

Признаки двулетней побеговой системы как единицы для моделирования развития кроны *Ulmus glabra* Huds.

И. С. АНТОНОВА¹, В. А. БАРТ^{2, 3}

¹Кафедра геоботаники и экологии растений,
Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

²Кафедра общей математики и информатики,
Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

³Исследовательская лаборатория биостатистики,
Алмазовский национальный медицинский исследовательский центр
197341, Санкт-Петербург, ул. Аккуратова, 2
E-mail: ulmaceae@mail.ru, vbartvit@mail.ru

Статья поступила 25.12.2019

После доработки 09.01.2020

Принята к печати 14.01.2020

АННОТАЦИЯ

В статье приводятся результаты по изучению структурной организации кроны *Ulmus glabra*. Знание типов систем побегов, регулярно меняющихся в кроне в онтогенезе особи, имеет теоретическое и практическое значение. В наших исследованиях использован архитектурный (модульный) подход, который позволил описать пространственно-временную программу развития кроны дерева. Показано, что основной структурной единицей кроны, устойчивой к изменению климатических факторов, является двулетняя побеговая система. Выбор этой единицы связан с тем, что зональность материнского побега выявляется лишь на второй год его жизни. Для выявления пространственно-временной структуры двулетней побеговой системы сопоставлены признаки побегов первого и второго годов жизни. Исследованы двулетние побеговые системы растений подростка *U. glabra* в лесостепной дубраве заповедника “Белогорье”. Изучены 100 особей одного онтогенетического состояния. Побеговые системы деревьев были дифференцированы на крупные (“ростовые”) и мелкие (“основные”), имеющие одинаковое местоположение в кроне. На основе кросс-корреляционной функции, зависящей от номера междоузлия на материнском побеге, построена регрессионная модель распределения длин боковых побегов. Выяснилось, что при нумерации междоузлий на материнском побеге от вершины зависимость длин боковых побегов “ростовых” и “основных” двулетних побеговых систем *U. glabra* от количества междоузлий согласуется с экспоненциальной моделью. Установлено, что развитие двулетней побеговой системы связано с условиями освещенности и положением в кроне. Сравнение двух выборок позволило ввести в модель параметр сдвига, который определяет особую зону на материнском побеге.

Ключевые слова: побег, зональность побега, экспоненциальная модель, многомерный дисперсионный анализ, пространственно-временные единицы строения кроны, двулетняя побеговая система.

A rose by any other name would smell as sweet.
William Shakespeare, Romeo and Juliet, Act II, Scene II.

Глаз опытного наблюдателя неосознанно выделяет в кроне дерева геометрический рисунок расположения побегов, а точнее, рисунок, составленный из их комплексов. В подавляющем числе случаев ботаник отличит крону вяза от кроны клена, дуба или липы даже в безлистном состоянии, причем на разных границах ареала. В то же время до сих пор в определителях древесных растений подобных признаков, свойственных кроне, не существует. Вид формально определяется характеристикой кроны по ее форме – округлая, овальная, вытянутая, зонтиковидная (V, G1, G2), а на зрелом и старом онтогенетическом этапе (G2, G3, S и др.) форма кроны и подавно характеризуется как “неопределенная” или “неправильная”.

Разворачивание генетической программы вида происходит во вполне определенном контексте возрастных состояний – этапов онтогенеза [Серебряков и др., 1962; Smirnova et al., 2017]. В неблагоприятных условиях некоторые фазы могут тормозиться в режиме календарного времени или даже выпадать. Так происходит, например, при образовании “торчков” у дуба *Quercus robur* или *Abies nordmanniana* на Кавказе в условиях сильного затенения в сообществе [Морозов, 1949; Бебия, 2002; Smirnova et al., 2017]. Другой известный феномен – резкое сокращение длительности жизни растения в городе.

Таким образом, изменения морфологических признаков в разных местообитаниях являются проявлением онтогенетических различий, усиленных специфическим воздействием среды. Отбор проб для экологического анализа нуждается в исследовании вариабельности этих признаков на разных этапах онтогенеза.

Развитие представлений о модульной структуре растительных организмов послужило основой для создания нового направления в ботанических исследованиях [Hallé, Oldeman, 1970; Tomlinson, 1978; Prusinkiewicz, Lindenmayer, 1990]. Представление растения как системы взаимосвязанных пространственно-временных единиц позволяет нам по-новому взглянуть на целый ряд морфологических и физиологических проблем. Это не только проблемы модельной реконструкции кроны

во времени, прогноза плодоношения, взаимодействия крон в сообществе, но и общая морфофизиологическая структура растений.

Описательный период в развитии этого направления породил несколько подходов к определению иерархии таких единиц [Barthélémy et al., 1991; Hallé, 2004; Barthélémy, Caraglio, 2007; Антонова, Фатьянова, 2016]. Сейчас задача состоит в том, чтобы подтвердить разработанные системы математическими основами, с помощью которых можно достичь более высокого уровня точности языка описания (например, [Bucksch et al., 2017]). Этот период требует от биологов более тщательно собирать большие однородные выборки, позволяющие не только использовать ранее разработанные математические методы, но и создавать новые, учитывающие особенности биологического эксперимента.

Адаптации к условиям роста, проявляемые растениями, удивительны и разнообразны [Hallé, 2004]. Визуальная идентификация форм кроны и их отнесение к определенным видам растений считается “ненаучной” процедурой, обычно не обсуждаемой в серьезных публикациях. Модульный подход, по-видимому, дает возможность описать пространственно-временную программу развития дерева, но строгая однородность модулей убивает жизнеспособность и разнообразие уже существующих форм кроны. Это приводит к различным парадигмам: фракталам, теории труб, L-системам, нейронным сетям, теории графов [Prusinkiewicz, Lindenmayer, 1990; Prusinkiewicz, 1998; Sievänen, 2014; Minervini et al., 2015; Giuffrida et al., 2017; Reeb et al., 2018].

Разные иерархические единицы кроны могут иметь разную устойчивость [Barthélémy, Caraglio, 2007; Антонова, Фатьянова, 2016]. Приведем несколько примеров, показывающих необходимость учета взаимосвязей между устойчивыми и изменчивыми звеньями в иерархии единиц.

Лури обратил внимание на важность критериев длины побегов и необходимость интеграции этого признака в общую концептуальную основу для реконструкции кроны деревьев [Lauri, 2007]. Это важно для получения оценок плотности ветвления и перспектив плодоношения. Позже Лури с соавторами показал, что органогенез боковых почек зависит от структурных пропорций побега, его

длины и диаметра, а также от гидравлической проводимости [Lauri et al., 2008].

Рост осей второго порядка, например, *Coffea arabica* L. линейно коррелирует с ростом ортотропной оси, что синхронизирует распределение ветвящихся структур и даже плодов как по вертикальному, так и горизонтальному профилю [Matsunaga, 2016]. Корреляция динамики роста от метамера к стволу дерева влияет на прогноз урожайности. Такая информация необходима для адекватного моделирования плодоношения.

В плододстве *Mangifera indica* L., как пишут Норман и Лури [Normand, Lauri, 2018], "...разработка методов выращивания для достижения более устойчивого производства манго должна быть не только сосредоточена на цветении и плодоношении, но также должна учитывать вегетативный рост и его связь с воспроизводством". Короткий период активности вегетативных почек приводит к ритмичному росту материнского побега манго. Новые оси появляются акротонно на дистальном конце ростовой единицы, т. е. на материнском побеге.

Эти несколько примеров показывают развивающуюся тенденцию полагаться при построении любых моделей в реконструкции кроны или прогноза плодоношения, вплоть до маркетинга, на классические морфологические позиции ботаники.

Принимая во внимание этот тезис, рассмотрим молодые виргинильные растения вяза на уровне структуры и изменчивости побегов и комплексов двулетних побегов двух типов, наиболее широко представленных в кроне растущего *U. glabra*.

Междоузлия на побеге древесного растения обычно рассматриваются от начала развития побега. В этом случае междоузлия чешуйчатых листовидных органов и катафиллов обычно очень малых размеров и описываются одним почечным кольцом. Нумерация междоузлий начинается с первого зеленого листа среднего пласта или с последнего по величине катафилла.

При акротонном развитии именно вершина побега отвечает за размещение самых больших побегов как в небольшой системе побегов, так и на ветви, и в кроне. Эти побеги определяют развитие всех последующих побегов и, как следствие, своеобразие всей структуры кроны вида. Это означает, что в задачах

пространственной структуры кроны нумерацию междоузлий на побеге имеет смысл начинать с ее апикального конца.

По нашим наблюдениям, именно верхние междоузлия материнских побегов у видов рода *Acer* L. (*A. negundo* L., *A. platanoides* L., *A. tegmentosum* Maxim., *A. cissifolium* (Sieb. Et Zucc.) C. Koch, *A. henryi* Pax.) и других родов (*Magnolia* L., *Tilia* L., *Quercus* L., *Celtis* L., *Fraxinus* L., *Pyrus* L. и др.) определяют геометрию систем побегов в структуре кроны [Антонова, Барт, 2015; Антонова и др., 2016; Антонова, Фатьянова, 2016]. Нумерация "сверху" сводит к минимуму случайную ошибку измерения параметров верхних междоузлий, постепенно накапливающуюся при нумерации с нижнего, начального, конца побега.

U. glabra – красивое парковое дерево, широко используемое в озеленении. Детали структуры систем побегов *U. glabra* важны для использования дерева в ландшафтной архитектуре и создания плантации этих растений для получения древесины и дубильных веществ, а также для поддержания пространственной структуры заповедного леса, например, в лесостепных дубравах в европейской части России [Нешатаев, 1993].

В настоящее время *Ulmus* сильно поражен голландской болезнью. Для ранней диагностики заболевания важно проследить структуру их побеговых комплексов в нормальном состоянии [Naruzawa et al., 2016]. По нашим наблюдениям, при голландской болезни происходит непропорциональное изменение длины побегов в побеговых системах в верхних частях кроны. E. Costes et al. [2013] подчеркивает важность изучения архитектурных особенностей различных растений, в частности *Malus*, для повышения их устойчивости к вредителям и болезням.

Целью данной статьи является исследование особенностей строения верхних междоузлий и боковых побегов двулетних побеговых систем *U. glabra*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для решения задачи выявления связи верхних междоузлий и боковых побегов в двулетней побеговой системе в естественных условиях лесостепной дубравы Белгородской области (заповедник "Белогорье") было собрано 103 растения подроста *U. glabra*.

Наиболее важные биоклиматические показатели, характеризующие обеспеченность теплом, влажность и степень континентальности климата, описаны ранее [Горышина, Нешатаев, 1974; Walter, Breckle, 1991; Нешатаев, 1993]. На этой территории леса представлены природными сообществами и насаждениями. Основным видом в древостоях является *Quercus robur* [Rivas-Martínez, 2005; Erdős et al., 2018]. Помимо *U. glabra*, спутниками дуба являются *Tilia cordata* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *Acer platanoides* L. Сообщества имеют только пять ярусов, в то время как исследованные особи вяза являются частью четвертого яруса [Нешатаев, 1993]. Отобранные особи росли в небольших световых промежутках – окнах, площадью от 10 до 80 м².

Экологические условия в местах сбора материала можно считать эквивалентными, что объясняется аналогичным положением в рельефе и равными гидрологическими условиями. Почвы для всех областей определяются как серые лесные, слабоподзолистые на лесовидных суглинках.

U. glabra является строго симподиальным растением, и его верхние междоузлия ежегодно гибнут естественным путем. Следует отметить, что при нумерации от основания побега число оставшихся в живых междоузлий верхней части побега может сильно различаться даже для побегов одного года с одинаковым положением в кроне и одним и тем же местом обитания.

На любом дереве двулетняя побеговая система (2ПС) состоит из материнского побега с боковыми побегами, развитыми из пазушных почек. Апикальный побег, продолжающий ось, не включен в эту систему. 2ПС имеет специфический геометрический контур, который определяется его функциями, выполняемыми в кроне [Giuffrida et al., 2017]. Соотношение количества возможных типов 2ПС, характерных для данного вида, может различаться в зависимости от возраста и жизнеспособности особи.

С каждого дерева были собраны по одной 2ПС двух типов: одна “ростовая” 2ПС из дистальной части оси второго порядка (этот набор составил группу I) и одна “основная” 2ПС оси 3-го или 4-го порядка (группа II) (рис. 1).

Для каждого 2ПС измеряли длину всех междоузлий на материнском побеге, длину материнских и боковых побегов и число листьев на них, диаметр побегов, углы ответвления боковых побегов от материнского. На рис. 2 представлена нумерация “сверху” междоузлий и боковых побегов.

В табл. 1 представлена описательная статистика основных характеристик собранных групп, которая будет использоваться ниже. Анализ включал только те 2ПС, которые не имели повреждений во время роста или транспортировки.

Для изучения структуры 2ПС групп I и II использовался линейный регрессионный анализ. При анализе таблиц последовательных

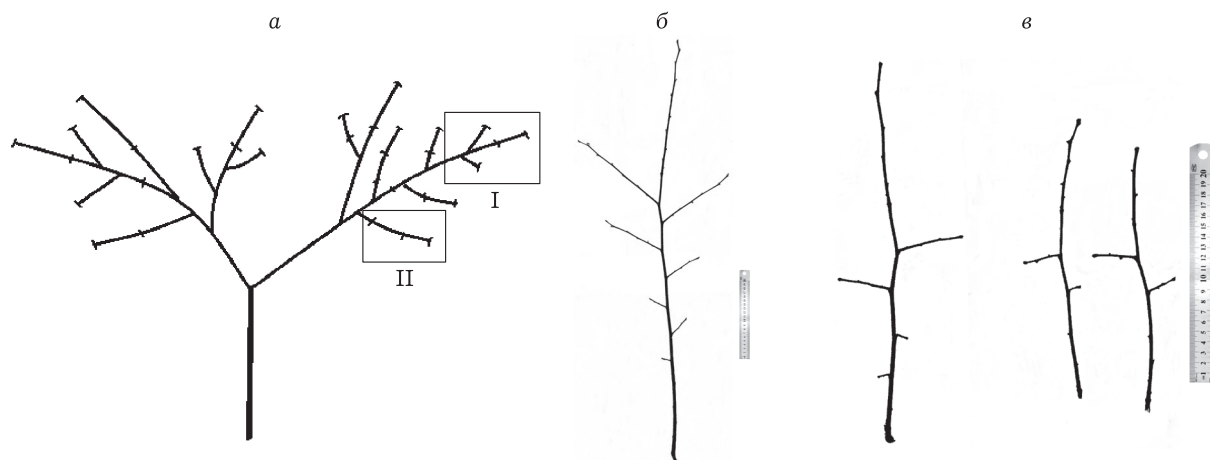


Рис. 1. Схема зонтичного дерева подлеска *U. glabra* (а) (прямоугольниками отмечены места сбора для 2ПС группы I и II для каждого исследуемого дерева); появление “ростовой” 2ПС (группа I) (б); появление “основной” 2ПС (группа II) (в)

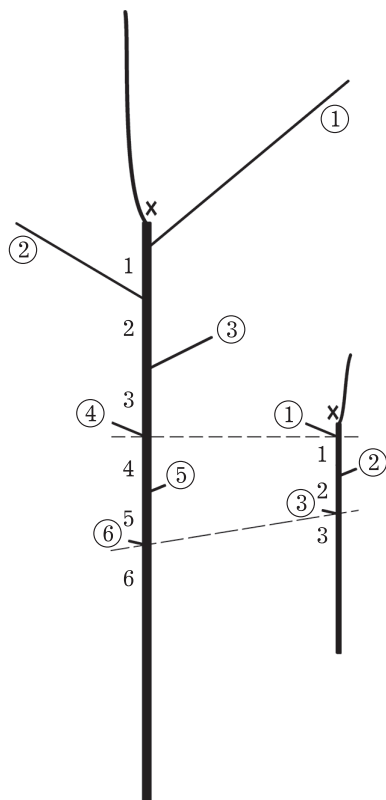


Рис. 2. Схема нумерации “сверху” боковых побегов (числа в кружках) и междоузлий на материнском побеге: “рост” BSS (слева) и “базовый” BSS (справа). Пунктирные линии обозначают совпадение зон

корреляций между длинами междоузлий и боковых побегов с общей длиной побегов выяснилось, что такие последовательности для групп I и II имеют определенную закономерность. Значения коэффициентов корреляции общей длины побега с длинами междоузлий и боковых побегов, следующих друг за другом по нумерации междоузлий “сверху”, с определенного момента становятся близкими к единице. Разница между группами заключается только в сдвиге на два-три междоузлия.

Ниже это позволит нам ввести дополнительный параметр сдвига на три междоузлия для материнского побега в группе I, который задает регрессионную модель. Полученная таким образом простая кросс-корреляционная функция может рассматриваться как аналог модели корреляционной функции двумерных (комплексных) марковских процессов, исследованной А. Н. Колмогоровым и его учениками [Арато и др., 1962]. Понимая под ритмом

любую симметрию во времени, мы можем надеяться, что изменения ритмов развития морфологических характеристик побеговой системы, связанные с программой ее развития, и изменения ритма корреляций между ними будут синхронизированы.

Нормальность распределений длин междоузлий, логарифмов длин боковых побегов, в определенном порядке расположенных на материнском побеге, и углы их ветвления проверялись по критериям Колмогорова – Смирнова и Лиллиефорса [Seber, Lee, 2003]. При построении модели зависимости длины боковых побегов от числа междоузлий на материнском побеге мы опирались на корреляционный и линейный регрессионный анализ. Многофакторный дисперсионный анализ, критерий Хотеллинга и критерии Фишера и Левена [Anderson, 2003; Seber, Lee, 2003] для проверки равенства дисперсии использовались для сравнения длин боковых побегов в двух исследованных выборках. Расчеты проводились в основном в пакете программ STATISTICA 10 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При изучении взаимосвязи между длиной междоузлия определенного порядка и длиной материнского побега 2ПС обнаружено, что “ростовые” и “основные” 2ПС значительно отличаются друг от друга. У “ростовых” 2ПС верхние междоузлия слабо коррелируют с общей длиной побега (табл. 2).

Второе сверху междоузлие “ростовой” системы имеет корреляцию на уровне 0,5, что также не определяет существенной линейной зависимости. Третье междоузлие имеет значение корреляции $r = 0,75$ с длиной побега. Существенная связь отличает третье междоузлие от двух верхних, но в то же время она не похожа и на нижние, в которых r меняется от 0,89 до 0,92.

Три верхних междоузлия, как правило, имеют наибольшую длину и, соответственно, вносят значительный вклад в общую длину побега. Их слабая зависимость от этого показателя может говорить об особой роли, которую они играют в развитии структурных единиц высшего порядка иерархии, хотя этот процесс не связан с развитием материнского побега.

Т а б л и ц а 1
Описательные статистики основных признаков группы I и II

Признак	“Ростовая” ДПС (группа I)			“Основная” ДПС (группа II)			P**
	N	Mean ± SD*, мм	Median, мм	N	Mean ± SD*, мм	Median, мм	
L	97	332,4 ± 87,5	326	101	135,0 ± 47,0	127	0,0001
N _{int}	97	10,5 ± 1,6	10,5	101	7,5 ± 1,4	7	0,0001
Int 1	97	41,4 ± 9,9	42	101	29,6 ± 9,2	30	0,0001
Int 2	97	54,6 ± 9,8	54	101	31,6 ± 9,8	32	0,0001
Int 3	97	54,6 ± 10,6	54,5	101	26,2 ± 10,6	25,5	0,0001
Int 4	97	48,2 ± 12,2	47	101	20,0 ± 10,4	18,5	0,0001
Int 5	97	41,6 ± 12,5	39,5	101	13,0 ± 9,3	10	0,0001
Int 6	97	33,3 ± 13,0	32,5	101	7,7 ± 7,7	4,5	0,0001
N _{lat}	97	5 [2; 7]	5	95	2 [1; 5]	2	0,0001
Lat 1	97	222 [56; 501]	222	95	34 [5; 134]	34	0,0001
Lat 2	93	130 [20; 433]	129,5	70	18 [1; 124]	18	0,0001
Lat 3	89	60 [5; 270]	60	34	10 [2; 70]	10	0,0001
Lat 4	76	33 [4; 233]	32,5	11	9 [1; 32]	9	0,0001
Lat 5	58	16 [1; 76]	16	1	–	14	–
Lat 6	23	13 [4; 43]	13	–	–	–	–
Угол 1	97	71,5 ± 8,4	70	95	75,0 ± 14,1	76	0,016
Угол 2	93	80,2 ± 11,0	78	70	79,6 ± 14,8	80	0,79
Угол 3	89	83,0 ± 14,0	82	34	80,3 ± 15,5	81	0,68
Угол 4	76	87,8 ± 15,8	91,5	11	75,8 ± 19,5	83	0,17
Угол 5	58	81,8 ± 20,9	89,5	–	–	–	–
Угол 6	23	60	60	–	–	–	–

П р и м е ч а н и е . L – длина материнского побега; N_{int} – количество междоузлий на нем; Int – длина междоузлия; N_{lat} – количество боковых побегов; Lat – длина боковых побегов; Угол 1, 2 – углы ветвления. Номер междоузлия соответствует нумерации “сверху вниз”. “Ростовая” ДПС – двулетняя система побегов в дистальной части оси второго порядка; “основная” ДПС – двулетняя система отстрела по оси третьего и четвертого порядка.

* Данные, которые не соответствуют нормальному распределению, представлены как медиана [минимум; максимум].

** Уровень значимости по критерию Манна – Уитни.

Т а б л и ц а 2
Корреляция длины междоузлия с логарифмом длины материнского побега

Длина междоузлия материнского побега	Длина материнского побега в логарифмическом масштабе	
	Основная ДПС	Ростовая ДПС
1-е междоузлие	0,74	0,14
2-е междоузлие	0,90	0,51
3-е междоузлие	0,93	0,75
4-е междоузлие	0,9	0,89
5-е междоузлие	0,8	0,90
6-е междоузлие	0,83	0,92

П р и м е ч а н и е . Здесь и в табл. 3 клетки таблицы затушеваны по третям коэффициентов корреляций.

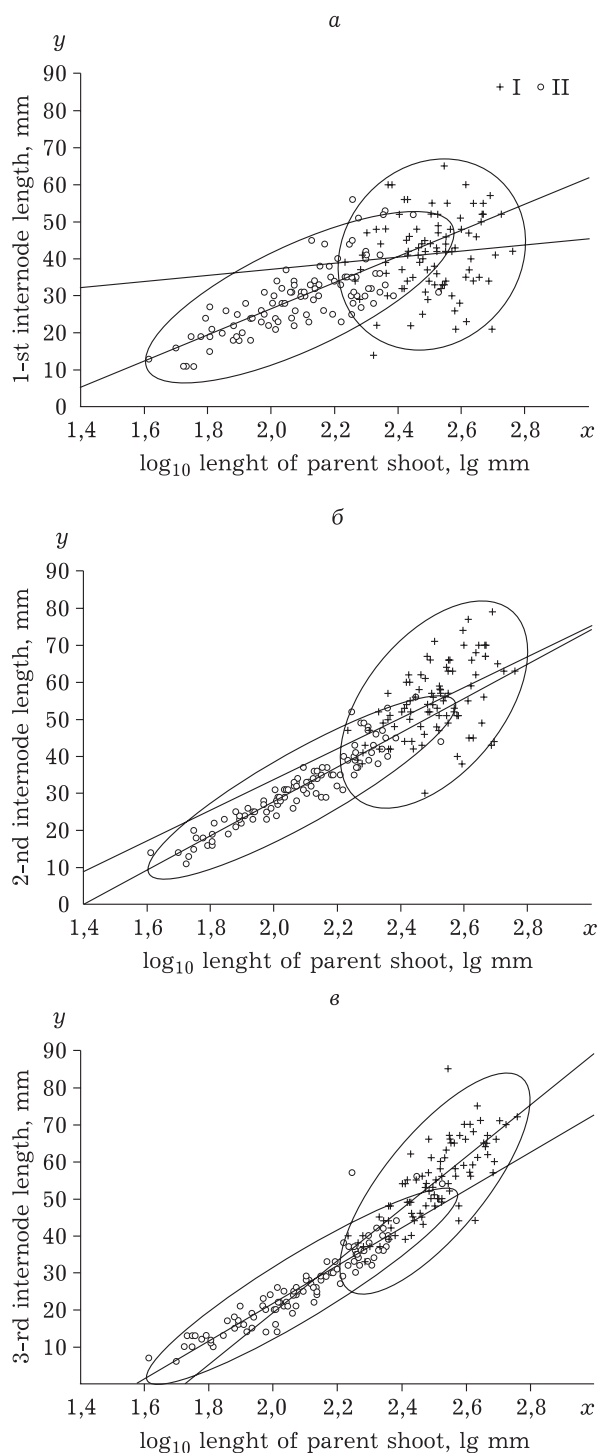


Рис. 3. Совместные диаграммы рассеяния длины материнского побега и длины первого междоузлия сверху. Ось x – десятичный логарифм длины родительского побега; ось y – длина междоузлия: а, б, в – 1-й, 2-й, 3-й междоузлия соответственно; I – “ростовые” 2ПС; II – “основные” 2ПС

В “основной” 2ПС все междоузлия, кроме первого, имеют чрезвычайно сильную корреляцию с длиной побега, в то время как корреляция первого междоузлия несколько слабее.

Парные диаграммы рассеяния, показанные на рис. 3, иллюстрируют эту систему корреляции. Хорошо видно, как направления главных осей доверительных эллипсов рассеяния все больше сходятся друг с другом при увеличении номера междоузлия.

В табл. 3 показана связь длин боковых побегов, отходящих от первых междоузлий материнского побега, и его длины.

Во второй группе корреляция длины боковых побегов с длиной материнского велика – 0,7–0,8, а в группе I такая корреляция наблюдается только во втором и четвертом боковых побегах. Первый боковой побег в I группе слабо зависит от общей длины материнского. Нижние боковые побеги практически не зависят от длины материнского побега у обоих типов 2ПС. Длины боковых побегов различаются по разным 2ПС по абсолютным значениям и соотношению длин первых боковых побегов с материнским.

Дисперсии углов разветвления боковых побегов первых междоузлий “ростовых” 2ПС (группа I), в отличие от “основных” 2ПС (группа II), меньше, чем у остальных. Кроме того, углы ветвления остальных, начиная с четвертого, не отличаются ни дисперсией, ни средними значениями.

Все сказанное ставит вопрос о возможном наличии особой зоны на материнском побеге I группы, в которую входят первые три верхних междоузлия. Группа II такой зоны не имеет.

Т а б л и ц а 3
Корреляция длины бокового побега с логарифмом длины материнского побега

Длина бокового побега	Длина материнского побега в логарифмическом масштабе	
	“Основная” ДПС	“Ростовая” ДПС
1-й побег	0,70	0,55
2-й побег	0,80	0,70
3-й побег	0,67	0,76
4-й побег	0,50	0,77
5-й побег		0,52
6-й побег		0,17

Предполагая связь этой зоны материнского побега 2ПС со всей двухгодичной системой, рассмотрим зависимость длины бокового побега от номера междоузлия, на котором он образовался. На рис. 4 все длины боковых побегов представлены в логарифмическом масштабе. Для каждого номера междоузлия от 1 до 6 соответствующее условное распределение выборки логарифма длины бокового побега проверялось на нормальность с помощью тестов Колмогорова – Смирнова и Лиллиефорса [Seber, Lee, 2003].

Для обоих типов 2ПС углы наклона линий линейной регрессии практически совпадают. Ниже будет показано (см. рис. 5), что при соответствующем параллельном переносе обе линии регрессии попадают в 95%-е доверительные границы друг друга, что свидетельствует о статистической значимости этого совпадения. Таким образом, утверждение о пропорциональности распределений длин междоузлий боковых побегов двух исследованных типов 2ПС в зависимости от числа междоузлий в модели линейной регрессии становится статистически значимым. Формула для этой зависимости имеет экспоненциальный вид:

$$d_n = C \cdot 10^{-0,26n},$$

где $C = 10^{2,60} = 398,10$ для группы I и $C = 10^{1,76} = 57,54$ для группы II; d_n – длина бокового побега у n -го междоузлия при нумерации “сверху”.

Это означает, что в среднем с точностью до равномерного увеличения длин всех боковых побегов, примерно в $C1/C2 = 6,8$ раза, оба типа исследуемого 2ПС описываются одним и тем же законом. Другими словами, если умножить на 6,8 длины первых трех боковых побегов 2ПС группы I, то в среднем они совпадут с теми же длинами группы II.

Представленный выше корреляционный анализ четко указывает на наличие особой зоны размером от двух до трех междоузлий, по крайней мере у “ростовой” 2ПС. Для уточнения границы этой зоны проведена следующая операция. Верхние междоузлия материнского побега и соответствующие боковые побеги группы II были наложены на верхние междоузлия материнского побега группы I (см. рис. 4). Затем область наложения 2ПС группы II на группу 2ПС I была последова-

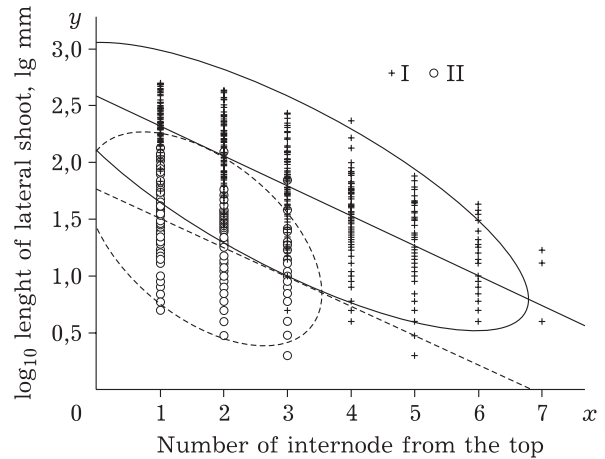


Рис. 4. Совместный график рассеяния числа междоузлий от вершины родительского побега и длины соответствующих боковых побегов в логарифмическом масштабе с линиями линейной регрессии и номинальными эллипсами с доверительной вероятностью 95%. I – “ростовой” 2ПС; II – “основной” 2ПС. Ось x – номер междоузлия родительского побега сверху, ось y – длина бокового побега в десятичной логарифмической шкале (lg мм)

тельно сдвинута на один, два и три междоузлия вниз от вершины материнских побегов группы 2ПС I. При наложении без смещения, а также со сдвигами в одном или двух междоузлиях критерии Фишера и Левена показывают значительную разницу в отклонениях трех верхних боковых побегов группы II с отклонениями группы I, соответствующими им при наложении.

В случае смещения на три междоузлия верхние три междоузлия с их боковыми побегами 2ПС из группы II накладываются на участок от четвертого до шестого междоузлий 2ПС группы I.

В этом состоянии многомерный тест Хотеллинга использовался для сравнения средних длин соответствующих боковых побегов двух групп 2ПС, сдвинутых на три междоузлия. Оказалось, что у них не было значимой разницы. Результаты анализа приведены в табл. 4.

Совместная диаграмма рассеяния этих значений, сдвинутых на три междоузлия, показана на рис. 5. Легко видеть, что сами прямые линейных регрессий обеих групп 2ПС находятся в пределах 95%-х доверительных зон друг друга.

Это дает основание полагать, что эти первые три верхних междоузлия “ростовых” 2ПС образуют особую зону конца материнского по-

Значение статистик и уровни значимости критериев Фишера и Левена для сравнения дисперсий и Хотеллинга – для сравнения средних логарифмов длин боковых побегов “основной” и “ростовой” ДПС со сдвигом на три междоузлия

Признак	“Основные”			“Ростовые”			Дробь Фишера	p (Фишер)	p (Левен)
	n	Среднее	Статистическое отклонение T ²	n	Среднее	Статистическое отклонение T ²			
Log d1	91	1,50	0,31	74	1,52	0,35	1,23	0,35	0,63
Log d2	67	1,21	0,38	56	1,17	0,43	1,32	0,28	0,58
Log d3	33	1,02	0,33	22	1,13	0,29	1,28	0,56	0,98

П р и м е ч а н и е. T² – статистика Хотеллинга, равная 3,60; уровень значимости отличий p = 0,337.

бега. Функциональная принадлежность этой зоны – расположение самых крупных побегов в пространстве – регулируется структурными единицами кроны более высокого уровня иерархии, чем сама 2ПС. У “основных” 2ПС такая зона на материнском побеге отсутствует.

На рис. 6 представлены диаграммы “ящичков с усами” Тьюки, на которых показано медианное распределение логарифмов длины боковых побегов у материнского побега в зависимости от количества междоузлий в двух исследованных группах побегов (см. табл. 4). В этом случае боковые побеги расположены по обе стороны от оси материнского побега, также как они отходят от него в реальности.

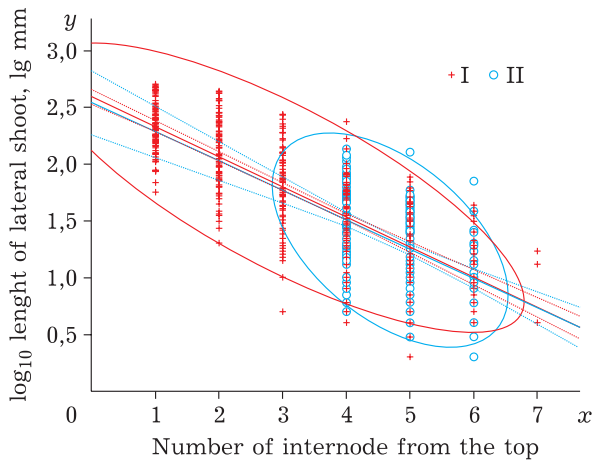


Рис. 5. Совместный график рассеяния длин боковых побегов 2ПС двух исследуемых групп. Значения группы II (“основные” 2ПС) сдвинуты на три междоузлия родительского побега. Ось x – номер междоузлия от верха материнского побега, ось y – длина бокового побега в десятичной логарифмической шкале (lg мм); I – 2ПС типа “ростовая”, II – 2ПС типа “основная”. Пунктирные линии обозначают 95 % границы для линий регрессии для двух групп

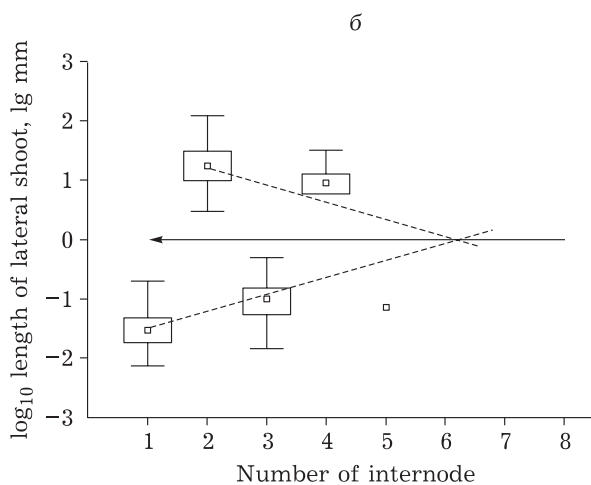
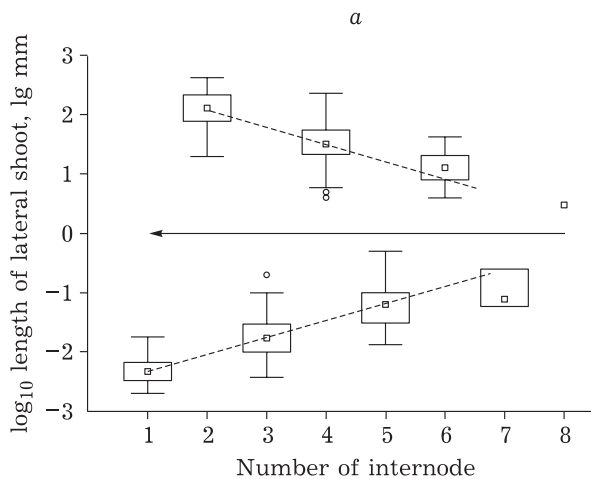
Наклонные штриховые линии на противоположных сторонах оси на рис. 6, а симметричны. Находясь на одной стороне, они будут совпадать, и медианы значений выборки длин первых пяти боковых побегов “ростовой” 2ПС будут лежать на одной прямой линии. Те же самые линии, с тем же наклоном относятся к первым трем боковым побегам “основной” 2ПС на рис. 6, б.

Удивительно, но медианы верхних междоузлий материнского побега в группах “ростовые” и “основные” 2ПС также совпадают, смещаясь аналогичным образом. На диаграммах рис. 7 линии медианных регрессий и соответствующих квартилей изображены отдельно для двух групп 2ПС. На рис. 7, в они наложены друг на друга со значениями группы II, смещенными только на один номер междоузлия и сдвинутыми вдоль оси длины группы I так, что точки диаграммы совпадают на третьем междоузлии группы I.

Медиана по сравнению со средним значением, как известно, минимизирует абсолютные разности (не дисперсию между группами) и является более устойчивой к изменению формы распределения [Seber, Lee, 2003; Koenker, 2005]. Подчеркнем, что, в отличие от регрессии для средних, медианные регрессии для верхних междоузлий в двух наших случаях не нуждаются в линейной модели, поскольку они сами становятся прямой линией (см. рис. 6, 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Эффект совпадения при смещении длин боковых побегов двух групп 2ПС выделяет особую зону на материнском побеге. Это оз-

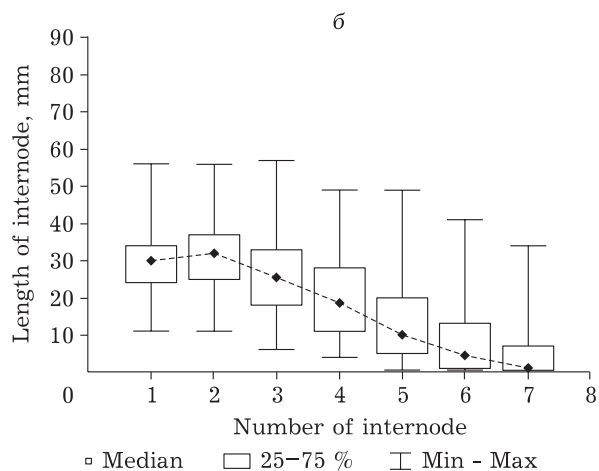
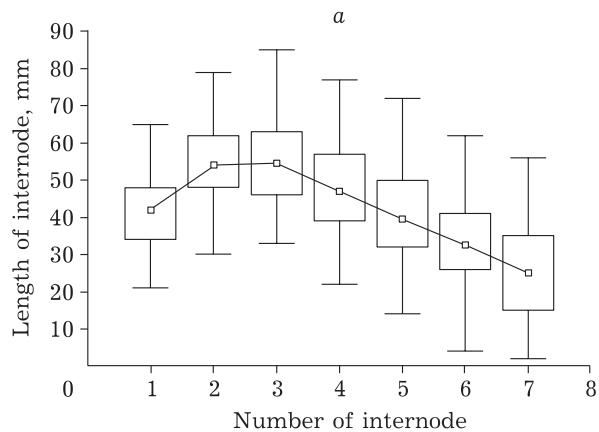


□ Median □ 25-75 %
 ⊓ Non-Outlier Range ○ Outliers

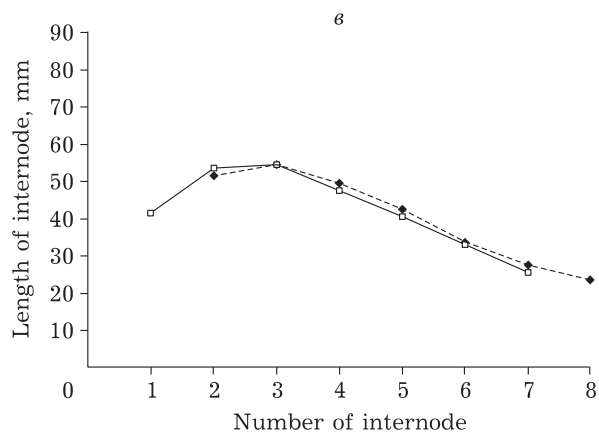
Рис. 6. Диаграммы “ящиков с усами” средних длин боковых побегов в логарифмическом масштабе с разделением на правый и левый боковые побеги: а – группа I; б – группа II. Стрелки имитируют материнские побеги. Междоузлия пронумерованы от вершины материнского побега. Штриховые линии симметричны относительно стрелок, и на диаграмме (б) они сдвинуты на три единицы влево. Используются те же данные, что и в табл. 4 и на рис. 4

начает, что в дополнение к параметру модели экспоненциального уменьшения длины боковых побегов развитие 2ПС регулируется параметром, определяющим зону сдвига.

А. Н. Колмогоров и его ученики [Арато и др., 1962] исследовали модели, основанные на корреляционной функции двумерного случайного марковского нормального стационарного процесса. Параметр сдвига в них вводится с использованием тригонометрической



□ Median □ 25-75 % ⊓ Min - Max



□ Median of group I ♦ Median of group II

Рис. 7. Диаграммы “ящиков с усами” для медианных регрессий длины междоузлия на номер междоузлия “от верхушки”: а – в группе I; б – в группе II; в – сдвинуты и объединены

составляющей и имеет смысл периода. В нашей ситуации сдвиг на определенное количество междоузлий создает функциональную зону на материнском побеге.

Аппарат марковских случайных процессов (точнее, скрытых полумарковских процессов) для описания свойств междоузлий фруктовых деревьев активно используется в INRA, Монпелье, Франция [Guédon et al., 2001; Durand, Guédon, 2016; Mészáros et al., 2017]. В этом случае номер междоузлия от основания побега часто интерпретируется как временной параметр при моделировании роста побега. В частности, исследуется развитие материнских и боковых побегов, опираясь на комплекс статистических моделей, служащих для расшифровки роли различных механизмов роста и ветвления, согласно серии ретроспективных измерений. Это позволяет считать данный процесс одномерным. Последние усовершенствования этой модели включают два последовательных цикла роста, и при прогнозировании роста и ветвления учитываются признаки материнского побега [Peyhardi et al., 2013].

Ранее на выборке более взрослого онтогенетического состояния была выделена зона из трех междоузлий, различающая “основной” и “ростовой” типы 2ПС [Antonova et al., 2019]. Также отмечено, что, в отличие от морфологических характеристик побега, наиболее важные морфологические характеристики 2ПС вяза, собранные в одном онтогенетическом состоянии, показывают стабильность в различных типах местообитаний [Антонова, Барт, 2019]. То есть комплекс двулетней системы побегов является более устойчивой единицей кроны, чем побеги, из которых она состоит. Именно это оказывается существенным при выделении геометрического рисунка ветвей безлистной кроны.

Появление сдвига вдоль зоны в предлагаемой модели экспоненциального уменьшения длины бокового побега приводит к ее уточнению, что согласуется с концепцией зонирования побега. Это уточнение, по-видимому, функционально связано с контролем развития 2ПС на уровне высших структурных единиц кроны дерева и проявлением ее мультимасштабного характера. В частности, об этом свидетельствуют существенно уменьшенные дисперсии логарифма длин боковых побегов при двух верхних междоузлиях у 2ПС “ростового” типа, несвойственные модели свободного роста, так как именно на этих междоузлиях образуются боковые побеги максимальной длины. Такое управление наряду с наличием

особой зоны определяет жесткость формы 2ПС по отношению к влиянию внешней среды.

Установлено, что влияние света на количество предварительно сформированных листьев в почках *Juglans regia* минимально [Taugourdeau, Sabatier, 2010]. Наличие света объясняет различия в длине однолетних побегов, но преформация побега не способствует пластичности морфологии однолетних побегов. Это подчеркивает программный характер формирования боковых побегов на материнских, хорошо понимаемый ботаниками. Возникает вопрос: насколько глубока обратная связь этих процессов во времени?

Для прогнозирования плодоношения использовались морфологические переменные длины и диаметра родительских побегов 1–3-летних сортов *Juglans regia* [Solar et al., 2006]. Стабильный прогноз достигнут только на основе характеристик побегов предыдущего года. Поэтому информацию из года N было предложено использовать для прогнозирования развития годового побега на $N + 1$ году.

В более поздней работе от 2018 г. плодоношение *Juglans regia* в зависимости от освещения в трех разных частях кроны уже изучалось в течение двулетнего периода [Valdebenito et al., 2018]. Двулетние ветви здесь похожи на 2ПС, описанные в нашей статье.

При стохастическом моделировании роста тика авторы учитывают пре-, новообразование и полициклический рост [Tondjo et al., 2018]. Они подчеркивают, что фитомерные распределения единиц роста и паттерна ветвления варьировались в зависимости от их категории осей, т. е. их физиологического возраста, что вполне согласуется с нашими результатами.

При моделировании распределения биомассы деревьев авторы опираются на модуль годового роста (AGM) для моделирования роста побегов, который неоднократно проверяется во время работы [Wang et al., 2018]. Это также указывает на плодотворность нашего подхода.

Использование двулетних побеговых систем в качестве пространственно-временного модуля изначально предполагает наличие нескольких типов взаимодействия побегов в кроне, т. е. определенных закономерностей, свойственных каждому виду. Количественное (но не качественное) соотношение между

ними естественным образом изменяется в онтогенезе и определенным образом под влиянием экологических условий. Наши текущие результаты на фоне прошлых исследований показывают, что концептуально 2ПС отражает эти изменения лучше, чем модуль AGM [Антонова, Барт, 2015; Антонова, Фатьянова, 2016; Antonova et al., 2019].

Разнообразие побегов всегда привлекало внимание исследователей. Дифференциация побегов по размеру очень важна для прогнозирования цветения разных видов деревьев [Lauri, Normand, 2017].

Была исследована эффективность подвоя *Malus × domestica* в садах высокой плотности [Han et al., 2015; Weiwei et al., 2017]. Побег различались по длине (длинные и короткие) и типу (плодовые или вегетативные). Общая площадь листа, прямая и рассеянная проецируемая площадь листа и силуэт к общей площади листа также были оценены в масштабе дерева с использованием специального программного обеспечения.

Выбор 2ПС в качестве единой структурной единицы кроны с определенными ей зонами на материнском побеге позволяет нам выбрать естественную кластеризацию побегов по длине и типу, уже связанным с особенностями листа в определенном положении и другими морфологическими особенностями модели.

Знание типов систем побегов, регулярно меняющихся во время онтогенеза, позволит адекватно обрезать растения, снизить размерные характеристики кроны, а также энергозатраты на выращивание растений в замкнутом пространстве [Xing-Rong et al., 2016] и улучшить их моделирование.

ВЫВОДЫ

При нумерации междуузлий на материнском побеге от вершины зависимость длин боковых побегов “ростовых” и “основных” 2ПС *U. glabra* от количества междуузлий согласуется с экспоненциальной моделью.

Корреляционный и многомерный дисперсионный статистический анализ позволяет выявить особую роль трех верхних междуузлий материнского побега ростовой 2ПС *U. glabra*. Эти междуузлия образуют пространственно-временную функциональную зону материнского побега.

Развитие боковых побегов на второй год позволяет решить задачи определения местоположения самых крупных побегов и, как следствие, большой фотосинтетической поверхности. Эта зона присутствует у “ростовых” и отсутствует у “основных” 2ПС.

Возможность выделения особой зоны междуузлий на материнском побеге реализуется только с учетом информации о распределении боковых побегов, появляющихся на нем через год. Окончательные свойства материнского побега в системе реализуются на втором году его жизни. Это наводит на мысль о необходимости рассматривать 2ПС в целом как единое пространственно-временное образование, существенно влияющее на форму кроны.

Авторы заявляют, что нет конфликта интересов в отношении публикации этой статьи.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ [16-04-01617].

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова И. С., Барт В. А. К вопросу о зональности побега на примере побегов *Acer negundo* L. // Вестн. ТьГУ. Сер. Биология и экология. 2015. № 4. С. 143–159.
- Антонова И. С., Барт В. А. Зависимость строения побегов и побеговых систем от их положения в кроне *Ulmus glabra* (*Ulmaceae*) // Ботан. журн. 2019. Т. 104, № 2. С. 254–269.
- Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботан. журн. 2016. Т. 101, № 6. С. 628–649.
- Антонова И. С., Барт В. А., Ключькова П. С. О строении побеговых систем некоторых видов рода *Acer* L. // XX Междунар. науч.-практ. конф. “Современные тенденции развития науки и технологий”. 2016. N 11-1. С. 75–83.
- Арато М., Колмогоров А. Н., Синай Я. Г. Об оценке параметров комплексного стационарного гауссовского марковского процесса // Докл. АН СССР. 1962. Т. 146, № 4. С. 747–750.
- Бебия С. М. Пихтовые леса Кавказа. М., 2002. 270 с.
- Горышина Т. К., Нешатаев Ю. Н. Основные черты микроклимата дубового леса // Уч. зап. Ленингр. ун-та. Сер. Биол. науки. 1974. Т. 367, № 53. С. 41–57.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.: Гослесбумиздат, 1949. 455 с.
- Нешатаев Ю. Н. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника “Лес на Ворскле” // Вестн. СПбГУ. 1993. Т. 24-3, № 4. С. 60–71.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Anderson T. W. An Introduction to Multivariate Statistical Analysis. Wiley, 2003. 752 p.
- Antonova I. S., Televinova M. S., Kremeneckaia M. V., Bart V. A. On the structure of tree crown on the example of biennial shoot systems of *Ulmus gla-*

- bra Huds // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci 2019. Vol. 316 (012028).
- Barthélémy 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.
- Barthélémy D., Edelin C., Hallé F. Canopy architecture / Ed. A. S. Raghavendra. Physiology of trees. John Wiley and Sons, 1991. P. 1–20.
- Bucksch A., Atta-Boateng A., Azihou A. F. Alexander Bucksch, Acheampong Atta-Boateng, Akomian F. Azihou, Battogtokh D., Baumgartner A., Binder B. M., Braybrook S. A., Chang C., Coneva V., DeWitt T. J., Fletcher A. G., Gehan M. A., Diaz-Martinez D. H., Hong L., Iyer-Pascuzzi A. S., Klein L. L., Leiboff S., Li M., Lynch J. P., Maizel A., Maloof J. N., Cody Markelz R. J., Martinez C. C., Miller L. A., Mio W., Palubicki W., Poorter H., Pradal Ch., Price Ch. A., Puttonen E., Reese J. B., Rellán-Álvarez R., Spalding E. P., Sparks E. E., Topp Ch. N., Williams J. H., Chitwood D. H. Morphological plant modeling: geometric transfer and unleashing potential within the plant sciences // Front. in Plant Sci. 2017. Vol. 8, N 900.
- Costes E., Lauri P., Simon S., Andrieu B. Plant architecture, its diversity and manipulation in agronomic conditions, in relation with pest and pathogen attacks // Eur. J. Plant Pathol. 2013. Vol. 135, N 3, P. 455–470.
- Durand J. B., Guédon Y. Localizing the latent structure canonical uncertainty: entropy profiles for hidden Markov models // Stat. Comput. 2016. Vol. 26, N 1. P. 549–567.
- Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O. A., Bátorı Z., Cserhalmi D., Kiss M., Kröel-Dulay G., Liu H., Magnes M., Molnár Z., Naqinezhad A., Semenishchenkov Y. A., Tölgyesi C., Török P. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes // Appl. Vegetat. Sci. 2018. Vol. 21, N 3. P. 345–362.
- Giuffrida M. V., Schar H., Tsaftaris S. A. ARIGAN: Synthetic Arabidopsis plants using generative adversarial network / Proc. of the Computer Vision Problems in Plant Phenotyping (CVPPP) Workshop. ICCV. 2017.
- Guédon Y., Barthélémy D., Caraglio Y., Costes E. Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences // J. Theoret. Biol. 2001. Vol. 212, N 4. P. 481–520.
- Hallé F. Architectures de plantes. JPC Edition, 2004. 161 p.
- Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et dynamique de la croissance des arbres tropicaux. Masson, 1970. 192 p.
- Han L., Soulié J.-C., Boudon F., Da Silva D., Cokelaer T., Pradal C., Rouan L., Costes E. Sensitivity analysis of light interception to geometrical traits of apple trees: an in silico study based on mapplet model // Acta Hort. 2015. Vol. 1068. P. 77–84.
- Koenker R. Quantile Regression. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 349 p.
- Lauri P. É. Differentiation and growth traits associated with acrotony in the apple tree (*Malus domestica*, Rosaceae) // Am. J. Bot. 2007. Vol. 94, N 8. P. 1273–1281.
- Lauri P. É., Bourdel G., Trottier C., Cochard H. Apple shoot architecture: evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone // New Phytologist. 2008. Vol. 178, N 4. P. 798–807.
- Lauri P. E., Normand F. Are leaves only involved in flowering? Bridging the gap between structural botany and functional morphology // Tree Physiol. 2017. Vol. 37, N 9. P. 1137–1139.
- Matsunaga F. T., Tosti J. B., Androcioli F., Brancher J. D., Costes E., Rakocevic M. Strategies to reconstruct 3D *Coffea arabica* L. plant structure // Springer Plus. 2016. Vol. 5, N 1. P. 2075 (15 p.).
- Mészáros M., Guédon Y., Krjka B., Costes E. Analysis of bearing and branching behavior of two apricot cultivars // Acta Hort. 2017. Vol. 1160. P. 135–140.
- Minervini M., Schar H., Tsaftaris S. A. Image Analysis: The New Bottleneck in Plant Phenotyping [Applications Corner] // IEEE Signal Proc. Magazine. 2015. Vol. 32, N 4. P. 126–131.
- Naruzawa E. S., Malagnac F., Bernier L. Effect of linoleic acid on reproduction and yeast-mycelium dimorphism in the Dutch elm disease pathogens // Botany. 2016. Vol. 94, N 1. P. 31–39.
- Normand F., Lauri P.-E. Advances in understanding mango tree growth and canopy development / Ed. by Galán Saúco Victor, Ping Lu // Achieving Sustainable Cultivation of Mangoes Cambridge: Burleigh Dodds Science Publishing, 2018. P. 87–119.
- Peyhardi J., Caraglio Y., Costes E., Lauri P. E., Trottier C., Guédon Y. Integrative models for joint analysis of shoot growth and branching patterns // New Phytologist. 2013. Vol. 216, N 4. P. 1291–1304.
- Prusinkiewicz P. Modeling of spatial structure and development of plants // Sci. Horticulturae. 1998. Vol. 74. P. 113–149.
- Prusinkiewicz P., Lindenmayer A. The algorithmic beauty of plant. Springer-Verlag, 1990. xii+228 p.
- Reeb C., Kaandorp J., Jansson F., Puillandre N., Dubuisson J. Y., Cornette R., Jabbour F., Coudert Y., Patino J., Flot J. F., Vanderpoorten A. Quantification of complex modular architecture in plants // New Phytologist. 2018. Vol. 218, N 2. P. 859–872.
- Rivas-Martínez S. Notions on dynamic-catenal phytosociology as a basis of landscape science // Plant Biosystems. 2005. Vol. 139, N 2. P. 135–144.
- Seber G. A. F., Lee A. J. Linear Regression Analysis. Wiley, 2003. 582 p.
- Sievänen R., Godin C., DeJong T. M., Nikinmaa E., Functional-structural plant models: a growing paradigm for plant studies // Ann. Bot. 2014. Vol. 114, N 4. P. 599–603.
- Smirnova O. V., Bobrovskiy M. V., Khanina L. G. European Russian Forests. Springer, 2017. 564 p.
- Solar A., Solar M., Štampar F. Stability of the annual shoot diameter in Persian walnut: a case study of different morphotypes and years // Trees. 2006. Vol. 20, N 4. P. 449–459.
- Taugourdeau O., Sabatier S. Limited plasticity of shoot preformation in response to light by understorey saplings of common walnut (*Juglans regia*) // AoB PLANTS. 2010. Vol. plq022.
- Tomlinson P. B. Branching and axis differentiation in tropical trees / Ed. P. B. Tomlinson, H. Zimmerman. Tropical trees as living systems. Cambridge University Press 1978. P. 187–207.
- Tondjo K., Brancher L., Sabatier S., Kokutse A. D., Kokou K., Jaeger M., de Reffye P., Fourcaud T. Stochastic modelling of tree architecture and biomass allocation: application to teak (*Tectona grandis* L. f.), a tree species with polycyclic growth and leaf neof ormation // Ann. Bot. 2018. Vol. 121, N 7. P. 1397–1410.

- Valdebenito D., Farias D., Lampinen B., Tixier A., Zwieniecki M., Saa S. The position in the canopy and the bearing status of 1-year-old shoots affect the bearing potential and morphology of current-year shoots in walnuts (*Juglans regia* L.) cv. Chandler // *Trees*. 2018. Vol. 32, N 5. P. 1267–1277.
- Walter H., Breckle S.-W. *Ökologische Grundlagen in globaler Sicht*. Stuttgart: G. Fischer, 1991. 586 p.
- Walter H., Breckle S.-W. *Vegetation und Klimazonen*. Stuttgart, 1999. 544 p.
- Wang M., White N., Grimm V., Hofman H., Doley D., Thorp G., Cribb B., Wherritt E., Han L., Wilkie J., Hanan J. Pattern-oriented modelling as a novel way to verify and validate functional-structural plant models: A demonstration with the annual growth module of avocado // *Ann. Bot.* 2018. Vol. 121, N 5. P. 941–959.
- Weiwei Y., Xilong C., Manrang Z., Chen-Xi G., Hang-Kong L., Saudreau M., Costes E., Ming-Yu H. Light interception characteristics estimated from three-dimensional virtual plants for two apple cultivars and influenced by combinations of rootstocks and tree architecture in Loess Plateau of China // *Acta Hort.* 2017. Vol. 1160. P. 245–252.
- Xing-Rong F., Xiujuan W., Jing H., Haoyu W., Mengzhen K. Optimization of light intensity in a controlled ecological life support system based on a knowledge- and data-driven modeling approach / *IEEE International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA) Qingdao, China 2016 // IEEE Int. Conf. on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA) IEEE*. 2016. 978-1-5090-1659-4.

The characters of a biennial shoot system as a unit for modeling the crown development of *Ulmus glabra* Huds.

I. S. ANTONOVA¹, V. A. BART^{2, 3}

¹*Department of Geobotanics and Plant Ecology,
Saint Petersburg State University
199004, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 7/9*

²*Department of General Mathematics and Informatics,
Saint Petersburg State University,
199004, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 7/9*

³*Research Laboratory of Biostatistics
Almazov National Medical Research Centre
197341, St. Petersburg, Akkuratov str., 2
E-mail: vbartvit@mail.ru*

The article presents the results of a study of the structural organization of the crown of *Ulmus glabra*. Knowledge of the types of shoot systems that regularly change in the tree crown in ontogenesis of an individual is of theoretical and practical value. In our studies, we used the architectural (modular) approach, which allowed us to describe the spatio-temporal program of tree crown development. The results obtained allowed us to determine that the main structural unit of the crown, resistant to changes in climatic factors, is a biennial shoot system. The choice of this unit is due to the fact that the zonality of the maternal shoot is only detected in the second year of its life. To identify the spatio-temporal structure of a biennial shoot system, the characters of shoots of the first and second years of life are compared. The biennial shoot systems of undergrowth plants of *U. glabra* were studied in the forest-steppe oak forest of the Belogorye reserve. 100 individuals of the same ontogenetic state were studied. In the studied trees, shoot systems were differentiated into large (“growth”) and small (“main”) by having the same location in the crown. Based on the cross-correlation function, which depends on the number of internodes on the maternal shoot, a regression model of the distribution of side shoot lengths was constructed. It was shown that, when numbering the internodes on the maternal shoot from the top, the dependence of the lengths of the side shoots of the “growth” and “main” biennial shoot system of *U. glabra* on the number of internodes is consistent with the exponential model. It is established that the development of a biennial shoot system is associated with the conditions of the irradiation and position in crown. Comparison of the two samples allowed introducing the shift parameter into the model, which defines a special zone on the maternal shoot.

Key words: shoot zonality, exponential model, multivariate analysis of variance, spatio-temporal units of the crown structure, biennial shoot system.