



DOI 10.23859/estr-230203

EDN ONLOSE

УДК 581.412

*Научная статья*

## **К вопросу о строении кроны древесного растения**

И.С. Антонова\* , В.А. Барт , М.С. Телевинова 

Санкт-Петербургский государственный университет, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург,  
Университетская наб., д. 7/9

\*ulmaseae@mail.ru

**Аннотация.** Исследованы кроны деревьев виргинильного и генеративного онтогенетических состояний семи видов лиственных растений: *Ulmus glabra*, *Ulmus minor*, *Celtis sinensis*, *Zelkova carpinifolia*, *Aesculus hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, всего более 500 особей. Крона дерева состоит из двух принципиальных морфофункциональных частей: «скелета» и «кружева» кроны. Их функции, появление, развитие и время существования в кроне связаны с геометрическим пространством ветвей. Существование этих побеговых комплексов в кроне основано на разных пространственно-временных принципах. В результате многолетних наблюдений выделены типы первичного и вторичного «кружева» кроны, в составе первичного «кружева» выделены две подгруппы. Исследованы особенности развития ветвей деревьев в онтогенезе. На уровне дерева в целом предлагается рассматривать весь комплекс «кружева» кроны, как пример математической модели «стоячая волна» (солитон).

**Ключевые слова:** форма кроны, ветвь от ствола, двулетняя побеговая система, «скелет» кроны, «кружево» кроны, солитон, уравнение Колмогорова-Петровского-Пискунова

### **ORCID:**

И.С. Антонова, <https://orcid.org/0000-0003-3810-0333>

В.А. Барт, <https://orcid.org/0000-0002-9406-4421>

М.С. Телевинова, <https://orcid.org/0000-0003-0066-7887>

**Для цитирования:** Антонова, И.С. и др., 2024. К вопросу о строении кроны древесного растения. *Трансформация экосистем* 7 (4), 50–68. <https://doi.org/10.23859/estr-230203>

Поступила в редакцию: 03.02.2023

Принята к печати: 14.11.2023

Опубликована онлайн: 29.11.2024

DOI 10.23859/estr-230203

EDN ONLOSE

UDC 581.412

## Article

# On the structure of the crown of a woody plant

I.S. Antonova\*, V.A. Bart, M.S. Televinova

Saint Petersburg State University, University Embankment 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

\*[ulmaceae@mail.ru](mailto:ulmaceae@mail.ru)

---

**Abstract.** The crowns of trees of virginal and generative ontogenetic state of seven species of deciduous plants were studied: *Ulmus glabra*, *Ulmus minor*, *Celtis sinensis*, *Zelkova carpinifolia*, *Aesculus hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, in total more than 500 individuals. A crown of a tree consists of two principal morphofunctional parts: the “skeleton” and the “lace” of the crown. Their functions, appearance, development and time of existence in the crown are related to the geometric space of branches. The presence of these shoot complexes in the crown is based on different spatial and temporal principles. As a result of long-term observations, the types of primary and secondary “lace” of the crown have been identified, including two subgroups of the primary “lace”. The peculiarities of the development of tree branches in ontogenesis have been investigated. At the level of a tree as a whole, it is proposed to consider the entire complex of the crown “lace” as an example of the mathematical model “standing wave” (soliton).

**Keywords:** shape of a crown, branch from a trunk, biennial shoot system, “skeleton” of a crown, “lace” of a crown, soliton, Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov equation

### ORCID:

I.S. Antonova, <https://orcid.org/0000-0003-3810-0333>

V.A. Bart, <https://orcid.org/0000-0002-9406-4421>

M.S. Televinova, <https://orcid.org/0000-0003-0066-7887>

**To cite this article:** Antonova, I.S. et al., 2024. On the structure of the crown of a woody plant. *Ecosystem Transformation* 7 (4), 50–68. <https://doi.org/10.23859/estr-230203>

Received: 03.02.2023

Accepted: 14.11.2023

Published online: 29.11.2024

## Введение

Дерево представляет собой структурированную многоуровневую систему побегов, закрепленную одревеснением. Архитектура кроны определяется взаимоотношением пространственных и временных факторов. В онтогенетической программе древесного организма заложено размещение фотосинтетической поверхности на несколько последующих вегетационных сезонов. При этом дерево как открытая система способно успешно реагировать на внешние условия, подстраиваясь под конкретный экологический контекст. Исследование закономерностей развития кронового комплекса в онтогенезе, а также возможностей реагирования различных уровней структуры кроны на внешние условия необходимо для понимания того, как устроена крона дерева при всей ее очевидной изменчивости. Взаимоотношение программы развития архитектуры дерева с временными аспектами реализации ее частей и пространственными возможностями организма, приобретенными в ходе эволюционного процесса, представляет собой актуальную задачу.

Исследование развития крон древесных растений неразрывно связано с учением об онтогенезе. Крона формируется и трансформируется в течение всей жизни особи (Морозов, 1930; Серебряков, 1962). Исследования деревьев в естественных условиях привело к пониманию важности процесса поливариантности онтогенеза при формировании его архитектуры (Жукова и Комаров, 1990; Нотов и Жукова, 2019). В свою очередь, зарубежные исследователи развивают представление о единой программе развития дерева, плане его организации (Barthelemy et al., 1991). Дерево исследуется как целостная модульная система, состоящая из набора единиц и развивающаяся по определенному закономерному пути. По мере развития технологических и вычислительных возможностей стали возникать модели устройства кроны, основанные на различных математических принципах: от P.W. Prusinkiewicz et al. (1994) до F. Boudon et al. (2020) и W. Yang et al. (2021).

В настоящее время не вызывает сомнения, что при исследовании кроны дерева как сложной иерархической системы необходимо выделять модульные единицы, совокупность которых наиболее полно отражает ее устройство (Гатцук, 1994; Гетманец, 2010; Костина и др., 2018). Элементарной модульной единицей строения древесного растения, несомненно, является побег, однако совокупность побегов не является деревом. Иерархическую систему кронового комплекса в данном случае характеризует понятие мультимасштабности (эмерджентности), когда каждый последующий иерархический уровень организации кроны обладает новыми свойствами, не присущими элементам предыдущего уровня.

При анализе дерева как совокупности некоего количества повторяющихся элементов-модулей разных уровней организации для получения целостной картины необходимо соблюдать принцип примата качественного анализа над количественным (Барт, 2003). В этой связи важно учитывать целостные структурные комплексы, естественно выделяющиеся в кроне: ствол дерева и его ветви. Ствол выступает как объединяющая и координирующая структура, присущая дереву как целостной системе (Морозов, 1930; Шитт и Метлицкий, 1940). Именно наличие ствола является характерным свойством древесных растений, позволившим выделить их в отдельную жизненную форму (Серебряков, 1962).

Цель данной работы – охарактеризовать структуру ветвей дерева с позиции их целостности, а также их объединения в систему комплекса кроны с образованием определенной формы. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) выделить уровни строения ветви дерева как естественного целостного комплекса;
- 2) исследовать особенности структуры и развития ветвей виргинильных особей *Ulmus glabra* Huds.;
- 3) сопоставить особенности развития побеговых комплексов «скелета» и «кружева» на уровне ветвей некоторых листовенных древесных растений;
- 4) охарактеризовать кроны некоторых древесных растений как системы ветвей, сформировавшихся на стволе в разное время развития дерева.

## Материал и методы

Материал собирался на протяжении более 20 лет, с 1999 по 2022 гг. Исследовались жизненность деревьев, формы крон, высоты, места прикрепления нижних ветвей, диаметры стволов, характеристики побеговых комплексов, двулетних побеговых систем и ветвей по ранее апробированной методике (Антонова и Фатьянова, 2016).

В условиях нагорной лесостепной дубравы Белгородской области были проанализированы кроны 83 виргинильных деревьев *U. glabra* (вяз шершавый); отдельно исследованы пять модель-

ных деревьев, для которых измерены длины всех побегов, посчитано количество листьев на них. В целом подробно описано 5158 побегов. Указано точное положение каждого побега в кроне дерева.

Кроме того, были исследованы кроны следующих деревьев:

- трех генеративных (g2) деревьев *Celtis sinensis* Pers (каркас китайский). в Краснодарском крае;
- виргинильных и генеративных (g1, g2) особей *Ulmus minor* Mill. (вяз полевой) (50 особей) в Абхазии и в Краснодарском крае;
- виргинильных и генеративных (g2) особей *Zelkova carpinifolia* (Pall.) K. Koch (дзельква граболистная) (38 особей) в Абхазии;
- виргинильных, генеративных (g1, g2, g3) и сенильных особей *Fraxinus excelsior* L. (ясень высокий) в Абхазии, в Краснодарском крае, Белгородской и Ленинградской областях. Общее количество исследуемых особей составило более 240;
- имматурных, виргинильных, генеративных (g1, g2) особей *Aesculus hippocastanum* L. (конский каштан обыкновенный), произраставших в интродукции. Всего исследовано порядка 65 особей в Белгородской области и 68 – в Санкт-Петербурге.

## Результаты и обсуждение

В наших предыдущих публикациях была сформулирована иерархическая система уровней строения кроны дерева и проведено сравнение с другими имеющимися системами организации растений (Антонова и Азова, 1999; Антонова и Фатьянова, 2016). Предложены следующие уровни организации кроны: 1) метамер; 2) побег; 3) двулетняя побеговая система; 4) эпсион; 5) ветвь от ствола; 6) крона; 7) система крон.

Двулетняя побеговая система (2ПС) представляет собой материнский элементарный побег и развившиеся из его пазушных почек боковые побеги, различные по качественным и количественным параметрам. 2ПС обладает определенной геометрией, что связано с ее функциями в кроне. Для древесных растений умеренной зоны был выделен набор морфофункциональных типов 2ПС, который определяется программой развития вида и различен в разных онтогенетических состояниях (Антонова и Фатьянова, 2016).

На иерархическом уровне двулетних побеговых систем 2ПС в качестве модульной единицы обладает одновременно как пространственными свойствами, складывая архитектуру кроны и размещая листовую поверхность в определенном геометрическом контуре, так и временными, реализуясь в течение нескольких (обычно двух) вегетационных сезонов. Многолетний анализ двулетних побеговых систем в составе крон различных видов древесных растений умеренной зоны позволил выделить следующие морфофункциональные типы 2ПС:

1) «Ростовые» 2ПС характеризуются мощным материнским побегом и одним или несколькими верхними крупными боковыми побегами. Геометрический контур этих 2ПС имеет наибольшую длину и ширину по отношению к другим типам. Материнские побеги «ростовых» 2ПС входят в состав ствола и осей низких порядков ветвления (второго, редко третьего), имеют по сравнению с другими побегами большие диаметры.

2) «Основные» 2ПС, как было показано ранее, представляют собой недоросший вариант «ростовых» 2ПС с недоразвитой верхней зоной наиболее крупных боковых побегов (Антонова и Барт, 2019). Наряду с «ростовыми» составляют оси первого и второго порядков, а также третьего и реже четвертого.

3) «Заполняющие» 2ПС наиболее многочисленны и располагаются по всему объему кроны, характеризуются наименьшими значениями длин и количеством боковых побегов. 2ПС этого типа формируются в нижней зоне на материнских побегах «скелетных» 2ПС, а также на конечных этапах израстания «скелетных» осей. В кроне дерева обладают наименьшей продолжительностью жизни относительно других типов 2ПС.

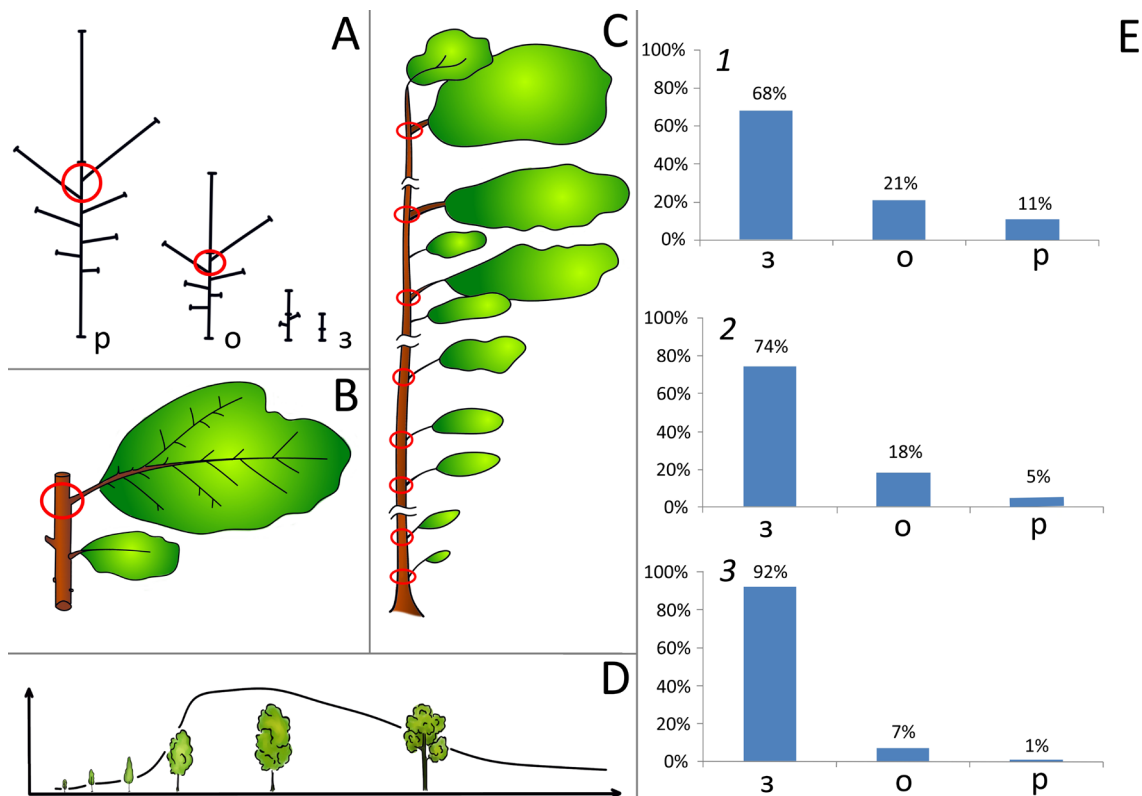
Кроме этих трех основных типов в кроне присутствуют еще несколько дополнительных. Это, например, «узкоконтурные» 2ПС, которые формируются преимущественно на периферической части кроны, характеризуются длинным материнским побегом и большим количеством мелких боковых побегов. Эти 2ПС встречаются в кронах изредка при определенных условиях, когда в процессе развития ветви требуется интенсивное вынесение фотосинтетической поверхности дальше на периферию кроны. Формируются такие системы в составе осей второго, третьего и редко четвертого порядков. Также в составе ствола на ранних стадиях онтогенеза дерева (в ос-

новном в виргинильном онтогенетическом состоянии) встречаются крупные «суперростовые» 2ПС, материнский побег которых имеет несколько периодов роста.

2ПС в кроне дерева обладает свойствами, не зависящими от внешних условий ее существования и отражающими программу развития архитектуры кроны (Антонова и Барт, 2019). При этом в построении кроны как целостной иерархической системы в полной мере проявляется свойство мультимасштабности (Антонова и Фатьянова, 2013). В данной работе рассматривается уровень ветви дерева как целостной закономерно развивающейся естественной единицы кроны, являющейся, с одной стороны, совокупностью 2ПС, но при этом обладающей собственными морфофункциональными свойствами.

Ветвь от ствола – наиболее крупная единая в морфогенетическом смысле классификационная единица кроны, состоящая из моноподиального или симподиального комплекса побегов, произошедшего из одной пазушной меристемы материнского побега 2ПС ствола (Антонова и Фатьянова, 2016).

Принципиальным качеством двулетних побеговых систем, слагающих ветвь от ствола, является различие боковых побегов 2ПС, образующихся в разных положениях на материнском побеге. Это обусловлено зональностью материнского побега, отчетливо проявляющейся в строении 2ПС на второй год (Антонова и Барт, 2018; Антонова и Гниловская, 2013). Наиболее крупные долгоживущие ветви от ствола развиваются из зоны верхних крупных боковых побегов на 2ПС (Рис. 1А, В). Такие ветви, длительное время сохраняясь в кроне, маркируют годовые приросты ствола – двулетние побеговые системы в его составе (Рис. 1С). Морфологическое свойство большей мощности верхних боковых побегов и большей продолжительности их жизни, проявляющееся впервые на уровне двулетней побеговой системы, для ветвей от ствола отражается в ярусности кроны, что было довольно давно отмечено плодоводами как важное свойство формо-



**Рис. 1.** Ветвь от ствола как иерархический уровень строения кроны дерева. **А** – типы двулетних побеговых систем: р – «ростовая», о – «основная», з – «заполняющая», **В** – ветвь от ствола, овалом отмечена зона формирования крупных боковых побегов на материнском побеге 2ПС. **С** – ветви от ствола в кроне дерева. **Д** – развитие биомассы кроны дерева в ходе онтогенеза: по оси абсцисс – время онтогенеза, по оси ординат – биомасса, **Е** – процентное соотношение количества «ростовых», «основных» и «заполняющих» 2ПС в кроне виргинильного дерева *U. glabra* для пятилетней (1), шестилетней (2) и семилетней (3) ветви.

образования и развития кроны дерева (Шитт и Метлицкий, 1940). Ветвь от ствола обладает собственным онтогенетическим циклом – от разворачивания почки на материнском приросте ствола до отмирания ветви. Закономерности развития ветвей в кроне приводят к последовательной смене формы кроны дерева в онтогенезе (Рис. 1С, D).

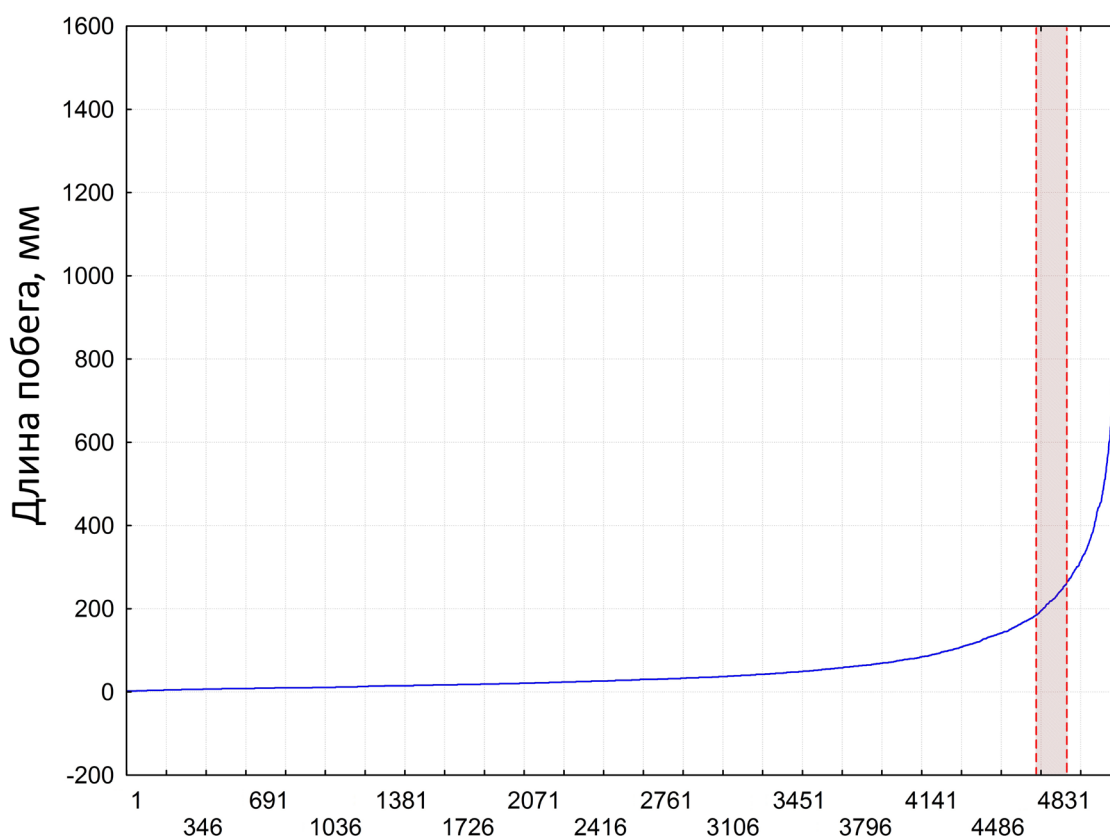
Новым морфологическим свойством, которое проявляется на уровне ветвей от ствола, становится наличие двух морфофункциональных групп побегов и побеговых систем, которые были обозначены как «скелет» и «кружево» кроны. Об этих двух естественно выделяющихся в составе ветвей дерева группах на примере крон плодовых деревьев говорил П.Г. Шитт, называя их скелетными и обрастающими частями (Шитт и Метлицкий, 1940).

Ранее подробно обсуждался геометрический формализм, приводящий к разделению побегов кроны *U. glabra* по 3 и 4 порядкам ветвления (Барт и Антонова, 2022, Antonova et al., 2021). Это в основном определяет разделение побегов на «кружево» кроны и его «скелетную» часть. Косвенно разделение было подтверждено на большом массиве данных: были исследованы пространственно-временные свойства побегов пяти особей *U. glabra* по вариационному ряду из 5158 побегов. В конце виргинильной стадии онтогенеза «скелетная» часть составляет всего около 6% от всех побегов кроны дерева (Рис. 2). При этом именно «скелетная» часть определяет архитектуру кроны.

«Скелет» ветви дерева составляют крупные материнские и боковые побеги двулетних побеговых систем. Это «ростовые», «суперростовые», «основные» 2ПС.

На Рис. 1Е показано, как меняется процентное соотношение «ростовых», «основных» и «заполняющих» 2ПС в составе пяти-, шести- и семилетних ветвей виргинильного дерева *U. glabra*. Доля «ростовых» и «основных» 2ПС заметно снижается, однако именно «скелетная» часть задает видимый рисунок ветви, ее геометрический контур.

С каждым годом роста ветви увеличивается вклад в ее состав «заполняющих» 2ПС (Рис. 1Е). Уже на 7 год роста ветви виргинильного дерева *U. glabra* вклад в общее количество «заполняю-



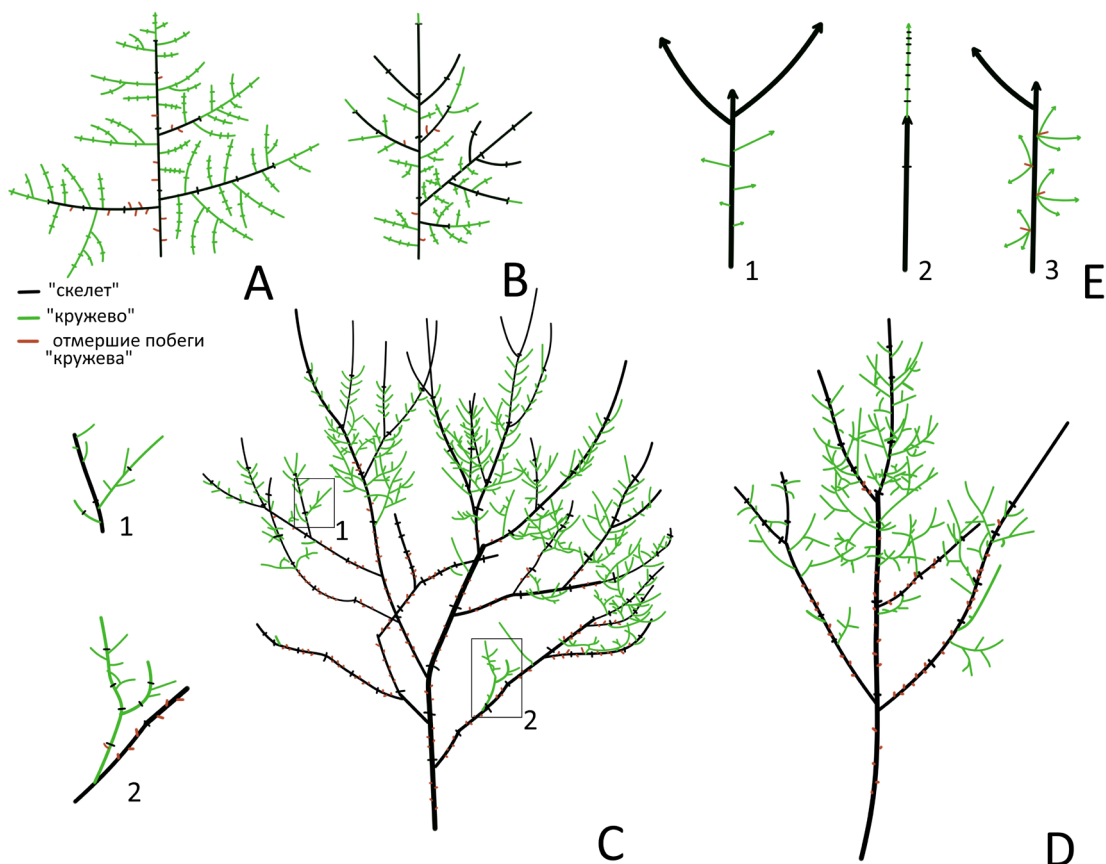
**Рис. 2.** Распределение длин всех побегов пяти лесных виргинильных деревьев *U. glabra*: по оси абсцисс – количество побегов; по оси ординат – длины побегов; пунктирные линии определяют часть вариационного ряда более коротких (переходных между «скелетом» и «кружевом») побегов; слева от линий – побеги «кружева», справа – побеги «скелета».

щих» 2ПС составляет 92%. По мере роста пространство ветви все больше заполняется мелкими побеговыми комплексами, состоящими из коротких побегов. «Заполняющие» 2ПС в течение большей части жизни ветви несут основную массу листьев; в соответствующем онтогенетическом состоянии на них формируются генеративные органы (Антонова и Фатьянова, 2016). Совокупность «заполняющих» 2ПС в составе ветви создает «кружево» кроны.

В онтогенезе дерева «кружево» кроны активно развивается в составе ветвей, начиная с виргинильного и вплоть до сенильного онтогенетического состояния. На Рис. 3А, В представлены схемы развития двух ветвей виргинильного дерева *U. glabra*, расположенных в разных частях кроны. Каждая из них образовалась на основе крупного бокового побега в верхнем положении на материнском побеге «ростовой» 2ПС ствола.

Ветвь нижней части кроны семилетнего возраста (Рис. 3А) имеет «скелетные» оси, состоящие из материнских побегов – главным образом «основных» 2ПС. Каждая из «скелетных» осей в периферической части ветви при этом перешла к формированию побеговых систем «кружева», что говорит о процессе старения и израстания ветви. «Кружево» кроны, состоящее из последовательностей «заполняющих» 2ПС, развивается медленно и имеет возраст до пяти лет. Отчетливо выражен процесс отмирания «кружева» и оголения «скелетных» осей, особенно в основании ветви.

Пятилетняя ветвь средней части кроны виргинильного дерева *U. glabra* характеризуется процессом формирования «скелета» (Рис. 3В). «Кружево» кроны образуется на основе нижних боковых побегов «ростовых» 2ПС и в процессе уже начавшегося израстания некоторых «скелетных» осей. Отмирание побеговых комплексов «кружева» и, соответственно, разреживание ветви присутствует, но выражено слабо.



**Рис. 3.** «Скелет» и «кружево» кроны. А – семилетняя ветвь от ствола нижней части кроны виргинильного дерева *U. glabra*; В – пятилетняя ветвь от ствола средней части кроны виргинильного дерева *U. glabra*. С – десятилетняя ветвь от ствола средней части кроны генеративного (g2) дерева *C. sinensis*; 1, 2 – подробное изображение «кружева». D – семилетняя ветвь от ствола верхней части кроны генеративного (g2) дерева *C. sinensis*. E – схема развития осей «кружева» кроны на осях «скелета»: 1 – первичное «кружево» первого подтипа, 2 – первичное «кружево» второго подтипа, 3 – вторичное «кружево».



Каждая ветвь на стволе формируется на определенном этапе онтогенеза древесного организма. Признаки соотношения «кружева» и «скелета» в составе ветви характеризуют, с одной стороны, онтогенетическое состояние на момент образования ветви, с другой – собственное развитие ветви как целостной кроновой единицы.

На примере десятилетней ветви средней части кроны генеративного дерева *C. sinensis* отчетливо видно, как происходит развитие «скелетных» осей и постепенная смена побеговых комплексов «кружева» в составе ветви (Рис. 3С). «Скелетная» часть ветви строится на основе материнских и первых крупных боковых побегов «ростовых» 2ПС. Граница между побегами «скелета» и «кружева» у этого вида выражена ярче по сравнению с *U. glabra*. «Скелетные» побеги изначально имеют большую длину и больший диаметр, увеличивающийся с возрастом. Побеговые комплексы «кружева» однообразны по структуре (Рис. 3С), существуют в составе ветви от одного до пяти лет, затем отмирают, и «скелетная» часть ветви оголяется. Однообразие структуры побеговых комплексов «скелета» и «кружева», по-видимому, связано с древностью вида *C. sinensis* (Грудзинская, 1980) при его обитании в относительно узком диапазоне условий.

Семилетняя ветвь верхней части кроны генеративного дерева *C. sinensis* характеризуется более медленными темпами развития «скелета», что выражается в меньшем количестве появляющихся новых «скелетных» осей, общей вытянутой форме ветви и рассредоточенности «кружева» (Рис. 3D). «Скелет» ветви начинается с длинных приростов, которые быстро сменяются более короткими. В отличие от ветви средней части кроны, в составе «скелета» присутствует единая направляющая «скелетная» ось.

Для разных видов выявлено по крайней мере три различных варианта образования «кружева» кроны (Рис. 3Е). В первом случае «кружево» формируется на основе нижних боковых побегов «скелетных» побеговых систем и отражает принцип зональности материнских побегов 2ПС (Рис. 3Е, 1). Это «кружево» характерно в основном для начальных этапов развития ветви и впоследствии первым отмирает. Еще один вариант «кружева» формируется на конечных этапах израстания «скелетных» осей в их периферической части (Рис. 3Е, 2). Перечисленные типы «кружева» развиваются непосредственно на «скелетных» осях и обозначены как первичное «кружево». Вторичным «кружевом» названы побеговые комплексы, формирующиеся из пазушных почек почечных чешуй в основании отмерших побегов первичного «кружева» первой подгруппы (Рис. 3Е, 3). Такое явление отмечено для ветвей взрослых деревьев мелколистных быстрорастущих представителей семейства Ulmaceae и для *Acer negundo* L. – также быстрорастущего и светолюбивого вида.

На Рис. 4 приведены примеры вторичного «кружева» для *Z. carpinifolia* и *U. minor*. Для *Z. carpinifolia* вторичное «кружево» существует наряду с первичным, обеспечивая увеличение фотосинтетической поверхности на ранних стадиях формирования ветви (Рис. 4А). Наоборот, у *U. minor* формирование вторичного «кружева» происходит, когда «скелетная» ось уже сформирована (Рис. 4В). Вторичное «кружево» здесь возникает в основаниях отмирающих побеговых комплексов первичного «кружева». Такой комплекс побегов развивается в течение 1–5 лет, а затем отмирает и сменяется новым, возникшим в основании того же побега первичного «кружева» на «скелетной» оси. Этот механизм позволяет располагать листовую поверхность в одном и том же положении в пространстве «скелета» ветви в течение долгого времени. Между тем израстание происходит закономерно и на периферии ветви формируется первичное «кружево».

Свойствами «скелета» и «кружева» определяются особенности кроны дерева в онтогенезе. Онтогенез *F. excelsior* подробно исследован Л.Б. Заугольной (1968). В иматурном возрастном состоянии у *F. excelsior* крона дерева состоит из одной особенной двулетней побеговой системы, которая встречается в онтогенезе особи только один раз (Рис. 5А). Эта 2ПС характеризуется крупным «скелетным» побегом, на котором развивается большое количество короткоживущих однообразных боковых побегов, формирующих листовую массу и быстро отмирающих.

В виргинильном онтогенетическом состоянии в составе ствола формируются в основном «ростовые» 2ПС, а также 2ПС, называемые «расставками» (Рис. 5В). Этот тип функционально близок к «узкоконтурным» 2ПС, но отличается тем, что такие 2ПС формируются у ясеня в составе ствола. «Расставками», в отличие от «ростовых», не несут в верхней части крупных боковых побегов, позволяют разнести в пространстве «скелетные» оси второго порядка и, соответственно, долгоживущие ветви на разных приростах ствола.

В генеративном онтогенетическом состоянии ясень имеет сформированный ствол, который до определенного момента нарастает моноподиально (Рис. 5С). В составе «скелетных» осей периодически возникают 2ПС, у которых на второй год отмирает верхушечная осевая почка и





**Рис. 4.** «Вторичное «кружево»: **А** – вторичное «кружево» на побеге «скелетной» оси *Z. carpinifolia*; **В** – вторичное «кружево» на побеге «скелетной» оси *U. minor*. 1 – место развития побега первичного «кружева» с пулом почек в пазухах почечных чешуй, 2 – побег первичного «кружева», 2\* – отмерший побег первичного «кружева», 3 – вторичное «кружево».

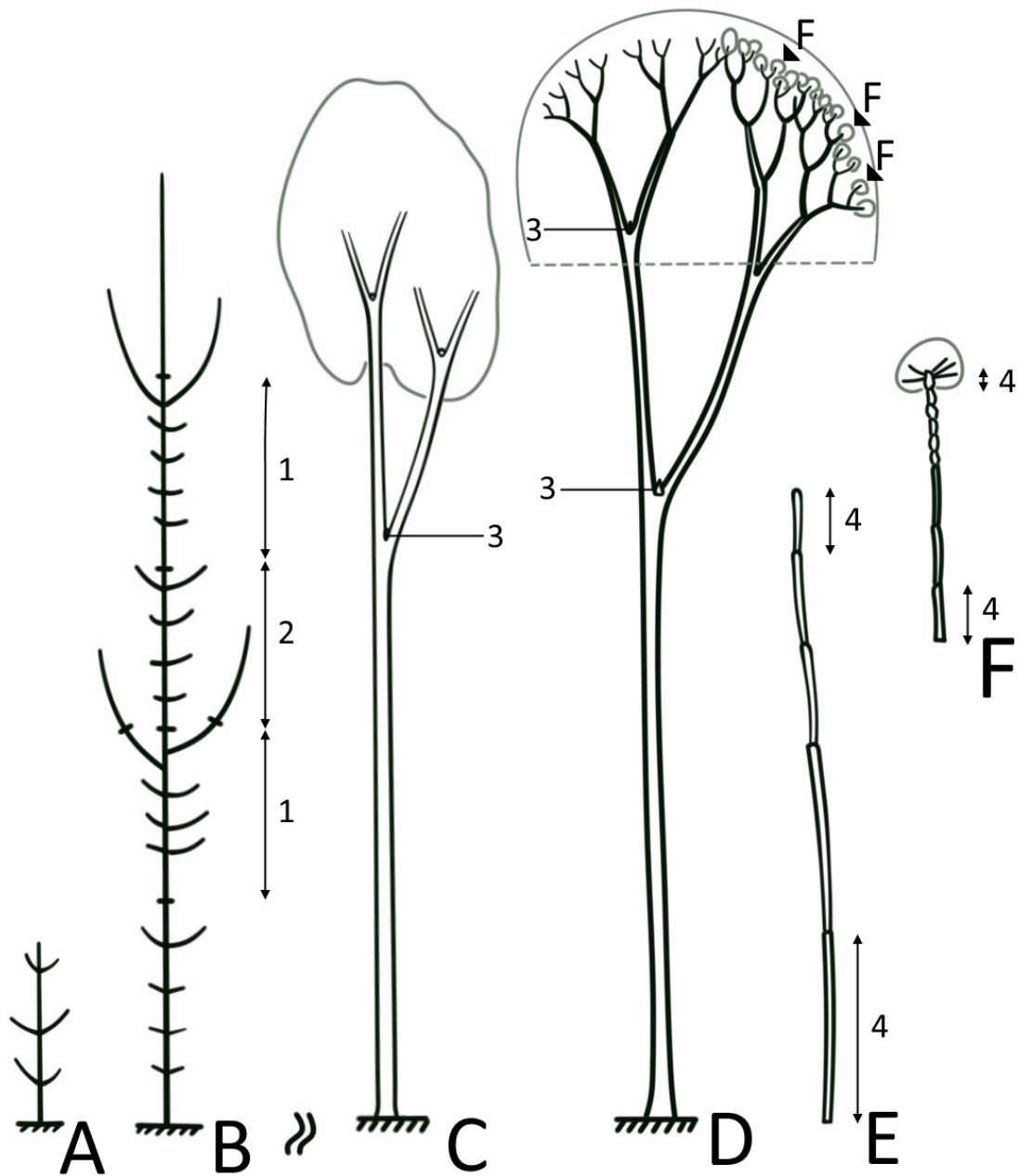
развиваются два крупных боковых побега, формируя развилку. В ходе развития «скелета» кроны этот процесс повторяется, при этом с каждым разом, по мере израстания осей, расстояние между отмершими осевыми почками и, соответственно, развилками становится все меньше.

В позднем генеративном онтогенетическом состоянии (Рис. 5D) происходит израстание осей «скелета» (Рис. 5E), на периферии кроны формируются долгоживущие комплексы первичного «кружева» (Рис. 5F), которые характеризуются наименьшими значениями длин побегов и наименьшим количеством листьев (до двух на побеге). Такие концевые структуры образуют отдельные неветвящиеся шарообразные скопления листьев, отчетливо заметные в кроне. Таким образом в течение длительного времени образуется листовая поверхность в одном и том же пространстве кроны.

«Скелетные» побеговые комплексы формируют ствол и оси крупных ветвей *F. excelsior* в виргинильном возрастном состоянии (Рис. 6A). «Ростовые» 2ПС в составе ствола в верхней части формируют несколько крупных боковых побегов, дающих начало новым «скелетным» осям. В нижней части на них формируются короткоживущие побеги «кружева» кроны. На начальных этапах развития осей второго порядка, слагающих «скелет» ветвей от ствола, первичное «кружево» (первой подгруппы) практически не формируется.

В генеративном возрастном состоянии (g2) в кроне ясеня в составе израстающихся «скелетных» осей формируются гораздо менее крупные 2ПС, образующие боковые побеги «кружева» (Рис. 6B). В позднем генеративном онтогенетическом состоянии (g3) «скелетные» оси изредка ветвятся, формируются два моноподиально нарастающих побега в составе 2ПС с отмершей осевой верхушечной почкой на материнском побеге (Рис. 6C). На последних стадиях развития «кружева» кроны побеги становятся мелкими, четковидными (Рис. 6D).

В кроне *A. hippocastanum* можно проследить несколько закономерно меняющихся по мере ее развития типов ветвей (Рис. 7). В составе «скелета» ветвей средней части кроны виргинильного дерева, которые по аналогии с типами 2ПС можно назвать «основными», длительно прирастает ось второго порядка (Рис. 7A). На определенном этапе развития ветви на «ростовой» 2ПС формируется парное разветвление, и ветка продолжает развитие, образуя подобным образом новые «скелетные» оси. Два верхних побега «ростовой» 2ПС в составе оси дают долгоживущее «кружево», расположенные ниже побеги быстро отмирают. В зависимости от положения в кроне и онтогенетического состояния дерева количество таких «скелетных» осей может быть больше или меньше, ветвь израстается с разной скоростью. «Кружево» у этого вида представлено укороченными побегами, которые формируют на «скелете» мало ветвящиеся долгоживущие оси.

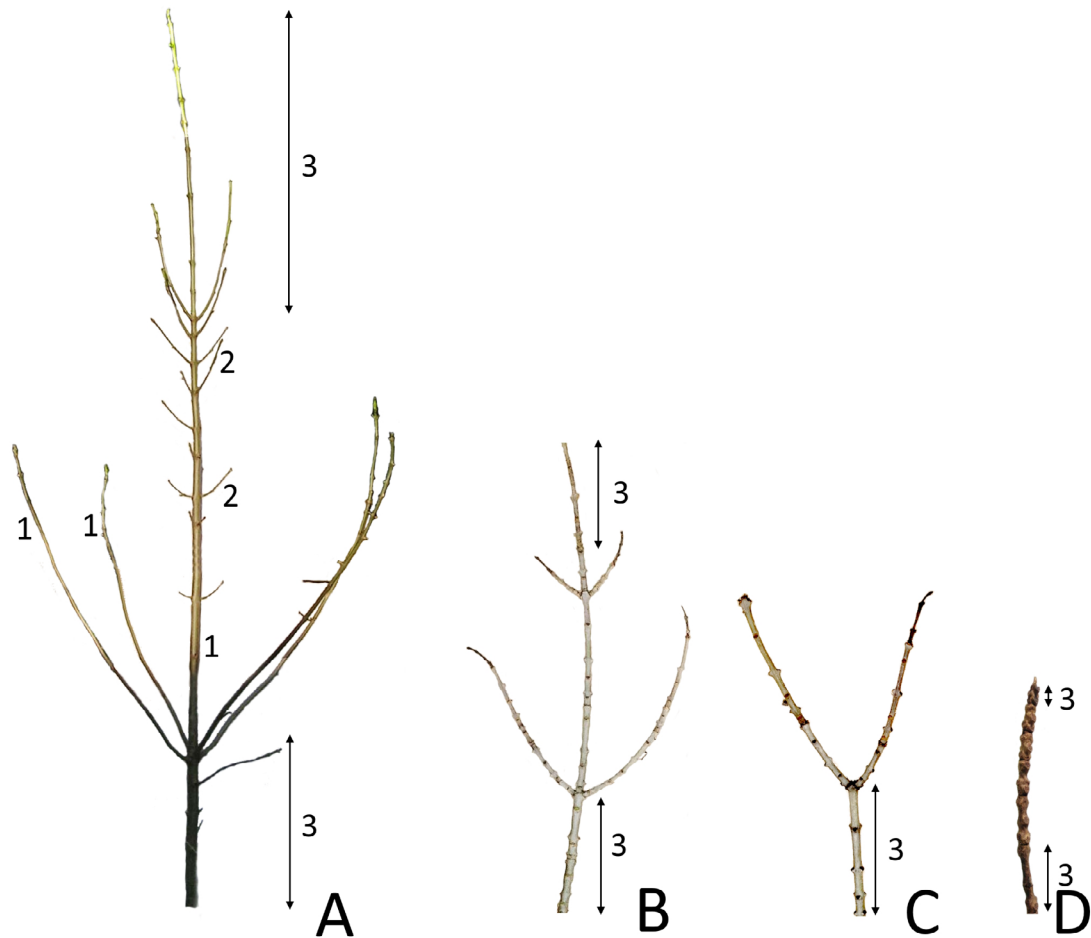


**Рис. 5.** Развитие «скелета» и «кружева» в онтогенезе кроны *F. excelsior*. **A** – имматурное растение; **B** – виргинильное растение; **C** – дерево в стадии g2; **D** – дерево в стадии g3; **E** – израстание «скелетной» оси, **F** – «кружево» на периферии кроны. 1 – «ростовая» 2ПС; 2 – 2ПС «расставка»; 3 – место отмирания осевой почки; 4 – годичный прирост.

Ветвь «уплотнения» также формируется в средней части кроны, отличается от «основной» ветви отсутствием или малой выраженностью зоны увеличения количества «скелетных» осей (Рис. 7B). Такие ветви заполняют пространство кроны листовой поверхностью «кружева», не расширяясь в дистальной части. В верхней части кроны *A. hippocastanum* формируются ветви, у которых слабо выражена зона удлинения «скелетной» оси ветви, оси «кружева» представлены многочисленными короткими побегами, обычно загнуты вверх (Рис. 7C).

Закономерное расположение ветвей с разным соотношением «скелета» и «кружева» приводит к развитию разных форм кроны взрослого дерева (Рис. 7D).

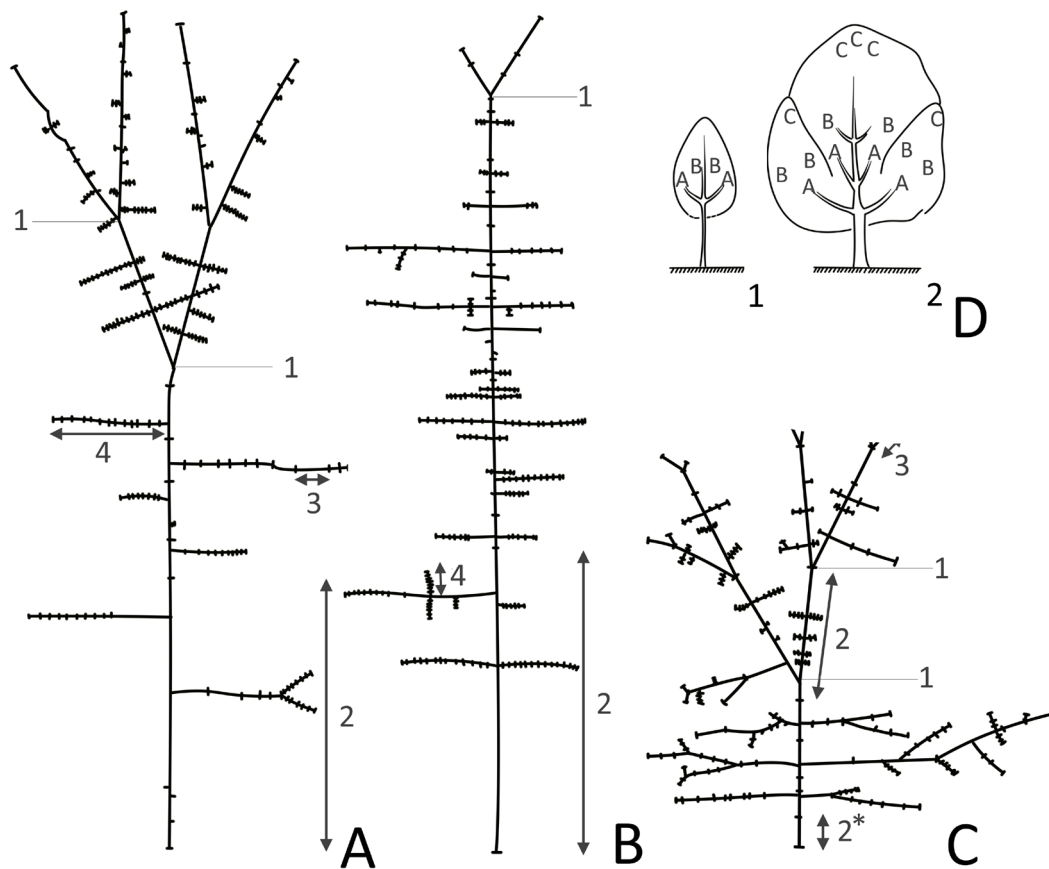
В умеренных широтах крона дерева обычно имеет цилиндрическую или округлую форму. Впоследствии в позднем генеративном и сенильном онтогенетических состояниях обе формы распадаются на трудно описываемые комплексы отдельных ветвей. Широко распространено представ-



**Рис. 6.** Побеговые комплексы «скелета» и «кружева» в кроне *F. excelsior* в разных онтогенетических состояниях. **А** – верхушка кроны в виргинильном онтогенетическом состоянии; **В** – трехлетняя боковая «скелетная» ось в генеративном онтогенетическом состоянии (g2); **С** – трехлетняя боковая «скелетная» ось в позднем генеративном онтогенетическом состоянии (g3); **Д** – многолетняя ось «кружева» периферии кроны в позднем генеративном онтогенетическом состоянии (g3). 1 – «скелетные» оси, 2 – оси «кружева», 3 – годичный прирост.

ление, что форма кроны целиком зависит от того, где произрастает дерево: в сообществе или на открытом месте, иначе говоря, от экологических условий, прямо действующих на особь (Булыгин, 1985; Горышина, 1979; Ипатов, 1970;). Однако мы смотрим на это несколько в другом свете. Проявление именно двух определенных форм не может быть случайным. Представление о том, что шар и цилиндр имеют минимальную поверхность при максимальном объеме – важное геометрическое соображение, однако в засушливых условиях появляется форма зонтика и односторонне выпуклой линзы, как, например, у акаций, драконового дерева и др.

Таким образом, данных о соотношении объема и поверхности в связи с экологическими требованиями здесь оказывается явно недостаточно. При этом у одного и того же вида (и даже у одного и того же генома, выращенного в разных условиях (Жук, 2010; Романовский и Щекалев, 2014) можно наблюдать разные формы кроны. Светлюбивые сосны, березы, осины, растущие в сообществе, имеют высоко поднятую крону округлой формы и длинный лишенный ветвей ствол. Эти же виды, растущие на открытом месте, приобретают сначала широкоцилиндрическую, затем овально-округлую форму кроны, в которой происходит большая часть их онтогенеза – от конца g1 и стадия g2. Эти два варианта формы кроны дерева отличаются вытянутым стволом в сообществе и коротким сбежистым плотным стволом – на открытом месте. Переход к образованию округлого завершения кроны у открыто стоящих деревьев начинается рано, и лидирующая ось теряется среди крупных ветвей. Этот комплекс крупных ветвей, выраженный значительно слабее, присутствует и у лесного растения, но только в самой верхней части кроны.



**Рис. 7.** Типы ветвей в онтогенезе кроны *A. hippocastanum*. **А** – ветвь средней части кроны «основная»; **В** – ветвь средней части кроны «уплотнения»; **С** – ветвь верхней части кроны: 1 – места разветвлений «скелетных» осей; 2 – прирост «скелетной» оси ветви; 3 – прирост «кружева» ветви; 4 – ось «кружева» ветви. **Д** – схема расположения ветвей в кроне вирнигильного дерева (1) и генеративного дерева g2 (2), на схеме отмечено расположение в кроне ветвей трех типов, изображенных на Рис. 7А, В, С с соответствующими обозначениями.

Обсуждая форму кроны отдельно стоящих деревьев, вероятно, можно говорить о выпадении стадии развития длинных годовичных приростов ствола. Они формируют длинный ствол и позволяют разносить ветви кроны друг относительно друга, что наблюдается у лесных растений. Иначе говоря, изменяется онтогенетическое формирование стадии g1 и частично стадии g2, проявляется поливариантность онтогенеза. Эволюционная теория говорит об отборе в ходе протекания жизни на Земле соответствующих типов онтогенеза, позволяющих лучше приспосабливаться к условиям. При этом существование геометрически определенных форм кроны, колеблющихся около форм цилиндра и шара, указывает в первую очередь на существование общей программы развития формы кроны, части которой реализуются в разных условиях у видов умеренной зоны.

Ветви от ствола формируются и функционируют на разных стадиях онтогенеза, при этом крона не перестает быть целостной структурой (Антонова и Барт, 2018). На Рис. 8 представлены схемы строения крон дерева в разных условиях произрастания. По структуре ветвей от ствола в обоих случаях можно выделить схожие зоны их расположения на стволе. Так, в зоне 2 основной функциональной особенностью ветвей можно считать подпитку лидирующей вертикальной оси ствола. В зоне ствола 3 ветви занимают позицию более «равноправную» и даже «конкурирующую» с верхушкой ствола и друг с другом. Ранее нами была показана зональность материнского побега двулетней побеговой системы для видов *A. negundo* и *U. glabra*. Выявлено, что формирование «основной» 2ПС происходит путем элиминации зоны верхних междоузлий материнского побега 2ПС и, соответственно, верхних боковых побегов (Антонова и Барт, 2020; Antonova et al., 2019).

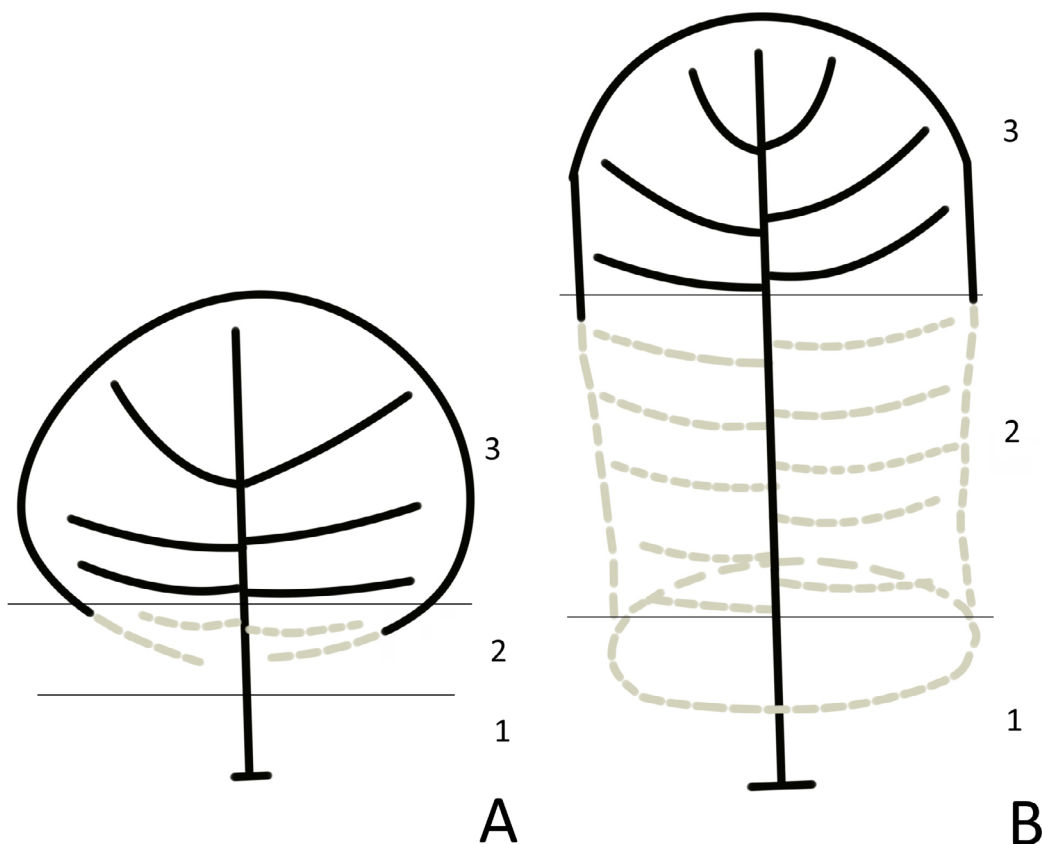
Это подтверждается наличием особого отрезка «скелетных» осей на конце каждой ветви зоны 3, состоящего из почти одинаковых последовательностей многих побегов, представляющих материнские для нескольких побеговых систем и дающих равноправные оси. При этом на одной

ветви может быть несколько таких концевых осей, формирующих концевую зону уже на самой ветви. На ветвях из зоны 2 ствола такой зоны концевых осей обычно не наблюдается, что, по-видимому, является программным эффектом.

Как развитие самого ствола дерева, так и каждой ветви от ствола представляет собой соединение процессов старения и омоложения по Н.П. Кренке (1940), причем цикличность этих процессов наблюдается с движением вверх по стволу или вдоль каждой из ветвей. Старением можно считать построение крупных осевых побегов, то есть процесс построения «скелета», а омоложением – накопление мелких побегов, а значит, развитие «кружева». При этом процесс построения концевых «скелетных» осей одинаковой структуры наглядно подтверждает данный тезис, так как напрямую участвует в обоих процессах.

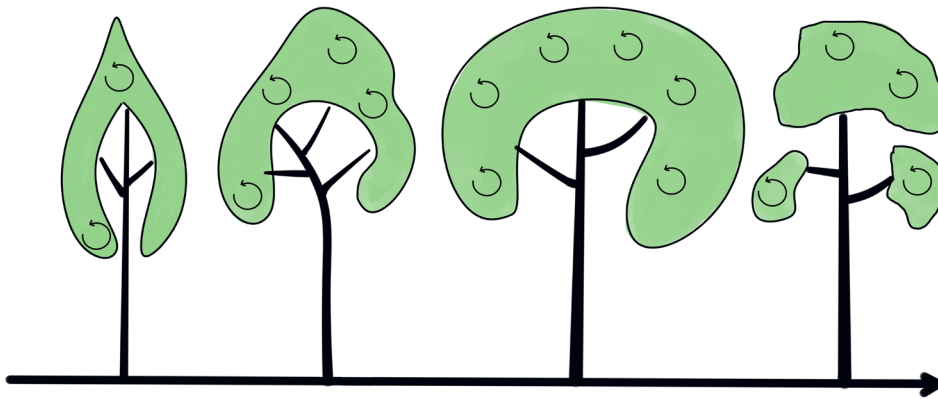
С точки зрения наблюдателя в развитии кроны дерева участвуют два процесса. Один, наиболее заметный, отвечает за развитие (и израстание) «скелетной» части кроны, назовем его внешним. На Рис. 9 ему соответствуют последовательные изображения крон дерева с течением онтогенеза. Второй процесс – динамика «кружева» кроны, не менее интенсивный, чем первый, но малозаметный, проходящий на существенно больших частотах (обозначен округлыми стрелками). Оба процесса идут все время жизни кроны дерева, но на первых стадиях онтогенеза преобладает первый, а на последних – второй. Последние этапы онтогенеза характеризуются большей скоростью изменения состава «кружева» кроны при малой скорости движения в целом всей кроны, то есть развития «скелетной» части.

Модель распространения волны – распространения гена в популяции – описывается дифференциальным уравнением Колмогорова-Петровского-Пискунова (КПП) (Ширяев и Химченко, 2003), полученным в 1937 г. С тех пор многие авторы (не только генетики) применяли это уравнение для описания различных других биологических процессов (Власов и Логунов, 1986; Калинин, 1972; Müller and Köhlmann, 2009). В теории солитонов («одиноких», «стоячих» волн) исследуют-



**Рис. 8.** Схема развития кроны отдельно стоящего дерева и дерева, произрастающего в сообществе: **А** – крона отдельно стоящего дерева; **В** – крона дерева в сообществе. 1 – зона ствола без ветвей, 2 – зона удлинения ствола, 3 – зона ветвей верхней части кроны.





**Рис. 9.** Модельный взгляд на динамику кроны в целом в онтогенезе: слева направо – схема последовательного изменения формы кроны дерева, округлые стрелки – процесс развития «кружева» кроны.

ся «нелинейное уравнение Шредингера» (НШ), совпадающее с КПП с кубичной нелинейностью (приводим в сокращенном виде) (Тахтаджян и Фаддеев, 1986):

$$\psi_t = D\psi_{xx} \pm k\psi(\psi^2 - 1),$$

где  $\psi$  – функция пространственной и временной координат,  $D$  – линейный оператор,  $k$  – положительный коэффициент связи.

Заметим, что при выборе знака минус в правой части НШ уравнение принимает вид известного уравнения ФитцХью–Нагумо (доработанная модель Ходжкина–Хаксли) для распространения электрического потенциала нервного импульса по аксону нейрона (см., например, Ризниченко, 2010 и др.).

Первое слагаемое в правой части НШ отвечает за скорость движения самой волны, а второе – за ее форму; здесь важна именно кубическая функция от  $\psi$ . Любая форма есть проявление некоего латентного процесса, невидимого для наблюдателя. Функция  $\psi$ , описывающая движение солитона, имеет два важных свойства: она сохраняет свою форму и энергию, а также обладает безотражательностью, то есть возможностью огибать любые препятствия. Эти свойства обсуждались Л.А. Тахтаджяном и Л.Д. Фаддеевым (1986) с математической точки зрения в том случае, когда удастся получить решение уравнения НШ в явном виде и при достаточно простых начальных условиях.

Там же находим, что «солитон представляет собой существенно нелинейное явление», так как существование такого решения «возможно лишь благодаря нелинейному члену в уравнении НШ» (Тахтаджян и Фаддеев, 1986). Это означает наличие скрытого «процесса осцилляции», определяющего форму солитона при его движении (иногда этот процесс выплескивается наружу в виде «барашков» на волне). Если считать функцию  $\psi$  комплекснозначной (Тахтаджян и Фаддеев, 1986), то вещественная часть будет описывать саму волну, а мнимая – процесс осцилляции во внутреннем «латентном» времени.

Именно такие два процесса: внешний (построения «скелета») и внутренний (развития «кружева») – и проявляются в развитии кроны. На Рис. 9 первые два состояния соответствуют «сборке» солитона, а четвертое – постепенному его разрушению, разбиению на части, связанному с потерей энергии.

## Выводы

1) Ветвь дерева как комплекс побегов и побеговых систем состоит из двух крупных морфофункциональных пространственно-временных частей: «скелета» и «кружева». Эти структуры присущи ветви как целостному образованию и появляются на этом иерархическом уровне строения кроны впервые.

2) В соответствии с положением на «скелете» и временем возникновения в составе ветви выделены первичное и вторичное «кружево», в составе первичного «кружева» выделены две подгруппы.

3) Крона дерева является пространственно-временным комплексом и закономерно развивается в онтогенезе. Уже в конце виргинильной стадии начинается программное израстание кроны. «Скелетная» часть дерева израстается в виде множества «скелетных» осей как на верхушке ствола, так и на концах ветвей от ствола. Эти оси становятся основой главной части «кружева» кроны как каждой ветви, так и дерева в целом.

4) Развитие «скелетной» части и «кружева» кроны – это, соответственно, внешний и внутренний (латентный) процессы развития кроны. На уровне дерева в целом можно рассматривать весь комплекс «кружева» кроны как пример математической модели «стоячая волна» (солитон).

5) Форма кроны отдельно стоящего дерева или дерева в сообществе определяется его программой развития. В частности, округлая и цилиндрическая формы кроны определяются временем развития и зональностью ствола. Явление многостольности отдельно стоящего дерева связано с сокращением временного периода зоны 2 (зоны вытягивания ствола) кроны дерева.

6) Развитие как ветви от ствола, так и самого ствола согласуется с теорией цикличности Н.П. Кренке.

### Список литературы

Антонова, И.С., Азова, О.В., 1999. Архитектурные модели кроны древесных растений. *Ботанический журнал* **84** (3), 10–32.

Антонова, И.С., Барт, В.А., 2018. Строение крон древесных растений умеренной зоны на примере *Acer negundo* и *Ulmus glabra*. *Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН* **19**, 23–37. <http://www.doi.org/10.17581/bbgi1904>

Антонова, И.С., Барт, В.А., 2019. Зависимость строения побегов и побеговых систем от их положения в кроне *Ulmus glabra* (Ulmaceae). *Ботанический журнал* **104** (2), 254–268. <http://www.doi.org/10.1134/S0006813619020029>

Антонова, И.С., Гниловская, А.А., 2013. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях. *Ботанический журнал* **98** (1), 53–68.

Антонова, И.С., Фатьянова, Е.В., 2013. Форма кроны дерева и мультимасштабность побеговых систем. *Труды XIII съезда Русского ботанического общества «Современная ботаника в России»*. Кассандра, Тольятти, Россия, 31–33.

Антонова, И.С., Фатьянова, Е.В., 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны. *Ботанический журнал* **101** (6), 628–649.

Барт, А.Г., 2003. Анализ медико-биологических систем. Издательство Санкт-Петербургского университета, Санкт-Петербург, Россия, 279 с.

Барт, В.А., Антонова, И.С., 2022. О структуре «кружева кроны» *Ulmus glabra* Huds. *Сборник материалов международной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность»*. Киров, Россия, 102–105.

Булыгин, Н.Е., 1985. Дендрология, Агропромиздат, Москва, СССР, 280 с.

Власов, А.А., Логунов, А.А., 1986. Развитие Вселенной в релятивистской теории гравитации. Издательство МГУ, Москва, СССР, 305 с.

Гатцук, Л.Е., 1994. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне. *Тезисы докладов конференции «Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки»*. Москва, Россия, 18–19.



- Гетманец, И.А., 2010. Ивы Южного Урала: биоморфы, экоморфы, ландшафтные группы. *Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование* 3, 39–45.
- Горышина, Т.К., 1979. Экология растений, Высшая школа, Москва, СССР, 368 с.
- Грудзинская, И.А., 1980. Семейство Ulmaceae Mirb.: систематика, география и вопросы органогенеза. *Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Ленинград, СССР, 423 с.
- Жук, Е.А., 2010. Морфогенез побегов и структура кроны горных экотипов кедра сибирского: опыт исследования *ex situ*. *Сельское и лесное хозяйство* 2 (10), 89–96.
- Жукова, Л.А., Комаров, А.С., 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений. *Журнал общей биологии* 51 (4), 450–461.
- Заугольнова, Л.Б., 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). В: Уранов, А.А. (ред.), *Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций*. Наука, Москва, СССР, 81–102.
- Ипатов, В.С., 1970. Дифференциация древостоя. *Вестник Ленинградского государственного университета. Биология* 1 (3), 66–77.
- Калинин, О.М., 1972. О единых математических трактовках в биологической систематике и динамике популяций и о связи диффузии с нелинейными уравнениями, *Проблемы кибернетики* 25, 107–117.
- Костина, М.В., Барабанщикова, Н.С., Ясинская, О.И., 2018. Теоретические и методические основы изучения крон деревьев умеренной зоны. *Сборник материалов конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии»*. Москва, Россия, 58–61.
- Кренке, Н.П., 1940. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. Сельхозгиз, Москва, СССР, 136 с.
- Морозов, Г.Ф., 1930. Учение о лесе. Государственное издательство, Ленинград – Москва, СССР, 456 с.
- Нотов, А.А., Жукова, Л.А., 2019. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая* 1, 52–61. <http://www.doi.org/10.1134/S0002332919010077>
- Ризниченко, Г.Ю., 2010. Лекции по математическим моделям в биологии. Институт компьютерных исследований, НИЦ Регулярная и хаотическая динамика, Москва – Ижевск, Россия, 560 с.
- Романовский, М.Г., Щекалев, Р.В., 2014. Система вида у лесных растений. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 212 с.
- Серебряков, И.Г., 1962. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. Высшая школа, Москва, СССР, 378 с.
- Тахтаджян, Л.А., Фаддеев, Л.Д., 1986. Гамильтонов подход в теории солитонов. Наука, Москва, СССР, 528 с.
- Ширяев, А.Н., Химченко, Н.Г., 2003. Колмогоров. Юбилейное издание. Книга 1. Истина – благо. Физмат Лит, Москва, Россия, 381 с.
- Шитт, П.Г., Метлицкий, З.А., 1940. Плодоводство. Сельхозгиз, Москва, СССР, 660 с.

- Antonova, I.S., Bart, V.A., Televinova, M.S., 2021. The branching orders of the crown of virginal tree of *Ulmus glabra* Huds. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* **876** (1), 012007. <http://www.doi.org/10.1088/1755-1315/876/1/012007>
- Barthelemy, D., Edelin, C., Halle, F., 1991. Canopy architecture In: Raghavendra, A.S. (ed.), *Physiology of trees*. John Wiley and Sons, Chichester, UK, 1–20.
- Boudon, F., Persello, S., Jestin, A., Briand, A.-S., Grechi, I. et al., 2020. V-Mango: A functional-structural model of mango tree growth, development and fruit production». *Annals of Botany* **126** (4), 745–763. <http://www.doi.org/10.1093/aob/mcaa089>
- Müller, H., Köhlmann, M., 2009. Global Scaling. Basis eines neuen wissenschaftlichen Welt-bildes. FqI Publishing, Munchen, Germany, 372 p.
- Prusinkiewicz, P.W., Remphrey, W.R., Davidson, C.G., Hammel, M.S., 1994. Modeling the architecture of expanding *Fraxinus pennsylvanica* shoots using L-systems. *Canadian Journal of Botany* **72** (5), 701–714.
- Yang, W., Ma, X., Ma, D., Shi, J., Hussain, S. et al., 2021. Modeling canopy photosynthesis and light interception partitioning among shoots in bi-axis and single-axis apple trees (*Malus domestica* Borkh.). *Trees* **35** (2376–0354), 1–17. <http://www.doi.org/10.1007/s00468-021-02085-z>

## References

- Antonova, I.S., Azova, O.V., 1999. Arhitekturnye modeli krony drevesnykh rastenii [Architectural models of the crown of woody plants]. *Botanicheskii zhurnal [Botanical Journal]* **84** (3), 10–32. (In Russian).
- Antonova, I.S., Bart, V.A., 2018. Stroenie kron drevesnykh rastenii umerennoi zony na primere *Acer negundo* i *Ulmus glabra* [The structure of the crowns of woody plants in the temperate zone on the example of *Acer negundo* and *Ulmus glabra*]. *Biulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN [Bulletin of the Botanical Garden-Institute of Far Eastern Branch RAS]* **19**, 23–37. (In Russian). <http://www.doi.org/10.17581/bbgi1904>
- Antonova, I.S., Bart, V.A., 2019. Zavisimost' stroeniya pobegov i pobegovykh sistem ot ikh polozheniya v krone *Ulmus glabra* (Ulmaceae) [Dependence of the structure of shoots and shoot systems on their position in the crown of *Ulmus glabra* (Ulmaceae)]. *Botanicheskii zhurnal [Botanical Journal]* **104** (2), 254–268. (In Russian). <http://www.doi.org/10.1134/S0006813619020029>
- Antonova, I.S., Bart, V.A., Televinova, M.S., 2021. The branching orders of the crown of virginal tree of *Ulmus glabra* Huds. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* **876** (1), 012007. <http://www.doi.org/10.1088/1755-1315/876/1/012007>
- Antonova, I.S., Gnilovskaya, A.A., 2013. Pobegovye sistemy krony *Acer negundo* L. (Aceraceae) v raznykh vozrastnykh sostoyaniyakh [*Acer negundo* L. (Aceraceae) crown shoot systems in different age states]. *Botanicheskii zhurnal [Botanical Journal]* **98** (1), 53–68. (In Russian).
- Antonova, I.S., Fatyanova, E.V., 2013. Forma krony dereva i mul'timasshtabnost' pobegovykh sistem [Tree crown form and multiscale shoot systems]. *Trudy XIII s'ezda Russkogo botanicheskogo obshchestva "Sovremennaya botanika v Rossii" [Proceedings of the XIII Congress of the Russian Botanical Society "Modern botany in Russia"]*. Kassandra, Togliatti, Russia, 31–33. (In Russian).
- Antonova, I.S., Fatyanova, E.V., 2016. O sisteme urovnei stroeniya krony derev'ev umerennoi zony [On the system of levels of crown structure of temperate trees]. *Botanicheskii zhurnal [Botanical Journal]* **101** (6), 628–649. (In Russian).

- Bart, A.G., 2003. Analiz mediko-biologicheskikh sistem [Biomedical systems analysis]. St. Petersburg University Publishing House, Saint-Petersburg, Russia, 279 p. (In Russian).
- Bart, V.A., Antonova, I.S., 2022. O strukture “kruzheva krony” *Ulmus glabra* Huds. [On the structure of the “crown lace” of *Ulmus glabra* Huds.]. *Sbornik materialov mezhdunarodnoi konferentsii “Biomorfologiya rastenii: traditsii i sovremennost”* [Proceedings of the International Conference “Plant Biomorphology: Traditions and Modernity”]. Kirov, Russia, 102–105. (In Russian).
- Barthelemy, D., Edelin, C., Halle, F., 1991. Canopy architecture In: Raghavendra, A.S. (ed.), *Physiology of trees*. John Wiley and Sons, Chichester, UK, 1–20.
- Boudon, F., Persello, S., Jestin, A., Briand, A-S., Grechi, I. et al., 2020. V-Mango: A functional-structural model of mango tree growth, development and fruit production». *Annals of Botany* **126** (4), 745–763. <http://www.doi.org/10.1093/aob/mcaa089>
- Bulygin, N.E., 1985. Dendrologiya [Dendrology]. Agropromizdat, Moscow, USSR, 280 p. (In Russian).
- Gattsuk, L.E., 1994. Ierarkhicheskaya sistema strukturno-biologicheskikh edinits rastitel'nogo organizma, vydelennykh na makromorfologicheskom urovne [Hierarchical system of structural-biological units of plant organism, isolated at macromorphological level]. *Tezisy dokladov konferentsii “Uspekhi ekologicheskoi morfologii rastenii i ee vliyanie na smezhnye nauki”* [Theses of the conference “Advances in ecological plant morphology and its impact on allied sciences”]. Moscow, Russia, 18–19. (In Russian).
- Getmanets, I.A., 2010. Ivy Yuzhnogo Urala: biomorfy, ekomorfy, landshaftnye gruppy [Southern Urals willows: biomorphs, ecomorphs, landscape groups]. *Vestnik Tumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya i prirodopol'zovanie* [Bulletin of Tyumen State University. Ecology and Nature Management] **3**, 39–45. (In Russian).
- Goryshina, T.K., 1979. Ekologiya rastenii [Plant ecology]. Vysshaya shkola, Moscow, USSR, 368 p. (In Russian).
- Grudzinskaya, I.A., 1980. Semeistvo Ulmaceae Mirb.: sistematika, geografiya i voprosy organogeneza [The family Ulmaceae Mirb.: systematics, geography, and questions of organogenesis.]. *Doctor of Sciences in Biology thesis*. Leningrad, USSR, 423 p. (In Russian).
- Ipatov, V.S., 1970. Differentiatsiya drevostoya [Tree stand differentiation]. *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Bulletin of Leningrad State University. Biology] **1** (3), 66–77. (In Russian).
- Kalinin, O.M., 1972. O edinykh matematicheskikh traktovkakh v biologicheskoi sistematike i dinamike populyatsii i o svyazi diffuzii s nelineinymi uravneniyami [On unified mathematical treatments in biological systematics and population dynamics and the relation of diffusion to nonlinear equations]. *Problemy kibernetiki* [Problems of Cybernetics] **25**, 107–117. (In Russian).
- Kostina, M.V., Barabanshnikova, N.S., Yasinskaya, O.I., 2018. Teoreticheskie i metodicheskie osnovy izucheniya kron derev'ev umerennoi zony [Theoretical and methodological bases for the study of temperate tree crowns]. *Sbornik materialov konferentsii “Sistemicheskie i floristicheskie issledovaniya Severnoi Evrazii”* [Proceedings of the conference “Systematic and Floristic Studies of Northern Eurasia”]. Moscow, Russia, 58–61. (In Russian).
- Krenke, N.P., 1940. Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rastenii i prakticheskoe ee primeneniye [The theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and its practical application]. Selkhozgiz, Moscow, USSR, 136 p. (In Russian).
- Morozov, G.F., 1930. Uchenie o lese [Doctrine of the forest]. Gosudarstvennoe izdatel'stvo, Leningrad – Moscow, USSR, 456 p. (In Russian).

- Müller, H., Köhlmann, M., 2009. Global Scaling. Basis eines neuen wissenschaftlichen Welt-bildes. FqI Publishing, Munchen, Germany, 372 p.
- Notov, A.A., Zhukova, L.A., 2019. Konceptsiya polivariantnosti ontogeneza i sovremennaya evoliutsionnaya morfologiya [The concept of multivariate ontogenesis and modern evolutionary morphology]. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaya [Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological Series]* **1**, 52–61. (In Russian). <http://www.doi.org/10.1134/S0002332919010077>
- Prusinkiewicz, P.W., Remphrey, W.R., Davidson, C.G., Hammel, M.S., 1994. Modeling the architecture of expanding *Fraxinus pennsylvanica* shoots using L-systems. *Canadian Journal of Botany* **72** (5), 701–714.
- Riznichenko, G.Yu., 2010. Lektsii po matematicheskim modelyam v biologii [Lectures on mathematical models in biology. Institute for Computational Research, Scientific Publishing Center Regular and Chaotic Dynamics, Moscow – Izhevsk, Russia, 560 p. (In Russian).
- Romanovsky, M.G., Shhekalev, R.V., 2014. Sistema vida u lesnykh rastenii [Species system in forest plants]. KMK Scientific Press Ltd, Moscow, Russia, 212 p. (In Russian).
- Serebryakov, I.G., 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii: Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i hvoinykh [Ecological morphology of plants: The life forms of the angiosperms and conifer]. Vysshaya shkola, Moscow, USSR, 378 p. (In Russian).
- Shiryayev, A.N., Khimchenko, N.G., 2003. Kolmogorov. Yubileinoe izdanie. Kniga 1 [Kolmogorov. Anniversary edition. Book 1]. Fizmat Lit, Moscow, Russia, 381 p. (In Russian).
- Shitt, P.G., Metlitsky, Z.A., 1940. Plodovodstvo [Breeding]. Selkhozgiz, Moscow, USSR, 660 p. (In Russian).
- Takhtadzhyan, L.A., Faddeev L.D., 1986. Gamil'tonov podkhod v teorii solitonov [The Hamiltonian approach in soliton theory]. Nauka, Moscow, USSR, 528 p. (In Russian).
- Vlasov, A.A., Logunov, A.A., 1986. Razvitie Vselennoi v relyativistskoi teorii gravitatsii [Development of the Universe in the Relativistic Theory of Gravity]. Moscow State University Publishing House, Moscow, USSR, 305 p. (In Russian).
- Yang, W., Ma, X., Ma, D., Shi, J., Hussain, S. et al., 2021. Modeling canopy photosynthesis and light interception partitioning among shoots in bi-axis and single-axis apple trees (*Malus domestica* Borkh.). *Trees* **35** (2376–0354), 1–17. <http://www.doi.org/10.1007/s00468-021-02085-z>
- Zaugol'nova, L.B., 1968. Vozrastnye etapy v ontogeneze yasenya obyknovennogo (*Fraxinus excelsior* L.) [Age stages in ontogenesis of common ash (*Fraxinus excelsior* L.)]. In: Uranov, A.A., *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rastenii i stroeniya ikh populyatsii [Questions of morphogenesis of flowering plants and the structure of their populations]*. Nauka, Moscow, USSR, 81–102. (In Russian).
- Zhuk, E.A., 2010. Morfogenez pobegov i struktura krony gornyykh ekotipov kedra sibirskogo: opyt issledovaniya ex situ [Shoot morphogenesis and crown structure of siberian stone pine mountain ecotypes: in situ experiment]. *Sel'skoe i lesnoe khozyaistvo [Agriculture and forestry]* **2** (10), 89–96. (In Russian).
- Zhukova, L.A., Komarov, A.S., 1990. Polivariantnost' ontogeneza i dinamika tsenopopulyatsii rastenii [Polyvariance of ontogenesis and dynamics of plant populations]. *Zhurnal obshchei biologii [Journal of General Biology]* **51** (4), 450–461. (In Russian).