

ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГОВ ОСЕЙ РАЗНЫХ ПОРЯДКОВ В СТРУКТУРЕ КРОНЫ ВИРГИНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ *ULMUS GLABRA* (ULMACEAE)

© 2023 г. И. С. Антонова^{1,*}, М. С. Телевинова¹, В. А. Барт^{1,2}

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199004, Россия

²ФГБУ «НМИЦ им. В. А. Алмазова» Минздрава России
ул. Аккуратова, 2, Санкт-Петербург, 197341, Россия

*e-mail: ulmaceae@mail.ru

Поступила в редакцию 11.07.2022 г.

После доработки 10.01.2023 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

Охарактеризована крона модельных особей, произрастающих в естественных местообитаниях. Предпринята попытка выявить наиболее консервативные и устойчивые признаки осей кроны разных порядков. Показана зависимость состава побегов осей второго порядка от положения на материнском приросте оси первого порядка. Выявлена связь длительности жизни осей и времени их израстания (старения). Скелетные оси второго порядка сходны по характеру изменения количества побегов из года в год, но различны по длине составляющих их побегов. Оси третьего, четвертого и пятого порядков определяют индивидуальные различия деревьев, подстраивая их под конкретные местообитания. Выявлено, что смена преобладания четвертого над третьим порядком в кроне отражает регуляцию развития кроны в конкретных условиях и скорость прохождения онтогенеза. Акротония в виде более сильного развития боковых побегов во втором и третьем положениях сверху на материнском побеге свойственна всем порядкам ветвления. С увеличением порядка ветвления проявление акротонии сглаживается. В связи с этим побеги высоких порядков все больше становятся похожи друг на друга, что связано, в частности, с проявлением эффекта израстания.

Ключевые слова: развитие побеговых комплексов ветвей, порядок ветвления, ось, побег, пространственно-временное развитие кроны, положение побегов на материнском приросте, вариабельность побегов кроны

DOI: 10.31857/S0006813623020023, EDN: EXAIVC

Дерево — сложно организованная система, минимальной законченной и обладающей определенной целостностью единицей строения которой является побег. За уровнем побегов нередко рассматривается представление об осях, в которые складываются эти побеги, имея в виду, что оси могут состоять как из моноподиально, так и из симподиально нарастающих побегов (Serebryakov, 1952; Serebryakova, 1972; Suzuki, 2002; Barthelemy, Caraglio 2007). Известно, что число порядков ветвления осей у листопадных деревьев умеренных широт не велико, достигая к зрелому генеративному онтогенетическому состоянию количества 8–9 (Serebryakov, 1962; Chistyakova et al., 1989). Исследование количества и изменения роли в построении кроны побегов разных порядков так же заслуживает изучения. Оси разных порядков входят в состав ветвей, которые, в свою очередь, формируют крону. Не тривиален вопрос, является ли разнообразие побегов в осях

свойством самих побегов или определяется свойствами осей, которым они принадлежат.

Учитывая то, что деревья являются долгоживущими организмами со сложной структурой, понимание правил развития кроны от проростка до взрослого дерева представляет собой актуальную проблему (Serebryakov, 1952; 1962). Виргинильное онтогенетическое состояние важно при исследовании деревьев, так как именно этот этап является ключевым в становлении структуры кроны взрослой особи (Chistyakova et al., 1989). Структура кроны виргинильной особи отражает ее успешность и последующие способности к развитию, что важно для прогнозирования семенной и фотосинтетической продуктивности и может быть использовано в практических целях. Форма, как воплощение габитуса растения, объединяет множество внутренних компромиссов между генетическими возможностями, функциональными процессами и условиями, предоставляемыми средой. Интегративные исследования, учитыва-

ющие совместное использование морфо-анатомических маркеров, дают информацию для различных областей науки и практической деятельности, включая биологию растений и экологию (Heuret et al., 2016).

Современные исследования показывают, что онтогенез и топология оказались более важными факторами развития архитектуры взрослого дерева, чем изменчивость климатических условий, как на уровне крупных ветвей, так и более мелких веток (Buissart et al., 2018). Аналогичные исследования актуальны и для других, особенно для ранних онтогенетических стадий.

У голосеменных и лиственных деревьев рост осей в разных частях кроны происходит с разной скоростью (Serebryakov, 1952; 1962; Barthelemy et al., 1991). Это коррелирует с разнообразием осей разных порядков (Takenaka, 1994; Mikhalevskaya, 2002; Suzuki, Suzuki, 2009). На современном этапе активно развивается изучение формирования единиц роста и побеговых комплексов разных растений (Barthelemy, Caraglio, 2007; Gatsuk, 2008; Getmanets, 2008; Hover et al., 2017).

Сходство крон особей одного вида предполагает существование единой программы развития, при реализации которой и формируется это сходство. Цель исследования — обозначить проявление закономерностей строения кроны дерева *U. glabra* виргинильного онтогенетического состояния на разных уровнях организации: 1) уровне побегов, 2) побеговых комплексов, 3) ветвей от ствола, 4) кроны в целом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в конце июля 2018 года в Белгородской области, в центральной части ареала, в естественных местообитаниях нагорной трехсотлетней дубравы заповедника “Белогорье”, в 8 квартале участка “Лес на Ворскле”. Спутниками *Quercus robur* L. наряду с *U. glabra* в данном сообществе являются *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L. (Neshataev, 1986). Исследуемые деревья произрастали на плакоре, примерно в двухстах метрах от верхней части заросшего лесом глубокого оврага, в условиях окон. В старовозрастных насаждениях, на вывалах деревьев 1-го и 2-го яруса, согласно исследованиям Н.А. Леоновой (Leonova, 1999), образуются оптимальные условия для подроста *U. glabra*. Наиболее активно подрост этого вида формируется в северной, центральной, и частично восточной частях окон. Высота групп подроста, среди которых произрастали выбранные особи, составляла в данных условиях 1.5–2.5 м. Почвы данного участка серые лесные (Kasatkina et al., 2012). Напочвенный покров в месте сбора представлен *Carex pilosa* Scop. с участками *Aegopodium podagraria* L. Также

присутствуют *Pulmonaria obscura* Dumort., небольшими пятнами представлены *Viola odorata* L., *V. mirabilis* L. Под пятнами подроста вяза в летнее время образуется мертвопокровник из листьев дуба с остатками опада клена и ясеня. Предельная высота древостоя окружающего окна леса составляет на месте произрастания исследуемых особей до 32 м. Древостой представлен тремя ярусами. Первый ярус выражен *Q. robur*, второй — *T. cordata*, *A. platanoides* и *F. excelsior*, третий состоит из подроста вяза и изредка клена. Согласно классификации Ю.Н. Нешатаева (Neshataev, 1986), данное сообщество можно отнести к ассоциации липо-дубняк снытево-осоковый.

Календарный возраст деревьев устанавливался по количеству приростов оси первого порядка и уточнялся подсчетом годичных колец в комлевой части ствола. Онтогенетическое состояние особей определено с учетом классификации “Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники” (Chistyakova et al., 1989). Согласно этой классификации, виргинильной считается особь *U. glabra* с хорошо сформированной кроной, достаточно большим диаметром ствола в сравнении с диаметрами ветвей, очищенной от боковых ветвей и покрытой коркой базальной частью ствола, листьями взрослого типа и корневой системой придаточного типа.

Исследованы растения семенного происхождения, раннего виргинильного онтогенетического состояния (v_1), нормальной жизненности. Все деревья произрастали в оптимальных условиях мелких окон дубравы, все переросли ярус подроста. Проведены геоботанические описания, составлены схемы размещения крон в сообществах, осуществлена фотофиксация и сделаны зарисовки естественно произрастающих растений. Всего проанализировано 83 особи. Отдельно отобранные особи измерены в лабораторных условиях, для каждой составлена подробная схема расположения побегов. Характеристики модельных особей представлены в таблице 1. Деревья 1 и 3 обладают достаточно широкими кронами, большим количеством ветвей от ствола. Деревья 4 и 5, которые имеют наибольший абсолютный возраст, характеризуются сильно оголенной нижней частью ствола. Самой узкой кроной обладает дерево 2, при этом оно имеет наибольшее количество ветвей, большинство из которых образовались в последние 2 года.

В ходе работы исследованы все 5514 побегов пяти деревьев. Рассмотрены признаки: порядок ветвления оси, которой принадлежит каждый побег; длина побега; количество листьев на побеге; положение побега на материнском побеге предыдущего года; количество боковых побегов на каждом побеге; длительность жизни побега. Для

Таблица 1. Характеристика исследованных особей *Ulmus glabra* Huds
Table 1. Characterization of the studied trees of *Ulmus glabra* Huds

Характеристика / Characteristic	Дерево / Tree				
	1	2	3	4	5
Возраст (лет) / Age (years)	10	13	16	18	18
Высота (м) * Ширина кроны (м) / Height (m) * Crown width (m)	4.3*3.4	4.5*1.6	5.5*3.3	4.8*2.1	4.7*2.3
Высота прикрепления нижней ветви (м) / Height of the lowest branch attachment (m)	0.7	1.0	1.0	1.5	1.6
Диаметр ствола на высоте 1.5 м (мм) / Trunk diameter at a height of 1.5 m (mm)	27	27	28	25	25
Общее количество побегов / Total number of shoots	971	990	1661	799	1093
Количество ветвей от ствола / Number of branches from the trunk	30	46	30	42	41

крупных побегов определены углы отхождения от материнских и диаметры.

Несмотря на то, что верхушка побега у симподиально нарастающих растений, к которым относится вяз шершавый, закономерно отмирает, ось ветви складывается из побегов, продолжающих раннее выбранное ею направление. В связи с этим в морфологии принято рассматривать такую ось, как ось одного порядка (Serebryakov, 1952; Suzuki, 2003). Для вяза характерен акротонный вариант бокового ветвления, как основной принцип построения кроны (Grudzinskaya, 1974). Появление боковых побегов из почек, расположенных ниже первого (сверху) бокового побега, продолжающего ось, дает начало осям следующего порядка ветвления. Здесь и далее под побегами определенных порядков подразумеваются побеги, входящие в состав осей соответствующих порядков.

Границы побегов разных лет у *U. glabra* определялись по следующим признакам. Для подавляющего большинства побегов самые крупные листовые рубцы остаются от верхних фотосинтезирующих листьев побега на той его части, которая сохраняется в составе осей. Именно она примыкает к зоне почечных чешуй следующего побега. У остальных побегов рубцы, примыкающие к следам от почечных чешуй, могут быть мелкими. Кроме того, два верхних боковых побега на вершине годичного прироста самые крупные. Таким образом, у *U. glabra* за 10–12 лет можно посчитать на имеющихся осях все листовые рубцы и отделить годичные приросты. В виргинильном онтогенетическом состоянии у осей, которые старше указанного возраста, границы приростов также можно отделить не только по приведенным выше признакам, но и по наличию следов опадения боковых побегов, так как следы опадения боковых побегов сохраняются дольше, чем листовые рубцы.

Основные метрические и количественные признаки были логарифмированы, после чего большинство из них оказались пригодными для однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA). Проверка на нормальность распределений и на однородность их дисперсий была проведена с помощью тестов Колмогорова–Смирнова и Левена соответственно. Для оценки независимости увеличения осей разных порядков от года применен критерий χ^2 . Статистическая обработка проведена на основе пакета STATISTICA 10 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У исследованных растений в кроне хорошо прослеживается лидерная ось. Высота и другие характеристики крон деревьев приведены в таблице 1.

На проекции сверху крупные ветви распределены по сторонам света равномерно, образуя округлые очертания. В профиль деревья имеют форму, близкую к цилиндрической с заостренной верхушкой. Кроны особей можно назвать густыми, побеги двух последних лет составляют 75–80% от общего количества побегов особей.

Распределение длин побегов сильно смещено в сторону коротких побегов длиной от 2 до 20 мм. Минимальная длина побегов на всех деревьях равна 2 мм. Среднее значение — колеблется от 58 до 68 мм в зависимости от особи. Например, у дерева 3 побегов длиной менее 20 мм — 46% от всех побегов дерева. Побегов же длиной более 200 мм — 8% от общего количества. Медиана и среднее выборок не совпадают. Данные не подчиняются ни нормальному (критерий Шапиро–Уилка, $p < 0.05$), ни логнормальному (критерий $\chi^2 < 0.05$) распределению, имея выраженную положительную асимметрию.

По количеству листьев побеги характеризуются следующими параметрами: минимальное ко-

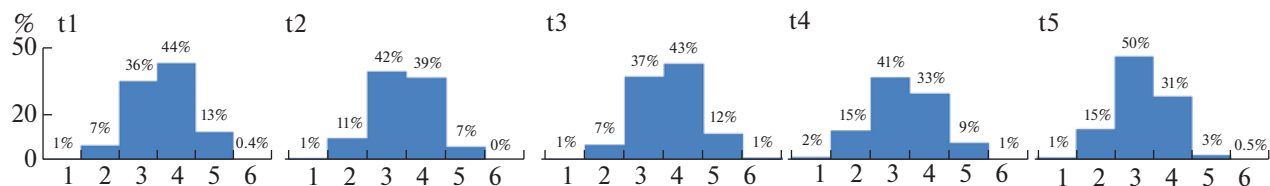


Рис. 1. Процентное соотношение количества побегов шести порядков ветвления пяти деревьев, t1–t5 — деревья 1–5 соответственно. (по оси абсцисс “Порядок ветвления”; по оси ординат “Процентное соотношение количества побегов в кроне”).

Fig. 1. The percentage of the number of shoots of six branching orders in five trees, t1–t5 — trees from 1 to 5, respectively. X-axis — branching order; Y-axis — percentage of the number of shoots in the crown.

личество листьев на побеге — 2, максимальное — 24. У всех деревьев распределение сильно сдвинуто в сторону малолистных побегов. Например, у третьего дерева побегов с количеством листьев меньше шести — 85%. Данные так же не описываются ни нормальным, ни логнормальным распределением.

Для построения графика на рисунке 1 использовались длины всех побегов осей всех порядков ветвления, имеющих в кронах. Сопоставлены характеристики побегов в составе осей разных порядков (рис. 1). Деревья расположены на графике от меньшего абсолютного возраста к большему.

У деревьев присутствуют оси 6-ти порядков ветвления. Наибольшее количество побегов каждого из деревьев принадлежит осям третьего и четвертого порядков. От второго к третьему порядку происходит резкое увеличение количества побегов, а от третьего к четвертому ветвление стабилизируется и возрастает слабо, от четвертого к пятому видно резкое снижение процесса ветвления. Появление шестого порядка — это, по-видимому, маркер определенной возрастной позиции; у всех исследуемых деревьев, кроме второго, он пройден. Процентное соотношение количества побегов пяти первых порядков первого и третьего дерева очень сходно. Преобладание в кроне побегов четвертого порядка, вероятно, отражает онтогенетическое состояние деревьев в данных экологических условиях. У первого и третьего дерева, кроме развития скелетной части кроны, энергично происходит заполнение ее мелкими побегами. Четвертое, пятое и второе деревья находятся на стадии развития скелетной части. Это говорит об их онтогенетическом запаздывании относительно первого и третьего деревьев.

Для того чтобы выявить присутствие различий длин побегов в составе осей разных порядков у разных деревьев, применен метод однофакторного дисперсионного анализа. Этот метод требует равенства дисперсий исследуемых выборок, в связи с этим проведена проверка гипотезы о равенстве дисперсий в пределах выборок длин побегов шести порядков для исследуемых деревьев.

Оказалось, что, согласно значению критерия Левена, использование однофакторного дисперсионного анализа применимо только к первому и второму порядкам, которые названы “скелетными” порядками. Среди побегов третьего, четвертого и пятого порядков существует разница дисперсий в выборках ($p < 0.05$). Согласно критерию Фишера, длины побегов у пяти деревьев значительно различаются в общей совокупности побегов первого порядка ($F_{2, 60} = 2.71, p < 0.05$) и в общей совокупности побегов второго порядка ($F_{2, 583} = 8.22, p < 0.05$). Все это говорит о выраженной индивидуальности каждого дерева по совокупности длин побегов третьего–пятого порядков. Оси шестого порядка в данном онтогенетическом состоянии встречаются в малом количестве, поэтому среди пяти деревьев выборки таких побегов для дисперсионного анализа оказались недостаточно.

На диаграмме “ящики с усами” отражено распределение длин побегов разных порядков (рис. 2).

С увеличением порядка ветвления уменьшается длина и, соответственно, количество листьев на побегах. У деревьев под номерами два, четыре и пять ось развивалась медленно, вариаций длин побегов меньше, чем у деревьев один и три, длины побегов первого порядка составляют до 400 (570) мм без выбросов. И лишь в последние годы жизни у этих деревьев появились очень длинные побеги до 900 (1200) мм. У первого дерева развитие ствола шло гораздо более интенсивно, чем у остальных, о чем свидетельствует весь комплекс более длинных побегов первого порядка. Заметим при этом, что это самое молодое дерево, то есть переход в виргинильное состояние у него произошел раньше всех по абсолютному возрасту. Размерные характеристики побегов первого порядка у всех деревьев оригинальны. Ближе между собой 4 и 5 деревья. Оба они имеют абсолютный возраст 18 лет. Однако это не связано со сходством размеров побегов 1 порядка напрямую, а говорит о том, что эти два дерева развивались медленнее остальных.

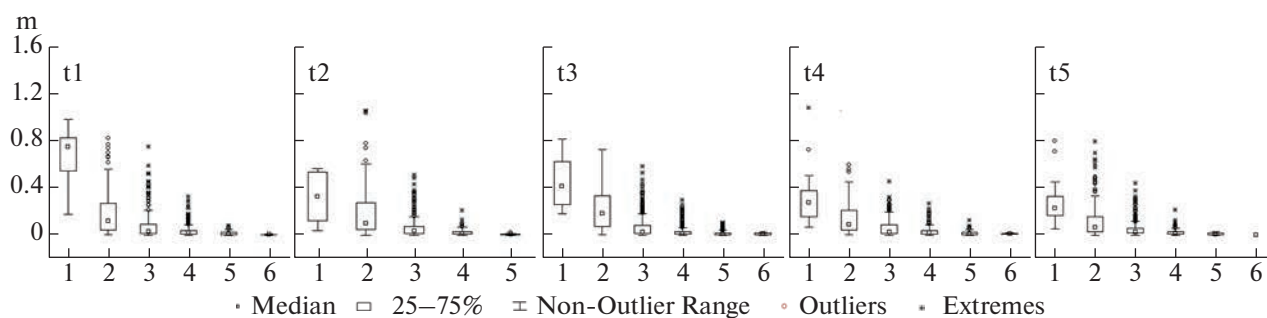


Рис. 2. Диаграммы “ящики с усами” для длин всех побегов определенных порядка ветвления пяти деревьев, t1–t5 – деревья от 1 до 5 соответственно (по оси абсцисс “Порядок ветвления”; по оси ординат “Длина побега (м)”);

Fig. 2. Charts “boxes and whiskers” for the length of the shoots of a certain branching order in five trees, t1–t5 – trees from 1 to 5, respectively. X-axis – branching order; Y-axis – shoot length (m).

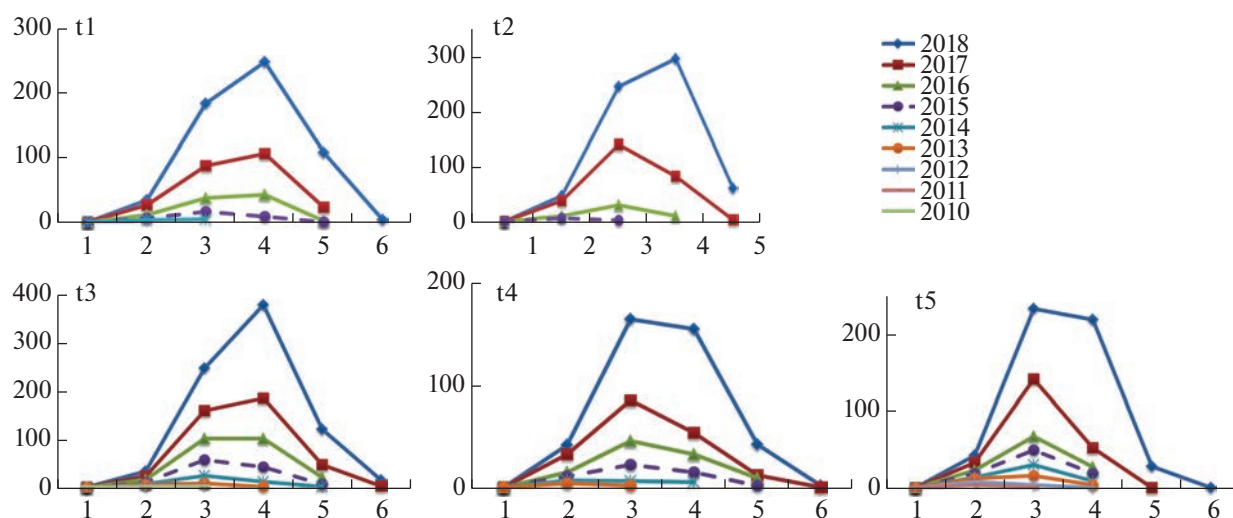


Рис. 3. Количества побегов разных порядков, образующихся по мере роста дерева, t1–t5 – деревья от 1 до 5 соответственно (по оси абсцисс “Порядок ветвления”, по оси ординат “Количество побегов”).

Fig. 3. The number of shoots of different orders formed as the tree grows, t1–t5 – trees from 1 to 5, respectively. X-axis – branching order, Y-axis – the number of shoots.

Побеги второго порядка у всех деревьев отчетливо меньше по размерным характеристикам, чем побеги первого порядка, 75% этих побегов не выходят за границу 370 мм. Наиболее короткие побеги 2 порядка характерны для четвертого, и особенно, для пятого деревьев. Наиболее молодые первое и второе деревья по длинам побегов второго порядка сходны.

Среди побегов третьего порядка 75% имеет длину до 100 мм, “ящики” всех деревьев пересекаются практически полностью, наибольший разброс имеет дерево 1 (рис. 2).

На рисунке 3 показана динамика количества побегов разных порядков ветвления для пяти деревьев (рис. 3).

Преобладание в кроне побегов определенного порядка ветвления у разных виргинильных расте-

ний отличается в ходе развития кроны, однако на периферии кроны присутствуют в основном побеги третьего или четвертого порядков. Преобладание в кроне побегов четвертого порядка у деревьев 1 и 3 наблюдается в течение нескольких последних лет жизни. У дерева 2 наблюдается резкий скачок в преобладании побегов 4 порядка только в последнем 2018 году. У деревьев 4 и 5 преобладание побегов третьего порядка продолжается в течение 6-ти последних лет для дерева 4 и 8-ми лет для дерева 5. В 2018 году у этих двух деревьев количество побегов 4 порядка заметно возрастает, но их все равно меньше, чем побегов 3 порядка. Можно предположить, что в дальнейшем и здесь четвертый порядок будет преобладать над третьим. Скорость, с которой меняется преобладание побегов 3 порядка на преобладание побегов 4-го, говорит о степени развитости кро-

Таблица 2. Количество побегов всех порядков ветвления пяти деревьев и значимость критерия χ^2 при сравнении прироста количества побегов в последние 3 года жизни дерева

Table 2. The number of shoots of all orders in five trees, and the significance of the χ^2 test when comparing the increase in the number of shoots over the last 3 years of a tree life

O	T	N	p	O	T	N	p	O	T	N	p
1	t1	10	—	3	t1	333	0.0001	5	t1	135	0.0001
	t2	13			t2	418			t2	65	
	t3	16			t3	607			t3	198	
	t4	18			t4	330			t4	69	
	t5	18			t5	545			t5	30	
2	t1	85	0.6	4	t1	407	0.0001	6	t1	4	—
	t2	107			t2	389			t2	0	
	t3	107			t3	722			t3	19	
	t4	118			t4	264			t4	4	
	t5	166			t5	335			t5	1	

Примечание. t1–t5 — деревья 1–5 соответственно; O — порядок ветвления; T — дерево; N — общее количество побегов дерева; p — значимость критерия χ^2 .

Note. t1–t5 — trees from 1 to 5, respectively; O — order; T — tree; N — total number of shoots on the tree; p — significance of the χ^2 test.

ны, увеличении фотосинтетической поверхности и более эффективном заполнении пространства кроны, что отражает жизненность (успешность) конкретного дерева в определенном онтогенетическом состоянии. У всех деревьев количество побегов пятого порядка запаздывает по отношению к четвертому независимо от того, каково соотношение предыдущих порядков. Пятый порядок ветвления в этом онтогенетическом состоянии еще не активен. С увеличением порядка ветвления угол отхождения любого бокового побега от материнского увеличивается, все больше приближаясь к 90° . Поскольку вязу свойственен плагиотропный рост ветвей, увеличение угла отхождения мелких побегов четвертого и пятого порядков способствует равномерному заполнению плоскости ветви листьями.

Таким образом, изучение динамики количества побегов разных порядков может показать скорость развития структуры кроны, а, следовательно, скорость прохождения онтогенетических стадий, что в свою очередь отражает реакцию особей на условия местообитаний и обуславливает индивидуальные особенности кроны каждого дерева.

Несмотря на разницу в абсолютном возрасте, за три года жизни (2016–2018), деревья образовали максимальное количество побегов, а процесс отмирания еще не изменил их состав. Каждый год образуется по 1 побегу первого порядка, форми-

рующих ствол. Применение теста хи-квадрат подтвердило отсутствие различий количества побегов по годам среди побегов осей второго порядка у всех деревьев за 3 последних года жизни (табл. 2).

Количества побегов третьего, четвертого и пятого порядков из года в год отчетливо различны. Это свидетельствует о том, что приспособление растения к конкретному местообитанию происходит не только при помощи длин, но и количества побегов третьего–пятого порядков. Именно поэтому габитуально деревья одного онтогенетического состояния имеют оригинальные кроны, то есть отличаются друг от друга. Количества побегов первого и второго порядков сходны, так как эти побеги составляют скелетную часть кроны и детерминированы видовой геометрией. Количество побегов второго порядка в меньшей степени определяется внешними факторами, чем их длина или количество листьев на них. В сравнении с результатами однофакторного дисперсионного анализа, приведенными выше, обнаруживается, что длины и количество листьев существенно более изменчивы, чем количество побегов, что отражает программный характер этого признака для дерева в целом.

На каждом годичном приросте ствола прослеживается эффект акротонии, проявляющийся в том, что первые сверху боковые побеги отчетливо больше всех остальных, расположенных ниже. При этом, акротонный эффект сохраняется из года в год. Верхние на годичных приростах ствола оси второго порядка и образующиеся на их основе ветви отчетливо больше остальных. При этом длинные ветви израстаются с разной скоростью, которая связана с возрастом дерева на момент возникновения оси второго порядка в кроне и жизненностью дерева. Чем ниже по стволу расположена ось 2 порядка, тем быстрее она израстается. Под процессом израстания имеется в виду постепенное уменьшение образующихся годичных приростов, входящих в состав оси, что со временем приведет к ее отмиранию. Углы отхождения осей второго порядка от ствола изменяются на годичных приростах сходным образом. Самые верхние и наиболее длинные оси второго порядка на годичных приростах ствола отходят под углами около 50 – 55° , а нижерасположенные ветви второго порядка под углом 85 – 98° . С увеличением возраста ветви угол ее отхождения постепенно увеличивается.

Побеги, длиной от 200 мм и более присутствуют в кроне каждого виргинильного дерева. Такие побеги входят в основном в оси 2-го порядка и в очень небольшом количестве в оси 3-го порядка. Количество побегов этого диапазона сходно у всех пяти деревьев и одинаково уменьшается в кронах с увеличением длины побега. В процент-

ном отношении количество таких побегов ко всем побегам дерева невелико, однако они важны для формирования долго живущего “скелета” кроны дерева. “Скелет” кроны виргинильного дерева, представленный побегами 1 порядка, составляет 1–2% от всех побегов. Кроме того, в “скелет” входят побеги осей второго порядка, занимающие 2 и 3 положения сверху на материнских приростах 1 порядка, что составляет 2.5–4.5%. В основании таких осей длительность жизни побегов превышает 9 лет. Остальные, примерно 93.0–96.5% — быстро сменяющиеся в кроне побеги меньшего диаметра. Роль в “скелете” кроны побегов третьего порядка нестабильна. В исследуемой выборке выделяются, по крайней мере, две градации побегов третьего порядка, отличающиеся длительностью жизни в кроне (одни от 1 до 3 лет, другие — до 7 лет).

Нижние части крон всех деревьев сходны между собой тем, что каждый годичный прирост ствола имеет только одну-две крупные боковые ветви, остальные ветви на настоящий момент элиминировались. Выше, в верхней (три верхних прироста ствола) и средней частях кроны у растений виргинильного онтогенетического состояния, количество ветвей от ствола на каждом годичном приросте значительно больше, так как мелкие оси второго порядка, состоящие только из коротких побегов, еще не отмерли. Для данного онтогенетического состояния все крупные ветки имеют примерно одинаковую длину (≈ 1.5 м), в результате этого общая форма кроны близка к цилиндрической (в основной и большей своей части) с острой верхушкой.

Полевые наблюдения показывают, что виргинильные особи *U. glabra* нередко проходят стадию зонтиковидного подростка, прежде чем им удастся выйти в лидирующее положение в группе подростка. Зонтиковидная стадия характеризуется присутствием в кроне двух практически равноценных почти плагиотропных верхних ветвей, которые накрывают соседние особи и тормозят их развитие. В определенный момент из одной из этих двух вершин в кроне оформляется лидирующая ось, и дерево становится прямостоячим. Вторая верхушечная ветка остается боковой и выделяется в кроне своими размерами (от 1.8 до 2.5 метра у исследованных деревьев). В связи с тем, что угол отхождения этой ветви более острый, она не нарушает общую цилиндрическую форму прямостоячего дерева. В онтогенезе дерева цилиндрическая форма кроны сменяет зонтиковидную форму.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Архитектурный подход выявляет концептуальную основу для отбора проб и изучения круп-

ных древесных организмов (Caraglio et al., 2016). По мнению ряда авторов, изучение дифференциации осей является ключом к пониманию архитектуры растения и специфики его экологии (Puntieri et al., 2018). А также основой для исследования жизнеспособности популяций в лесу в режиме промежуточных нарушений (Carvalho, Ribeiro, 2018) и создания основы для вегетативного управления фруктовыми деревьями в условиях садоводства (Prats-Llinas et al., 2019). Рассмотренные нами особи находились в одном онтогенетическом состоянии и в сходных естественных экологических условиях. Они имели примерно одинаковое положение в сообществе, их крона возвышалась над ярусом зонтиковидного подростка. После выполнения расчетов выяснилось, что они отличаются между собой по абсолютному возрасту, по длительности существования ствола и по общему количеству побегов в кроне. Из пяти деревьев наилучшей жизненностью обладают первое, второе и третье, имея при этом разный абсолютный возраст. Деревья 4 и 5, которые являются наиболее старыми, характеризуются ограниченным размером кроны, медленной скоростью ее развития, что проявлялось соотношением количества побегов третьего и четвертого порядка (рис. 3). Это связано с менее благоприятными условиями местообитания конкретных особей. Различие количества побегов в два раза (!) отражает изменчивость, вызванную индивидуальной историей развития каждого растения. В эту изменчивость входит, с одной стороны, генетически запрограммированная составляющая, с другой — преодоление условий среды и конкуренция в конкретном местообитании. Несмотря на вариативность, строение крон растений имеет сходные черты. Такими чертами являются: количество порядков ветвления и выполняемые ими функции, количественные и качественные характеристики побегов различных порядков.

Положение на побеге предыдущего порядка во многом определяет диапазон длин, количество листьев, диаметр и продолжительность существования в кроне побегов для них самих и побегов оси, образовавшихся на их основе.

Оценка разнообразия побегов широко применяется для практических целей в садоводстве и плодоводстве *Juglans regia* L. (Meszaros et al., 2018), *Actinidia chinensis* Planch. (Lauri, Normand, 2017), *Malus domestica* Borkh. (Durand et al., 2018), разных сортов *Prunus* (Normand, Lauri, 2018). Исследования разнообразия побегов по размеру проводятся, в том числе, с позиции прогнозирования эффективности цветения (Lauri, Normand, 2017). При этом количественное соотношение побегов различной длины важно, например, для прогнозирования сезонов обильного цветения у разных сортов *Malus* (Cieslak et al., 2011). Зависимость эффективности плодоношения от морфологических

характеристик побегов изучалась на *Mangifera indica* L. (Pallas et al., 2016).

При исследовании фотосинтетического положения сортов яблони выявлена важность пространственного распределения листьев для их функциональной производительности, меньший размер листьев компенсируется большим расстоянием между ними по оси побега (Yang et al., 2016, 2019). Положение боковых ветвей на годичном приросте играет первостепенную роль в сохранности и длительности жизни осей следующего порядка.

На примере *Coffea arabica* L. показано, что рост осей второго порядка линейно коррелирует с ростом ортотропной оси. При этом синхронизируется распределение ветвящихся комплексов побегов, в том числе плодущих, как в вертикальном, так и горизонтальном отношении (Matsunaga et al., 2016).

На примере пяти сортов *Malus domestica* Borkh выявлено, что органогенез пазушных почек зависит от гидравлической проводимости в пределах побега, что определяет опосредованную конкуренцию между смежными почками на побеге (Lauri et al., 2008).

Buissart с соавторами (Buissart et al., 2018) подчеркивают значимость размещения кроновой системы в онтогенезе при исследовании роста деревьев. На примере деревьев зрелых естественных лесов Канады ими установлено, что корреляция между длиной годичного побега и другими древовидными архитектурными особенностями должна быть интегрирована в модели архитектурного развития. Климатические переменные здесь имеют второстепенное значение в масштабе мелких веточек. Однако межгодовые изменения климата влияют на все категории осей и порядки ветвления и, следовательно, существенно влияют на развитие кроны в целом.

Наши исследования подтверждают влияние положения побега на годичном приросте на его свойства. На годичных приростах сохраняются только первый и второй сверху боковые побеги, остальные со временем отмирают, в результате чего каждый годичный прирост ствола маркируется крупными осями. В некоторых случаях сохраняется только одна ветка. Это позволяет дистанционно определять примерный возраст кроны.

Неодинаковость признаков (длин, количества листьев, углов отхождения и т.д.) побегов в выборках разных порядков говорит о присутствии внутренней структуры в кроне и ее изменении в ходе онтогенеза. Это проявляется в характерной разнице длин и количества листьев побегов второго, третьего и четвертого порядков и сходства побегов пятого и шестого порядков. Порядки ветвления оказываются информативными для осознания структуры кроны в сравнении с вы-

борками побегов дерева. Отсюда следует, что исследование структуры кроны дерева с использованием параметра “порядок ветвления” возможно, однако требует анализа полной выборки всех побегов дерева, а значит больших временных затрат и необходимости срубания дерева.

Молодое дерево в ювенильном, имматурном и раннем виргинильном онтогенетическом состоянии, как неустойчивая система, проходящая стадию становления, реагирует на внешние условия осями первого и второго порядков. Побеги других порядков в это время если у дерева и есть, то они короткоживущие, эфемерные. От ранних периодов развития у молодого растения сохраняется только стволовая часть, комплексы боковых побегов опадают. На виргинильной стадии развития растение накапливает определенную массу, позволяющую расти вертикально вверх и выйти в следующий ярус. Реализация этого процесса контролируется внутренней программой развития. От результата в дальнейшем зависит морфологическая структура кроны дерева. Примером этого может служить как “зонтик”, так и прямостоячее дерево, выходящее из яруса подроста в следующий. В лесу, в условиях затененности и жесткой конкуренции, подавляющее большинство деревьев останавливаются на стадии “зонтика”. У прямостоячего виргинильного дерева *U. glabra* после прохождения этой стадии нередко длительное время остается крупная ветвь от ствола.

Побеги пятого и шестого порядка менее изменчивы, с одной стороны потому, что они меньше размером, выполняют впоследствии генеративную функцию, с другой — ограничиваются в варьировании геометрическим рисунком ветки. Этот рисунок формируется в ходе эволюции и связан со средними размерами листа, междоузлия, длины черешка, характерных для вида (Caraglio, Edelin 1990; Barthelemy et al., 1991; Barthelemy, Caraglio 2007; Caraglio et al., 2016). То есть, у видов с крупными листовыми пластинками побеги этих порядков могут быть короткими. Но их количество и расположение должно быть таким, чтобы расставить крупные листовые пластинки относительно друг друга. Замечательным примером такого явления может являться верхушка взрослой кроны *F. excelsior*. Значительное количество осей здесь представлено последовательностью четковидных коротких неветвящихся побегов, на которых размещены крупные листовые пластинки (Zaugol'nova, 1968; Antonova, Fat'yanova, 2016).

У виргинильных растений *U. glabra* первый и, в меньшей степени, второй порядок — это конструктивные части кроны, пятый и шестой порядок — мелкие побеги, в основном связанные с фотосинтетической функцией, а третий и четвертый — промежуточные порядки ветвления, под-

страивающие пространство кроны под успешное размещение фотосинтетической поверхности в конкретный возрастной промежуток. В данном случае, важной особенностью в определении числа порядков ветвления вяза являются его плагиотропный рост, который при выявленном отсутствии дифференциации длин побегов пространственно ограничивает число порядков ветвления. У дерева более молодого онтогенетического состояния наблюдается именно такая картина — порядков ветвления мало. Преобладание четвертого порядка в кроне говорит о том, что крона достигла определенного качественного уровня, что связано и с высотой размещения побега над поверхностью почвы, и с горизонтальным захватом пространства веткой. Для каждого порядка ветвления время преобладания в кроне разное и в ходе онтогенеза особи оно увеличивается. То есть, преобладание 4 порядка в кроне должно продолжаться значительно дольше преобладания третьего. У более взрослых растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния (g_2) число порядков ветвления может достигать восьми. Совокупность побегов разных порядков непосредственно связана с успешностью автотрофного питания (Serebryakov, 1962; Chomicki et al., 2017).

Начало жизни оси и ее характер определяется положением на материнском приросте предшествующего порядка. Затем на первый план выходит процесс старения и израстания осей, в результате чего крупные побеги в оси сменяются на более мелкие и по длине, и по количеству листьев. Завершается жизнь оси совсем мелкими приростами с количеством листьев 2–4. Старение проявляется у всех осей соответствующего порядка (Krenke, 1940). В зависимости от положения на материнском приросте и размеров своих ежегодных приростов старение осей протекает с разной скоростью. Короткие побеги, родоначальники осей, образовавшихся в нижней части материнского прироста предшествующего порядка, стареют быстро (почти сразу), ось в связи с этим живет мало лет. Скорость наступления старения зависит от общего состояния дерева, чем меньше конкурентное давление, чем лучше освещенность и обеспеченность водой и питательными веществами, тем она медленнее. Кроме того, длительность жизни оси ограничена возрастными рамками онтогенетического состояния, что отчасти связано с поддержанием общей формы кроны. Для осей, начиная с третьего порядка, длительность жизни ограничена еще и возможностями успешного фотосинтетически обоснованного размещения листьев во внутреннем пространстве кроны. В случае неблагоприятного внешнего воздействия на развитие кроны особи оси 2–3 порядка могут существовать дольше

обычного, нарастая совсем короткими побегами в течение 7–9 лет.

Акротония в виде более сильного развития боковых побегов в позициях 2 и, отчасти, 3 свойственна всем порядкам ветвления виргинильного дерева *U. glabra*. Однако с увеличением порядка ветвления ее проявления становятся менее выраженными, так как побеги уже не могут иметь большое количество боковых ответвлений. В связи с этим побеги высоких порядков все больше становятся похожи друг на друга, что связано, в частности, с проявлением эффекта израстания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Онтогенетическая программа развития кроны виргинильного дерева *U. glabra* отражается на вкладе побегов в составе осей разных порядков в структуру кроны. Несмотря на большую изменчивость количества побегов у дерева в целом и абсолютного возраста растений *U. glabra*, входящих в виргинильное онтогенетическое состояние, кроны организованы шестью порядками ветвления и имеют цилиндрическую несколько асимметричную крону. Чем точнее определена функция оси в кроне, тем меньше изменчивость побегов в ее составе. Скелетные оси возникают во втором и третьем положении сверху на материнском приросте ствола. Остальные позиции на материнском приросте образуют короткоживущие оси (ветви), не участвующие в построении долговременной кроны. Оси третьего–пятого порядков менее устойчивы в размерных характеристиках по сравнению с осями второго порядка. Чем ниже порядок ветвления оси, тем медленнее она израстается, а составляющие ее побеги унифицируются. Выявлено, что для виргинильного растения *U. glabra* длина побега и количество листьев на нем существенно более изменчивые признаки, чем соотношение количества побегов низких (“скелетных”) порядков ветвления, что отражает программный характер этого признака для дерева в целом. Следы стадии зонтиковидного подроста сохраняются в побеговом комплексе виргинильной особи *U. glabra*. Преобладание более сходных по размерным характеристикам побегов четвертого порядка отражает существенный этап формирования цилиндрической виргинильной кроны *U. glabra* как результата пространственно-временного заполнения плагиотропных ветвей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonova, Fat'yanova] Антонова И.С., Фатьянова Е.В. 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны. — Бот. журн. 101 (6): 628–649.
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — Annals of Botany. 99:

- 375–407.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Barthelemy D., Edelin C., Halle F. 1991. Canopy architecture. — *Physiology of Trees*. New York. P. 1–20.
- Buissart F., Vennetier M., Delagrangé S., Girard F., Caraglio Y., Sylvie-Annabel Sabatier S.-A., Munson A.D., Nicolini E.-A. 2018. The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North American conifers. — *AoB PLANTS* 10: 1–17.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/ply045>
- Caraglio Y., Barthelemy D., Edelin C., Nicolini E.-A., Heuret P. 2016. Understanding plant growth dynamics: links between morpho-anatomical structure and phenology. — *ATBC. Tropical ecology and society reconciliating conservation and sustainable use of biodiversity. Program and abstracts*. P. 116.
- Caraglio P.Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd. — *Bulletin de la Societe Botanique de France. Lettres Botaniques*. 137: 279–291.
<https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>
- Carvalho B., Ribeiro S.P. 2018. Architecture of *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae), a Neotropical semideciduous tree: development and variations in crown allometry between environments. — *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 239: 104–110.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.12.003>
- [Chistyakova] Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В., Кутина И.С., Лазинский Н.Н. 1989. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М. 102 с.
- Chomicki G., Coiro M., Renner S.S. 2017. Evolution and ecology of plant architecture: Integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies. — *Annals of Botany*. 120: 855–891.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx113>
- Cieslak M., Seleznyova A.N., Hanan J. 2011. A functional structural kiwifruit vine model integrating architecture, carbon dynamics and effects of the environment. — *Annals of Botany*. 107: 747–764.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq180>
- Durand J.B., Allard A., Guitton B., Van de Weg E., Bink M.C.A.M., Costes E. 2018. Genetic determinism of flowering regularity over years in an apple multi-family population. — *Acta Horticulturae*. 1229: 15–22.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1229.3>
- [Gatsuk] Гацук Л.Е. 2008. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма. — В кн.: Современные подходы к описанию структуры растения. Киров. С. 32–47.
- [Getmanets] Гетманец И.А. 2008. Подходы к анализу биоморф вида рода *Salix* (на примере ив Южного Урала). — В кн.: Современные подходы к описанию структуры растения. Киров. С. 108–115.
- [Grudzinskaya] Грузинская И.А. 1974. Об основных типах ветвления (критические заметки). — *Бот. журн.* 59 (4): 572–577.
- Heuret P., Caraglio Y., Sabatier S.-A., Barthélémy D., Nicolini E.-A. 2016. Retrospective analysis of plant architecture: an extended definition of dendrochronology. *ATBC*. P. 118.
- Hover A., Buissart F., Caraglio Y., Heinz Ch., Pailler F., Ramel M., Vennetier M., Prevosto B., Sabatier S. 2017. Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: apical shoot bud content and shoot elongation. — *Annals of Forest Science*. 74 (2): 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s13595-017-0637-y>
- [Kasatkina et al.] Касаткина Г.А., Федорова Н.Н., Русаков А.В., Счастливая Л.С., Растворова О.Г. 2012. Государственный природный биосферный заповедник “Белогорье”. — НИА: Природа. С. 87–91.
- [Krenke] Кренке Н.П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М. 136 с.
- Lauri P.E., Bourdel G., Trottier C., Cochard H. 2008. Apple shoot architecture: Evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. — *New Phytologist*. 178: 798–807.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02416.x>
- Lauri P.E., Normand F. 2017. Are leaves only involved in flowering? Bridging the gap between structural botany and functional morphology. — *Tree Physiology*. 37: 1137–1139.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx068>
- [Leonova] Леонова Н.А. 1999. Состояние популяций вяза шершавого (*Ulmus glabra* L.) в условиях разного освещения в старовозрастных широколиственных сообществах Калужской и Пензенской областей. — *Лесоведение*. 6: 59–64.
- Matsunaga F.T., Tosti J. B., Androcioli-Filho A., Brancher J.D., Costes E., Rakocovic M. 2016. Strategies to reconstruct 3D *Coffea arabica* L. plant structure. — *SpringerPlus*. 5: 2075.
<https://doi.org/10.1186/s40064-016-3762-4>
- Meszaros M., Krška B., Costes E. 2018. Analysis of bearing behaviors of “Velkopavlovicka” apricot clones. — *Acta Horticulturae*. 1229: 235–242.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1214.1>
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 2002. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М. 66 с.
- [Neshataev] Нешатаев Ю.Н. 1986. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника “Лес на Ворскле”. — Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л. С. 32–48.
- Normand F., Lauri P.-E. 2018. Advances in understanding mango tree growth and canopy development. — In: Achieving sustainable cultivation of mangoes. Cambridge. С. 87–119.
<https://doi.org/10.19103/AS.2017.0026.06>
- Pallas B., Da Silva D., Valsesia P., Yang W., Guillaume O., Lauri P.-E., Vercambre G., Genard M., Costes E. 2016. Simulation of carbon allocation and organ growth variability in apple tree by connecting architectural and source-sink models. — *Annals of Botany*. 118: 317–330.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw085>
- Prats-Llinas M.T., Lopez G., Fyhrie K., Pallas B., Guedon Y., Costes E., DeJong Th.M. 2019. Long proleptic and sylleptic shoots in peach (*Prunus persica* L. Batsch) trees

- have similar, predetermined, maximum numbers of nodes and bud fate patterns. — *Annals of Botany*. 123: 993–1004.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy232>
- Puntieri J., Torres C., Magnin A., Stecconi M., Grosfeld J. 2018. Structural differentiation among annual shoots as related to growth dynamics in *Luma apiculata* trees (Myrtaceae). — *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 249: 86–96.
<https://doi.org/10.1093/AOB/MCG175>
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 392 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. 378 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1972. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. — *Итоги науки и техники. Сер. Ботаника*. 1: 84–169.
- Suzuki A.A. 2002. Influence of shoot architectural position on shoot growth and branching patterns in *Cleyera japonica*. — *Tree Physiology*. 22: 885–889.
<https://doi.org/10.1093/treephys/22.12.885>
- Suzuki A.A. 2003. Shoot growth patterns in saplings of *Cleyera japonica* in relation to light and architectural position. — *Tree Physiology*. 23: 67–71.
<https://doi.org/10.1093/treephys/23.1.67>
- Suzuki A.A., Suzuki M. 2009. Why do lower order branches show greater shoot growth than higher order branches? Considering space availability as a factor affecting shoot growth. — *Trees — Structure and Function*. 23: 69–77.
<https://doi.org/10.1007/s00468-008-0255-2>
- Takenaka A. 1994. A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. — *Journal of Plant Research*. 107: 321–330.
<https://doi.org/10.1007/BF02344260>
- Yang W.-W., Chen X.-L., Saudreau M., Zhang X.-Y., Zhang M., Liu H., Costes E., Han M. 2016. Canopy structure and light interception partitioning among shoots estimated from virtual trees: comparison between apple cultivars grown on different interstocks on the Chinese Loess Plateau. — *Trees*. 30: 1723–1734.
<https://doi.org/10.1007/s00468-016-1403-8>
- Yang W., Zhang X., Saudreau M., Zhang D., Costes E., Han M. 2019. Photosynthetic capacity in “Fuji” apple trees influenced by interstocks at leaf and Canopy scale. — *Acta Horticulturae*. 1261: 77–84.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1261.14>
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). — *Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций*. М. С. 81–102.

PECULIARITIES OF SHOOTS OF AXES OF DIFFERENT ORDERS IN THE CROWN STRUCTURE OF *ULMUS GLABRA* (ULMACEAE) VIRGINAL TREES

I. S. Antonova^{a, #}, M. S. Televinova^a, and V. A. Bart^{a, b}

^aSt. Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

^bAlmazov National Medical Research Centre of the Ministry of Health of Russia

Akkuratova Str., 2, St. Petersburg, 197341, Russia

#e-mail: ulmaceae@mail.ru

The crown of model trees growing in natural habitats is characterized. An attempt was made to identify more conservative and stable traits of crown axes of different orders. The dependence of the composition of shoots of second-order axes on their position in the first-order axis of the maternal growth is shown. The relationship between the lifetime of the axes and the time of their growth (aging) is revealed. Skeletal axes of the second order show similar pattern of changing the number of shoots from year to year, but differ in the length of their constituent shoots. The axes of the third, fourth and fifth orders determine individual differences of trees, by adjusting them to specific habitats. It was revealed that the change in the dominance of the fourth order over the third one in the crown reflects the regulation of the crown development under specific conditions and the rate of ontogeny. Acrotonia in the form of a stronger development of lateral shoots in the second and third positions from above on the mother shoot is characteristic of all branching orders. With an increase of the branching order, the manifestation of acrotonia is smoothed out. In this regard, the shoots of high orders become more and more similar to each other, which is particularly associated with the manifestation of the aging effect.

Keywords: development of shoot complexes of branches, branching order, axis, shoot, spatio-temporal development of crown, position of shoots on maternal growth, variability of crown shoots

REFERENCES

- Antonova I.S., Fatianova E.V. 2016. About the system of hierarchical levels of the structure trees of the temperate zone. — *Bot. Zhurn.* 101 (6): 628–649 (In Russ.).
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Annals of Botany*. 99: 375–407.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>

- Barthelemy D., Edelin C., Halle F. 1991. Canopy architecture. — *Physiology of Trees*. New York. P. 1–20.
- Buissart F., Vennetier M., Delagrangé S., Girard F., Caraglio Y., Sylvie-Annabel Sabatier S.-A., Munson A.D., Nicolini E.-A. 2018. The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North American conifers. — *AoB PLANTS*. 10: 1–17.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/ply045>
- Caraglio Y., Barthelemy D., Edelin C., Nicolini E.-A., Heuret P. 2016. Understanding plant growth dynamics: links between morpho-anatomical structure and phenology. — *ATBC. Tropical ecology and society reconciliating conservation and sustainable use of biodiversity. Program and abstracts*. P. 116.
- Caraglio P.Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd. — *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*. 137: 279–291.
<https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>
- Carvalho B., Ribeiro S.P. 2018. Architecture of *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae), a Neotropical semideciduous tree: development and variations in crown allometry between environments. — *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 239: 104–110.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.12.003>
- Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Poltinkina I.V., Kutina I.S., Lazinskii N.N. 1989. Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derevyia i kustarniki: metodicheskie razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsialnostey. I. [Diagnoses and keys of age states of forest plants. Trees and shrubs: methodical developments for students of biological specialties (ed. O.V. Smirnova). I.]. Moscow. 102 p. (In Russ.).
- Chomicki G., Coiro M., Renner S.S. 2017. Evolution and ecology of plant architecture: Integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies. — *Annals of Botany*. 120: 855–891.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx113>
- Cieslak M., Seleznyova A.N., Hanan J. 2011. A functional structural kiwifruit vine model integrating architecture, carbon dynamics and effects of the environment. — *Annals of Botany*. 107: 747–764.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq180>
- Durand J.B., Allard A., Guitton B., Van de Weg E., Bink M.C.A.M., Costes E. 2018. Genetic determinism of flowering regularity over years in an apple multifamily population. — *Acta Horticulturae*. 1229: 15–22.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1229.3>
- Gatsuk L.E. 2008. Ierarkhicheskaya sistema strukturno-biologicheskikh edinit rastitel'nogo organizma [Hierarchical system of structural biological units of plant organism. Modern approaches to the description of plants structure]. — In: *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya*. Kirov. P. 32–47 (In Russ.).
- Getmanets I.A. 2008. Podkhody k analizu biomorf vida roda *Salix* (na primere iv Yuzhnogo Urala) [Approaches to the analysis of biomorph species of the genus *Salix* (willows of the Southern Urals asexample)]. — In: *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya*. Kirov. P. 108–115 (In Russ.).
- Grudzinskaya I.A. 1974. About the main types of branching (critical notes). — *Bot. Zhurn*. 59: 572–577 (In Russ.).
- Heuret P., Caraglio Y., Sabatier S.-A., Barthélémy D., Nicolini E.-A. 2016. Retrospective analysis of plant architecture: an extended definition of dendrochronology. *ATBC*. 118 p.
- Hover A., Buissart F., Caraglio Y., Heinz Ch., Paillet F., Ramel M., Vennetier M., Prevosto B., Sabatier S. 2017. Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: apical shoot bud content and shoot elongation. — *Annals of Forest Science*. 74(2): 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s13595-017-0637-y>
- Kasatkina G.A., Fedorova N.N., Rusakov A.V., Schastnaya L.S., Rastvorova O.G. 2012. Gosudarstvennyy prirodnyy biosfernyy zapovednik “Belogor’e” [State Natural Biosphere Reserve “Belogorye”]. — *NIA: Priroda*. P. 87–91 (In Russ.).
- Krenke N.P. 1940. Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy i prakticheskoe ee primeneniye [Theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and its practical application]. Moscow. 136 p. (In Russ.).
- Lauri P.E., Bourdel G., Trottier C., Cochard H. 2008. Apple shoot architecture: Evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. — *New Phytologist*. 178: 798–807.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02416.x>
- Lauri P.E., Normand F. 2017. Are leaves only involved in flowering? Bridging the gap between structural botany and functional morphology. — *Tree Physiology*. 37: 1137–1139.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx068>
- Leonova N.A. 1999. Sostoyanie populyatsiy vyaza shershavogo (*Ulmus glabra* L.) v usloviyakh raznogo osveshcheniya v starovozrastnykh shirokolistvennykh soobshchestvakh Kaluzhskoy i Penzenskoy oblastey [The population status of the rough elm (*Ulmus glabra* L.) in different conditions of radiation in old-growth broad-leaved communities in Kaluga and Penza regions]. — *Lesovedenie*. 6: 59–64 (In Russ.).
- Matsunaga F.T., Tosti J.B., Androcioli-Filho A., Brancher J.D., Costes E., Rakocevic M. 2016. Strategies to reconstruct 3D *Coffea arabica* L. plant structure. — *SpringerPlus*. 5: 2075.
<https://doi.org/10.1186/s40064-016-3762-4>
- Meszaros M., Krška B., Costes E. 2018. Analysis of bearing behaviors of “Velkopavlovicka” apricot clones. — *Acta Horticulturae*. 1229: 235–242.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1214.1>
- Mixalevskaya O.B. 2002. Morfogenez pobegov drevesnykh rasteniy. Etapy morfogeneza i ikh regulyatsiya [Morphogenesis of shoots of woody plants. Stages of morphogenesis and their regulation]. Moscow. 66 p. (In Russ.).
- Neshataev Yu.N. 1986. Geobotanicheskaya kharakteristika tipov lesa zapovednika “Les na Vorskle” [Geobotanical characteristics of forest types of the reserve “forest on the Vorskla”]. — In: *Kompleksnye issledovaniya biogeotsenozov lesostepnykh dubrav*. Leningrad. P. 32–48 (In Russ.).

- Normand F., Lauri P.-E. 2018. Advances in understanding mango tree growth and canopy development. — In: Achieving sustainable cultivation of mangoes. Cambridge. P. 87–119.
<https://doi.org/10.19103/AS.2017.0026.06>
- Pallas B., Da Silva D., Valsesia P., Yang W., Guillaume O., Lauri P.-E., Vercambre G., Genard M., Costes E. 2016. Simulation of carbon allocation and organ growth variability in apple tree by connecting architectural and source-sink models. — *Annals of Botany*. 118: 317–330.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw085>
- Prats-Llinas M.T., Lopez G., Fyhrie K., Pallas B., Guedon Y., Costes E., DeJong Th.M. 2019. Long proleptic and sylleptic shoots in peach (*Prunus persica* L. Batsch) trees have similar, predetermined, maximum numbers of nodes and bud fate patterns. — *Annals of Botany*. 123: 993–1004.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy232>
- Puntieri J., Torres C., Magnin A., Stecconi M., Grosfeld J. 2018. Structural differentiation among annual shoots as related to growth dynamics in *Luma apiculata* trees (Myrtaceae). — In: *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 249: 86–96.
<https://doi.org/10.1093/AOB/MCG175>
- Serebriakov I.G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of higher plants vegetative organs]. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: Zhiznennye formy pokrytosemennyykh i khvoynyykh [Ecological morphology of plants: Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1972. Uchenie o zhiznennykh formakh rasteniy na sovremennom etape [The doctrine of the life forms of plants at the present stage]. — *Itogi nauki i tekhniki. Ser. Botanika*. 1: 84–169 (In Russ.).
- Suzuki A.A. 2002. Influence of shoot architectural position on shoot growth and branching patterns in *Cleyera japonica*. — *Tree Physiology*. 22: 885–889.
<https://doi.org/10.1093/treephys/22.12.885>
- Suzuki A.A. 2003. Shoot growth patterns in saplings of *Cleyera japonica* in relation to light and architectural position. — *Tree Physiology*. 23: 67–71.
<https://doi.org/10.1093/treephys/23.1.67>
- Suzuki A.A., Suzuki M. 2009. Why do lower order branches show greater shoot growth than higher order branches? Considering space availability as a factor affecting shoot growth. — *Trees — Structure and Function*. 23: 69–77.
<https://doi.org/10.1007/s00468-008-0255-2>
- Takenaka A. 1994. A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. — *Journal of Plant Research*. 107: 321–330.
<https://doi.org/10.1007/BF02344260>
- Yang W.-W., Chen X.-L., Saudreau M., Zhang X.-Y., Zhang M., Liu H., Costes E., Han M. 2016. Canopy structure and light interception partitioning among shoots estimated from virtual trees: comparison between apple cultivars grown on different interstocks on the Chinese Loess Plateau. — *Trees*. 30: 1723–1734.
<https://doi.org/10.1007/s00468-016-1403-8>
- Yang W., Zhang X., Saudreau M., Zhang D., Costes E., Han M. 2019. Photosynthetic capacity in “Fuji” apple trees influenced by interstocks at leaf and Canopy scale. — *Acta Horticulturae*. 1261: 77–84.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1261.14>
- Zaugolnova L.B. 1968. Vozrastnye etapy v ontogeneze yasenya obyknovennogo (*Fraxinus excelsior* L.) [Age phases in ontogenesis of ash (*Fraxinus excelsior* L.)]. — *Questions of flowering plants morphogenesis and its population structure*. Moscow. P. 81–102 (In Russ.).