей вилки начинается на следующий год после ее образования или



**Рис. 3.** Иерархические и полиархические системы, образовавшиеся в результате силлептического ветвления: а – иерархическая система, в которой силлептические побеги не перевершинивают материнский; б – иерархическая система, в которой один из силлептических побегов перевершинивает материнский; в – полиархическая система, в которой два силлептических побега перевершинивают материнский и образуют вилку.

1 – зона со спящими почками; 2 – зона силлептических побегов; 3 – завершение роста; 4 – силлептические побеги; 5 – почки регулярного возобновления; 6 – верхушечная почка; 7 – побеги замещения, функцию которых выполняют силлептические побеги.

**Fig. 3.** Hierarchic and polyarchic systems formed as a result of sylleptic branching: а – hierarchic system with sylleptic shoots not outgrowing the maternal one; б – hierarchic system with one of the sylleptic shoots outgrowing the maternal one; в – polyarchic system with two sylleptic shoots outgrowing the maternal one and forming a fork.

1 – zone with inactive buds; 2 – zone of sylleptic shoots; 3 – completion of growth; 4 – sylleptic shoots; 5 – shoots of regular innovation; 6 – crown bud; 7 – replacement shoots, the function of which is performed by sylleptic shoots.

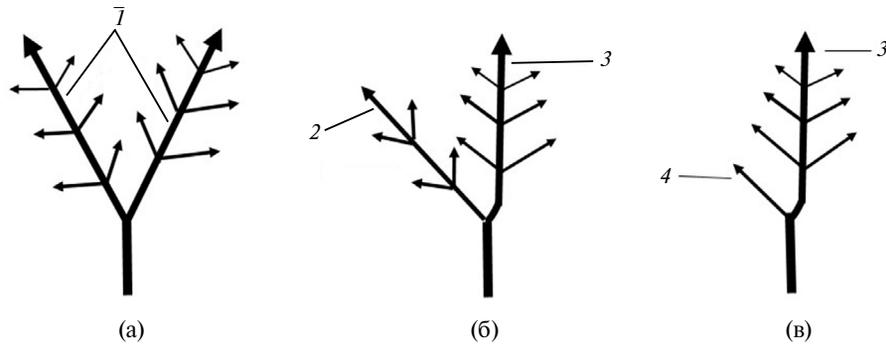
в ближайшие несколько лет, то система быстро возвращается к иерархической организации, а само появление вилки мало отражается на общем плане строения дерева, так как отклонившаяся в сторону ось вилки будет незначительно отличаться от осей иерархической системы на этом уровне кроны (рис. 4в). Такой план организации дерева соответствует иерархическому (рис. 5в).

Быстрое нивелирование вилки, как и ее долгое сохранение в составе кроны в виде двух стволов можно рассматривать как крайние варианты ее развития.

Исследования зарубежных ученых (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999) показали, что существует еще один способ формирования вилки в кроне теневыносливых деревьев поздних стадий сукцессии, который у наших видов не реализуется. У *Fagus grandifolia* и *Tsuga canadensis* неоднократное появле-

ние таких полиархических элементов обусловлено изменением направления роста материнского побега, принимающего участие в формировании ствола, с ортотропного на плагиотропное. Вилку составляет ортотропно растущий побег замещения, участвующий в формировании ствола, и сохраняющая в течение продолжительного времени высокий темп нарастания плагиотропная часть материнского побега.

**Способы формирования ветвей, отходящих от ствола.** У деревьев помимо задачи освоения стволом пространства в вертикальном направлении стоит задача занятия ветвями пространства в горизонтальном направлении. Исследование побеговых систем, участвующих в образовании ствола, позволило нам выявить у всех изученных видов два способа формирования осей II порядка, на основе которых формируются ветви, отходящие от ствола.

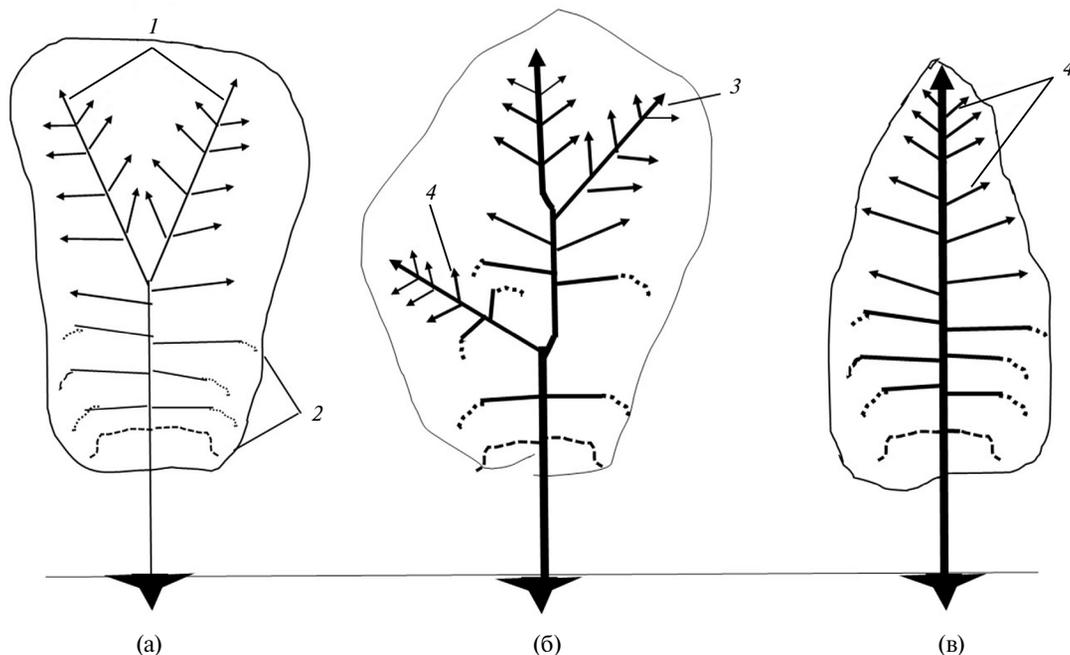


**Рис. 4.** Основные варианты развития вилки в течении пяти лет: а – образование двух мощных равноценных осей, развивающихся по программе ствола в течение четырех лет; б – образование мощной оси II порядка, образовавшейся в результате дифференции вилки на третий-четвертый год после возникновения; в – образование оси II порядка, практически не отличающейся от других осей, возникших из почек регулярного возобновления.

*1* – вилка, формирующаяся в течении пяти лет; *2* – мощная боковая ось II порядка; *3* – ось, выполняющая функцию ствола; *4* – боковая ось II порядка, образовавшаяся в результате дифференции осей вилки на следующий год после возникновения.

**Fig. 4.** Main variants of fork development within five years: а – formation of two equal powerful axes developing according to the trunk program for four years; б – formation of a powerful axis of II order, formed as a result of a fork partition in the third-fourth year after its appearance; в – formation of an axis of II order hardly differing from other axes appeared from the buds of regular innovation.

*1* – fork formed within five years; *2* – powerful side axis of II order; *3* – axis performing the function of trunk; *4* – side axis of II order formed as a result of differentiation of fork axes in the next year after appearance.



**Рис. 5.** Иерархическая конструктивная организация деревьев с элементами полиархической (а, б) и иерархической организации кроны (в).

*1* – раздвоение ствола; *2* – отмирающие оси; *3* – мощные оси, образовавшиеся в результате дифференции осей вилки; *4* – растущие оси.

**Fig. 5.** Hierarchic structural organization of trees with elements of polyarchic (а, б) and hierarchic organization of the crown (в).  
*1* – trunk bifurcation; *2* – dying axes; *3* – powerful axes formed as a result of differentiation of fork axes; *4* – growing axes.



**Рис. 6.** Зонтиковидная крона *Acer platanoides* под пологом леса (а), появление лидирующей оси при образовании светового окна (б).

1 – вилка, состоящая из плагиотропно ориентированных осей; 2 – ось, изменившая направление роста с плагиотропного на ортотропный; 3 – ось, образовавшаяся из пазушной почки.

**Fig. 6.** Umbellate crown of *Acer platanoides* under the forest canopy (a), appearance of a leading axis after formation of a light gap (b).

1 – fork consisting of plagiotropically oriented axes; 2 – axis changed the direction of growth from plagiotropic to orthotropic; 3 – axis formed from an axillary bud.

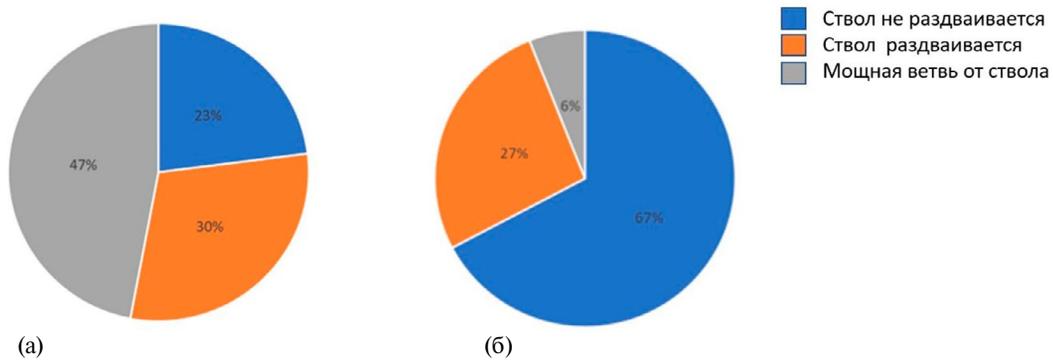
**Первый способ.** Оси II порядка развиваются в результате силлептического или пролептического ветвления в процессе реализации иерархического конструктивного плана. Они регулярно появляются в кроне и соподчинены главной оси. Наиболее мощные оси II порядка формируются в том случае, когда образуются неявнополиархические системы побегов, т.е. боковые побеги не сильно уступают по длине и толщине побегу, участвующему в формировании оси I порядка (ствола). Самые мощные оси II порядка приурочены к дистальной части материнского побега, но у силлептически ветвящихся видов могут располагаться также и в медианной части (Antonova, Rudneva, 2010; Ermolova et al., 2012; Kostina et al., 2022).

**Второй способ.** Оси II порядка образуются в результате нарушения принципа иерархического соподчинения и формирования двух равнозначных осей вилки, с последующей их дифференциацией на главную и соподчиненную оси. Данный способ подробно рассмотрен выше. Он позволяет увеличить долговечность и мощность боковых осей и развивающихся на их основе ветвей. Появление таких ветвей менее эндогенно детерминировано, чем ветвей, образующихся первым способом.

**Третий способ** описан J. Millet, B. Vouchard,

C. Édelin (1998 b) для *Fagus grandifolia* и *Tsuga canadensis*. Верхушка побега, участвующего в формировании ствола, отклоняется в сторону (рис. 2д). Побег замещения развивается в дистальной или медианной части материнского побега. Темпы роста материнского побега в плагиотропном направлении длительное время сопоставимы с темпами роста побега замещения. В результате этих процессов может сформироваться мощная ветвь.

**Экологические условия, влияющие на реализацию иерархической или полиархической фазы роста ствола.** Изучение подростка *Acer platanoides* под пологом дуба показало, что верхушка ствола у деревьев обычно отмирает или, сохраняя способность к моноподильному нарастанию, образует очень короткие годовые приросты. Расположенные под верхушкой обычно две боковые оси образуют вилку, перерастают главную ось, а затем отклоняются в разные стороны. Крона становится плоской, приобретая зонтиковидный облик, что позволяет дереву в течение ряда лет сохранять жизнеспособность и улавливать скудный свет, проникающий под древесный полог (рис. 6а). При образовании светового окна одна из таких осей может изогнуться к свету и устремиться вверх, взяв на себя функцию ствола, а другая – крупной ветви (рис. 6б). Может также проснуться спящая почка и дать начало мощной ортотропно растущей



**Рис. 7.** Процентное соотношение деревьев *Betula pendula*, произрастающих на открытом пространстве (а) и в насаждениях (б) (выборка 30 особей для каждого варианта произрастания): без раздвоения ствола, с раздвоением ствола, с образованием мощной ветви.

**Fig. 7.** The percentage of *Betula pendula* trees growing in an open space (а) and in plantations (б) (sampling of 30 trees for each variant of growth): without trunk bifurcation, with trunk bifurcation, with formation of a powerful branch. Blue – Trunk not bifurcated, orange – Trunk bifurcated, gray – Heavy branch from the trunk.

оси, выполняющей функцию ствола. При этом происходит смена организации с полиархической на иерархическую и дерево выходит в верхний ярус фитоценоза. В том случае, когда улучшения условий освещенности не происходит, растения погибают.

У подростка *Picea abies* в условиях низкой освещенности зонтиковидная крона образуется в результате замедления в течение 5–6 лет моноподиального нарастания ствола и уменьшения длины годичных приростов до 1 см. Этот процесс завершается отмиранием верхушечной почки. Длина верхушки ствола, состоящей из коротких годичных приростов и боковых побегов, обычно не превышает 15–30 см. Нижележащие под такой верхушкой ветви длиной до 70 см растут плагиотропно и образуют зонтиковидную крону. При улучшении условий освещения одна из самых молодых боковых ветвей изменяет направление роста на ортотропное, что приводит к восстановлению лидерной оси – ствола.

У светолюбивых видов – *Betula pendula* и *Populus tremula* формирование зонтиковидной кроны в условиях затенения мы не наблюдали.

Габитус и конструктивная организация изученных деревьев, произрастающих на открытом пространстве, отличается от растущих в насаждениях. В насаждениях преимущество получают особи, растущие ввысь более быстрыми темпами. Крона таких деревьев отличаются небольшой шириной и высоко поднята над землей. Раздвоение

ствола у таких деревьев можно наблюдать обычно на высоте более 10 м. Дифференциация вилки, возникающей в процессе раздвоения главной оси дерева на лидирующую и подчиненные оси, происходит обычно быстрее, чем на открытом пространстве. У свободно растущих деревьев можно чаще наблюдать раздвоение ствола и образование мощных долгоживущих ветвей, отходящих от ствола, как, например, у *Betula pendula* (рис. 7). Эти ветви с развивающимися на них из спящих почек системами побегов составляют крону старых генеративных и сенильных деревьев (Kostina et al., 2015a, b, 2016, 2020a, b). Единственным из изученных нами видов, у которого раздвоение ствола практически никогда не происходит, является *Picea abies* (Kostina et al., 2020a, b).

**Сопоставление конструктивной организации изученных видов деревьев с их ролью в сукцессионной системе.** В Московской области деревья ранних стадий сукцессий светолюбивы и нередко недолговечны, однако их конструктивная организация различается. *Betula pendula*, *B. alba*, *Populus tremula* обычно имеют иерархическую организацию кроны. Это связано с тем, что у *Populus tremula*, так же как у *Betula pendula* и *B. pubescens*, регулярно возникают двух-трехлетние полиархические или неявно полиархические системы, состоящие из 2–3, реже большего числа практически равноценных потенциальных осей замещения. Однако у этих видов дифференциация на лидирующую ось, которая входит в состав ствола, и подчиненные оси, дающие начало ветвям, происходит обыч-

но уже на второй-третий год (рис. 8а). Быстрая дифференциация регулярно возникающих вилок у осины и берез способствует сохранению в целом иерархической организации кроны. Однако в насаждениях и особенно на открытом пространстве у этих видов можно наблюдать и раздвоение ствола, и мощные ветви, особенно у берез.

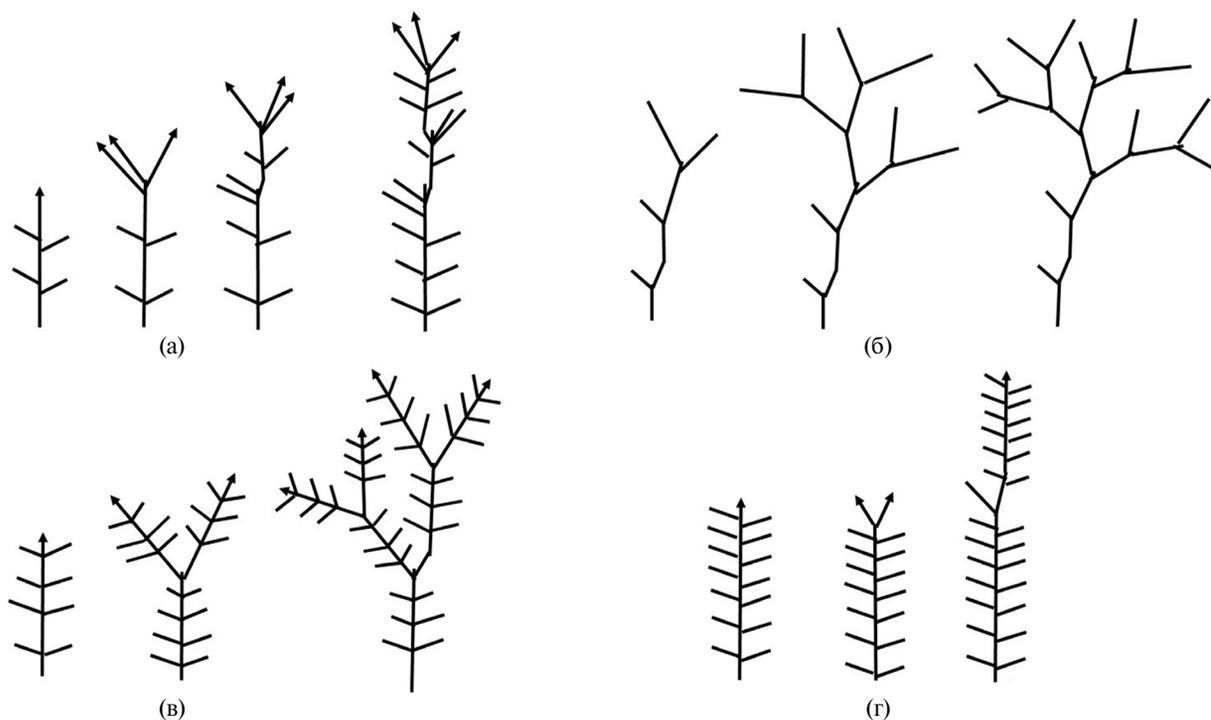
У *Salix pentandra*, *S. alba* ярко выражена полиархическая организация кроны. У этих видов, особенно на открытом пространстве, образование вилок нередко приводит к формированию мощных ветвей, отходящих от ствола или к раздвоению ствола (рис. 8б).

В качестве эдификаторов зональных лесных сообществ обычно выступает *Picea abies*, *Quercus robur* и *Tilia cordata*. У *Picea abies* достаточно строго выдерживается иерархическая организация кроны.

Вилки у этого вида образуются редко и быстро нивелируются (рис. 8в).

Крона самого светлюбивого широколиственного вида – *Quercus robur* – формируется в результате чередования иерархической и полиархической стадии развития ствола и осей, отходящих от ствола, так же как и у других более теневыносливых широколиственных видов – *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*.

Например, у *Acer platanoides* побеговые системы, формирующиеся в результате моноподиального нарастания, обычно имеют четко выраженный иерархический план организации. Самые мощные боковые побеги по длине значительно уступают побегу из верхушечной почки, в результате чего ствол по темпам роста значительно обгоняет боковые оси. При переходе от моноподиального на-



**Рис. 8.** Конструктивная организация изученных видов с позиции концепции организации кроны К. Эделина: а – иерархическая конструктивная организация *Populus tremula*, *Betula pendula* и *B. alba* с быстрым нивелированием часто возникающих вилок; б – иерархическая конструктивная организация *Salix alba* и *S. pentandra* с высокой долей полиархических элементов; в – иерархическая конструктивная организация *Acer platanoides* с регулярно возникающими полиархическими элементами; г – иерархическая конструктивная организация *Picea abies* с быстрым нивелированием редко возникающих вилок.

**Fig. 8.** Constructive organization of the studied species from the standpoint of the C. Edelin's concept of crown organization: а – hierarchic constructive organization of *Populus tremula*, *Betula pendula*, and *B. alba* with rapid leveling of frequently appearing forks; б – hierarchic constructive organization of *Salix alba* and *S. pentandra* with a high share of polyarchic elements; в – hierarchic constructive organization of *Acer platanoides* with regularly appearing polyarchic elements; г – hierarchic constructive organization of *Picea abies* with rapid leveling of rarely appearing forks.

растания к симподиальному нередко возникают две мощных оси замещения, которые формируют вилку. Реже оси замещения могут образоваться еще из нижерасположенной пары почек, но обычно они имеют несколько меньшие размеры, чем расположенные выше. Дифференциация осей вилки на лидирующую и подчиненную, как правило, начинается на четвертый-пятый год или позже, что приводит к раздвоению ствола или образованию крупных ветвей, превосходящих по длине и толщине ветви, развивающиеся при моноподиальном нарастании ствола. Конструктивную организацию этого вида можно охарактеризовать как иерархическую с регулярно возникающими полиархическими элементами, в большей степени выраженными у свободно растущих деревьев (рис. 8г).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, у всех рассмотренных нами видов может формироваться структура “вилка”, причем как в результате пролептического, так и силлептического ветвления. Возможность появления вилок не связана со способом нарастания побегов. При симподиальном нарастании вилка возникает за счет формирования двух побегов замещения, при моноподиальном – путем замедления роста побега из верхушечной почки по сравнению с двумя боковыми побегами.

Выявленные закономерности развития вилки, позволяют понять основные принципы формирования конструктивной организации изученных видов деревьев с позиций концепции К. Эделина.

Иерархический план организации дерева реализуется в том случае, когда в течение всего онтогенеза или на протяжении большей его части, в системе сохраняется лидерная ось – ствол. Боковые оси образуются в результате регулярного ветвления из почек возобновления и самые мощные из них приурочены к дистальной части побегов, из которых ствол состоит. В процессе нарастания ствола происходит формирование новых осей, в то время как образовавшиеся ранее отмирают.

Появление элементов полиархического конструктивного плана связано с формированием вилки. Степень выраженности элементов полиархической конструкции определяется тем, как долго оси замещения развиваются по программе ствола. Если они нарастают с одинаковой интенсивностью на

протяжении длительного времени, то это может привести к раздвоению ствола или к появлению мощной долгоживущей оси, отходящей от ствола, отмирание которой задерживается по сравнению с осями, образовавшимися в результате реализации иерархического конструктивного плана. Самые мощные боковые оси, которые практически не отличаются от ствола, образуются в том случае, когда ствол раздвоился, а потом один из сестринских стволов уступил лидерство другому.

Конструктивная организация кроны дерева во многом определяется условиями произрастания и, прежде всего, адаптацией к световому режиму. У подростка теневыносливых видов в условиях низкой освещенности формируется зонтиковидная крона, на что обращали внимание известные лесоводы (Timofeev, Dylis, 1953). У *Acer platanoides* она образуется путем реализации одного из вариантов развития вилки. Сходные адаптации к сильному затенению были описаны для *Quercus robur* (Pyatnitskiy, 1963; Stamenov, 2016b), *Tilia platyphyllos* (Sharovkina, Antonova, 2011), *Ulmus glabra* (Seits, Antonova, 2012), *Fagus sylvatica* (Rosenbergar, Diaci, 2014). Образование зонтиковидной кроны характерно и для теневыносливых видов, произрастающих в Канаде (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999, Millet, Bouchard, 2003). Зонтиковидная крона формируется и у *Picea abies*, но не за счет образования вилки, а путем замедления нарастания лидерной оси по сравнению с боковыми плагиотропными ветвями.

У теневыносливых видов формирование мощных долговечных ветвей, образующихся в результате дифференциации осей вилки, происходит чаще, чем у светолюбивых видов. Однако высоко иерархическая конструктивная организация *Picea abies* свидетельствует и о других способах достижения долговечности ветвей у видов поздних стадий сукцессий, например за счет специфики побегов, развивающихся из спящих почек. Образование таких побегов инициируется отмиранием хвои на растущей скелетной оси. В дальнейшем побеги из спящих почек на скелетной ветви образуют многочисленные небольшие реитерационные комплексы, на которых сосредоточена основная масса хвои (Kostina et al., 2020a, b).

Реализация элементов полиархической организации, которую мы наблюдали у *Betula pendula* и других изученных нами видов, за исключением *Picea abies*, имеет свои преимущества и на открытом

пространстве, поскольку позволяет деревьям захватывать воздушное пространство в горизонтальном направлении и увеличивать фотосинтезирующую поверхность, вероятно противостоять порывам ветра. Образование мощных ветвей в результате дифференциации осей вилки при снижении темпов роста дерева в высоту является одной из причин, позволяющих объяснить, почему свободно растущие деревья имеют более раскидистую крону, но ниже по сравнению с деревьями в насаждениях (Mogozov, 1930; Eizenreich, 1959).

Проведенное исследование показало, что между конструктивной организацией деревьев разных видов и их ролью в сукцессионной системе в Средней полосе европейской части России нет такой четкой корреляции, которая ранее была выявлена для видов умеренно-широколиственных лесов юго-западного Квебека. Так, среди светолюбивых видов ранних стадий сукцессии есть виды с четко выраженной полиархической организацией, а среди теневыносливых видов – с иерархической.

Раздвоение ствола можно рассматривать как проявление реитерации, под которой понимают морфогенетический процесс, позволяющий организму дублировать свою собственную элементарную архитектуру (Oldeman, 1974). У рассмотренных нами видов, за исключением *Picea abies*, реитерация немедленная автоматическая. Под немедленной реитерацией понимают формирование двух (реже более) равноценных побегов замещения (Barthelemy, Caraglio, 2007), а под автоматической (эндогенной) – включенность процесса повторения в наследственную модель роста вида, происходящего в онтогенезе неоднократно (Édelin, 1984). У *Picea abies* формирование вилки, по всей видимости, в большей степени обусловлено экзогенными факторами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У рассмотренных видов деревьев умеренной зоны существует два способа формирования осей II порядка и образующихся на их основе ветвей, отходящих от ствола. При реализации иерархического плана оси II порядка уступают по размерам стволу, и их появление достаточно строго детерминировано. При формировании вилки с последующей дифференциацией осей на лидирующую и соподчиненную, могут сформироваться оси II порядка, которые по длительности существования и размерам превосходят

самые мощные ветви, образовавшиеся первым способом.

У изученных видов переход к нарастанию с образованием вилки обусловлен как экзогенными, так и эндогенными факторами. Степень детерминированности эндогенной составляющей этого процесса и последствия его реализации видоспецифичны.

Образование вилки с последующей ее дифференциацией на лидирующую и подчиненную ось в конструктивном отношении дает возможность деревьям формировать мощные и долгоживущие ветви, а также позволяет адаптироваться к разным условиям произрастания: на открытом пространстве сформировать более широкую крону, чем в насаждениях, а в условиях сильного затенения – зонтиковидную.

В средней полосе европейской части России отсутствует корреляция, которая была выявлена для девяти видов деревьев, произрастающих в лесах юго-западного Квебека (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999; Millet, Bouchard, 2003), между конструктивным планом организации дерева и его ролью в сукцессионной системе. Также отсутствует корреляция между степенью полиархичности и теневыносливостью и долговечностью деревьев, выявленная для лесов юго-западного Квебека.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН “Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна” (регистрационный номер 1021060107217-0-1.6.19).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonova, Belova] Антонова И.С., Белова О.А. 2009. Об особенностях пространственно-временного строения побеговых систем некоторых древесных растений. – Труды 8 международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М. С. 31–35.
- [Antonova, Fat'janova] Антонова И.С., Фатьянова Е.В. 2013. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний. – Вестник ТвГУ. Серия “Биология и экология”. 32(31): 7–24.
- [Antonova, Rudneva] Антонова И.С., Руднева М.В. 2010. Строение побеговых комплексов верхушки дерева *Betula litwinowii* Doluch. и *Betula pendula* Roth на вир-

- гинильной стадии развития. — В кн.: Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника. Киров. С. 301–307.
- [Antonova et al.] Антонова И.С., Сейц К.С., Белова О.А. 2007. Анализ побеговых систем некоторых представителей семейств Ulmaceae Mirb. и Celtidaceae Link. — В кн.: Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М. С. 153–155.
- [Antonova, Sharovkina] Антонова И.С., Шаровкина М.М. 2012. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата. — Бот. журн. 97(9): 1192–1205.
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — Ann. Bot. 99: 375–407.
- [Chistyakova] Чистякова А.А. 1979. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. — Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. 84(1): 85–98.
- [Chistyakova] Чистякова А.А. 1988. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев). — Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. 93(6): 93–105.
- Édelin C. 1984. L'architecture monopodiale. L'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Doctoral thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 258 p.
- Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'arkitekture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre. Montpellier. P. 154–168.
- [Eizenreikh] Эйзенрейх Х. 1959. Быстрорастущие древесные породы. М. 508 с.
- [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.
- [Gattsuk] Гатцук Л.Е. 1974. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 79(1): 100–113.
- [Getmanets] Гетманец И.А. 2010. Ивы Южного Урала: биоморфы, экоморфы, ландшафтные группы. — Вестн. ТюмГУ. 3: 39–45.
- Kostina M.V., Varabanshchikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015a. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth) Crown in Relation to Environmental Conditions. — Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597.
- [Kostina et al.] Костина М.В. Барабанщикова Н.С., Битюгова Г.В., Ясинская О.И., Дубах А.М. 2015b. Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth) в зависимости от экологических условий произрастания. — Сибирский экологический журнал. 22(5): 710–724.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. 2016. Изучение кроны клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с позиций концепции архитектурных моделей и реитерации. — Вестник Удмурдского ун-та. Серия: Биология. Науки о Земле. 4: 32–42.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. 2020a. Роль спящих почек в построении кроны у некоторых хвойных и лиственных видов деревьев умеренной зоны. — Сибирский экологический журнал. 3: 344–357.
- Kostina M.V., Varabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2020b. Role of Dormant Buds in Crown Architecture in Coniferous and Deciduous Trees of the Temperate Zone. — Contemporary Problems of Ecology. 13(3): 274–284.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. 2022. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth — Социально-экологические технологии. 12(3): 257–283.
- Millet J., Bouchard B., Édelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — Acta Biotheor. 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Édelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — Canadian Journal of Botany. 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Édelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — Ecoscience. 6: 187–203.
- Millet J., Bouchard B. 2003. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — Canadian Journal of Botany. 33: 726–739.
- [Morozov] Морозов Г.Ф. 1930. Учение о лесе. М., Л. 440 с.
- [Nedoseko] Недосеко О.И. 1993. Онторморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 16 с.
- [Nedoseko] Недосеко О.И. 2014. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онторморфогенез и жизненные формы. Монография. Нижний Новгород. 426 с.
- [Notov] Нотов А.А. 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов. — Журн. общ. биол. 60(1): 60–79.
- Oldeman R.A.A. 1974. Architecture de la forêt guyanaise. ORSTOM, Mémoire. № 73, Paris. 204 p.
- [Ryatnitskiy] Пятницкий С.С. 1963. Вегетативный лес. М. 448 с.
- [Romanovsky] Романовский А.М. 2001. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье. — Бот. журн. 86(8): 72–85.
- Rosenberger D., Diaci J. 2014. Architecture of *Fagus sylvatica* regeneration improves over time in mixed old growth and managed. — Forest Ecology and Management. 318: 334–340.
- [Seits, Antonova] Сейц К.С., Антонова И.С. 2012. Структура изменчивости побегов в кроне древесного рас-

- тения *Ulmus laevis* (Ulmaceae). — Бот. журн. 97(5): 593–613.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 378 с.
- [Serebryakova et al.] Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. 2006. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М. 543 с.
- [Shafranova] Шафранова Л.М. 1990. Растение как жизненная форма (К вопросу о содержании понятия “растение”). — Журн. общ. биол. 51(1): 72–89.
- [Sharovkina, Antonova] Шаровкина М.М., Антонова И.С. 2011. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях. — Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 3: 26–36.
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2016а. Преобразование кроны *Quercus robur* L. в онтогенезе в сообществах с разным уровнем освещенности. — Известия Уфимского научного центра РАН. 1: 66–71.
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2016б. 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 СПбГУ. Сер. 3. Биология. 1: 49–61.
- [Timofeev, Dylis] Тимофеев В.Н., Дылис Н.В. 1953. Лесоводство. М. 552 с.
- Tomlinson P.B. 1982. Chance and design in the construction of plants. — In: Axioms and Principles of Plant Construction. Hague. P. 162–183.
- [Vahrameeva] Вахрамеева М.Г. 1975. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена. — Вестник МГУ. 6: 116–119.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. С. 81–102.
- [Zhmylev et al.] Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. 2002. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М. 240 с.

## CONSTRUCTIVE ORGANIZATION OF FOREST-FORMING TREE SPECIES GROWING IN THE MIDDLE ZONE OF EUROPEAN RUSSIA

M. V. Kostina<sup>1, \*</sup>, N. S. Barabanshchikova<sup>2, \*\*</sup>, O. I. Nedoseko<sup>3, \*\*\*</sup>, M. N. Stamenov<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Sevastopol State University  
Universitetskaya Str., 33, Sevastopol, 299053, Russia

<sup>2</sup>Moscow Pedagogical State University  
Kibalchich Str., 6/3, Moscow, 129164, Russia

<sup>3</sup>Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod – National Research University, Arzamas Branch  
K. Marks Str., 36, Arzamas, 607220, Russia

<sup>4</sup>Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS  
Komzin Str., 10, Togliatti, 445003, Russia

\*e-mail: mv.kostina@mpgu.su

\*\*e-mail ns.barabanshchikova@mpgu.su

\*\*\*e-mail: nedoseko@bk.ru

The purpose of this report is to reveal features of structural organization of 12 species of trees of the temperate zone, which constitute the first layer of phytocenoses, from the standpoint of the concept of C. Edelin (1991). The structural organization of the studied species is based on the principle of hierarchic construction of the crown, i.e. the subordination of lateral skeletal axes to the main axis, the trunk. In flowering plants, sympodial growth is widespread, in one of its variants there are prerequisites for the appearance of elements of polyarchic organization in the crown – two equivalent axes forming a fork, which sometimes leads to a bifurcation of the trunk. Subsequent differentiation of the fork axes into the leading and subordinate can lead to the formation of branches that exceed the branches of the hierarchic organization in terms of durability and power. The appearance of elements of a polyarchic organization is less determinate than of the elements of a hierarchic one. Among the studied species, the forks appear less often in *Picea abies*, and more often in *Salix alba* and *S. pentandra*. In shade-tolerant species under low light conditions, the inclusion of elements of a polyarchic organization in a hierarchic structure underlies the formation of an umbellate crown, and in open space in all species, except *Picea abies*, it allows forming more spreading crown. No correlation

was revealed between the structural organization of the studied species and their role in the successional system, as well as between their longevity and shade resistance.

The research was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences “Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems of the Volga Basin” (registration number 1021060107217-0-1.6.19).

**Keywords:** trees, growth, branching, annual shoots, shoot systems, skeletal axes of visible orders, constructive organization

## REFERENCES

- Antonova I.S., Belova O.A. 2009. On the peculiarities of the space-time structure of shoot systems of some woody plants. – Proceedings of the 8th international conference on plant morphology dedicated to the memory of the I.G. and T.I. Serebryakovs. Moscow. P. 31–35 (In Russ.).
- Antonova I.S., Fatyanova E.V. 2013. To the question of the structure of the branches of the temperate zone trees in the context of ontogenetic states. – Vestnik Tver State University. Biology and Ecology series. 32(31): 7–24. (In Russ.).
- Antonova I.S., Rudneva M.V. 2010. The structure of the shoot complexes of the top of the tree of *Betula litwinowii* Doluch and *Betula pendula* Roth at the virgin stage of development. – In: Biological types of Christen Raunkier and modern botany. Kirov. P. 301–307 (In Russ.).
- Antonova I.S., Seitz K.S., Belova O.A. 2007. Analysis of shoot systems of some members of the Ulmaceae Mirb families. Celtidaceae Link. – In: Materials of the conference on plant morphology and taxonomy dedicated to the 300th anniversary of the birth of Karl Linnaeus. Moscow. P. 153–155. (In Russ.).
- Antonova I.S., Sharovkina M.M. 2012. Some features of the structure of shoot systems and the development of the crown of generative trees *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) of three age-related stages in a temperate continental climate. – Bot. Zhurn. 97(9): 1192–1205 (In Russ.).
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. – Ann. Bot. 99: 375–407.
- Chistyakova A.A. 1979. Large life cycle of *Tilia cordata* Mill. – MOIP Bulletin. Department Biological. 84(1): 85–98 (In Russ.).
- Chistyakova A.A. 1988. Life forms and their spectra as an indicator of the state of the species in the cenosis (on the example of broad-leaved trees). – MOIP Bulletin. Department Biological. 93(6): 93–105 (In Russ.).
- Édelin C. 1984. L'architecture monopodiale. L'exemple de quel-ques arbres d'Asie tropicale. Doctoral thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 258 p.
- Édelin C. 1991. Nouvelles données 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. P. 154–168.
- Eisenreich H. 1959. Fast-growing tree species. Moscow. 508 p. (In Russ.).
- Ermolova L.S., Gulbe Ya.I., Gulbe T.A. 2012. Morphological features and seasonal development of European birch in young stands of trees on the grassland. – Forest Science. 6: 30–43 (In Russ.).
- Gatzuk L.E. 1974. Gemaxylar plants and the system of subordinate units of their shoot body. – Bul. MOIP. Department Biological. 79(1): 100–113 (In Russ.).
- Hetmanets I.A. 2010. Willows of the Southern Urals: biomorphs, ecomorphs, landscape groups. – Vestnik of Tyumen State University. 3: 39–45 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth) crown in relation to environmental conditions. – Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597.
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2016. The study of the crown of maple ash-leaved (*Acer negundo* L.) from the standpoint of the concept of architectural models and reiteration. – Bulletin of Udmurd University. Series: Biology. Earth sciences. 4: 32–42 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2020a. The role of dormant buds in the crown construction in some coniferous and deciduous tree species of temperate zone. – Siberian Ecological Journal. 3: 344–357 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2020b. Role of dormant buds in crown architecture in coniferous and deciduous trees of the temperate zone. – Contemporary Problems of Ecology. 13(3): 274–284.
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Abakarova S.G. 2022. Constructive organization of *Betula pendula* Roth – Social and environmental technologies. 12(3): 257–283 (In Russ.).
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. – Acta Biotheor. 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. – Canadian Journal of Botany. 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. – Ecoscience. 6: 187–203.
- Millet J., Bouchard B. 2003. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. – Canadian Journal of Botany. 33: 726–739.

- Morozov G.F. 1930. Forest doctrine. Moscow, Leningrad. 440 p. (In Russ.).
- Nedoseko O.I. 1993. Ontomorphogenesis of *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L.: Abstract of thesis on competition of a scientific degree of candidate of Biological Sciences. Moscow. 16 p. (In Russ.).
- Nedoseko O.I. 2014. Architectonics of willows using the example of a sharp-leaved willow. – In: Materials of the IX International Conference on Ecological Plant Morphology, dedicated to the memory of I.G. and T.I. Serebryakovs (to the 100th anniversary of the birth of I.G. Serebryakov). Vol. 2. Moscow. P. 326–329 (In Russ.).
- Notov A.A. 1999. On the characteristic aspects of the functional organization and individual development of modular facilities. – General Biology Journal. 60(1): 60–79 (In Russ.).
- Oldeman R.A.A. 1974. Architecture de la forêt guyanaise. ORSTOM, Mémoire. № 73. Paris. 204 p.
- Pyatnitsky S.S. 1963. Vegetative forest. Moscow. 448 p. (In Russ.).
- Romanovsky A.M. 2001. Multivariety of the ontogenesis of *Picea abies* (Pinaceae) in Bryansk forest. – Bot. Zhurn. 86(8): 72–85 (In Russ.).
- Rosenbergar D., Diaci J. 2014. Architecture of *Fagus sylvatica* regeneration improves over time in mixed old growth and managed. – Forest Ecology and Management. 318: 334–340.
- Seitz K.S., Antonova I.S. 2012. The Structure of variability of shoots in the crown of the woody plant *Ulmus laevis* (Ulmaceae). – Bot. Zhurn. 97(5): 593–613 (In Russ.).
- Shafranova L.M. 1990. Plant as a life form (More on the content of the concept “plant”). – General Biology Journal. 51(1): 72–89 (In Russ.).
- Sharovkina M.M., Antonova I.S. 2011. Some features of the structure of the crown of young generative trees *Tilia platyphyllos* Scop. in different environmental conditions. – Bulletin of St. Petersburg State University. Ser. 3. Biology. 3: 26–36 (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ecological morphology of plants. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I. et al. 2006. Botany with the basics of phytocenology: Anatomy and morphology of plants M: ICC “Academic Book”. 543 p. (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2016a. Conversion of *Quercus robur* L. crown in ontogenesis in the communities with different levels of illumination. – Proceedings of the Ufa Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 1: 66–71 (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2016b. Structural and functional diversity and quantitative features of two-year-old shoot systems in pre-generative individuals *Quercus robur* L. (Fagaceae) in various lighting conditions in the center of European Russia. – Bulletin of St. Petersburg State University. Ser. 3. Biology. 1: 49–61 (In Russ.).
- Tomlinson P.B. 1982. Chance and design in the construction of plants. – Axioms and Principles of Plant Construction. Hague. P. 162–183.
- Timofeev V.N., Dylis N.V. 1953. Forestry. Moscow. 552 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1968. Age stages in the ontogenesis of European ash (*Fraxinus excelsior* L.). – In: Questions of morphogenesis of flowering plants and the structure of their populations. Moscow. P. 81–102 (In Russ.).
- Zhmylev et al. 2002. Biomorphology of plants: an illustrated dictionary. Moscow. 240 p.