

БОТАНИКА

УДК 581.441:581.444:58.002
DOI: 10.26456/vtbio187

ОСИ ВТОРОГО ПОРЯДКА В ФОРМИРОВАНИИ КРОНЫ ВИРГИНИЛЬНОГО ДЕРЕВА *ULMUS GLABRA* HUDS

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

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

Последовательность возрастных этапов дерева отражается ходом роста самых крупных осей 2 порядка формирующихся на годичных приростах ствола. Именно эта последовательность определяет контур кроны виргинильного дерева и его успешность в конкретных экологических условиях. Самая сильная верхняя ветка каждого годичного прироста ствола ходом своего роста отражает тот возрастной этап развития кроны дерева, когда она начала формироваться, являясь своеобразным маркером. Свойства ветвей можно использовать для сравнительной характеристики деревьев в одном возрастном состоянии для более точной индикации внешних условий.

Ключевые слова: *прирост, крона дерева, возрастное состояние, ось, порядок ветвления, ветвь, пространственно-временное развитие кроны.*

Введение. При изучении древесных растений широколиственных лесов умеренной зоны, ритмическая составляющая роста ярко проявляется на структуре ветвей (Серебряков, 1962; Corner, Corner, 1976). Синхронизированный весенний рост сочетается у них с весьма незначительным количеством побегов, рост которых растягивается на несколько летних месяцев (Грудзинская, 1960; Михалевская, Абдрахманова, 1991). Это позволяет по структуре ветви проследить развитие от текущего года к началу ее формирования. В пределах одного годичного прироста ствола присутствуют оси разной силы. Одни создают пространственную структуру кроны в целом, другие выполняют лишь функцию создания основы для мелких фотосинтезирующих побегов. У виргинильных особей многих растений умеренной зоны крона нередко имеет цилиндрическую форму (Серебряков, 1952; Чистякова и др., 1989; Smirnova et al., 2018). Поддержание этой формы и ее развитие предшествует образованию генеративной кроны. Временные, экологические и морфологические стороны этого процесса важны для практики использования древесных растений. Целью данной

работы является анализ особенностей осей второго порядка в этих аспектах на примере виргинильной кроны *U. glabra*.

Методика. Для исследования в июле 2018 г. был взят материал в естественном трехсотлетнем лесу в Белгородской области на территории заповедника «Белогорье». Область расположена в центральной части ареала вида *U. glabra*. Рельеф данной территории увалисто-балочный и покрыт распадающимся дубовым лесом Белгородской засечной полосы, в связи с чем на естественных участках присутствует значительное количество разновеликих окон. Местами трёхъярусный древостой имеет высоту до 32 метров. Первый ярус состоит из *Quercus robur* L. и *Fraxinus excelsior* L., второй – из *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill. и *U. glabra*. Третий ярус выражен нерегулярно, представлен двумя видами рода *Pirus* L., а также *Malus sylvestris* (L.) Mill. Хорошо выражен ярус подроста, состоящий в основном из видов второго яруса. Кустарники для данной дубравы не характерны. Напочвенный покров представлен *Aegopodium podagraria* L. и в гораздо меньшей степени *Carex pilosa* Scop. с пятнами *Viola odorata* L., *V. mirabilis* L. *Galium odoratum* L., *Lamium purpureum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Asarum europaeum* L. Классификация растительности выполнена Ю.Н. Нешатаевым (1986). На территории дубравы преобладают серые лесные почвы (Нешатаев, 1986). В окнах успешно развивается подрост *U. glabra*, что согласуется с исследованиями Н.А. Леоновой (1999).

Высота подроста вяза в мелких окнах, из которых были выбраны 5 растений, составляла 1,5-2,5 м. Возраст особей семенного происхождения и нормальной жизненности установлен подсчетом годичных колец. Согласно классификации, предложенной в работе «Диагнозы и ключи возрастных состояний растений» (Чистякова и др., 1989), все исследуемые особи находились в виргинильном возрастном состоянии и переросли ярус зонтиковидного подроста. Составлены схемы размещения крон на геоботанических площадках и выполнены полные описания, осуществлена зарисовка растений в естественных условиях и фотофиксация. Проанализировано 83 особи, отобранные из них 5 деревьев исследованы в лабораторных условиях. Для каждой особи составлены схемы размещения всех побегов дерева от комлевой части до вершины. Возраст деревьев от 10 до 18 лет, высота от 4,3 м до 5,5 м, диаметр ствола от 25 до 28 мм, количество ветвей от ствола от 30 до 46 штук, высота прикрепления нижней ветви от 0,7 м до 1,6 м (табл. 1).

Измерения всех 5519 побегов пяти деревьев осуществлены для признаков: 1) длина и количество листьев; 2) порядок ветвления оси; 3) положение каждого побега на материнском побеге предыдущего года; 4) количество боковых побегов на каждом побеге и др.

Таблица 1

Характеристика исследованных особей *Ulmus glabra* Huds

Характеристика	Д 1	Д2	Д3	Д4	Д5
Возраст (лет) * Ø (мм)	10*27	16*28	13*27	18*25	18*25
Высота *Ширина (м)	4,3*3,4	5,5*3,3	4,5*1,6	4,7*2,3	4,8*2,1
Общее кол-во побегов	919	1494	951	1004	791

Для *U. glabra* характерно симподиальное нарастание и акротонный вариант бокового ветвления, в связи с чем ось представляет собой составную структуру, образующуюся из последовательности ближайших к отмершим верхушкам боковых побегов (Грудзинская, 1960). В связи с тем, что самые крупные листовые рубцы побега примыкают к зоне почечных чешуй следующего побега, у *U. glabra* и в 15-ти летнем возрасте можно успешно отделить в составе оси один годичный прирост от другого. Этому способствует так же и то, что наиболее развитые боковые побеги образуются из почек в пазухах именно верхних листьев. Статистическая обработка проведена на основе пакета STATISTICA 10 (StatSoft, Inc.).

Результаты. На рис. 1 представлены в виде диаграммы все оси 2 порядка кроны дерева, которые развились из почек приростов ствола за всю жизнь дерева, исключая те, которые отмерли к году сбора материала (2018 год) в силу естественных причин. Все оси 2 порядка кроны были развернуты на гистограмме в одну сторону таким образом, чтобы на оси абсцисс можно было наблюдать соотносительную длину осей (рис. 1). Пространство между наиболее длинными осями представлено в виде количества междуузлий присущих каждому реальному годичному приросту ствола (размер междуузлий не учитывался, счет велся подряд по стволу). При учете размера междуузлий расстояние между столбиками диаграммы значительно увеличилось бы, и цилиндричность кроны была бы более очевидна (рис. 1(в)). Количество междуузлий подсчитывалось от верхушки дерева, причем за нулевую точку принималось междуузлие над первым сверху боковым побегом, образовавшимся на годичном приросте ствола (оси 1 порядка). Этот первый сверху боковой побег образовывался на стволе последним в ходе развития каждого годичного прироста. На рис. 1 можно увидеть, что часть развивающихся осей 2 порядка имеет небольшую длину, так как состоит из мелких побегов. Важно, что сохранность коротких осей 2 порядка разная, и значительная часть кроны их лишена, в связи с их быстрым отмиранием.

Крона виргинильного дерева *U. glabra* абрис которой состоит из самых длинных веток, имеет цилиндрическую форму (рис. 1(в)). Верхняя (большая) часть кроны – цилиндрическая с конусовидной верхушкой (рис. 1(а)). Нижняя часть кроны имеет частично отмершие оси, состоящие из более коротких побегов, чем оси верхней части кроны, и ее ширина постоянно уменьшается за счет их последовательного отмирания. Так же в кроне последовательно происходит увеличение длин осей 2 порядка. Самая широкая часть кроны постепенно продвигается выше по направлению роста ствола внутри пространственного цилиндра постоянного радиуса. За счет этого равновесия сохраняется цилиндрическая форма кроны виргинильного дерева *U. glabra*. У всех пяти деревьев имеется особенно крупная боковая ось 2 порядка, которая по длине приростов резко выделяется из общей картины. Угол ее прикрепления более острый, чем у других ветвей и за счет этого она не выбивается из общего габитуса цилиндрической формы кроны (рис. 1 (в)). Эта ветвь образуется, когда дерево перерастает ярус подроста и стремится накрыть соседние особи, отражая определенную программную стадию развития. Она создает значительную фотосинтетическую поверхность для формирования ресурсов, используемых при построении в дальнейшем оси кроны. Развитие такой ветви отражает еще и реакцию организма на тень и конкуренцию в сообществе: чем слабее они выражены, тем меньше эта ветвь выделяется в кроне. Она играет особую роль во времени, являясь индикатором фазового перехода от одного возрастного состояния к другому.

На рис. 1 соединены верхушки соответствующих лет самых длинных осей 2-го порядка одного из деревьев. При этом на рис. 1а учтена ветвь фазового перехода, а на рис. 1(б) – нет; пунктиром показаны отмершие части осей. По таким «глубоким» абрисам кроны, которые соединяют между собой побеги, сформировавшиеся одновременно в составе осей в предшествующие годы, хорошо видно изменение ее формы. В момент фазового перехода крона расширяется в верхней части, но сохраняет в итоге цилиндрическую форму (рис. 1(б)). Границы как меньшего, так и большего цилиндров на рисунке 1(б) соответствуют предельным положениям соединяющих линий (с учетом пунктиров).

Далее был проанализирован ход роста наиболее долгоживущих нижних ветвей пяти деревьев *U. glabra* (рис. 2). Несмотря на то, что абрис кроны у всех виргинильных деревьев имел сходную цилиндрическую форму, картина приростов нижних ветвей у разных деревьев отличалась. Отличия проявлялись в увеличении приростов на разных этапах жизни ветвей и в интенсивности этого увеличения. Рассмотрим наиболее длинные и долгоживущие оси нижней части

кроны каждого дерева *U. glabra*. Все эти оси занимают 1-2 сверху боковое положение на материнских побегах ствола. На рисунке 2 представлен ряд кривых, показывающих последовательное изменение значений длин приростов этих осей (рис. 2(I)).

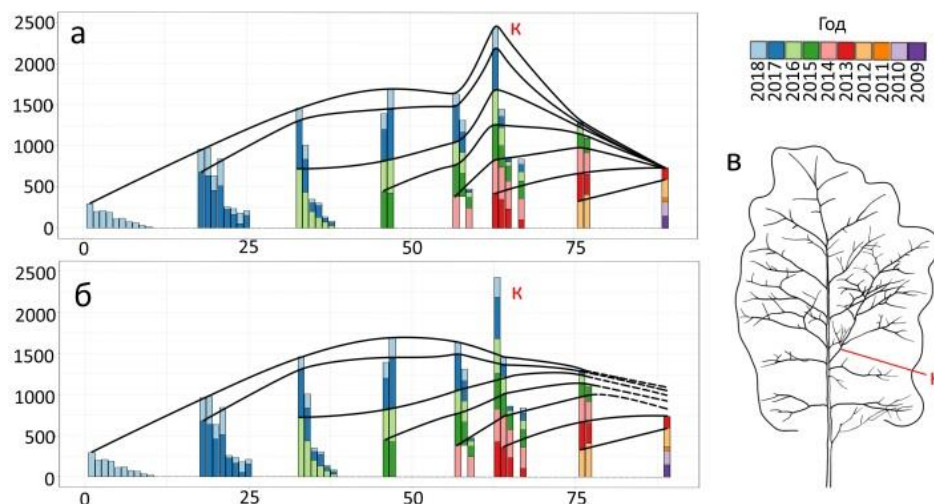


Рис. 1. Схема пространственной структуры размещения осей 2 порядка в кроне *U. glabra* с послойным выделением абриса кроны разных лет. По оси ординат – длина оси 2 порядка (разделены на побеги по годам формирования); По оси абсцисс – количество междоузлий от первого сверху бокового побега; а – фактический абрис кроны по годам на 2018 год; б – абрис кроны без учета ветки «кормилицы» и с достроенными отмершими частями нижних осей; в – реальный профиль того же дерева *U. glabra*; к – ветвь фазового перехода (ветка «кормилица»)

Все пять деревьев находятся в виргинильном возрастном состоянии, согласно классификации Чистяковой «Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений» (Чистякова и др., 1989). По составу и свойствам ветвей в нижней части кроны каждого дерева можно сделать вывод о том, что особи приходили в это возрастное состояние с разной скоростью. У деревьев 4 и 5, которые имеют наибольший календарный возраст, присутствуют ветви, сохранившиеся от более ранних онтогенетических стадий. Так, например, нижние ветви дерева 5 имеют мало меняющиеся по годам годовичные приросты, составляющие на графике хода роста почти ровную линию (рис. 2). Над ними располагаются ветви, у которых одинаковые годовичные приросты в конце оси сменяются небольшим количеством чуть более крупных приростов, образуя небольшой «колокол». У нижних на стволе осей 2 порядка дерева 4 колоколообразное увеличение приростов так же присутствует. При этом оно сдвинуто к началу роста осей. Величина приростов осей 2 порядка у дерева 4 больше по отношению к дереву 5. У деревьев 3 и 2

нижние ветви дерева имеют «колокола» с все более крупными приростами и они формируются все ближе к стволу. Из развития осей выпадают начальная стадия одинаковых приростов и стадия последовательного увеличения размера приростов. Нижние ветви дерева 1 уже начинаются с длинных приростов, которые постепенно уменьшаются по мере роста ветви (рис. 2). У быстро развивающегося дерева 1 в кроне присутствуют уже только ветви, характерные для взрослых сформировавшихся растений. Аналогичная картина наблюдается и для осей, занимающих на материнских приростах ствола более низкое положение (4 сверху и ниже) (рис. 2(II)).

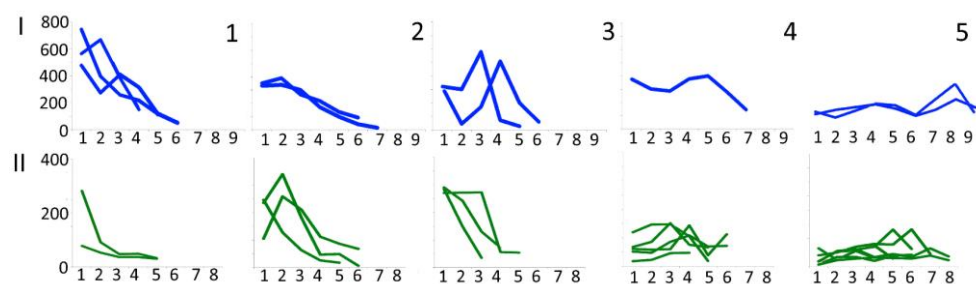


Рис. 2. Развитие осей 2 порядка пяти деревьев *U. glabra* в нижней и средней части кроны. Ось ординат – длина побегов в мм; ось абсцисс – годы роста оси от момента появления в кроне; 1-5 – деревья; I – оси 2 порядка, образовавшиеся на материнских приростах ствола в 1 и 2 боковых положениях сверху; II – оси 2 порядка, образовавшиеся ниже, чем первая группа осей (4-8 положения) и сохранившиеся в кроне

Все 5 деревьев проходят онтогенетические стадии, образуя ветви соответствующего качества. Последовательность появления ветвей сходна у разных деревьев. Об этом свидетельствует то, что все 5 деревьев можно расположить в один ряд, который, к тому же, вполне соответствует общему календарному возрасту деревьев (табл.1, рис. 2).

Исследование хода роста ветвей одного годичного прироста на стволе показало, что на каждом годичном приросте ствола присутствует по крайней мере 3 типа ветвей. Ближе всего к началу любого годичного прироста располагаются короткие не дающие значительных приростов оси 2 порядка. При этом такие оси в целом слабо ветвятся, и срок жизни в кроне такой оси редко может быть больше 3 лет. Общая картина их хода роста выглядит как слегка колеблющаяся прямая. Вторая группа осей 2 порядка имеет изначально большие приросты, чем первая группа, и в целом повторяет рост самых крупных осей, уступая им в общей длине (рис. 2(II)). Самые крупные ветви, непосредственно определяющие абрис кроны, обнаруживают ход роста, свойственный возрастному

состоянию, в котором формировался инициальный побег оси. Таким образом, на каждом годичном приросте ствола возрастное состояние кроны дерева отражается на самых длинных и, частично, средних ветвях (рис. 2 (I и II)), а нижняя часть каждого годичного прироста ствола порождает оси, сходные в любом возрастном состоянии по возрасту, длине и продолжительности жизни.

Сильно неблагоприятные условия могут вызвать в положении 1 и 2 сверху очень короткие приросты. Но в ситуации улучшения условий только эти оси могут перейти к образованию крупных приростов, причем закономерность отражения возрастного состояния, в котором зародилась ось, сохраняется. Виргинильное возрастное состояние – целостная фаза развития древесного организма, когда унитарность еще преобладает над модульностью.

Обсуждение. Ранее нами были исследованы ветви деревьев *Pinus sylvestris* L. в разном возрастном состоянии (Антонова, Тертерян 1997; Антонова, Тертерян, 2000). Ход роста ветвей сосны от совсем молодого до взрослого дерева сходен с описанным выше для виргинильного вяза (рис. 3). В год у сосны появляется только одна «розетка» ветвей и она отражает возрастное состояние дерева в этот момент. А у виргинильного *U. glabra* возрастное состояние отражают самые длинные верхние ветви, образующиеся в положении, ближайшем к верхушке. В нижней части прироста ствола рождаются оси, которые прирастают одинаковыми побегами и сходны на всех годичных приростах ствола. Разница между побегами, расположенными в сближенных «розетках» при спиральном их расположении на одном годичном приросте ствола, у сосны выражена значительно слабее, чем у вяза.

У сосен, произрастающих в «плотных» одновидовых сообществах в молодых возрастных состояниях присутствует много приростов ствола с практически одинаковыми длинами ветвей. Растения «соревнуются» между собой в том, чтобы вырваться вверх, при этом не происходит расширения кроны и перехода в другое возрастное состояние. В случае роста на открытом пространстве, сосна, так же как и вяз, очень быстро переходит из одного возрастного состояния в другое и формирует расширяющуюся крону со сменой ветвей разных типов (Антонова, Тертерян, 2000). Теневыносливость молодых вязов проявляется в том, что они длительное время могут сохранять возможность перехода в новое возрастное состояние, не выходя при этом даже в третий ярус леса (Леонова, 1999).

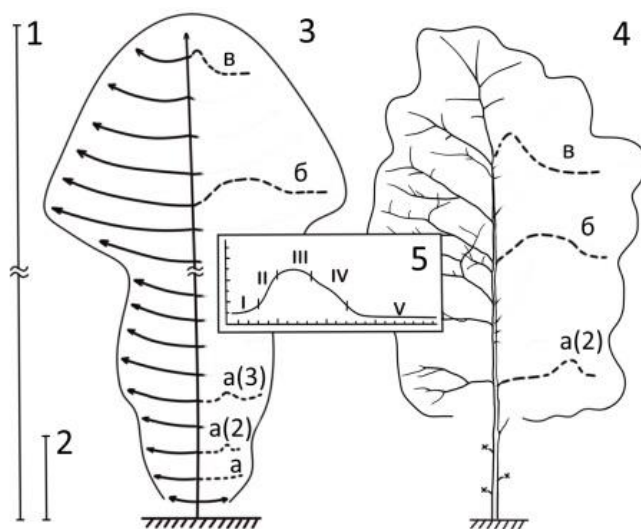


Рис. 3. Типы ветвей в онтогенезе кроны *Pinus sylvestris* L. и *Ulmus glabra* Huds. 1 – высота сосны (30 м); 2 – высота вяза (5 м); 3 – *P. sylvestris*; 4 – *U. glabra*; 5 – полный цикл стадий развития ветви (I-V) *P. sylvestris* (по Антонова, Тертерян 1997, 2000); а, а(2), а(3) – нижние ветви кроны с преобладанием фазы I; б – ветви средней части кроны с выраженными фазами II и III и выпадением фазы I; в – ветви верхней части кроны с выраженными фазами IV и V и выпадением фаз I, II, и частично III.

Подробное исследование вида в разных растительных сообществах обязательно приводит к обращению к классической теории поливариантности онтогенеза, разработанной Л.А. Жуковой (Жукова, Комаров, 1990; Нотов, Жукова, 2019). Выявление изменчивости в пределах различных онтогенетических состояний и возможность ускорения онтогенеза с крайне быстрым протеканием отдельных стадий приводит к важным свойствам дифференциации растений в естественных сообществах, улучшая приспособительные возможности вида. В нашем случае это проявляется в том, что самое молодое, но более освещенное дерево (даже в пределах дубравы) образует более зрелые ветки. При этом оно имеет астрономический возраст в два раза меньший и находится в том же возрастном состоянии (10 и 18 лет). Явление поливариантности древесных растений часто описывается в работах лесоводов и геоботаников, где в первую очередь внимание обращается на экологические обстоятельства существования вида. Экологические условия безусловно способствуют проявлению онтогенетической поливариантности, разворачивая возможности генетической программы в реальных проявлениях приспособлений к среде. При этом интерпретация приспособительных возможностей в первую

очередь может опираться на программные онтогенетические особенности, а лишь потом на поиск новых вновь появившихся свойств. Экологическая вариативность популяций в первую очередь регулируется онтогенетической программой развития отдельных особей. Так, в работе Ю.К. Виноградовой (2006) была рассмотрена скорость прохождения онтогенеза у семенных групп особей *Acer negundo* L., выращенных в ГБС (Москва) из семян разного происхождения. Было показано, что некоторые образцы за один сезон доходят до четвертого возрастного состояния.

Древесный организм, в силу многочисленности составляющих крону единиц, представляется комбинацией как будто бы равноценных побегов, осей, ветвей. На самом же деле, каждая из обозначенных единиц является пространственно-временным комплексом, появляющимся в ходе онтогенеза кроны и несущим поэтому свойства конкретных временных рамок. В связи с этим возникает важное соображение о составлении выборок, позволяющих адекватно сравнивать растения. Просто большое количество сходных по астрономическому возрасту особей, не приведет к повторяемости результата, так как особи все равно будут отличаться темпами прохождения фаз онтогенеза, что неминуемо отразится на результате исследования. Тщательный отбор растений в малочисленную выборку со строгим учетом положения в кроне определенных пространственно-временных комплексов дает более ясный результат, в том числе и в экологических исследованиях. Конечно, имеют большую надежность и крупномасштабные выборки, но стоит иметь в виду, что такие выборки пригодны для установления вполне определенных свойств особей и популяций, а не являются обязательным условием значимости и повторяемости получаемых результатов. При подробном анализе даже пяти деревьев, проявляются свойства, которые незаметны на первый взгляд, но позволяют судить о возможности произрастания конкретного растения в конкретных условиях. С одной стороны, можно говорить об экологической вариабельности и выживаемости вида, с другой – проследить онтогенетические закономерности, которым эта вариабельность подчиняется.

В связи с этим особенно большое значение имеет работа группы авторов под руководством О.В. Смирновой «Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений» (Чистякова и др., 1989) и «Восточноевропейские леса» (Smirnova et al., 2018). К сожалению, многие работы по экологии и геоботанике далеки от теории онтогенеза, весьма важной для понимания закономерностей изменчивости. Очень хорошо, что в последнее время некоторые рода деревьев изучаются на территории России более углубленно (Недосеко, 2018). Важное значение имеет исследование большого

жизненного цикла ясеня (Заугольнова, 1968), липы (Чистякова, 1979) и др. Эти результаты дают прекрасный инструмент для дальнейшего использования в геоботанических и лесоводческих работах.

Заключение. Контур кроны и самые длинные ветви создают только оси 2 порядка, развивающиеся в первом (втором) сверху положениях на каждом материнском приросте ствола. Цилиндрическая форма кроны виргинильной особи *U. glabra* поддерживается разной скоростью прирастания ветвей, уравновешенной процессами отмирания и нарастания небольшого количества (6-7) приростов ствола средней части кроны («слоев» приростов). Крона меняется от узкоцилиндрической до более широкоцилиндрической по мере протекания виргинильной фазы развития. На скорость протекания онтогенеза влияет освещенность, чем более освещена особь, тем онтогенез быстрее. Длительность жизни ветвей, образующих контур кроны так же жестко связана со скоростью протекания онтогенеза, дерево чувствительно даже к малому изменению светового режима в сообществе. Самые нижние ветви отражают скорость прохождения онтогенетических стадий и в некоторой степени успешность дерева в конкретных экологических условиях. Ветка фазового перехода является индикатором преодоления деревом определенной стадии развития кроны, а именно: стадии зонтиковидного подроста. Самая сильная верхняя ветка каждого годичного прироста ствола ходом своего роста отражает тот возрастной этап развития кроны дерева, когда она начала формироваться. На каждом годичном приросте ствола верхние и средние ветви ведут себя одним способом, а нижние имеют мелкие и слабо варьирующие приросты. Ход роста самых крупных ветвей *U. glabra* подобен ходу роста наиболее сильных ветвей в «розетке» сосны, что говорит о важности данной закономерности. Свойства ветвей можно использовать для сравнительных характеристик деревьев в одном возрастном состоянии для более точной индикации внешних условий.

Список литературы

- Антонова И.С., Тертерян Р.А. 1997. Развитие побеговых систем у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журнал. Вып. 82. С. 39-53.
- Антонова И.С., Тертерян Р.А. 2000. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журнал. Вып. 85. С. 109-123.
- Виноградова Ю.К. 2006. Формирование вторичного ареала и изменчивость инвазионных популяций клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Бюл. Гл. ботан. сада. С. 25-47.

- Грудзинская И.А.* 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. Бот. журнал. Вып. 45. С. 968-978.
- Жукова Л.А., Комаров А.С.* 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. Вып. 51. С. 450-461.
- Заугольнова Л.Б.* 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука. С. 81-102.
- Леонова Н.А.* 1999. Состояние популяций вяза шершавого (*Ulmus glabra* L.) в условиях разного освещения в старовозрастных широколиственных сообществах Калужской и Пензенской областей // Лесоведение. С. 59-64.
- Михалевская О.Б., Абдрахманова Р.А.* 1991. Кванты роста и ритмичность в структуре побегов и почек некоторых видов дуба в разных условиях произрастания // Бюллетень ГБС. С. 28-34.
- Недосеко О.И.* 2018. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* Dumort. в онтогенезе.: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева. С. 1-43.
- Нешатаев Ю.Н.* 1986. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника «Лес на Ворскле». // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л. С. 32-43.
- Нотов А.А., Жукова Л.А.* 2019. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Известия РАН. Сер. биология. С. 52-61.
- Серебряков И.Г.* 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Гос. изд-во Советская Наука. 352 с.
- Серебряков И.Г.* 1962. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа. 358 с.
- Чистякова А.А.* 1979. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. отд. биол. Т. 84. Вып. 1. С. 85-98
- Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В.* 1989. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей. 102 с.
- Corner E.J.H., Corner E.J.H.* 1976. The Seeds of Dicotyledons: Volume 1. Cambridge University Press.
- Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G.* 2018. European Russian forests: Their current state and features of their history. Springer. 564 p.

THE SECOND ORDER AXES IN THE FORMATION OF THE VIRGINILE TREE CROWN OF THE *ULMUS GLABRA* HUDS

I.S. Antonova, M.S. Televinova, V.A. Bart
Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg

The series of the age-stages of the tree is reflected by the growth of the largest axes of the second order formed on the annual growth of the trunk of tree. This series determines the contour of the crown of the virginal tree and its success in specific environmental conditions. The strongest upper branch of each annual growth of the trunk in the course of its growth reflects that age stage in the development of the crown of the tree when it began to form, being some sort of a marker. Branch properties can be used to compare trees in the same age stage for a more accurate indication of external environmental conditions.

Keywords: *growth, tree crown, age state, axis, branching order, branch, spatiotemporal crown development.*

Об авторах:

АНТОНОВА Ирина Сергеевна – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры геоботаники и экологии растений ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9; e-mail: ulmaceae@mail.ru.

ТЕЛЕВИНОВА Мария Сергеевна – студентка 2 курса магистратуры кафедры геоботаники и экологии растений ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9; e-mail: m_s_t@list.ru.

БАРТ Виктор Александрович – кандидат физико-математических наук, доцент кафедры общей математики и информатики ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9; e-mail: vbartvit@mail.ru.

Антонова И.С. Оси второго порядка в формировании кроны виргинильного дерева *Ulmus glabra* Huds. / И.С. Антонова, М.С. Телевинова, В.А. Барт // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 1(61). С. 70-81.