

М. М. Шаровкина, И. С. Антонова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КРОНЫ МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ДЕРЕВЬЕВ *TILIA PLATYPHYLLOS SCOP.* В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ*

Введение

Одним из приоритетных направлений в современной экологической морфологии растений является изучение кроны древесных растений с точки зрения архитектурного подхода. Как отмечают многие авторы, применение архитектурного подхода позволяет выявить биологические особенности вида, а также оценить качественное состояние особи [1–4]. Липа крупнолистная — важный компонент широколиственных лесов [5] и ценная в хозяйственном отношении порода [6], которая часто используется в озеленении южных районов России. В настоящее время область естественного распространения *Tilia platyphyllos* Scop. охватывает центральную и южную Европу, вид приурочен преимущественно к территории океанического климата и теплым побережьям Средиземного и Черного морей [5].

Изучение адаптационной пластичности побеговых структур кроны дерева в разных климатических условиях позволяет оценить успешность его произрастания, а также прогнозировать дальнейшее развитие в конкретном местообитании и сообществе, вместе с тем существует ограниченное количество работ в данном направлении. В исследованиях, посвященных архитектуре кроны широколиственных пород деревьев [7, 8], данные для *T. platyphyllos* отсутствуют.

Годичный побег древесных растений многократно становился объектом исследований [9–11]. Подробно изучены его анатомо-морфологическое строение, характеристики листовых органов, ритмика и особенности развития [12–15]. В большинстве исследований годичный побег используется как основная единица описания кроны и основная характеристика вида. Интересно, что базирующиеся на больших выборках работы по изучению кроны березы [16] и других древесных растений [17] выявили, что, опираясь лишь на детальные характеристики побега и общие геометрические описания кроны, невозможно составить полное представление об особенностях кроны вида. Исследование только годичных побегов не дает представления о структурной организации кроновой системы дерева.

То обстоятельство, что годичный побег представляет собой часть побеговой системы как структуры более сложного уровня организации, обсуждается в литературе гораздо реже [1, 2, 18, 19].

В современных работах зарубежных исследователей [3, 4, 18] заметны определенные шаги в области изучения побеговых комплексов древесных растений как структурных единиц следующего за побегом уровня организации кроны. В нашей стране

* Статья дана в редакции автора.

© М. М. Шаровкина, И. С. Антонова, 2011

работы по данной тематике появились намного раньше в связи с исследованием жизненных форм различных видов растений. Большое значение для развития этого направления имели труды И. Г. Серебрякова [20, 21], Т. И. Серебряковой [22] и их последователей — Л. Г. Гатцук, Л. М. Шафрановой, А. П. Хохрякова, М. Т. Мазуренко [23, 24].

Побеговые комплексы в последние десятилетия являются предметом исследований кроны растений на основе архитектурного подхода [7, 25–27], в результате которых стало очевидно, что годичный побег обладает особыми функциональными свойствами, выявить которые можно лишь при изучении побега как части более сложной структуры ветви.

Структура крон, различающаяся у деревьев разных возрастных стадий, является важной составляющей в строении древесного сообщества. Возрастные периоды, выделяемые у деревьев, неразрывно связаны с особенностями роста ствола и формирования кроны [21]. У липы на молодой генеративной возрастной стадии форма кроны является островершинной удлиненно-пирамidalной [28], на этой стадии происходит активный прирост главного ствола дерева в высоту. Изучение особенностей развития верхней части кроны возможно на уровне ветвей [3], в то же время крупная ветвь, отходящая от ствола, — целостное образование, которое в ходе своего развития ведет себя как единое целое [25]. Верхушечная ветвь как уровень организации кроны, является, с одной стороны, отражением процесса развития кроны дерева определенной возрастной стадии [25], а с другой — подвергается влиянию факторов внешней среды. Даже слабое подавление роста побегов, составляющих главный ствол и скелетные ветви дерева, скажется на форме кроны. Таким образом, отличающиеся климатические условия местообитаний липы должны отразиться на структуре верхушечной ветви и кроны в целом.

Цель работы — изучение особенностей строения верхней части кроны молодых генеративных деревьев *T. platyphyllos* в контрастных экологических условиях произрастания: в пределах ареала в субтропических климатических условиях и в интродукции в условиях умеренно-континентального климата лесостепи.

Материалы и методы исследований

Сбор материала производился в летние периоды 2007–2009 гг. в естественных и натурализованных насаждениях с участием липы крупнолистной в заповеднике «Белогорье», расположенном в зоне лесостепи Средне-Русской возвышенности, и на Кавказском побережье Черного моря в окрестностях Большого Сочи и г. Гагра (Республика Абхазия). С целью характеристики фитоценотических условий мест сбора материала были проведены стандартные геоботанические описания пробных площадей 20 × 20 м, заложенных в местах сбора материала, характеризующихся сходным положением в рельефе. Точки сбора существенно отличаются по климатическим условиям (табл. 1).

Собранный материал представлен ветвями, отходящими от ствола в верхней части кроны деревьев *T. platyphyllos* (рис.1).

Верхняя часть кроны дерева на молодой генеративной возрастной стадии состоит из небольшого количества ветвей, направленных вертикально вверх, прилегающих друг к другу и образующих тем самым конусообразную вершину дерева, характерную для данной стадии. Периферические верхушечные ветви имеют хорошо выраженную трехмерную организацию, центральная ветвь более уплощена.

Таблица 1. Характеристика мест сбора материала

| | Черноморское побережье | «Белогорье» |
|------------------------------------|--|--|
| Среднегодовая t , °C | +14 | +6 |
| Продолжительность снежного покрова | нет | 3–4 месяца |
| Годовая сумма осадков, мм/год | 1584 | 537 |
| Засухи, суховеи | нет | есть |
| Климат | субтропический | умеренно-континентальный |
| Сообщество | грабинник горянково-иглицевый | ясене-дубняк осоково-снытевый |
| Почва | перегнойно-карбонатная суглинистая маломощная на известняках и карбонатных конгломератах | серая лесная слабоподзолистая на лессовидных суглинках |
| Положение в рельефе | высокий берег реки | высокий берег реки |
| Источник водного ресурса | атмосферные осадки и ручьи | только атмосферные осадки |
| Режим освещенности | полная освещенность | полная освещенность |

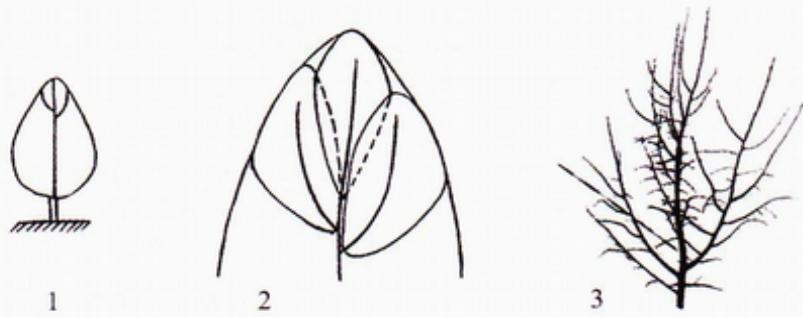


Рис. 1. Схематичное изображение кроны *T. platyphyllus* на молодой генеративной возрастной стадии (1), верхушечного фрагмента кроны (2) и фотография ветви из верхней части кроны в безлистном состоянии (3)

В качестве модельных деревьев было выбрано 30 особей, произрастающих на опушке лесных сообществ или отдельно стоящих, в условиях полной освещенности кроны. Модельные деревья находятся на молодой генеративной возрастной стадии (g1), согласно периодизации О. В. Смирновой и соавторов [29]. У деревьев были измерены высота, диаметр ствола на уровне груди, высота крепления кроны, определена форма кроны (табл. 2).

Таблица 2. Характеристики модельных деревьев

| Место сбора | Возрастная стадия дерева | Высота дерева, м | Диаметр ствола, см | Форма кроны | Высота крепления кроны, м | <i>n</i> |
|------------------------|--------------------------|------------------|--------------------|--------------------|---------------------------|----------|
| Черноморское побережье | g1 | 23–25 | 20–25 | остропирамидальная | 1,30–1,70 | 10 |
| «Белогорье» | то же | 16–19 | 19–24 | то же | 1,25–1,80 | 20 |

С каждой особи было собрано по одной верхушечной ветви. У ветвей были измерены возраст, длина годичных побегов всех порядков ветвления, количество листьев на годичных побегах, длина междуузлий годичных побегов.

Анализ полученных данных проводился в соответствии с концепцией И. С. Антоновой и О. В. Азовой [25], выделяющих пять уровней организации кроны древесных растений умеренных широт: 1) побег; 2) малолетняя разветвленная система побегов — элементарная побеговая система; 3) ветвь, отходящая от ствола; 4) крона (совокупность всех ветвей на стволе и сам ствол); 5) система крон многоствольного дерева.

Статистическая обработка данных осуществлялась в программе Excel, сравнение выборок проводилось по критерию Стьюдента.

Результаты исследований

В условиях субтропического климата у исследованных деревьев *T. platyphyllus* на молодой генеративной стадии развития верхушечные ветви имеют трехмерную структуру с четко выраженной осью первого порядка ветвления, которая ориентирована вертикально и обладает ортотропным ростом. Ветви имеют возраст 4–5 лет и включают от 164 до 242 годичных побегов (рис. 2, а) при длине главной оси ветви равной 2–3 м.

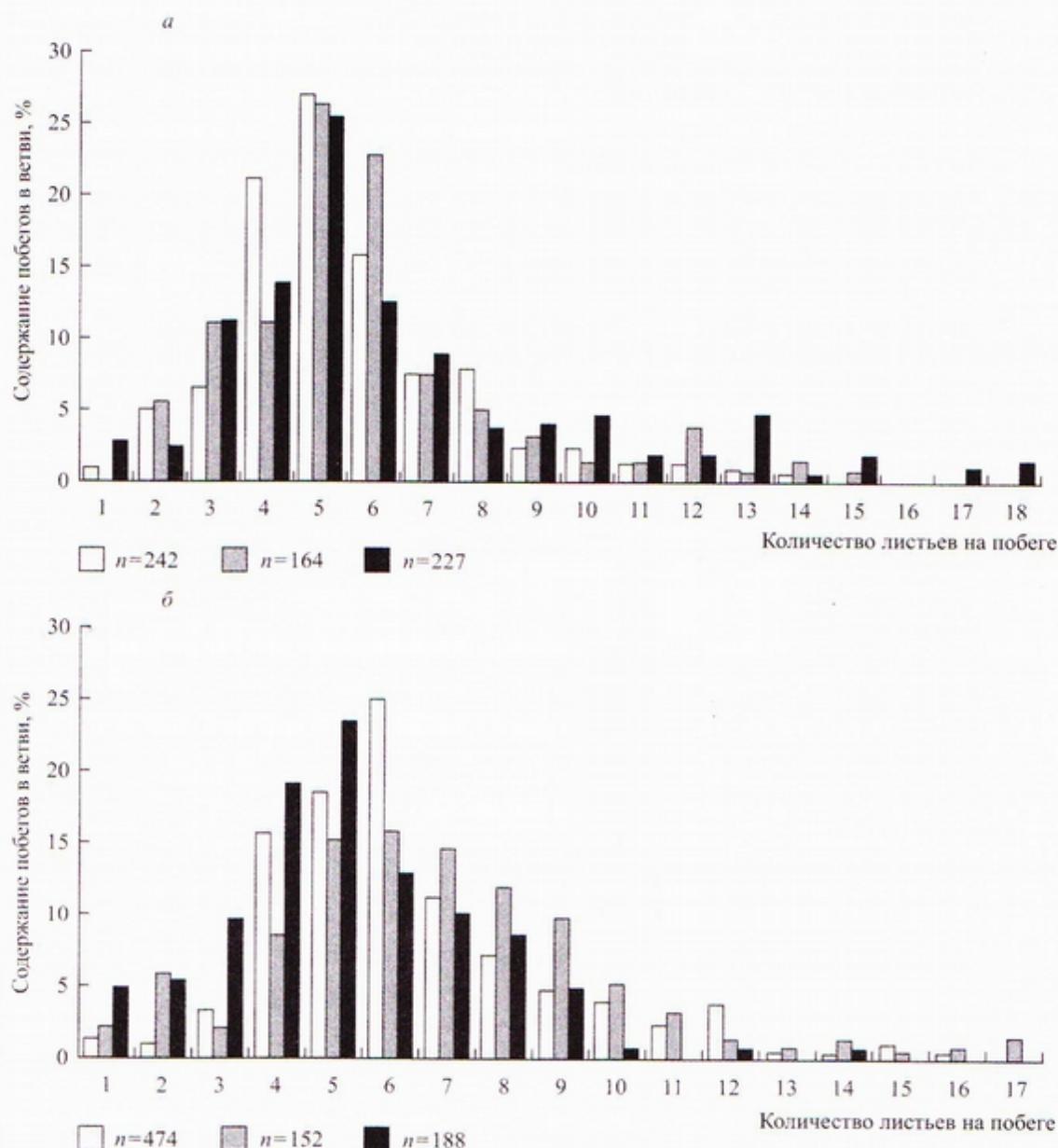


Рис. 2. Состав побегов определенной олиственности некоторых модельных верхушечных ветвей:
а — Черноморское побережье; б — «Белогорье»; n — количество побегов в ветви (то же для табл. 3).

Таблица 3. Статистические характеристики всех годичных побегов верхушечных ветвей молодых генеративных деревьев по признакам (длина и количество листьев) на примерах 4-летней (Черноморское побережье) и 7-летней («Белогорье») ветвей

| Место сбора | Признак годичного побега | n | min | max | Среднее | Ошибка среднего | Коэффициент вариации, % |
|------------------------|--------------------------|-----|-----|-----|---------|-----------------|-------------------------|
| Черноморское побережье | длина, мм | 255 | 2 | 795 | 151,4 | 9,84 | 104 |
| | кол-во листьев | 255 | 1 | 18 | 6,2 | 0,21 | 40 |
| «Белогорье» | длина, мм | 476 | 2 | 595 | 96,8 | 4,31 | 97 |
| | кол-во листьев | 476 | 1 | 17 | 6,5 | 0,12 | 42 |

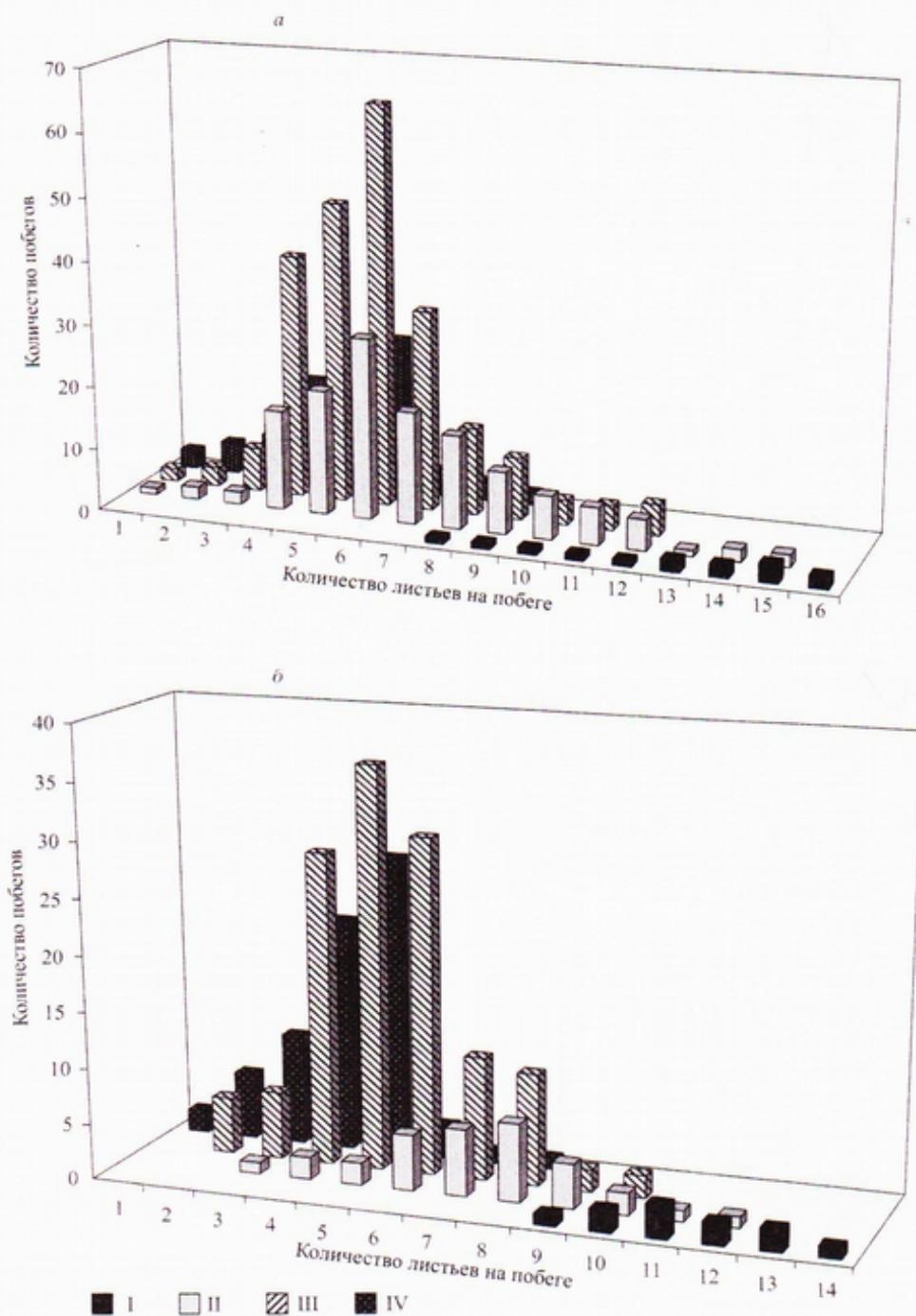


Рис.3. Побеговый состав осей всех порядков ветвления верхушечной ветви:
a — Черноморское побережье ($n=242$); б — «Белогорье» ($n=474$); I-IV — порядки ветвления.

Побеги сильно варьируют по длине и количеству листьев, более стабильным является количество листьев (табл. 3).

Ветви имеют не более пяти порядков ветвления, наиболее часто побеговая структура ветви характеризуется четырьмя порядками ветвления осей (рис. 3, а).

Всего 4,5% побегов ветви составляют I порядок, это длинные (240–795 мм) побеги с девятью и более листьями. II порядок образуют 12,4% побегов в ветви, среди них преобладают 7–8-листные побеги. По численности в ветви больше всего побегов III порядка ветвления (53,8%); этот порядок образуют преимущественно 5–6-листные побеги. IV порядок составляют 29,3% побегов в ветви, преимущественно побеги с 3–5 листьями. Побеги V порядка встречаются единично, это в основном побеги с 3–4 листьями.

В условиях умеренно-континентального климата лесостепи у ветвей верхней части кроны те же черты строения, что и у ветвей деревьев в субтропических условиях. При общей длине 2–3 м ветви имеют возраст 6–8 лет, они характеризуются выраженной лидерной осью I порядка с ортотропным ростом и состоят из значительного количества годичных побегов — от 152 до 476 (рис. 2, б).

При изучении всех годичных побегов без учета их положения в ветви наблюдается сильное варьирование признаков длины побегов и количества листьев, но более стабильным признаком является количество листьев (см. табл. 3).

Ветви в условиях умеренно-континентального климата так же, как и в субтропических, имеют четыре порядка ветвления осей, побеги V порядка ветвления встречаются единично.

Оси I порядка составляют всего 4,6% побегов в ветви, это мощные длинные (170–595 мм) многолистные побеги (рис. 3, б). Оси II порядка образуют 27,6% побегов, это преимущественно 5–7-листные побеги. В ветви преобладают побеги III порядка ветвления (55,9%), большей частью 5–6-листные, IV порядок образуют 11,2%, это преимущественно побеги с 3–5-ю листьями.

Побеговые системы верхушечных ветвей по процентному соотношению побегов главной оси и самых многочисленных побегов III порядка ветвления в разных местообитаниях сходны (табл. 4).

Таблица 4. Процентное соотношение побегов определенного порядка ветвления деревьев, произрастающих в разных климатических условиях обитания

| Регион | I порядок | II порядок | III порядок | IV порядок | V порядок |
|------------------------|-----------|------------|-------------|------------|-----------|
| Черноморское побережье | 4,5 | 12,4 | 53,8 | 29,3 | единично |
| «Белогорье» | 4,6 | 27,6 | 55,9 | 11,2 | 0,7 |

Варьирование общего количества побегов в верхушечных ветвях в условиях умеренно-континентального климата больше, чем в субтропических условиях. Средняя длина годичного прироста побега в верхушечной ветви деревьев молодой генеративной возрастной стадии на Черноморском побережье составляет $151,433 \pm 9,8$ мм и превышает среднюю длину годичного прироста в заповеднике «Белогорье», равную $96,8 \pm 4,3$ мм, по среднему числу листьев побеги в обоих регионах равны ($6,2 \pm 0,2$ и $6,5 \pm 0,1$ соответственно).

Для изучения особенностей строения ветви выделены двух- и трехлетние системы побегов, последовательно развивающиеся в составе осей.

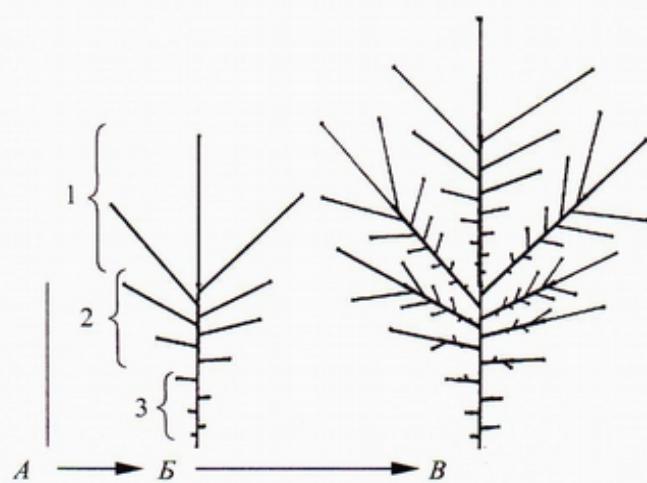


Рис. 4. Схема развития трехлетней ветвящейся системы побегов:

A — материнский годичный побег; *B* — двухлетняя система побегов. *B* — трехлетняя система побегов. 1 — побеги «ростовые», 2 — «переходного» типа, 3 — «заполняющие».

го роста (иногда наблюдается 2–3 периода роста) (рис. 5). По длине такие побеги пре- восходят все остальные боковые на материнском годичном побеге. В дальнейшем они входят в состав многолетних скелетных осей, образуя главную ось ветви и скелетные оси II и III порядков ветвления (см. рис. 3).

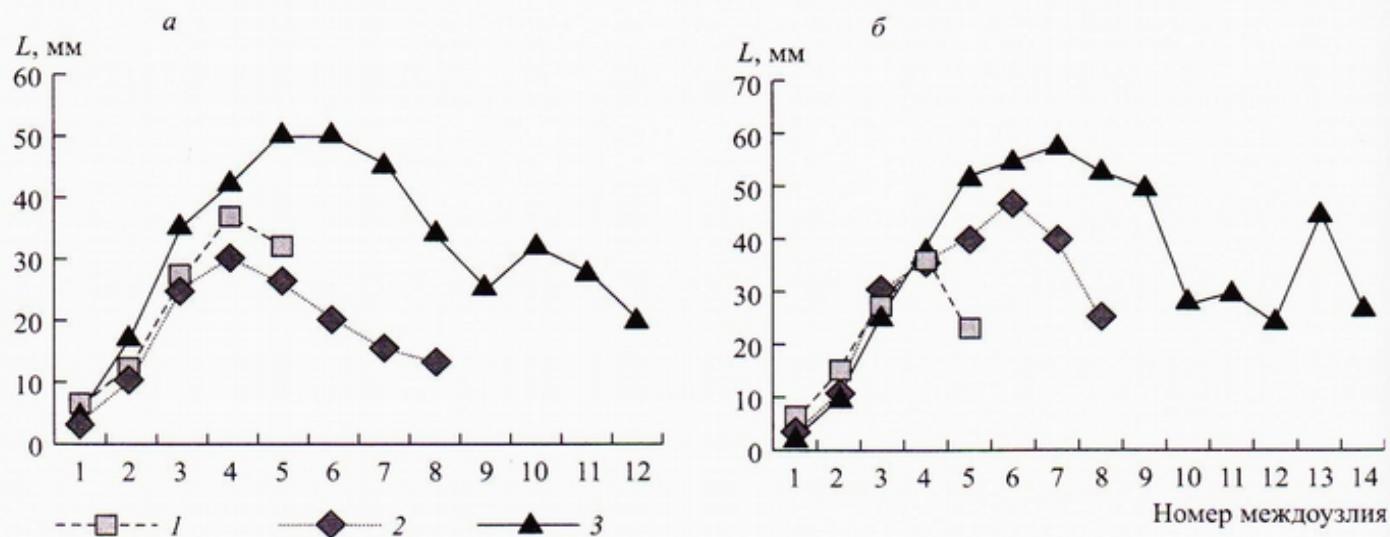


Рис. 5. Кривые изменения длины (*L*) междуузлий в пределах годичного побега:
а — Черноморское побережье; *б* — «Белогорье». 1 — побег «заполнения»; 2 — «переходного» типа; 3 — «ростовой».

Побеги «заполнения» имеют 1–5 листьев, длина их не превышает 80 мм, период роста короткий, открытый рост отсутствует (см. рис. 5). Существуют такие побеги ограниченный отрезок времени. Неветвящиеся оси из побегов «заполнения» разви-

ваются в среднем за 3 года, а затем отмирают. «Заполняющие» побеги формируют многочисленные оси эксплуатации пространства III и IV порядков ветвления (см. рис. 3).

Побеги «переходного» типа имеют 6–8 листьев и обладают промежуточными по сравнению с «ростовыми» и «заполняющими» побегами характеристиками длины, временем существования в ветви и особенностями развития (см. рис. 5). «Переходные» побеги образуют преимущественно оси II и III порядка ветвления (см. рис. 3).

Малолетняя система побегов с материнским «ростовым» побегом имеет единую плоскость, в которой развиваются все побеги системы, и внешне выглядит уплощенной. При последовательном развитии малолетних систем побегов в составе скелетной оси происходит смещение плоскостей развития систем относительно друг друга.

Выявлено, что, несмотря на сильно различающиеся по общеклиматическим показателям условия произрастания, пространственные структуры двух- и трехлетних побеговых систем и систем многолетних ветвей изученных деревьев в целом сходны.

Для более детального выявления влияния климатических условий на строение кроны на уровне побегов проводилось статистическое сравнение средней длины годового прироста побега. Были выбраны побеги определенной олиственности, принадлежащие разным морфо-функциональным группам. Сравнение проводилось для 5-листных побегов, относящихся к группе побегов «заполнения», для 7-листных побегов, являющихся побегами «переходного» типа, и 9-листных побегов — «ростовых» (табл. 6).

Таблица 6. Значения средней длины (мм) годичных побегов трех морфо-функциональных групп деревьев, произрастающих в контрастных климатических условиях

| 5-листные побеги | | 7-листные побеги | | 9-листные побеги | |
|------------------|-------------|------------------|--------------|------------------|--------------|
| 76,0 ± 1,92 | 39,9 ± 1,17 | 192,2 ± 4,80 | 110,6 ± 1,34 | 340,6 ± 18,24 | 183,1 ± 5,91 |
| $n_1 = 165$ | $n_2 = 108$ | $n_1 = 64$ | $n_2 = 75$ | $n_1 = 36$ | $n_2 = 37$ |

Примечание. n_1 — объем выборки на Черноморском побережье; n_2 — в заповеднике «Белогорье». При сравнении выборок по критерию Стьюдента выявлены достоверные различия средних длин побегов в пределах всех сравниваемых групп при $\alpha=0,05$.

Побеги, принадлежащие разным морфо-функциональным группам, в верхней части кроны молодого генеративного дерева имеют достоверно меньшую длину в условиях лесостепи по сравнению с побегами деревьев, произрастающих в условиях субтропического климата.

Обсуждение результатов исследований

Верхняя часть кроны *T. platyphyllos* представлена тремя-четырьмя ветвями. Верхушечные ветви ориентированы вертикально и обладают сложной трехмерной структурой из систем побегов. Это сильно отличает их от боковых ветвей средней и нижней частей кроны, которые, как отмечает И. Г. Серебряков [21], могут расти горизонтально и быть совершенно плоскими. Трехмерная структура ветви образуется за счет смещения плоскостей развития малолетних систем побегов, возникающих на скелетных побегах.

И. Г. Серебряков [20] отмечал, что в кроне дерева в процессе эволюции выработались два основных типа побегов: скелетные или ростовые, предназначенные для захвата

максимального воздушного объема, и укороченные (или побеги обраствания), служащие для максимального использования захваченного объема. Последние являются органами ассимиляции, способствуя утолщению скелетных ветвей, обладают более быстрым развитием и поэтому наименее долговечны в кроне. Основываясь на подходе И. Г. Серебрякова, мы выделили в верхушечных ветвях *T. platyphyllos* три морфо-функциональные группы побегов. Помимо «ростовых» (многолистных, имеющих более 9 листьев) и «заполняющих» (малолистных, имеющих 1–5 листьев) побегов была выделена группа побегов, названных нами «переходными», поскольку они характеризуются средними показателями между «ростовыми» и «заполняющими» побегами. «Переходные» побеги имеют 6–8 листьев, занимают определенное положение в системе осей ветви и выполняют функцию как роста, так и освоения пространства. Годичные побеги верхушечных ветвей *T. platyphyllos* различаются морфологически, что предопределяется их положением в побеговой системе, и выполняют определенную функцию в ветви как части кроны. «Ростовые» побеги составляют многолетний каркас ветви и образуют оси I порядка ветвления, часть осей II порядка и небольшую долю осей III порядка. «Заполняющие» побеги в большом количестве представлены побегами в осах III и IV порядков. «Переходные» побеги образуют преимущественно оси II и III порядка. Наиболее заметными в структуре верхушечных ветвей являются «ростовые» побеги, выполняющие скелетообразующую функцию, но основную массу листьев несут многочисленные короткие побеги «заполнения». Важной особенностью является то, что процентное соотношение побегов I и III порядка ветвления в структуре ветвей в разных географических регионах сходно.

Современные зарубежные авторы обращают внимание на роль ростовых скелетных побегов в организации кроны. Так, A. Roloff [3], опираясь на характеристики верхушечных побегов, делает заключения о качественном состоянии древесного насаждения бука лесного. В работе D. Barthelemy и Y. Caraglio [8] приведены многочисленные примеры функционального своеобразия удлиненных и укороченных побегов в структуре кроны. Побеги *T. platyphyllos* не имеют дифференциации на укороченные и удлиненные, но функционально могут быть разделены на подобные группы.

Заключение

Выделены три морфо-функциональные группы годичных побегов, различающихся положением в системе осей ветви, особенностями строения, временем существования и выполняемой функцией. В более засушливых и прохладных условиях умеренно-континентального климата по сравнению с субтропическими условиями, в которых липа крупнолистная растет естественно, в структуре верхней части кроны биологическое разнообразие морфо-функциональных групп побегов не снижается и их соотношение остается неизменным, что, возможно, говорит о его генетической закрепленности. При этом уменьшается длина годичного прироста побегов всех функциональных групп в результате сокращения времени развития побега, что позволяет сформировать побег более быстро в менее благоприятных условиях и сохранить количество листьев, а также уменьшить затраты пластических веществ на построение побега.

Литература

1. Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. 1974. Отд. Биол. Т. 79, № 1. С. 37–53.
2. Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Бластоид — элементарный блок побеговых растений: межвуз. сб. науч. работ // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 118–122.
3. Roloff A. Crown morphology as a tool to determine tree vitality // Biologie et Developpement. Montpellier, 1991. P. 115–126.
4. Sabatier S., Barthelemy D. Growth dynamics and morphology of annual shoots according to their architectural position in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrie`re (Pinaceae) // Ann. Bot. 1999. Vol. 84. P. 387–392.
5. Lipy. *Tilia cordata* Mill. *Tilia platyphyllos* Scop. / Barzdajn W., Biolobok S., Boratyńska K., Środon A., Dolatowski J., Cebrat J., Kieliszewska-Rókicka B., Krawiarz K., Fober H., Giertych M., Falinski J., Pawłaczyk P., Bugala W., Sekowski B., Hrynkiewicz-Sudenik J., Grzywacz A., Szmidt A., Jabłonki B., Surmiński J., Pacyniak C. Poznań: Arcadia, 1991. 467 S.
6. Васильев И. В. Род *Tilia* // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1958. Т. 4. С. 659–715.
7. Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Е. В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестн. С.-Петербург. ун-та. 2001. Сер. 3: Биология. Вып. 2, № 11. С. 67–78.
8. Barthelemy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
9. Паутов А. А., Борисовская Г. М. О некоторых особенностях анатомического строения удлиненных и укороченных побегов древесных растений // Вестн. Ленингр. ун-та. 1958. Сер. 3: Биология. Вып. 3. С. 113–117.
10. Василевская В. К., Кондратьева-Мельвиль Е. А. К изучению вегетативной верхушки побега двудольных // Морфогенез растений. М., 1961. Т. 2. С. 445–447.
11. Puntieri J., Stecconi M., Barthelemy D. Preformation and neoformation in shoots of *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. (Nothofagaceae) shrubs from northern Patagonia // Ann. Bot. 2002. Vol. 89. P. 665–673.
12. Артюшенко З. Т., Соколов С. Я. Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных пород // Труды БИН им. Комарова. 1958. Сер. 6, вып. 6. С. 72–81.
13. Ефимова М. А. Морфолого-анатомические особенности строения почек древесных и кустарниковых пород // Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена. 1959. Т. 178. С. 89–110.
14. Грудзинская И. А. Некоторые особенности изучения онтогенеза побегов дуба (*Quercus robur* L.) // Бот. журн. 1964. Т. 19, № 3. С. 321–337.
15. Борисовская Г. М. Формирование листовых органов и их роль в развитии побега древесных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 19 с.
16. Maillette L. Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula cordifolia* near tree line // Ecology. 1987. Vol. 68, N 5. P. 1251–1261.
17. Wilson B. F. Tree branches as population of twigs // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67, N 2. P. 434–442.
18. Sabatier S., Barthelemy D. Annual shoot morphology and architecture in Persian Walnut, *Juglans regia* L. (Juglandaceae) // Acta Horticulturae. 2001. Vol. 544. P. 255–264.
19. Михалевская О. Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (Aceraceae) // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 10. С. 42–52.
20. Серебряков И. Г. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы Европейской части СССР // Бюл. МОИП. 1954. Отд. Биол. Т. 59, № 1. С. 53–69.
21. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
22. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
23. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.
24. Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная

(модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 6–7.

25. Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 3. С. 10–32.

26. Антонова И. С., Николаева Н. В. Элементарная побеговая система как единица структуры кроны древесных растений умеренной зоны // Конструкционные единицы в морфологии растений. Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 10–12.

27. Савиных Н. П. Модели побегообразования и архитектурные модели растений с позиции модульной организации // Конструкционные единицы в морфологии растений. Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 89–95.

28. Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. 1979. Отд. Биол. Т. 84, № 1. С. 85–98.

29. Онтогенез дерева // Смирнова О. В., Чистякова А. А., Заугольнова Л. Б., Евстигнеев О. И., Попадюк Р. В., Романовский А. М. // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.

Статья поступила в редакцию 17 марта 2011 г.