



Паттерны и модели цветения некоторых видов семейства Campanulaceae Juss.

Э.С. Фомин¹✉, Т.И. Фомина²

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Настоящая работа посвящена фенологии индивидуального цветения и построению на ее основе структурно-динамических моделей этого процесса. Представлены результаты исследования фенологии цветения *Campanula bononiensis*, *C. sarmatica* и *Platycodon grandiflorus*. Полученные данные характеризуют фенологические признаки (время и продолжительность цветения, длительность жизни отдельного цветка) и структурные (степень ветвления соцветия, длина осей, число цветков, порядок их распускания), описывающие цветение монокарпического побега. Соцветия изученных видов удлинённые многоцветковые, относятся к характерному для Campanulaceae переходному типу и отличаются высокой вариабельностью всех структурных признаков. Результаты наблюдений были обработаны стандартными статистическими методами и использовались для построения стохастических компьютерных моделей цветения побегов, при этом пропуски в рядах наблюдений были восстановлены методом максимального правдоподобия. Выявлены паттерны цветения видов, обусловленные различиями фенологических и структурных признаков. Показано, что формы кривых цветения зависят от согласованности во времени распускания цветков на главной оси (1-го порядка) и боковых осях 2-го порядка. У *C. bononiensis* на кривой цветения отмечается один несимметричный пик с уширением слева, достигаемый при одновременном распускании цветков в верхней и нижней частях главной оси и на боковых осях в средней части соцветия, где цветки 1-го порядка уже отцвели (последние обеспечили уширение). У *C. sarmatica* и *P. grandiflorus* кривые цветения двухмодальные, при этом первый пик обусловлен распусканием цветков на главной оси, а второй – на боковых осях. Полученные модели с естественной вариабельностью воспроизводят картину цветения побегов и могут применяться для моделирования цветения группы особей (популяции), например, при ландшафтном проектировании. В комбинации с внешними программами визуализации их можно использовать для заполнения баз данных изображений синтетических растений на разных стадиях развития, которые применимы, например, для обучения нейронных сетей в задачах фенотипирования.

Ключевые слова: паттерны цветения; модели цветения; Campanulaceae; побег; соцветие; декоративные многолетники.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Фомин Э.С., Фомина Т.И. Паттерны и модели цветения некоторых видов семейства Campanulaceae Juss. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(7):845-855. DOI 10.18699/VJ18.33-o

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Fomin E.S., Fomina T.I. Patterns and models of flowering of some Campanulaceae Juss. species. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(7):845-855. DOI 10.18699/VJ18.33-o (in Russian)

Received 20.03.2018
Accepted for publication 13.06.2018
© AUTHORS, 2018

✉ e-mail: fomin@bionet.nsc.ru

Patterns and models of flowering of some Campanulaceae Juss. species

E.S. Fomin¹✉, T.I. Fomina²

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia

The present work is devoted to the phenology of individual flowering and the construction of structure-dynamic models of this process on its basis. The results of the study of the flowering phenology of *Campanula bononiensis*, *C. sarmatica* and *Platycodon grandiflorus* are presented. The data obtained characterize both the phenological (time and duration of flowering, lifespan of individual flowers) and structural features (degree of branching of the inflorescence, length of floral axes, number of flowers, order of their blooming) that describe the flowering of a monocarpic shoot. Inflorescences of the species are elongated and multiflorous, of the compound type inherent for Campanulaceae, and characterized by a high variability of all structural features. Observation data were processed by standard statistical methods and used to construct stochastic computer models of flowering shoots, while omissions in data were restored by using the maximum likelihood method. Flowering patterns of the species, due to differences in phenological and structural features, have been revealed. It has been shown that flowering curves depend on the synchrony in the flowers blooming on the main (first-order) axis and lateral (second-order) axes. *C. bononiensis* has one asymmetrical peak with a broadening on the left, achieved with the simultaneous blooming of flowers in the upper and lower parts of the main axis and on lateral axes in the middle part of the inflorescence, where the first-order flowers have already finished blooming (they provided the broadening). Flowering curves for *C. sarmatica* and *P. grandiflorus* are bimodal, with the first peak being due to the flowers blooming on the main axis and the second one on lateral axes. The constructed models reproduce the patterns of individual flowering well, with natural variability, and can be used to simulate the flowering of a group of individuals (population), for example, in landscape design. In combination with visualization tools, they can be used for augmenting plant phenotyping datasets with rendered images of synthetic plants for the purpose of training neural networks in this field.

Key words: flowering patterns; flowering models; Campanulaceae; shoot; inflorescence; ornamental perennials.

Цветение – важнейшее событие в сезонном цикле развития растений, реализация которого в значительной степени определяет репродуктивный успех и служит одним из критериев адаптации вида к условиям обитания. Этот процесс может изучаться на разных уровнях организации – органном, индивидуальном, популяционном, фитоценоотическом, каждый из которых характеризуется своим набором задач и методов исследования (Левина, 1981; Primack, 1985; Жмылев и др., 2009).

В интродукции декоративных растений цветение изучается главным образом на уровне особи или группы особей и акцентировано на параметрах, обуславливающих декоративный эффект (сроки, продолжительность и интенсивность цветения, длительность жизни цветка, структура соцветий и порядок распускания в них цветков), а также корреляции этих параметров между собой и с экологическими условиями. При этом фенологическими датами начала и конца цветения отдельного цветка считаются визуально регистрируемые даты распускания и, соответственно, увядания околоцветника (венчика), а на более высоких уровнях – даты зацветания первого и последнего цветков (Левина, 1981).

Одним из способов описания динамики развития как растительного сообщества в целом, так и отдельных органов растения, являются фенологические кривые, отражающие изменение тех или иных признаков в течение вегетационного периода. Наибольшее признание среди них получили кривые цветения, параметры которых: время начала, средняя дата, максимум, продолжительность, синхронность зацветания (дисперсия) и асимметрия отражают филогенетический тип цветения (Rathke, Lasey, 1985). Ряд исследователей предложили прогностические модели фенологического развития, включая цветение, для различных таксономических и биоморфологических групп растений (Osawa et al., 1983; Chuine et al., 1998; Blionis et al., 2001; Normand et al., 2002). Показано, что для популяции общий характер кривой цветения описывается кривой плотности обобщенного асимметричного нормального распределения, для расчета параметров которого используется метод максимального правдоподобия (Clark, Thompson, 2011). Большинство существующих моделей описывают процесс цветения именно на уровне популяций, тогда как моделированию индивидуального цветения уделяется недостаточное внимание, что было отмечено в классической работе (Primack, 1985). Между тем фенология цветения обусловлена главным образом эндогенными факторами, но сроки его наступления и продолжительность существенно зависят от экологических условий (Серебряков, 1966; Зайцев, 1978; Ausin et al., 2005; Erwin, 2007), поэтому актуально изучение этого явления на организменном уровне.

Интерес к моделированию развития растений на уровне отдельного организма связан также с разработкой в последние годы автоматизированных систем фенотипирования растений, которые основаны на распознавании образов (Li et al., 2014; Афонников и др., 2016; Zhang et al., 2016; Carranza-Rojas et al., 2017). Высокие затраты на сбор и аннотацию больших объемов данных, необходимых для настройки параметров распознающей нейронной сети, ограничивают развитие приложений в этой области. Для

снижения остроты проблемы можно использовать изображения, генерируемые компьютером в неограниченном количестве по заданной трехмерной модели растения (Ubbens et al., 2018). Несмотря на несомненные успехи трехмерного моделирования, подходы, основанные на правилах и ограничениях и не базирующиеся на реальных данных (Prusinkiewicz et al., 1993; Deussen et al., 1998; Ijiri et al., 2005), вряд ли можно считать подходящими, поскольку они имитируют, а не воспроизводят реальную вариабельность растений в структуре и динамике развития. Для решения этой задачи более приемлемыми являются развиваемые в последние годы подходы, основанные на реальных данных (Neubert et al., 2007; Zhang et al., 2014; Zheng et al., 2017).

Среди многообразия травянистых растений, благодаря высокой декоративности и значительному содержанию различных групп биологически активных веществ, интерес представляют виды семейства колокольчиковых (Campanulaceae Juss.) (Растительные ресурсы..., 1991; Халипова, 2005; Scariot et al., 2012). Для семейства характерны многоцветковые соцветия, структура которых сложная и весьма вариабельная, что затрудняет их типификацию. По мнению большинства авторов (Кузнецова и др., 1992; Викторова, 2000; Fomina, 2001; Балобанова, 2017), они принадлежат к переходному типу между рацемозными и цимозными соцветиями. Это подтверждается наличием у некоторых видов обоих типов соцветий, смешанным характером распускания цветков, многоцветковостью боковых осей. В рамках физиономического подхода простые соцветия Campanulaceae описываются как кистевидные, а сложные – как метельчатые. Соцветия у представителей семейства могут быть закрытыми, если главная ось заканчивается терминальным цветком, реже – открытыми. Порядок распускания цветков в них неодинаковый. В простых соцветиях первым раскрывается терминальный цветок, вторым – цветок, расположенный в нижней трети соцветия, дальнейшее распускание акропетальное или дивергентное. Другой вариант: первым зацветает базипетальный или расположенный в нижней трети цветок, далее порядок акропетальный или дивергентный, но терминальный цветок всегда опережает 2–4 нижерасположенных цветка. В сложных соцветиях общие закономерности цветения сохраняются; на боковых осях терминальный цветок раскрывается первым, далее распускание идет, как правило, акропетально.

Фенология индивидуального цветения растений определяется графиком распускания цветков и долговечностью отдельных цветков, а также закономерностями, обусловленными структурой соцветий (степень ветвления, длина боковых осей, число цветков, порядок их распускания). Исследование этих параметров во взаимосвязи обеспечивает возможность построения структурно-динамических моделей цветения особи или ее структурной единицы – побега. У травянистых многолетних растений имеется в виду побег с цветением, развивающийся из почки возобновления в течение одного вегетационного периода и называемый монокарпическим.

Цель настоящей работы – построение компьютерных моделей, основанных на данных наблюдений за цветением ряда видов семейства Campanulaceae, и исследование с

их помощью паттернов цветения на уровне отдельных побегов.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили колокольчик болонский *Campanula bononiensis* L., колокольчик сарматский *C. sarmatica* Ker-Gawl. и ширококолокольчик крупноцветковый *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. из коллекции

декоративных растений природной флоры Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск) (рис. 1). Это оригинальные красивоцветущие многолетники с продолжительным и обильным цветением, вполне адаптированные к условиям лесостепной зоны Западной Сибири (Фомина, 2012). Они характеризуются летнецветущим феноритмотипом с летними сроками начала цветения у *Campanula* (конец июня–середина июля) и

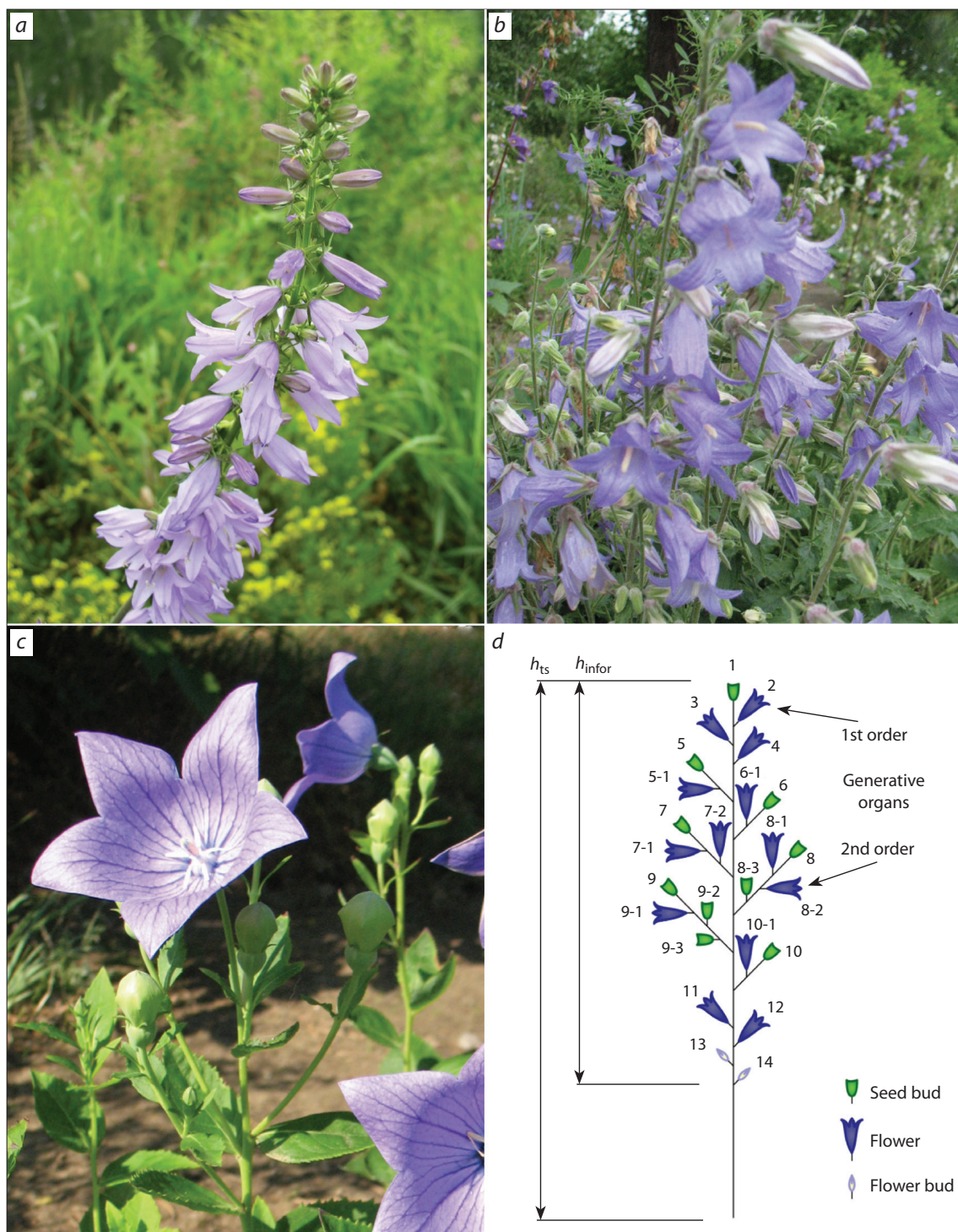


Fig. 1. General view of the inflorescences: *a*, *Campanula bononiensis*; *b*, *C. sarmatica*; *c*, *Platycodon grandiflorus*; *d*, inflorescence scheme for the Campanulaceae family (h_{ts} , total shoot height; h_{infor} , inflorescence height).

позднелетними – у *Platycodon* (вторая половина июля). У всех видов ежегодно формируются удлиненные вегетативно-генеративные побеги с терминальными многоцветковыми соцветиями.

Морфометрические показатели цветения и структуру соцветий каждого вида исследовали в течение четырех-шести лет. При описании соцветий использовали общепринятые методические подходы (Федоров, Артюшенко, 1979; Кузнецова и др., 1992). Фенологию индивидуального цветения изучали в 2007 г. на трех учетных побегах каждого вида. Наблюдения проводили регулярно, как правило, каждые три дня в течение всего периода цветения. Для каждого генеративного органа на побеге отмечали фазы бутонизации, начала цветения (раздвижение лепестков венчика), цветка, конца цветения (увядание и побурение венчика) и завязи (начало формирования плода). Нумерация цветков осуществлялась по порядку их расположения на главной оси соцветия сверху вниз, точно так же – на боковых осях: коротких – цветоножках и удлиненных – паракладиях (см. рис. 1, з). На уровне побега динамику цветения отмечали по следующим фенофазам: начало (распускание первого цветка), полное цветение (распустилось около половины цветков, появились первые завязи) и конец (последние 1–2 цветка).

Пропущенные данные в наблюдениях восстановлены методом максимального правдоподобия (см. ниже), при этом минимизация функции максимального правдоподобия выполнена с помощью алгоритма Бройдена–Флетчера–Гольдфарба–Шанно (BFGS), реализованного в библиотеке GSL (Galassi et al., 2009). Все графики и диаграммы построены в графической утилите gnuplot (Williams, Kelley, 2013). Схематические структуры побегов получены с использованием пакета расширения TikZ для системы верстки документов LaTeX (Tantau, 2010). Все расчеты, связанные с получением стандартных статистических параметров моделей и непосредственно с моделированием, сделаны в оригинальной программе на языке C++ в ОС Linux.

Восстановление пропущенных данных

Собранный исследовательский материал представляет собой совокупность записей, каждая из которых включает значения: идентификатор цветка, фазу развития, дату наблюдения. Поскольку наблюдения проводились в среднем раз в три дня, то из таких данных нельзя определенно сказать, когда началась и когда закончилась та или иная фаза развития каждого цветка. В лучшем случае известен промежуток времени между соседними датами наблюдений, который содержит дату смены фаз, а в худшем случае известна только одна из границ этого промежутка. Возникает вопрос, как уточнить имеющиеся данные и получить наиболее вероятные значения стандартных статистических параметров, таких как среднее значение продолжительности каждой фазы и ее среднеквадратичное отклонение.

Способ восстановления пропущенных данных продемонстрируем на примере произвольной фазы ϕ . Пусть мы имеем множество F объектов, состоящее из цветков выбранного вида растений, общим объемом в N элементов. Для любого i -го объекта из множества F у нас имеются

следующие данные: $\tau_{a1}^{(i)}$ – последняя дата, когда фаза ϕ для объекта i еще не наблюдалась, $\tau_{a2}^{(i)}$ – первая дата, когда объект i был обнаружен в заданной фазе ϕ , $\tau_{\beta 1}^{(i)}$ – последняя дата наблюдения фазы ϕ и $\tau_{\beta 2}^{(i)}$ – первая дата, когда объект i был обнаружен в следующей фазе развития $\phi' \neq \phi$. То есть для каждого объекта есть четыре значения, представляющие границы двух интервалов: $[\tau_{a1}^{(i)}, \tau_{a2}^{(i)}]$ – интервал появления фазы ϕ и $[\tau_{\beta 1}^{(i)}, \tau_{\beta 2}^{(i)}]$ – интервал завершения фазы ϕ . Таким образом, продолжительность фазы ϕ для i -го объекта составляет от $\tau_{\beta 1}^{(i)} - \tau_{a2}^{(i)}$ до $\tau_{\beta 2}^{(i)} - \tau_{a1}^{(i)}$ дней.

Допустим, что продолжительность Δt фазы ϕ для объектов множества F подчиняется нормальному распределению с плотностью вероятности $P(\Delta t | \mu, \sigma)$, с неизвестными средним значением μ и среднеквадратичным отклонением σ . Для получения статистических параметров μ и σ воспользуемся методом максимального правдоподобия.

Если начало фазы для i -го объекта происходит в момент времени $\tau_a^{(i)} \in [\tau_{a1}^{(i)}, \tau_{a2}^{(i)}]$ и завершение – в момент времени $\tau_\beta^{(i)} \in [\tau_{\beta 1}^{(i)}, \tau_{\beta 2}^{(i)}]$, то продолжительность фазы равна $\Delta t^{(i)} = \tau_\beta^{(i)} - \tau_a^{(i)}$. Вероятность наблюдения такого случая согласно нормальному распределению равна

$$P(\tau_a^{(i)}, \tau_\beta^{(i)} | \mu, \sigma) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp \left[-\frac{\left(\tau_\beta^{(i)} - \tau_a^{(i)} - \mu \right)^2}{2\sigma^2} \right].$$

Оценка полной вероятности того, что все N объектов будут иметь заданные для них значения $\tau_a^{(i)}$ и $\tau_\beta^{(i)}$, равна

$$P(\tau_a^{(1)}, \tau_\beta^{(1)}, \tau_a^{(2)}, \tau_\beta^{(2)}, \dots, \tau_a^{(N)}, \tau_\beta^{(N)} | \mu, \sigma) = \prod_{i=1}^N P(\tau_a^{(i)}, \tau_\beta^{(i)} | \mu, \sigma).$$

Полученная оценка вероятности $P(\tau_a^{(1)}, \tau_\beta^{(1)}, \tau_a^{(2)}, \tau_\beta^{(2)}, \dots, \tau_a^{(N)}, \tau_\beta^{(N)} | \mu, \sigma)$ является функцией правдоподобия для данной задачи. Ее максимизация относительно неизвестных значений параметров позволяет найти такое распределение, которое наилучшим способом описывает данные наблюдений.

Заметим, что в вычислениях удобнее искать не максимум функции P , а минимум логарифма этой функции с обратным знаком, т. е. функции L_2 :

$$L_2 = -\ln(P(\tau_a^{(1)}, \tau_\beta^{(1)}, \tau_a^{(2)}, \tau_\beta^{(2)}, \dots, \tau_a^{(N)}, \tau_\beta^{(N)} | \mu, \sigma)),$$

или, раскрывая логарифм,

$$L_2 = N \ln(\sigma) + \frac{1}{2\sigma^2} \sum_{i=1}^N (\tau_\beta^{(i)} - \tau_a^{(i)} - \mu)^2.$$

Для обеспечения условия, что переменные $\tau_a^{(i)}$ и $\tau_\beta^{(i)}$ принадлежат известным из наблюдений временным интервалам: $\tau_a^{(i)} \in [\tau_{a1}^{(i)}, \tau_{a2}^{(i)}]$ и $\tau_\beta^{(i)} \in [\tau_{\beta 1}^{(i)}, \tau_{\beta 2}^{(i)}]$, добавим к функции L_2 регуляризационный член L_{req} вида

$$L_{\text{req}} = \frac{C_{\text{req}}}{2} \left[\begin{aligned} & \sum_{i=1}^N (\tau_a^{(i)} - \tau_{a1}^{(i)})^2, \text{ if } \tau_a^{(i)} < \tau_{a1}^{(i)} \\ & \sum_{i=1}^N (\tau_a^{(i)} - \tau_{a2}^{(i)})^2, \text{ if } \tau_a^{(i)} > \tau_{a2}^{(i)} \\ & 0, \text{ otherwise} \end{aligned} \right] + \left[\begin{aligned} & \sum_{i=1}^N (\tau_\beta^{(i)} - \tau_{\beta 1}^{(i)})^2, \text{ if } \tau_\beta^{(i)} < \tau_{\beta 1}^{(i)} \\ & \sum_{i=1}^N (\tau_\beta^{(i)} - \tau_{\beta 2}^{(i)})^2, \text{ if } \tau_\beta^{(i)} > \tau_{\beta 2}^{(i)} \\ & 0, \text{ otherwise} \end{aligned} \right],$$

где коэффициент регуляризации $C_{\text{req}} > 0$ является произвольным положительным вещественным числом. Регуляризационный член L_{req} не влияет на значение целевой функции $L = L_2 + L_{\text{req}}$, если все коэффициенты $\tau_a^{(i)}$ и $\tau_\beta^{(i)}$ удовлетворяют необходимым условиям, однако за выход переменных из заданных диапазонов налагает на нее «штраф» $\frac{1}{2} C_{\text{req}} \Delta \tau_i^2$, квадратично зависящий от «степени нарушения» $\Delta \tau_i^2$.

Аргументы $\{\tau_a^{(1)}, \tau_\beta^{(1)}, \tau_a^{(2)}, \tau_\beta^{(2)}, \dots, \tau_a^{(N)}, \tau_\beta^{(N)}, \mu, \sigma\}$, при которых функция L , называемая также функцией потерь, достигает минимума, являются решением данной задачи:

$$\{\tau_a^{(1)}, \tau_\beta^{(1)}, \tau_a^{(2)}, \tau_\beta^{(2)}, \dots, \tau_a^{(N)}, \tau_\beta^{(N)}, \mu, \sigma\} = \operatorname{argmin}(L_2 + L_{\text{req}}).$$

Результаты и обсуждение

Особенности цветения

По результатам наших многолетних исследований структуры соцветий, порядка распускания в них цветков, продолжительности цветения отдельного цветка и соцветия в целом получены следующие характеристики видов.

Campanula bononiensis. Соцветие – закрытая или открытая фрондулезная кисть (см. рис. 1, а). Ветвление до осей 2-го порядка, на отдельных побегах возможно формирование единичных осей 3-го порядка в нижней части соцветия. Число узлов в зоне соцветия варьирует в пределах 15–80. Верхняя часть главной оси несет цветки только 1-го порядка (8–29 шт.). Далее по направлению вниз в узлах соцветия появляется по 1–5 боковых цветков. Форма кисти колосовидная за счет сильно удлинённой главной оси, коротких боковых осей (цветоножек) и сближенных узлов соцветия. В редких случаях отмечается развитие удлинённых боковых осей (до 16 см) в нижней части соцветия, несущих до 6–13 цветков или один верхушечный цветок. В первом случае парциальное соцветие может быть как закрытым, так и открытым. При развитии группы удлинённых паракладиев соцветие приобретает форму кистевидно-метельчатого. Цветение начинается в средней части или нижней трети соцветия и распространяется дивергентно, одновременно с ростом главной оси. Цветение многоцветковых паракладиев акропетальное. Распускание цветков дружное: максимум достигается спустя 3–5 дней от начала цветения; в фазу полного цветения, в зависимости от развитости соцветия, одновременно раскрыты 12–39 цветков. Продолжительность жизни одного цветка составляет 2–4 дня, продолжительность цветения побега – 15–25 дней.

Campanula sarmatica. Соцветие – закрытая однобокая фрондулезная кисть, простая или с ветвлением осей до 2-го порядка (см. рис. 1, б). В сложных кистях верхние 3–9 цветков 1-го порядка, ниже образуются боковые цветки в числе 1–2, затем в числе 3–5, т. е. наиболее развитые боковые оси (до 13.5 см длиной) расположены в нижней части соцветия. Последнее состоит из 6–19 узлов. Порядок цветения побега различный, часто базипетальный. Иногда цветение начинается с терминального цветка, сопровождаемого 3–4 цветками в нижней трети соцветия, далее идет дивергентно. На паракладиях порядок цветения смешанный. В целом цветение побега растянутое, при этом темпы распускания цветков в верхней половине соцветия могут существенно опережать их появление в нижней. Длительность жизни одного цветка составляет 2–4 дня, продолжительность цветения побега – около 15 дней.

Platycodon grandiflorus. Соцветие – закрытая фрондузная кисть с ветвлением осей до 2-го порядка (см. рис. 1, в). Число узлов соцветия варьирует в пределах 4–17. На главной оси до зоны ветвления развивается 2–5 цветков, на боковых осях их число не превышает 1–3. Порядок цветения всех осей побега базипетальный. Лишь на главной оси отмечается некоторое нарушение последовательности распускания, когда 1–3 цветка под терминальным отстают от нижерасположенных цветков. Характер распускания постепенный, при этом длительность жизни одного цветка составляет 7–10 дней, т. е. значительно больше, чем у видов *Campanula*. Это обуславливает продолжительное, около 1.5 месяца, цветение побега.

Некоторые показатели, характеризующие цветение и, следовательно, декоративные качества исследованных видов, приведены в табл. 1. Объем выборки для расчета параметров составлял от 10 до 50 измерений. Вариабельность большинства показателей высокая, особенно касающихся соцветий – их высоты и числа цветков, тогда как размеры цветков менее изменчивы.

Модели цветения побегов

Возможность построения структурно-динамических моделей цветения побегов основывается на метамерности организации последних и наличии устойчивых взаимосвязей между положением цветков в соцветии и временем их распускания. В силу высокой вариабельности всех признаков растений в процессе роста и развития, подобные модели неизбежно являются стохастическими, причем наблюдаемые повторяемости структуры в них описываются функциями распределения случайных величин, а

Table 1. Morphometric indices of flowering in species of the Campanulaceae family

Index	<i>C. bononiensis</i>		<i>C. sarmatica</i>		<i>P. grandiflorus</i>	
	$M \pm m$	lim (V, %)	$M \pm m$	lim (V, %)	$M \pm m$	lim (V, %)
Total shoot height, cm	111.7 ± 4.8	55–170 (28.8)	65.3 ± 2.3	36–90 (21.4)	49.7 ± 2.5	31–70 (21.5)
Inflorescence height, cm	39.0 ± 2.2	12–81 (38.7)	41.3 ± 2.7	15–73 (39.6)	16.4 ± 1.8	8–35 (47.2)
Flowers per inflorescence	112 ± 10	34–267 (51.1)	12 ± 1	6–25 (42.2)	9 ± 1	4–16 (42.9)
Corolla height, cm	1.72 ± 0.02	1.5–2.0 (8.2)	3.08 ± 0.11	2.5–3.5 (11.1)	5.28 ± 0.18	3.7–6.7 (14.7)
Corolla diameter, cm	1.74 ± 0.04	1.1–2.2 (15.3)	3.85 ± 0.07	3.4–4.1 (5.6)	7.00 ± 0.30	4.5–9.1 (17.9)

Table 2. Structural indices of shoots examined

Index	<i>C. bononiensis</i>	<i>C. sarmatica</i>	<i>P. grandiflorus</i>
	$M \pm \sigma$ [n]	$M \pm \sigma$ [n]	$M \pm \sigma$ [n]
n_1	44.0 ± 11.9	11.7 ± 8.2	12.3 ± 2.9
n_2	62.3 ± 29.6	15.7 ± 12.7	15.3 ± 6.2
k_1	2.3 ± 1.1 ⁺ [81]	2.0 ± 1.0 ⁺ [23]	1.6 ± 0.5 [28]
n_{infor}	13.0 ± 4.0	5.6 ± 1.2	1.7 ± 0.5
n_{parac}	30.8 ± 14.5	8.0 ± 5.7	11.7 ± 1.9
n_{single}	0.7 ± 0.9	0.3 ± 0.4	0.7 ± 0.5

Designations: n_1 , the number of flowers on the ascending axis (1st order); n_2 , number of flowers on 2nd-order axes; k_1 , mean number of flowers on 2nd-order axes; n_{infor} , mean number of flowers on the ascending axis to the inflorescence branching; n_{parac} , mean number of 2nd-order axes; n_{single} , mean number of flowers on the ascending axis below the inflorescence branching. For each index, values averaged over examined shoots are presented.

Table 3. Flowering-related indices of shoots examined

Index	<i>C. bononiensis</i>	<i>C. sarmatica</i>	<i>P. grandiflorus</i>
	$M \pm \sigma$ [n]	$M \pm \sigma$ [n]	$M \pm \sigma$ [n]
n_{start}	31.3 ± 5.1	8.7 ± 0.6	4.7 ± 0.2
w_{start}	11.3 ± 3.1	3.3 ± 1.7	2.0 ± 0.8
Δt_{term}	8.9 ± 4.8	-0.3 ± 0.4	-7.6 ± 3.4
Δt_{up}	14.0 ± 2.2	5.0 ± 3.6	9.4 ± 3.4
Δt_{down}	15.1 ± 3.4	3.8 ± 3.0	16.2 ± 3.4
Δt_2	13.0 ± 3.0	9.9 ± 2.1	26.8 ± 3.0
Δt_{flower}	3.7 ± 1.0 [324]	3.5 ± 0.5 [82]	6.9 ± 2.9 [84]
Δt_{bud}	5.4 ± 1.5 [202]	3.7 ± 0.5 [54]	13.2 ± 4.0 [70]

Designations: n_{start} , order number of the nonterminal flower that effloresced first; w_{start} , the number of flowers efflorescing concurrently with n_{start} ; Δt_{term} , time from the efflorescence of n_{start} to the start of the terminal flower efflorescence, a negative value indicates that the terminal flower effloresced first; Δt_{up} , time from the efflorescence of n_{start} to the efflorescence of the last flower on the ascending axis above the branching zone; Δt_{down} , time from the efflorescence of n_{start} to the efflorescence of the last flower on the ascending axis below the branching zone; Δt_2 , time from the efflorescence of the first flower on 2nd-order axes to the efflorescence of the last on the same axes; Δt_{flower} , mean lifetime of one flower; Δt_{bud} , mean duration of bud development. For each index, values averaged over examined shoots are presented.

взаимосвязи «положение цветка—время его распускания» — регрессионными зависимостями. Особое положение в соцветии занимает терминальный цветок, распускание которого не подчиняется закономерностям, отмеченным для остальных цветков, поэтому он учитывается в модели отдельно.

Параметры модели получены статистической обработкой имеющегося массива данных наблюдений (более 4300 контрольных точек) и представлены в виде пар $M \pm \sigma$ (среднее значение ± среднеквадратическое отклонение). Дополнительно для каждого параметра указано

Table 4. Regression parameters of shoots examined associated with flowering dynamics

Index	<i>C. bononiensis</i>	<i>C. sarmatica</i>	<i>P. grandiflorus</i>
	$M \pm \sigma$ [n]	$M \pm \sigma$ [n]	$M \pm \sigma$ [n]
a_{up}	0.78 ± 0.07 [74]	1.31 ± 0.03 [11]	2.31 ± 0.01 [7]
b_{up}	-0.68 ± 0.12 [74]	-1.32 ± 0.01 [11]	-2.27 ± 0.01 [7]
a_{down}	0.05 ± 0.08 [24]	0.25 ± 0.01 [13]	0.68 ± 0.15 [24]
b_{down}	0.86 ± 0.06 [24]	0.42 ± 0.01 [13]	0.41 ± 0.19 [24]
a_2	0.50 ± 0.15 [187]	0.57 ± 0.06 [40]	0.23 ± 0.17 [37]
b_2	-0.68 ± 0.04 [187]	-0.40 ± 0.15 [40]	0.26 ± 0.46 [37]

Designations: a , b , coefficients in the regression equation $t = a + bx$; a_{up} , b_{up} are coefficients of the regression equation describing the order of efflorescence on the ascending axis above the branching zone calculated with respect to n_{start} (Table 3); a_{down} , b_{down} , ditto, below the branching zone; a_2 , b_2 , coefficients of the regression equation describing the order of efflorescence on lateral axes calculated with respect to the start of efflorescence on the axis.

число точек n , использованных для их получения. Для тех параметров, при расчете которых было доступно не более трех точек, их число не указано. В табл. 2 и 3 для каждого признака учетного побега приведены параметры его функции плотности распределения, а в табл. 4 — набор коэффициентов a и b линейных регрессионных соотношений $t = a + bx$ для каждой взаимосвязи «положение цветка x —время его распускания t ». Параметры модели описывают:

- структуру соцветия учетного побега — число цветков на главной оси (1-го порядка), число цветков на боковых осях 2-го порядка (см. табл. 2);
- динамику цветения учетного побега — число и локализацию цветков, распускающихся первыми; период от начала цветения первых цветков до начала цветения последних в различных зонах соцветия; среднюю продолжительность жизни цветка (см. табл. 3);
- регрессионные отношения между временем распускания цветков на осях 1-го и 2-го порядков и их положением в соцветии (см. табл. 4).

При построении регрессионных зависимостей использовались относительные величины, как по положению цветков, так и по времени распускания: положение цветков на главной оси отсчитывалось от нетерминального цветка, зацветающего первым; положение цветков на осях 2-го порядка — от цветка на верхушке оси; время распускания цветков на главной оси — относительно времени распускания первого нетерминального цветка; время распускания цветков на осях 2-го порядка — от времени распускания цветка на верхушке соответствующей оси. Все коэффициенты регрессии получены при нормировании массивов точек к единичным интервалам по абсциссе и ординате. Используемые нормировки позволяют максимальным образом свести друг к другу данные с различных учетных побегов при заметном снижении дисперсии, которая остается неучтенной регрессионными прямыми. Коэффициенты детерминации (R^2), которые показывают долю учетной регрессионными прямыми дисперсии, для цветков на главной оси в зоне выше первого цветущего

нетерминального цветка равны $R_{up}^2 = \{0.742, 0.927, 0.774\}$; на них же, но в зоне ниже этого цветка $R_{down}^2 = \{0.880, 0.269, 0.386\}$; для цветков на осях 2-го порядка $R_2^2 = \{0.354, 0.200, 0.035\}$ – для *C. bononiensis*, *C. sarmatica* и *P. grandiflorus* соответственно. Все рассчитанные коэффициенты, за единственным исключением R_2^2 для *P. grandiflorus*, значимы по *t*-критерию Стьюдента. Значения коэффициентов детерминации показывают, что последовательность распускания цветков у всех исследованных видов только в верхней части соцветия с хорошей точностью подчиняется линейному соотношению, а в нижней части и для цветков 2-го порядка эти зависимости ослабевают (так, для *P. grandiflorus* зацветание цветков 2-го порядка хаотично).

Несмотря на то что часть учетных данных описывается асимметричными распределениями, в модели асимметричность не учитывается. Параметры модели, полученные из таких распределений, помечены символом «+». Дополнительно следует отметить наличие систематической ошибки в параметре Δt_{bud} (средняя продолжительность развития бутона) в силу неопределенности даты начала бутонизации.

Алгоритм генерации случайного модельного побега из функций распределения и регрессионных отношений состоит из следующих шагов:

- 1) генерация структуры соцветия – число цветков на оси 1-го порядка до зоны ветвления соцветия n_{inflor} и ниже этой зоны n_{single} , число осей 2-го порядка n_{parac} и цветков на каждой из них k_1 (единичные цветки на осях 3-го порядка не были учтены) согласно соответствующим распределениям;
- 2) генерация порядкового номера нетерминального цветка, зацветающего первым n_{start} , и числа цветков w_{start} , одновременно цветущих с ним;
- 3) для каждого цветка (сперва для всех цветков 1-го порядка, затем для цветков 2-го порядка):
 - а) генерация даты начала цветения t_{start} , что включает:
 - расчет относительного расстояния x до цветка, цветущего первым;
 - выбор регрессионного отношения в зависимости от зоны локализации;
 - получение допустимого диапазона и генерация случайной даты начала цветения t_{start} в этом диапазоне;
 - б) генерация продолжительности жизни Δt_{flower} ;
 - в) генерация продолжительности фазы бутонизации Δt_{bud} и установка даты ее начала путем обратного сдвига от даты начала цветения t_{start} ;
- 4) прохождение по циклу всех возможных дат развития побега и извлечение на каждую дату текущей фазы для каждого цветка (в случае неопределенности фазы для ранних дат считается, что бутон еще не сформировался, а для поздних дат – что он перешел в фазу завязывания плода).

Проверка адекватности полученной модели сделана путем сравнения кривых цветения, полученных из учетных данных и моделированием. Для моделирования использовались выборки из 1000 случайных модельных побегов. Размер выборки подбирали таким, чтобы обеспечить повторяемость характера кривых цветения, построенных на разных выборках. Набор данных, необходимых для

построения диаграмм и схем цветения (массив записей, определяющий локализацию каждого цветка на побеге и на каждую дату – фазу его развития), получался усреднением. Кривые цветения получены суммированием числа раскрытых цветков на каждую дату. Результаты расчетов для *C. bononiensis*, *C. sarmatica* и *P. grandiflorus*, включая также для сравнения результаты наблюдений учетных побегов, представлены на рис. 2–4.

На всех рисунках для диаграмм и кривых цветения используется единая ось абсцисс, на которой указано время в днях от начала цветения побега. Кривые цветения привязаны к левой оси ординат, показывают число открытых цветков n_t на заданную дату и получены сглаживанием с помощью кубических сплайнов. Диаграммы привязаны к правой оси ординат и указывают диапазоны дат цветения каждого цветка. Значения на правой оси ординат, обозначающие номера цветков, возрастают в направлении сверху вниз, поскольку их нумерация начинается от терминального цветка. Начало цветения t_s отмечается кружком, а его продолжительность Δt – отрезком соответствующей длины. Цветки, локализованные на побегах 1-го и 2-го порядков, дополнительно различаются с помощью верхнего индекса $i = \{1, 2\}$. Цветки, локализованные на побегах 2-го порядка, привязаны по оси ординат к соответствующему номеру цветка 1-го порядка. В правой части рис. 2–4 приведены схемы соцветий тех же побегов в динамике цветения: a – начало, b – полное, c – конец. В левой части рисунков сделана привязка фаз цветения по датам к кривым цветения. Схемы соцветий используются для визуализации результатов наблюдений и данных, сгенерированных моделью. Усреднение данных для модельного побега приводит к снижению уровня детализации кривых цветения.

C. bononiensis (рис. 2). Наблюдается качественное совпадение диаграмм и кривых цветения для учетного и модельного побегов с коэффициентом корреляции между кривыми цветения 0.83. Общий характер кривой цветения – один несимметричный пик с уширением (до 3 дней) с левой стороны. Уширение обусловлено распусканием цветков, локализованных на главной оси соцветия. Пик достигается при одновременном распускании цветков в верхней и нижней частях главной оси и на боковых осях в средней части соцветия, где цветки 1-го порядка уже отцвели. При этом максимум цветения смещен к концу кривой; период от начала цветения до максимума равен 10 дням, а от максимума до конца цветения – 4.

C. sarmatica (рис. 3). Наблюдается качественное совпадение диаграмм и кривых цветения для учетного и модельного побегов с коэффициентом корреляции между кривыми цветения 0.77. Общий характер кривой цветения двухмодальный, причем первый пик обусловлен цветением главной оси, а второй – осей 2-го порядка. В случае простой кисти кривая цветения будет одновершинной. Распускание растянутое, поскольку цветки на боковых осях зацветают после того, как большая часть их на главной оси отцвела. Из-за отсутствия наложения пиков характер кривой цветения заметно отличается от таковой для *C. bononiensis*. Максимумы цветения не смещены, с равными промежутками (4 дня) от начала цветения до первого максимума, от первого максимума до второго

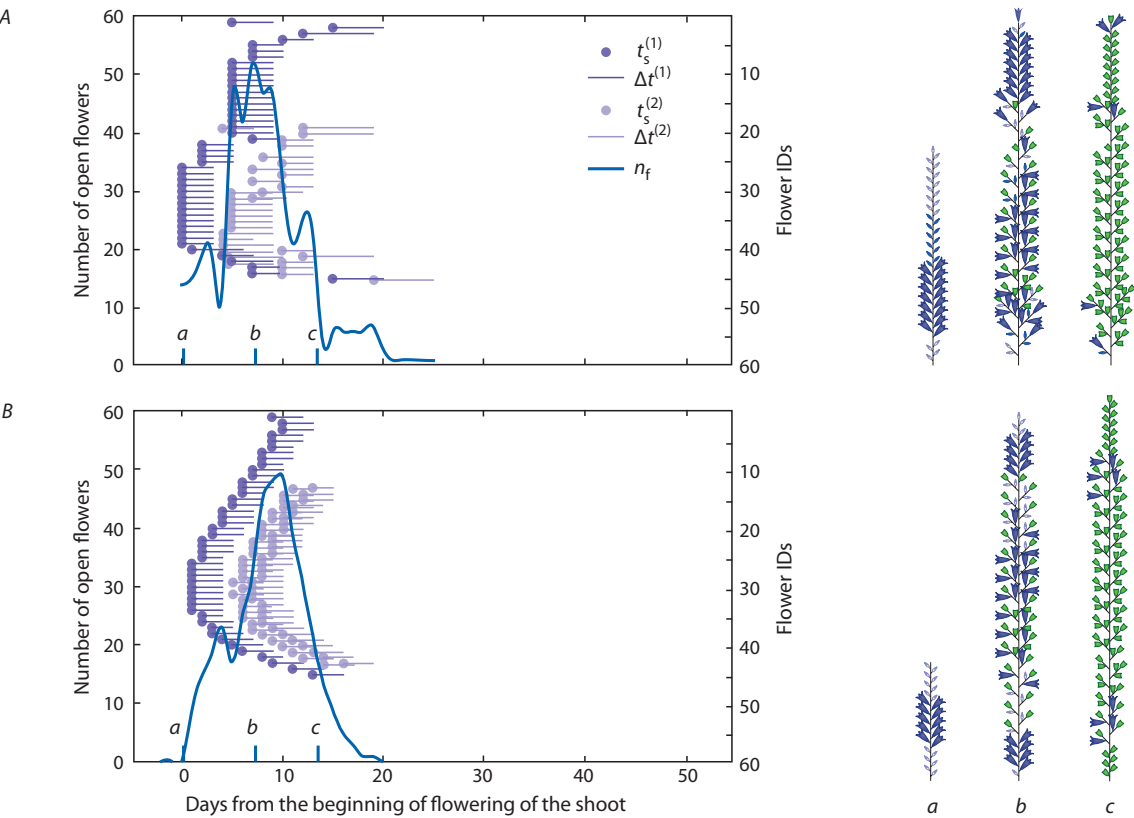


Fig. 2. Graphs and flowering curves (left), inflorescence schemes (right) of *C. bononiensis* for (A) an examined shoot and (B) a model shoot. Flowering phenophases: *a*, beginning; *b*, maximum; *c*, end.

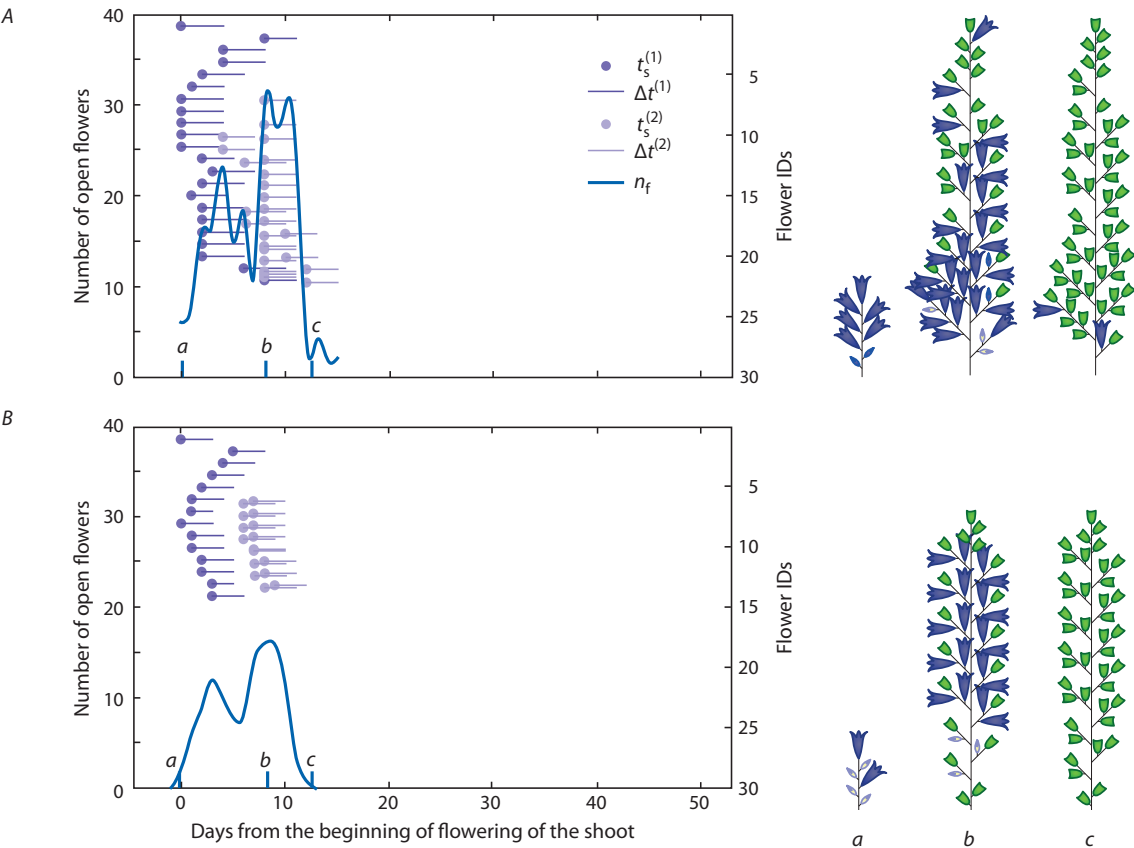


Fig. 3. Graphs and flowering curves (left), inflorescence schemes (right) of *C. sarmatica* for (A) an examined shoot and (B) a model shoot. Flowering phenophases: (*a*) beginning, (*b*) maximum, (*c*) end.

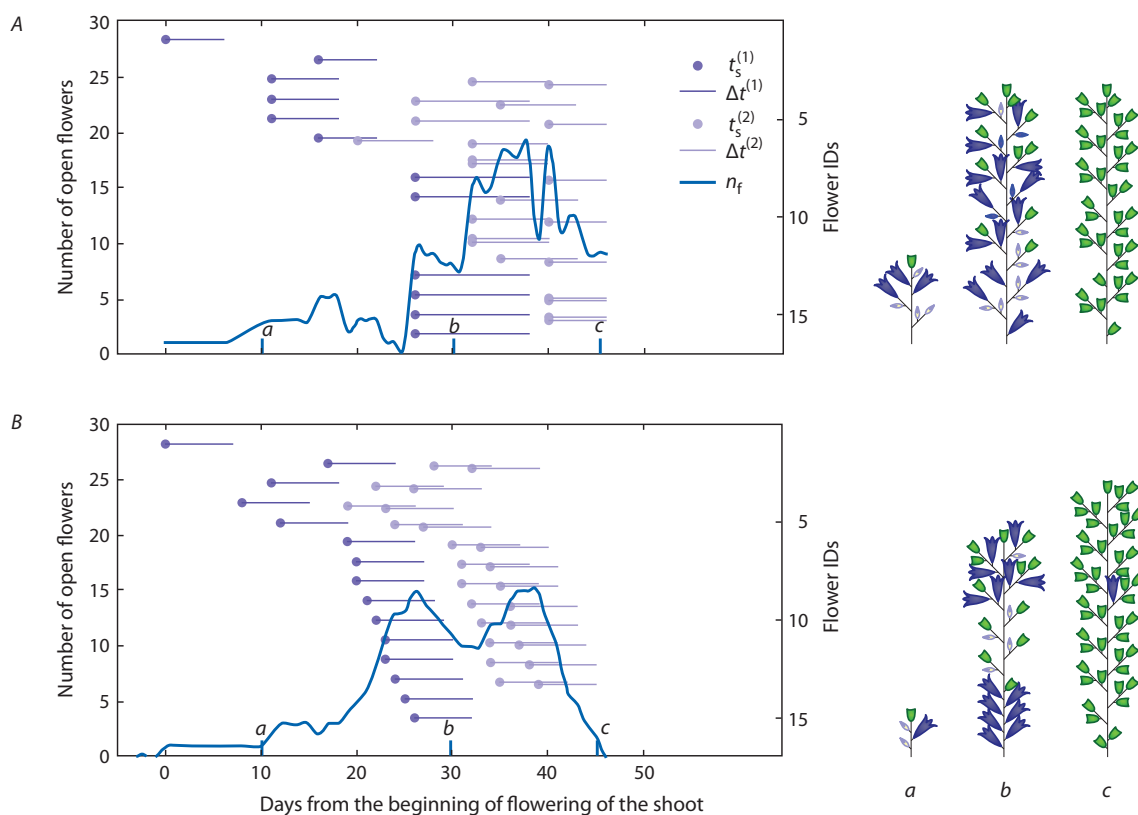


Fig. 4. Graphs and flowering curves (left), inflorescence schemes (right) of *P. grandiflorus* for (A) an examined shoot and (B) a model shoot. Flowering phenophases: (a) beginning, (b) maximum, (c) end.

и от второго максимума до конца цветения. Совпадение между структурами учетного и модельного побегов несколько хуже, чем у *C. bononiensis*. Не воспроизводится пропорция в числе цветков на осях 2-го порядка в верхней и нижней частях соцветия. Это связано с простотой модели, в которую не были включены регрессии, описывающие подобную зависимость.

P. grandiflorus (рис. 4). Наблюдается качественное совпадение диаграмм и кривых цветения для учетного и модельного побегов с коэффициентом корреляции 0.65. Общий характер кривой цветения, как и для *C. sarmatica*, двухмодальный. Первый пик обусловлен распусканием цветков 1-го порядка, второй – цветков на боковых осях. В отличие от *C. sarmatica*, отмечается сильная задержка цветения всего побега после распускания терминального цветка. Первый максимум смещен на 28 дней от начала цветения, период между пиками равен 12 дням, тогда как период от второго максимума до конца цветения составляет всего 4 дня.

Заключение

Исследована индивидуальная фенология цветения травянистых многолетних растений *Campanula bononiensis*, *C. sarmatica* и *Platycodon grandiflorus* в связи с особенностями структуры соцветий. Выявлены паттерны цветения видов, характеризующиеся фенологическими признаками (время и продолжительность цветения, длительность жизни отдельного цветка) и структурными (степень ветвления соцветия, длина боковых осей, число цветков, порядок

их распускания). С использованием этих параметров построены компьютерные модели цветения структурной единицы особи – монокарпического побега. Основанием для построения таких моделей являются, во-первых, метамерность побега и его флоральной зоны, которая описывается функциями распределения случайных величин (стохастически); во-вторых, наличие устойчивых взаимосвязей между положением цветков в соцветии и временем их распускания, описываемое регрессионными зависимостями.

Созданные на базе реальных данных модели с естественной вариабельностью воспроизводят картину цветения побегов и могут быть расширены. Например, возможно моделирование цветения группы особей (популяции) при проектировании декоративных композиций путем генерации множества побегов и различных дат начала цветения для них. На основании сгенерированных схем соцветий с использованием программ визуализации возможно построение баз данных синтетических изображений, которые могут применяться для ряда задач, в том числе для обучения нейронных сетей в автоматизированных системах фенотипирования растений, основанных на распознавании образов. Кривые цветения отражают эндогенную ритмику этого процесса у исследованных видов, но реализованную при адаптации к конкретным экологическим условиям, и потому могут рассматриваться как новый фенотипический признак для описания биоморф. Используемые в работе методические подходы применимы для построения моделей цветения других

полезных растений в рамках изучения и сохранения биоразнообразия.

Acknowledgements

The study was performed with materials from the Bioresource Scientific Collection of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the RAS, Unique Research Facility "Field and Greenhouse Collections of Living Plants", USU 440534. The work was supported by State Budgeted Projects 0312-2016-0003 and 0324-2018-0017.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Список литературы / References

- Афонников Д.А., Генаев М.А., Дорошков А.В., Комышев Е.Г., Пшеничникова Т.А. Методы высокопроизводительного фенотипирования растений для массовых селекционно-генетических экспериментов. *Генетика*. 2016;52(7):788-803. DOI 10.7868/S001667581607002X. [Afonnikov D.A., Genaev M.A., Doroshkov A.V., Komyshev E.G., Pshenichnikova T.A. Methods of high-throughput plant phenotyping for large-scale breeding and genetic experiments. *Russ. J. Genet.* 2016;52(7):688-701. DOI 10.1134/S1022795416070024.]
- Балобанова Н.П. Вариабельность распускания соцветий некоторых представителей семейства Campanulaceae Juss. *Естеств. и техн. науки*. 2017;10(112):11-14. [Balobanova N.P. The variability of inflorescence opening in some representatives of the Campanulaceae family. *Estestvennyye i Tekhnicheskie Nauki = Natural and Technical Sciences*. 2017;10(112):11-14. (in Russian)]
- Викторов В.П. Морфология и основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (Campanulaceae). *Ботан. журн.* 2000;4(85):80-90. [Viktorov V.P. Morphology and the main directions of the evolution of inflorescences in the *Campanula* (Campanulaceae) genus. *Botanicheskii Zhurnal = Journal of Botany*. 2000;4(85):80-90. (in Russian)]
- Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Жмылева А.П. Вторичное цветение: индукция и нарушения развития. *Журн. общ. биологии*. 2009;70(3):262-272. [Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A., Zhmyleva A.P. Secondary flowering: induction and development abnormalities. *Zhurnal Obshchey Biologii = Journal of General Biology*. 2009;70(3):262-272. (in Russian)]
- Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. М.: Наука, 1978. [Zaitsev G.N. Phenology of Herbaceous Perennials. Moscow: Nauka Publ., 1978. (in Russian)]
- Кузнецова Т.В., Прякина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. [Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. Inflorescences: Morphological Classification. St. Petersburg, 1992. (in Russian)]
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: Обзор проблемы. М.: Наука, 1981. [Levina R.E. Reproductive Biology of Seed Plants: a Review. Moscow: Nauka Publ., 1981. (in Russian)]
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Hippuridaceae–Lobeliaceae. Отв. ред. П.Д. Соколов. СПб.: Наука, 1991. [Sokolov P.D. (Ed.). Plant Resources of the USSR: Flowering Plants, Chemical Composition and Use. Families Hippuridaceae–Lobeliaceae. St. Petersburg: Nauka Publ., 1991. (in Russian)]
- Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений. *Ботан. журн.* 1966;51(7):923-938. [Serebryakov I.G. The ratio of internal and external factors in the annual rhythm of plant development. *Botanicheskii Zhurnal = Journal of Botany*. 1966;51(7):923-938. (in Russian)]
- Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. [Fedorov Al.A., Artyushenko Z.T. Atlas on the Descriptive Morphology of Higher Plants: Inflorescence. Leningrad: Nauka Publ., 1979. (in Russian)]
- Фомина Т.И. Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012. [Fomina T.I. Biological Features of Ornamental Plants of the Natural Flora in Western Siberia. Novosibirsk: Geo Publ., 2012. (in Russian)]
- Халипова Г.И. Колокольчики. М.: АСТ, 2005. [Khalipova G.I. Bellflowers. Moscow: AST Publ., 2005. (in Russian)]
- Ausin I., Alonso-Blanco C., Martinez-Zapater J.-M. Environmental regulation of flowering. *Int. J. Dev. Biol.* 2005;49:689-705. DOI 10.1387/ijdb.052022ia.
- Blionis G.J., Halley J.M., Vokou D. Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olympus, Greece. *Ecography*. 2001;24:696-706.
- Carranza-Rojas J., Goeau H., Bonnet P., Mata-Montero E., Joly A. Going deeper in the automated identification of herbarium specimens. *BMC Evol. Biol.* 2017;17:181. DOI 10.1186/s12862-017-1014-z.
- Chuine I., Cour P., Rousseau D.D. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. *Plant Cell Environ.* 1998;21:455-466.
- Clark R.M., Thompson R. Estimation and comparison of flowering curves. *Plant Ecol. Divers.* 2011;4(2-3):189-200. DOI 10.1080/17550874.2011.580382.
- Deussen O., Hanrahan P., Lintermann B., Mëch R., Pharr M., Prusinkiewicz P. Realistic modeling and rendering of plant ecosystems. *Proc. of the 25th Annual Conf. on Computer Graphics and Interactive Techniques SIGGRAPH '98*. Orlando, USA, 19–24 July, 1998;275-286. DOI 10.1145/280814.280898.
- Erwin J. Factors affecting flowering in ornamental plants. In: Anderson N.O. (Ed.) *Flower Breeding and Genetics (Issues, Challenges and Opportunities for the 21st Century)*. Springer, 2007;7-48.
- Fomina T. Biomorphological peculiarities of flowering of some *Campanula* L. species under the culture. *Proc. of the 9th Int. Conf. of Horticulture*. Lednice, Czech Republic, 3–6 Sept. 2001;2:434-437.
- Galassi M., Davies J., Theiler J., Gough B., Jungman G., Alken P., Booth M., Rossi F., Ulerich R. GNU scientific library reference manual (3rd ed.). 2009. <http://www.gnu.org/software/gsl/>
- Ijiri T., Owada S., Okabe M., Igarashi T. Floral diagrams and inflorescences: Interactive flower modeling using botanical structural constraints. *ACM Trans. Graph.* 2005;24(3):720-726. DOI 10.1145/1073204.1073253.
- Li L., Zhang Q., Huang D. A review of imaging techniques for plant phenotyping. *Sensors*. 2014;14(11):20078-20111. DOI 10.3390/s141120078.
- Neubert B., Franken T., Deussen O. Approximate image-based tree-modeling using particle flows. *ACM Trans. Graph.* 2007;26:3-8. DOI 10.1145/1276377.1276487.
- Normand F., Habib R., Chadoeuf J. A stochastic flowering model describing an asynchronously flowering set of trees. *Ann. Bot.* 2002;90(3):405-415. DOI 10.1093/aob/mcf204.
- Osawa A., Shoemaker C.A., Stedinger J.R. A stochastic model of balsam fir bud phenology utilizing maximum likelihood parameter estimation. *Forest Sci.* 1983;29(3):478-490.
- Primack R.B. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. In: White J. (Ed.) *The Population Structure of Vegetation. Handbook of Vegetation Science*. Vol 3. Springer, Dordrecht, 1985;571-593. DOI 10.1007/978-94-009-5500-4_24.
- Prusinkiewicz P., Hammel M., Mjolsness E. Animation of plant development. *Proc. of SIGGRAPH 93*. Anaheim, California, 1–6 August. 1993;351-360.
- Rathke B., Lacey E.P. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1985;16:179-214.

- Scariot V., Seglie L., Gaiano W., Devecchi M. Evaluation of European native bluebells for sustainable floriculture. *Acta Hort.* 2012;937:273-279. DOI 10.17660/ActaHortic. 2012.937.33.
- Tantau T. The TikZ and PGF packages. Manual for version 2.10. 2010. <http://sourceforge.net/projects/pgf>
- Ubbens J., Cieslak M., Prusinkiewicz P., Stavness I. The use of plant models in deep learning: an application to leaf counting in rosette plants. *Plant Methods.* 2018;14:6. DOI 10.1186/s13007-018-0273-z.
- Williams T., Kelley C. Gnuplot 4.6: an interactive plotting program. 2013. <http://gnuplot.sourceforge.net>
- Zhang C., Gao H., Cousins J.Z.A., Pumphrey M.O., Sankaran S. 3D robotic system development for high-throughput crop phenotyping. *IFAC-PapersOnLine.* 2016;49(16):242-247. DOI 10.1016/j.ifacol. 2016.10.045.
- Zhang C., Ye M., Fu B., Yang R. Data-driven flower petal modeling with botany priors. *Proc. of the IEEE Conf. on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR).* Columbus, USA, 23–28 June. 2014;636-643.
- Zheng Q., Fan X., Gong M., Sharf A., Deussen O., Huang H. 4D reconstruction of blooming flowers. *Comput. Graph. World.* 2017; 36(6):405-417. DOI 10.1111/cgf.12989.

ORCID ID

E.S. Fomin orcid.org/0000-0002-2625-8427

T.I. Fomina orcid.org/0000-0003-4724-2480