

УДК 582.623 DOI 10.21685/2500-0578-2022-4-1

СТРУКТУРА КРОНЫ ИВЫ ПРИЗЕМИСТОЙ РАЗЛИЧНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

О. И. Недосеко¹, М. В. Костина²¹ Арзамасский филиал ННГУ им. Н. И. Лобачевского, Арзамас, Россия
nedoseko@bk.ru² Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия;
МПГУ, Москва, Россия
mv.kostina@mpgu.su

Аннотация. Актуальность и цели. Бореальные виды ив еще недостаточно исследованы с позиций онтогенеза и структурно-функциональной организации крон взрослых особей. Проанализировано формирование структурно-функциональной организации особей *S. starkeana* различных жизненных форм с позиций концепции модульной организации растений, архитектурных моделей и концепции плана организации кроны. **Материалы и методы.** Для выделения онтогенетических состояний использована общепризнанная классификация. В основе классификации побегов и побеговых систем кроны использованы три признака: длина междоузлий, составляющих побег; возраст побега; наличие ветвления. Архитектурный модуль выделен в соответствии с разработанной ранее методикой. **Результаты и выводы.** При детальном изучении онтогенеза ивы приземистой установлено, что для нее характерна морфологическая поливариантность развития, в результате которой во взрослом состоянии формируются 4 жизненные формы: эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник, деревце, низкий длиннооксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник. Они произрастают в разных экологических условиях и отличаются различными качественными и количественными характеристиками. В кроне ивы приземистой выделены модули: 1 – метамер, 2 – одноосный побег, 3 – трехлетняя побеговая система (архитектурный модуль), 4 – ветвь от ствола, 5 – крона в целом. В составе кроны изучены 7 основных вариантов вегетативных побегов и двуэтапно-оппадающие вегетативно-генеративные побеги. В составе годовичного вегетативного побега выделены 7 вариантов метамеров, различающихся структурно и функционально. В качестве основной структурной единицы побеговой системы выделена трехлетняя побеговая система (ТПС), и на ее основе с учетом 3 признаков выделен архитектурный модуль. При выделении типов ТПС проведено соотношение иерархического и полиархического конструктивных планов организации кроны. В ходе работы было выявлено, что архитектурные модули имеют гендерные отличия, проявляющиеся в большей степени разветвленности и большем числе годовичных ассимилирующих побегов у женских особей, что обусловлено преобладанием у них полиархического плана организации.

Ключевые слова: *Salix starkeana*, онтогенез, крона, побеги, метамеры, трехлетняя побеговая система, архитектурный модуль, иерархический и полиархический план организации

Для цитирования: Недосеко О. И., Костина М. В. Структура кроны ивы приземистой различных жизненных форм // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2022. Vol. 7 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-4-1>

STRUCTURE OF THE PRAIRIE WILLOW CROWN OF DIFFERENT LIFE FORMS

O.I. Nedoseko¹, M.V. Kostina²¹ Arzamas branch of the UNN N. I. Lobachevsky, Arzamas, Russia
nedoseko@bk.ru² Sevastopol State University, Sevastopol, Russia;
Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russia
mv.kostina@mpgu.su

Abstract. Background. Boreal species of willows have not yet been sufficiently studied from the standpoint of ontogeny and the structural and functional organization of the crowns of adult individuals. The formation of the structural and functional organization of *S. starkeana* individuals of various life forms is analyzed from the stand-

point of the concept of modular plant organization, architectural models, and the concept of the crown organization plan. *Materials and methods.* To identify ontogenetic states, a generally recognized classification was used. The classification of shoots and shoot systems of the crown is based on three features: the length of the internodes that make up the shoot; shoot age; the presence of branching. Architectural module is highlighted in accordance with the previously developed methodology. *Results and conclusions.* In a detailed study of the ontogenesis of the prairie willow, it was found that it is characterized by morphological polyvariance of development, as a result of which four life forms are formed in the adult state: epigeogenic-geoxyl and hypogeogenic-geoxyl shrub, tree, low long-xylorizome hypogeogenic-geoxyl shrub. They grow in different ecological conditions and differ in different qualitative and quantitative characteristics. Modules were identified in the crown of the prairie willow: 1 – metamer, 2 – uniaxial shoot, 3 – three-year shoot system (architectural module), 4 – branch from the trunk, 5 – crown as a whole. As part of the crown, seven main variants of vegetative shoots and two-stage-falling vegetative-generative shoots were studied. As part of the one-year vegetative shoot, seven variants of metamers were identified, differing structurally and functionally. As the main structural unit of the shoot system, a three-year shoot system was singled out, and on its basis, taking into account three features, an architectural module was selected. When singling out the types of three-year shoot systems, a correlation was made between the hierarchical and polyarchic constructive plans for the organization of the crown. In the course of the work, it was revealed that the architectural modules have gender differences, manifested in a greater degree of branching and a greater number of one-year assimilating shoots in females, which is due to the predominance of their polyarchic organization plan.

Keywords: *Salix starkeana*, ontogenesis, crown, shoots, metameres, three-year shoot system, architectural module, hierarchical and polyarchic organization plan

For citation: Nedoseko O.I., Kostina M.V. Structure of the prairie willow crown of different life forms // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2022. Vol. 7 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-4-1>

По мнению М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1], дерево в надземной сфере состоит из двух основных частей: ствола и кроны. Ствол – постоянная и важнейшая часть кроны, ее начало, выполняет функцию освоения воздушного пространства, механическую, проводящую, фотосинтезирующую и генеративную. По мере формирования кроны происходит отдаление от ствола части кроны, выполняющей ассимиляционно-генеративные функции, а также распространение механических функций от ствола к периферии.

В литературных источниках нет единого подхода к определению понятия кроны. Так, по определению А. А. Федорова и др. [2], крона – это сумма ветвей. По мнению М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова [1, 3], крона – неразрывное единство ствола и ветвей. Авторы считают, что крона состоит из ярусов, а ствол состоит из производных метамеров ярусов. По нашему мнению, крона – это совокупность ветвей различного порядка, отходящая от ствола. Это определение используется в данной работе для изучения структуры кроны ив.

Конструкцию кроны деревьев изучали многие авторы [4–20].

В конце XX в. активное развитие получило направление биоморфологии по изучению модульной организации растений [21–29]. Итогом исследования изучения стало учение об архитектурных моделях (Halle, Oldeman, 1970; Halle et al., 1978). С конца XX в. в работах отечественных авторов чаще используется термин «модуль», поскольку это понятие кроме струк-

турных особенностей включает ритмичность и периодичность образования структурных элементов тела растения. Модульную организацию древесных растений изучали многие авторы [1, 3, 21–28, 30–46].

С. Édelin (1991) предложил «Концепцию плана организации кроны». Было показано, что у одних видов в течение всего онтогенеза реализуется только иерархический или только полиархический план, а у других видов происходит чередование иерархического и полиархического планов. При реализации иерархического плана дифференциация растущих побегов с выделением лидирующей оси (ствола) сохраняется на протяжении большей части онтогенеза дерева. Ствол является самой мощной и долгоживущей осью в побеговой системе дерева. При полиархическом плане организации принцип соподчинения нарушается, поскольку лидирующая ось постоянно раздваивается с образованием осей, равноценных как по силе развития, так и по функциональной роли.

В работах некоторых авторов показано, что у большинства растений соцветия встраиваются в многолетнюю побеговую систему, определяя тем самым своеобразие конструкции. В связи с этим соцветия стали изучать как часть побеговой системы растения [47–54].

Модульную организацию ив секции *Incu-baseae* исследовала И. А. Гетманец [42].

В качестве основной структурной единицы ив И. А. Гетманец [43] рассматривает двулетнюю побеговую систему, которая соответству-

ет элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И. С. Антоновой [55] в кроне деревьев. В состав двулетней побеговой системы (трехосной системы) входят побеги последнего года вегетации и побег предыдущего года. По нашему мнению, основной структурной единицей у ив правильнее считать трехлетнюю побеговую систему (ТПС), которая состоит из трехлетнего, двулетнего (одного или нескольких) и годовичных побегов [56–61]. В трехлетних побеговых модулях по сравнению с двулетними можно более подробно проанализировать дальнейшую судьбу побегов нарастания, так как конструктивные признаки определяются более долговечными осевыми органами растения [3]. По мнению Н. А. Гашевой [56], трехлетнюю побеговую систему, как четырех- и пятилетние системы можно рассматривать как «типичную ветвь», характеризующую особь. Использование у ив более взрослых побеговых систем (4-, 5-летних) достаточно проблематично из-за вырванной ломкости ветвей. Поэтому ТПС – конструктивная единица, которая хорошо выделяется в кроне всех изученных видов и позволяет выявить многие особенности организации побеговых систем: особенности нарастания и ветвления, расположения вегетативных и генеративных побегов, последствия внутриветвистого ветвления, степень отмирания элементов побеговой системы и связанную с этим показателем динамику пробуждения спящих почек. Данное положение не идет в разрез с традиционным подходом, а дополняет его, так как по мнению И. С. Антоновой [62], при градации элементов описания крон древесных растений необходимо учитывать подуровень эпсисона – результат многолетнего развития двулетних побеговых систем.

Учитывая это положение, в данной работе мы выделяем следующие модули: 1 – метамер, 2 – одноосный побег, 3 – трехлетняя побеговая система (архитектурный модуль), 4 – ветвь от ствола, 5 – крона в целом.

В качестве объекта исследования выбрана *S. starkeana* Willd. – наиболее «лесной» вид среди бореальных видов ив. Она относится к европейско-западносибирскому элементу европейского и евроазиатского бореального типа ареала [63]. По экологической классификации А. К. Скворцова ива приземистая относится к неаллювиальным видам, так как может произрастать на разнообразном субстрате и часто мирится с застойным увлажнением.

Цель работы: анализ формирования структурно-функциональной организации кроны особей ивы приземистой различных жизненных форм с позиций концепции модульной органи-

зации растений, архитектурных моделей и концепции плана организации кроны.

Задачи.

1. Выявить поливариантность развития особей ивы приземистой в разных экологических условиях.

2. Выявить разнообразие вегетативных побегов и побеговых систем особей ивы приземистой разных жизненных форм.

3. Изучить генеративные побеги ивы приземистой и их положение в структуре архитектурного модуля.

4. Выявить соотношение иерархического и полиархического планов организации в трехлетних побеговых системах у особей разного пола.

Методика исследования

Полевой материал собран в течение 2006–2010 гг. в нескольких районах Нижегородской области: на заболоченной опушке молодого соснового леса в окрестностях с. Ковакса Арзамасского района; на просеке увлажненного участка березового леса вблизи с. Троицкое-1 Вадского района; на заболоченном участке березового леса около д. Пиявочное Арзамасского района; в сосновом лесу вблизи о. л. «Золотой колос» Арзамасского района; на склонах оврага в березовом лесу около д. Саблуково Арзамасского района; на окраинах осоковых и сфагновых болот в окрестностях с. Ковакса Арзамасского района.

Для выделения и характеристики онтогенетических состояний использована классификация Т. А. Работнова [64], дополненная А. А. Урановым [65] и другими авторами (табл. 1).

В основе классификации побегов и побеговых систем кроны видов ив использованы три признака: длина междоузлий, составляющих побег; возраст побега; наличие ветвления [68, 69]. По разработанной ранее методике [69] у средневозрастных генеративных растений изучен качественный и количественный состав побегов и побеговых систем в разных частях кроны. Для этого подробно зарисованы и исследованы модельные ветки кроны, в верхней, средней и нижней ее части. У особей низких кустарников, чья крона не делится на части, детально были зарисованы скелетные оси (стволики). Для каждой модельной ветки или скелетной оси подсчитано число побегов каждого варианта и определено их соотношение. Всего проанализировано более 1000 побегов.

Таблица 1

Периодизация онтогенеза деревьев и кустарников [66, 67]

Table 1

Periodization of the ontogeny of trees and shrubs [66, 67]

Онтогенетический период	Онтогенетическое состояние	Индекс
1. Латентный	(1) Семя	<i>se</i>
2. Прегенеративный	(2) Проросток	<i>p</i>
	(3) Ювенильное	<i>j</i>
	(4) Имматурное	<i>im</i>
	(5) Виргинильное	<i>v</i>
3. Генеративный	(6) Молодое	<i>gl</i>
	(7) Средневозрастное	<i>g2</i>
	(8) Старое	<i>g3</i>
4. Постгенеративный	(9) Сенильное	<i>s</i>

Для изучения архитектурных модулей рода *Salix* разработана авторская методика изучения ТПС молодых генеративных особей. Изучение трехлетних побеговых систем проведено отдельно у женских и мужских особей, что позволило выявить гендерные отличия в структурной организации их крон. Всего изучено 10 молодых генеративных особей (по 5 особей женского и мужского пола, у которых изучалось по 2 скелетных оси) жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник высотой 1,3–1,8 м. Всего было исследовано 149 ТПС.

У каждой особи определено общее число ТПС (трехлетних веток) в кроне. У веток детально изучен ход роста по годам, при этом зафиксировано число трехлетних, двулетних и однолетних побегов, их длина, занумерованы узлы, от которых они отходили и подсчитано общее число узлов на побеге. Определено отношение числа двулетних побегов к числу трехлетних, на основании чего выделены типы ТПС, их процентное соотношение. Тип ТПС (архитектурный модуль) показывает соотношение числа двулетних побегов к числу трехлетних.

При выделении архитектурного модуля *S. starkeana* проведено соотношение иерархического и полиархического конструктивных планов организации кроны.

Результаты исследования

В литературных источниках некоторые авторы определяют жизненную форму *S. starkeana* как кустарник небольшой высоты до 3–4 м [63, 70]. В ходе наших исследований выявлено, что

в зрелом состоянии ива приземистая может формировать 4 жизненные формы: эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник, а также деревце и низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник. Они произрастают в разных экологических условиях и отличаются различными качественными и количественными характеристиками.

Полный онтогенез особей *S. starkeana* жизненных форм геоксильного кустарника описан ранее [71]. Начальные этапы онтогенеза (проросток, ювенильное онтогенетическое состояние) у особей всех жизненных форм протекают одинаково, отличия наступают с имматурного онтогенетического состояния (рис. 1).

Особь жизненной формы **эпигеогенно-геоксильный кустарник** растут на открытых участках увлажненных опушек соснового и березового лесов (местообитание № 1, 2).

Латентный период. При прорастании семян *S. starkeana* проростки появились уже через 10 ч, и на второй день их всхожесть была 80,5 %.

Проростки (p) развиваются на свободных от растительности влажных местообитаниях в июне. Семядольные листья нежно-зеленые, имеют округлую форму длиной до 1,3 мм, шириной до 1,0 мм (рис. 2). Первые два листа голые, ярко-зеленого цвета, зубчатые по краю, супротивные, широко-эллиптической формы: до 3 мм длины и 0,7 мм ширины. Последующие листья крупнее, очередные, на верхней стороне с бледно-фиолетовым оттенком. Помимо главного корня у таких растений на гипокотиле формируются придаточные корни.

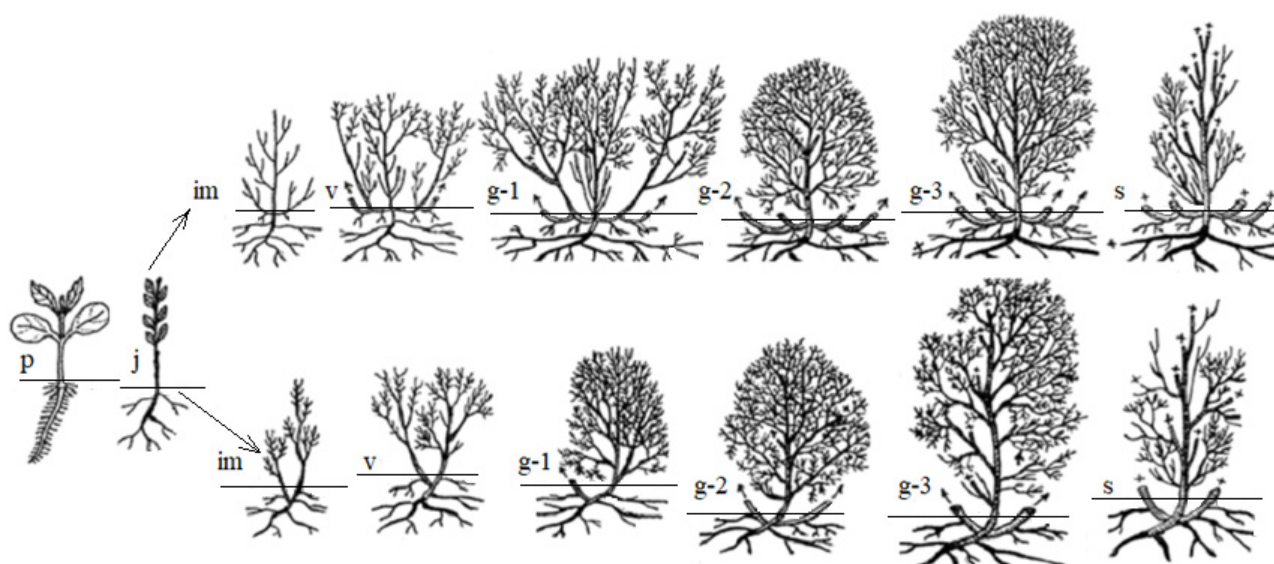


Рис. 1. Схема онтогенеза особей *S. starkeana* различных жизненных форм: верхняя строчка – эпигеогенно-геоксильный кустарник; нижняя строчка – гипогеогенно-геоксильный кустарник, стрелками показаны направления роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги; жизненные формы

Fig. 1. Scheme of the ontogeny of *S. starkeana* individuals of various life forms: the top line is an epigeogenic-geoxyl shrub; the bottom line is a hypogeogenic-geoxyl shrub, the arrows show the growth directions of skeletal axes, the crosses show dead shoots; life forms

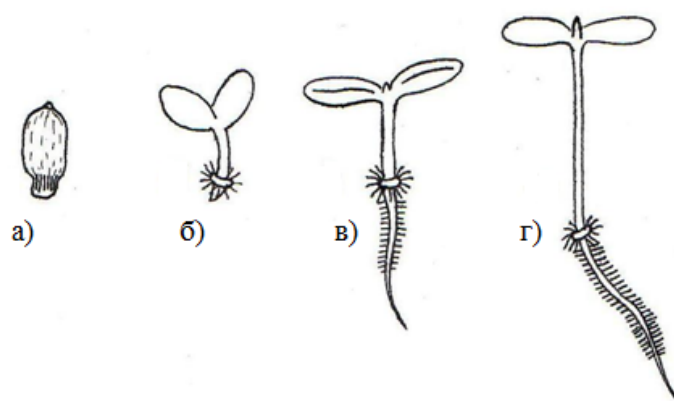


Рис. 2. Фазы прорастания семени и развития проростка *S. starkeana* при $t = 20\text{ }^{\circ}\text{C}$: а – внешний вид; б – через 24 ч после начала замачивания; в – через 68 ч; г – через 144 ч

Fig. 2. Phases of seed germination and seedling development of *S. starkeana* at $t = 20\text{ }^{\circ}\text{C}$: а – appearance; б – 24 hours after the start of soaking; в – after 68 hours; г – after 144 hours

Ювенильное онтогенетическое состояние (j).

Растения не ветвятся (рис. 1), нарастают моноподиально, если особи нормальной жизненности и симподиально, если особи пониженной жизненности. Листовые пластинки широко-эллиптические или обратно-яйцевидные заостренные, содержат до 4 пар боковых жилок: длиной до 2,2 см и шириной до 1,3–1,5 см. У таких растений четко виден главный корень, а также придаточные корни гипокотыля, которые втягивают базальную часть растений в почву, формируя ксилоризом.

В имматурном онтогенетическом состоянии (im) растения начинают куститься. Новые стволы формируются из надземных спящих

почек, расположенных на базальной части материнского стволика (рис. 1).

К концу этого состояния стволы саблевидно изгибаются в своей базальной части и втягиваются в субстрат с помощью придаточных корней.

В виргинильном онтогенетическом состоянии (v) из подземнорасположенных спящих почек нижних частей осей 2–3 порядка образуются побеги формирования. Из их спящих почек в дальнейшем также образуются стволы нового поколения. По мере полегания стволы на них образуются придаточные корни, которые ветвятся и растут горизонтально.

Так происходит формирование типичного эпигеогенно-геоксильного кустарника *S. starkeana* (см. рис. 1). Корневая система комбинированная с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках [72].

К старому генеративному онтогенетическому состоянию (g3) растения достигают максимальных размеров: у них до 25 стволиков с диаметром до 4,7 см, порядком ветвления до 9, диаметр общей кроны кустарника до 3,0 м. К концу онтогенетического состояния в центральной части куста отмирает материнский и последующие стволики. К концу этого онтогенетического состояния в корневой системе функционируют только придаточные корни, расположенные на ксилоризомах, все остальные отмирают.

Особь жизненной формы **гипогеогенно-геоксильный кустарник** растут в затенении на влажных участках березовых и сосновых лесов (местообитание № 3, 4).

Начало онтогенеза (проросток, ювенильное онтогенетическое состояние) проходит так же, как и у особой жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник (рис. 1). Отличия появляются в *im*- и *v*-онтогенетических состояниях.

В имматурном онтогенетическом состоянии из спящих почек, на ксилоризоме, образуются побеги формирования, дающие начало стволикам. Число стволиков, возникших в этом состоянии, не превышает 2, их диаметр до 0,25–0,4 см, диаметр общей кроны кустарника до 0,25–0,6 м. В течение онтогенеза число стволиков увеличивается незначительно.

К старому генеративному онтогенетическому состоянию (g3) кусты состоят из 4 стволиков, их диаметр 4–5,5 см, порядок ветвления побегов 8–9 (Недосеко, 2018). К концу этого состояния отмирают побеги последних лет жизни, в связи с чем порядок ветвления становится меньше (до 5–7), диаметр общей кроны кустарника 1,8–3,2 м. Из спящих почек на базальных участках стволиков образуются дочерние стволики, формирующие свою крону (рис. 1). В корневой системе выражены процессы отмирания: к концу этого онтогенетического состояния живыми останутся придаточные корни, расположенные на подземных стеблях.

Жизненная форма деревце *S. starkeana*

Такая жизненная форма встречается один раз на склоне оврага в сухом березовом лесу (местообитание № 5) (рис. 3). Это средневозрастная генеративная особь, достигает высоты 2,4 м, ее возраст 20 лет. Диаметр ее стволика 3 см, крона диаметром 1,4 м начинается на высоте 45 см, порядок ветвления побегов в кроне

7–8, длина годовых приростов побегов нарастания 8–15 см. Из спящей почки стволика, расположенной на высоте 0,3 м над землей, развивается четырехлетний побег длиной 0,9 м. Листья длиной до 3,3–4,4 см и шириной до 2,1–2,7 см, содержат 7–8 пар боковых жилок. Корневая система поверхностно-стержнево-якорная [72]; радиус до 1,5 м, глубина проникновения до 65 см.

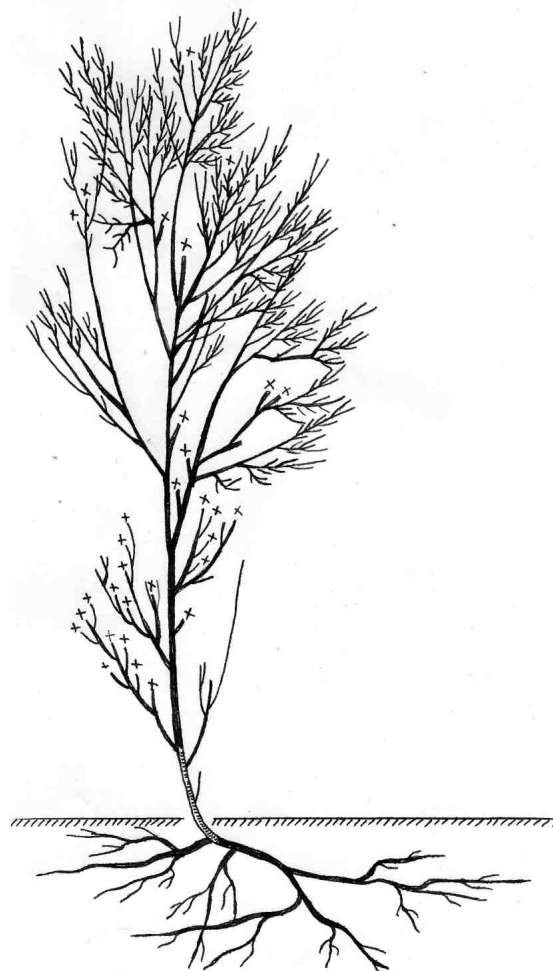


Рис. 3. Особь *S. starkeana* жизненной формы деревце: показаны крестиками отмершие побеги

Fig. 3. *S. starkeana* individual of a tree life form tree: dead shoots are shown by crosses

Особь жизненной формы **низкий длинно-ксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник** (рис. 4) произрастают на окраинах осоковых и сфагновых болот (местообитание № 6) при наличии верхнего яруса травяной и древесной растительности. Морфологически низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный куст имеет небольшое число основных скелетных осей примерно одинакового возраста, которые образуются на подземном ксилоризоме. Скелетные оси достигают высоты от 1,0–1,7 м, длительность их жизни 13–15 лет.

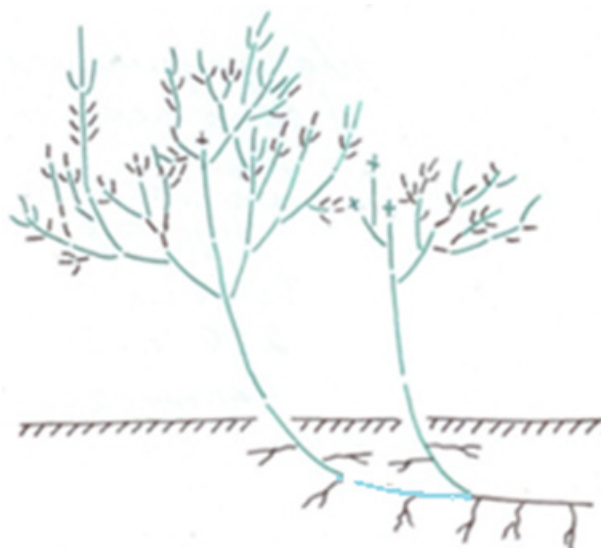


Рис. 4. Схема строения основных скелетных осей *S. starkeana* жизненной формы низкий длиннохилоризомный гипогегенно-геоксилый кустарник: зеленым цветом обозначены побеги средней длины; черным – короткие побеги

Fig. 4. Scheme of the structure of the main skeletal axes of *S. starkeana* life form of low long-xylorizome hypogeogeno-geoxyl shrub: medium-length shoots are indicated in green; short shoots – in black

Вегетативные побеги и побеговые системы

При детальном изучении крон особей *S. starkeana* жизненных форм эпигегенно-геоксилый, гипогегенно-геоксилый кустарник и жизненной формы деревце выделено 7 основных вариантов побегов (табл. 2):

- 1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги;
- 2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги;
- 3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги;
- 4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины;
- 5 – однолетние селлептическиветвящиеся побеги средней длины;
- 6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины;
- 7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

У особей *S. starkeana* жизненной формы низкий длиннохилоризомный гипогегенно-геоксилый кустарник в кроне выделено 6 вариантов побегов (табл. 2), так как отсутствуют однолетние селлептическиветвящиеся побеги средней длины.

Таблица 2

Качественный и количественный состав вариантов побегов *S. starkeana* разных жизненных форм в различных частях кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Table 2

Qualitative and quantitative composition of variants of *S. starkeana* shoots of different life forms in different parts of the crown in the middle-aged generative ontogenetic state

Ветка	Вариант побега						
	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8
Ж.Ф. гипогегенно-геоксилый кустарник							
Верхняя модельная ветка	178	22	37	78	5	5	53
Процентное соотношение	47,08	5,83	9,79	20,63	1,32	1,32	14,03
Средняя модельная ветка	80	4	11	23	4	9	24
Процентное соотношение	51,61	2,58	7,1	14,84	2,58	5,81	15,48
Нижняя модельная ветка	50	6	16	17	–	14	12
Процентное соотношение	43,48	5,22	13,92	14,78		12,17	10,43
Среднее %	47,4	4,54	10,27	16,75	1,3	6,43	13,31
Ж.Ф. эпигегенно-геоксилый кустарник							
Верхняя модельная ветка	7	–	–	32	4	5	21
Процентное соотношение	10,14			46,38	5,8	7,25	30,43
Средняя модельная ветка	25	2	3	27	4	12	34
Процентное соотношение	23,36	1,87	2,8	25,23	3,74	11,22	31,78
Нижняя модельная ветка	9	2	1	16	2	6	16
Процентное соотношение	17,4	3,84	1,93	30,77	3,84	11,54	30,77
Среднее %	16,97	1,90	1,57	34,13	4,45	9,99	30,99
Ж.Ф. деревце							
Верхняя модельная ветка	63	3	3	42	3	7	45
Процентное соотношение	37,95	1,8	1,8	25,31	1,8	4,23	27,11
Средняя модельная ветка	51	2	2	30	–	4	32
Процентное соотношение	42,15	1,65	1,65	24,79		3,31	26,45

Окончание табл. 2

End of Table 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Нижняя модельная ветка	34	3	6	19	7	10	26
Процентное соотношение	32,38	2,86	5,71	18,1	6,67	9,52	24,76
Среднее %	37,49	2,11	3,05	22,73	2,82	5,69	26,11
Ж.Ф. низкий длиннохлористый гипогенно-геоксилый кустарник							
Скелетная ось	57	5	11	21	4	33	
Процентное соотношение	43,52	3,82	8,39	16,03	3,05	25,19	

Небольшое число вариантов побегов кроны свойственно ювенильным и имматурным, а максимальное число – виргинильным, молодым и средневозрастным генеративным особям

(табл. 3). В кроне *S. starkeana* преобладают побеги средней длины и короткие побеги, характерные почти для всех онтогенетических состояний (табл. 3).

Таблица 3

Варианты побегов кроны *S. starkeana* в разных онтогенетических состояниях

Table 3

Variants of shoots of the crown of *S. starkeana* in different ontogenetic states

Онтогенетическое состояние	Вариант побега						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>j</i>				+			
<i>im-1</i>	+			+			+
<i>im-2</i>	+		+	+			+
<i>v-1</i>	+	+	+	+		+	+
<i>v-2</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>g-1</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>g-2</i>	+	+	+	+	+	+	+

У растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния более детально

исследован качественный и количественный состав побегов по частям кроны (рис. 5–7).

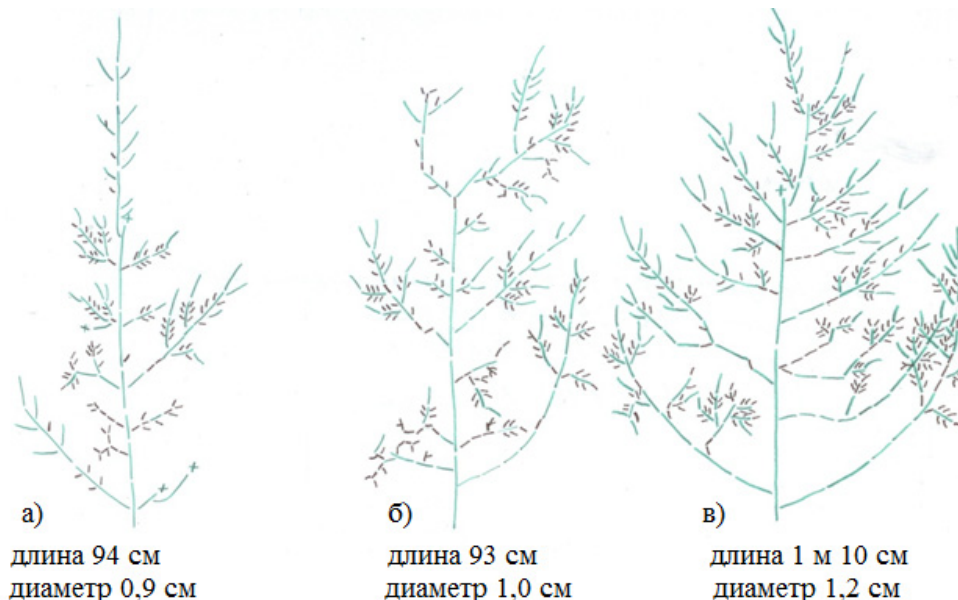


Рис. 5. Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. starkeana* (жизненная форма гипогенно-геоксилый кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии: зеленым цветом обозначены побеги средней длины; черным – короткие побеги

Fig. 5. Scheme of the structure of the lower (a), middle (b), upper (c) model branches of *S. starkeana* (life form of hypogeogenic-geoxyl shrub) in the middle-aged generative ontogenetic state: shoots of medium length are indicated in green; short shoots – in black

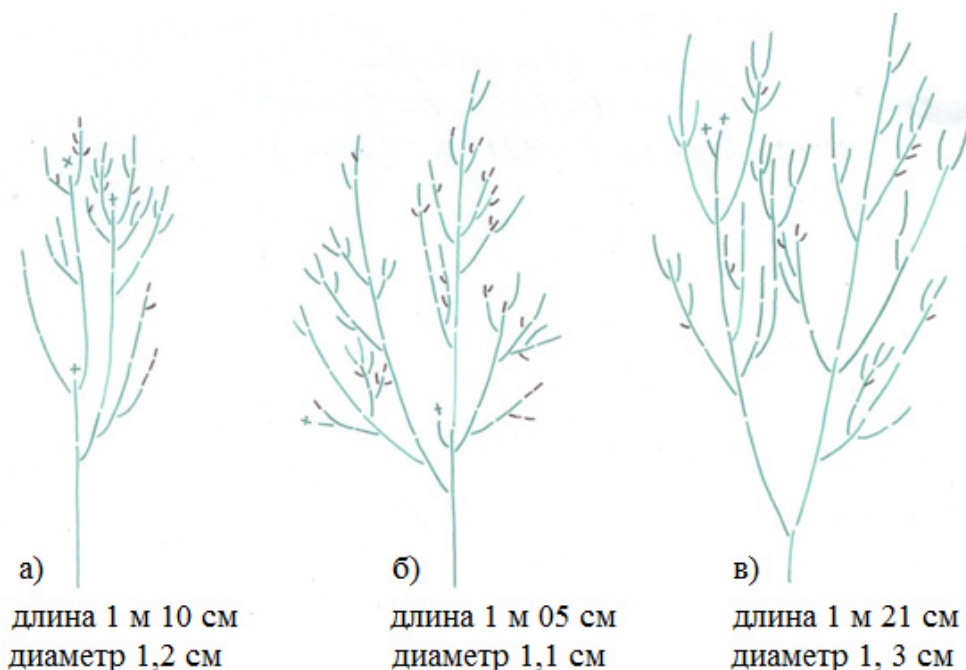


Рис. 6. Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. starkeana* (жизненной формы эпигеогенно-геоксилый кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии: зеленым цветом обозначены побеги средней длины; черным – короткие побеги

Fig. 6. Scheme of the structure of the lower (a), middle (b), upper (c) model branches of *S. starkeana* (life form of epigeogenic-geoxyl shrub) in the middle-aged generative ontogenetic state: shoots of medium length are indicated in green; short shoots – in black

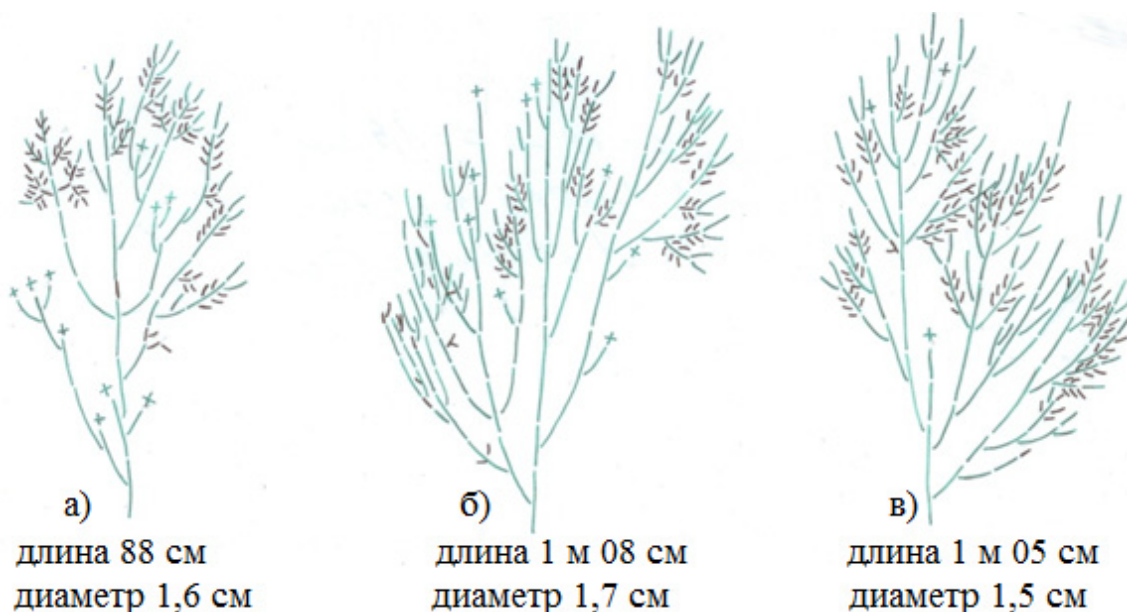


Рис. 7. Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. starkeana* (жизненная форма деревце) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии: зеленым цветом обозначены побеги средней длины; черным – короткие побеги

Fig. 7. Scheme of the structure of the lower (a), middle (b), upper (c) model branches of *S. starkeana* (life form of a tree) in the middle-aged generative ontogenetic state: medium-length shoots are indicated in green; short shoots – in black

В строении кроны особей *S. starkeana* всех жизненных форм преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1, 4), многолетние ветвящиеся побеги средней

длины (7) (табл. 2). Из четырех вариантов побегов средней длины реже встречаются однолетние ветвящиеся.

У особей жизненных форм гипогенно-геоксильный кустарник и деревце в верхней части кроны преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся короткие побеги (1, 4) и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7), в нижней части кроны – многолетние неветвящиеся побеги средней длины (6) (табл. 2).

У особей жизненной формы эпигенно-геоксильный кустарник в верхней и нижней частях кроны преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (4,7); в средней части кроны преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1,4), а также многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7) (табл. 2).

По процентному составу вариантов побегов наиболее близки жизненные формы гипогенно-геоксильный кустарник и деревце. В кронах этих жизненных форм наибольшее число коротких побегов (62,17 %) – у гипогенно-геоксильного кустарника, 42,64 % – у жизненной формы деревце. У особей жизненной формы эпигенно-геоксильный кустарник в кронах преобладают побеги средней длины (79,54 %), короткие побеги находятся в наименьшем числе (20,46 %).

В связи с меньшей высотой особей *S. starkeana* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогенно-геоксильный ку-

старник (высота до 0,55 м) на их основной скелетной оси (стволике) нельзя выделить 3 части, поэтому у таких особей *S. starkeana* была детально изучена и зарисована основная скелетная ось (рис. 4), у которой были подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (табл. 2).

В кроне особей жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогенно-геоксильный кустарник преобладают короткие побеги (55,71 %), как и у особей жизненной формы гипогенно-геоксильный кустарник (62,17 %) (табл. 2).

Генеративные побеги

S. starkeana цветет в мае одновременно с распусканием листьев (рис. 8). Тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и рассеивания семян. Опадение вегетативно-генеративных побегов *S. starkeana* происходит двухэтапно: сначала отмирает в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – остальная часть генеративного побега (вегетативная часть генеративного побега). Поэтому летом на двулетних побегах *S. starkeana* сохраняются остатки генеративных побегов длиной 0,8–1,7–2,5 см, которые содержат 3–5 листочков длиной до 3,1 см и шириной 1,7 см. Нами не были встречены вторично цветущие особи ивы приземистой.



а)

б)

Рис. 8. Генеративные побеги *S. starkeana*: а – пестичные; б – тычиночные

Fig. 8. Generative shoots of *S. starkeana*: a – pistillate; b – staminate

Нижняя листовая часть двухэтапно-опадающих генеративных побегов фотосинтезирует в составе двулетних побегов кроны до осени, и в этом плане (по функции и времени существования в составе побеговых систем)

она тождественна силлептическим вегетативным побегам, которые тоже могут быстро отмирать.

В составе годичного вегетативного побега выделены 7 вариантов метамеров, различаю-

щихся по длине междоузлий, строению пазушных почек (рис. 9): 1 – лист, узел, короткое междоузлие (длина междоузлия меньше его ширины) и вегетативная почка регулярного возобновления; 2 – лист, узел, короткое междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления; 3 – лист, узел, длинное междоузлие (длина междоузлия намного больше его шири-

ны) и вегетативная почка регулярного возобновления; 4 – лист, узел, длинное междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления; 5 – лист, узел, длинное междоузлие и генеративная почка регулярного возобновления; 6 – лист, узел, длинное междоузлие и спящая почка; 7 – чешуевидный лист, узел, короткое междоузлие и спящая почка.

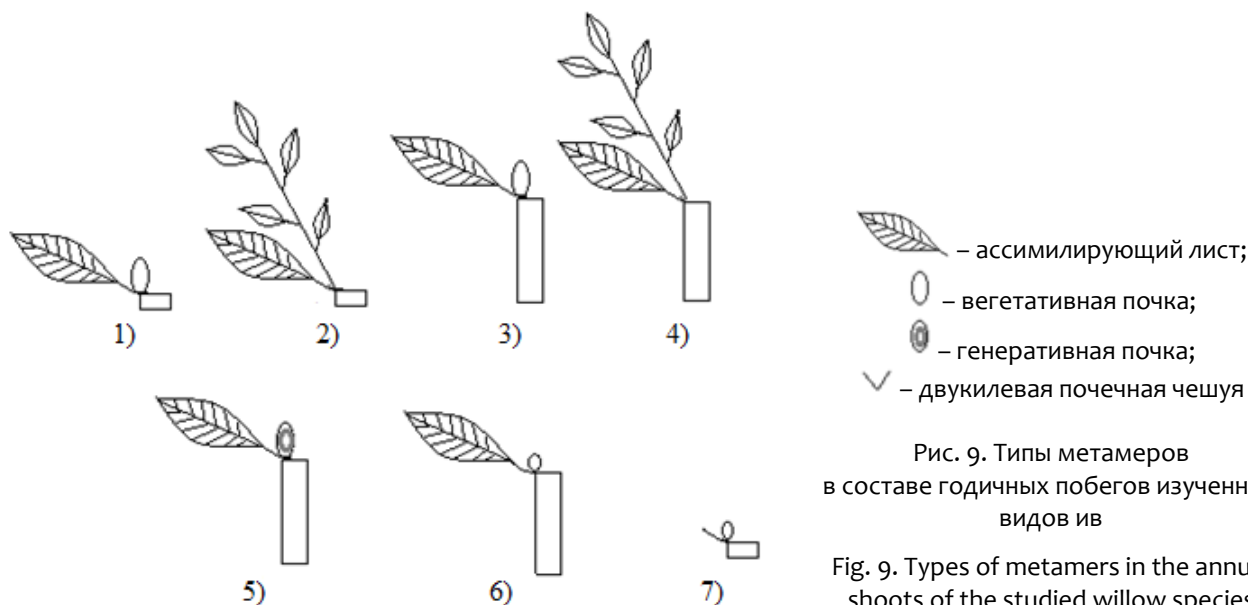


Рис. 9. Типы метамеров в составе годичных побегов изученных видов ив

Fig. 9. Types of metamers in the annual shoots of the studied willow species

Так как двухэтапно-оппадающие вегетативно-генеративные побеги опадают в два этапа и их нижняя олиственная часть остается на двулетнем побеге до осени, то их, как и условно-неоппадающие генеративные побеги, необходимо учитывать в составе ТПС. Учитывая долговеч-

ность вегетативных частей генеративных побегов, вариант ветвления и размер зоны отмирания вегетативных побегов у ивы приземистой можно выделить архитектурный модуль VII, основанный на базитонии с двухэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 10).

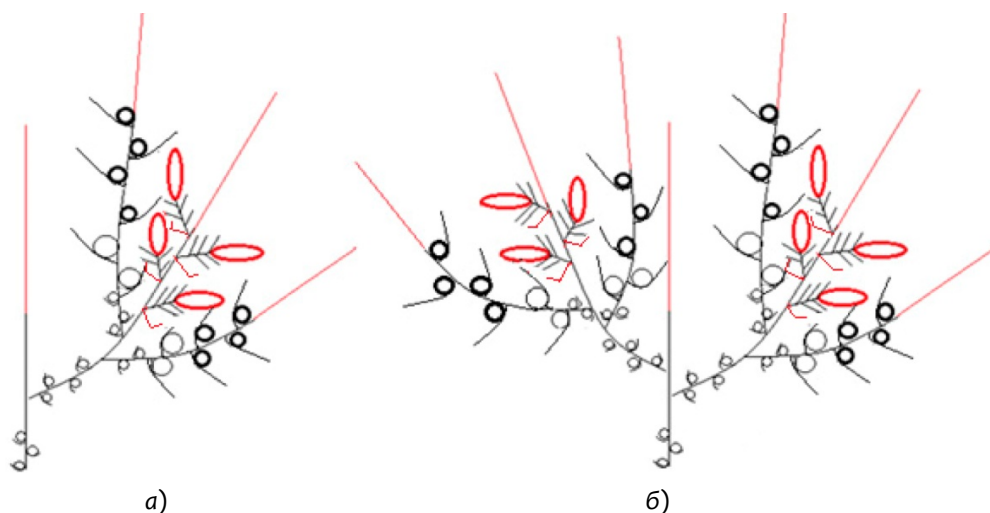


Рис. 10. Архитектурный модуль VII: ○ – спящая почка; ○ – вегетативная почка; ● – генеративная почка; — – лист; — – почечная чешуя; ○ – соцветие; Y – вегетативная часть генеративного побега

Fig. 10. Architectural module VII: ○ – resting bud; ○ – vegetative bud; ● – reproductive bud; — – leaf; — – scale leaf; ○ – inflorescence; Y – vegetative part of the generative shoot

Типы ТПС *S. starkeana*

В составе кроны мужских особей изучено 72 ТПС, относящихся к 5 типам ТПС: 1:1 (34 – 47,2 %), 1:2 (20 – 27,8 %), 1:3 (13 – 18,1 %), 1:4 (4 – 5,6 %), 1:5 (1 – 1,4 %) (рис. 11).

В составе кроны женских особей изучено 77 ТПС, относящихся к 6 типам ТПС: 1:1

(10 – 13,0 %), 1:2 (29 – 37,7 %), 1:3 (19 – 24,7 %), 1:4 (10 – 13,0 %), 1:5 (6 – 7,8 %), 1:6 (3 – 3,9 %) (рис. 11).

Одинаковые у особей разного пола 5 типов ТПС, среди которых в % отношении преобладают типы ТПС 1:1, 1:2 и 1:3. Причем тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а все остальные типы – у женских (рис. 12).

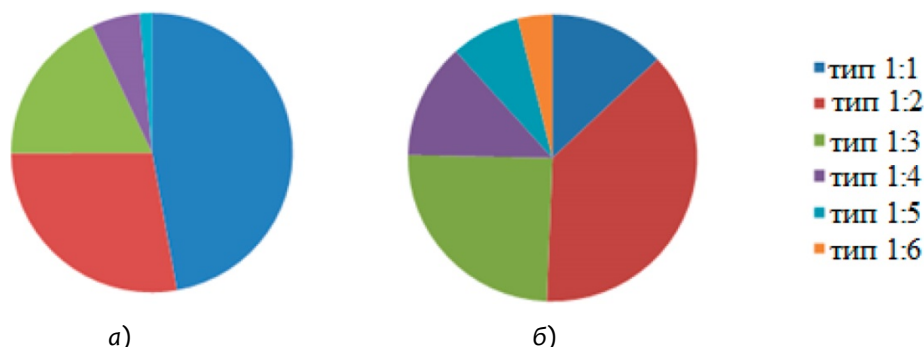


Рис. 11. Доля участия типов ТПС в составе кроны особей *S. starkeana*: а – мужских; б – женских

Fig. 11. Share of participation of three-year shoot system types in the composition of the crown of *S. starkeana* individuals: а – males; б – females

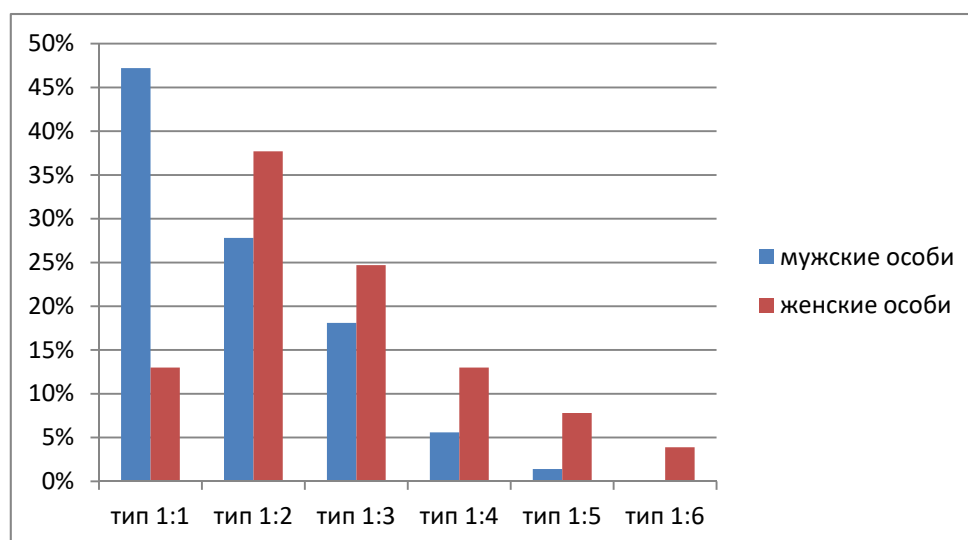


Рис. 12. Соотношение типов ТПС в составе кроны особей *S. Starkeana*

Fig. 12. Ratio of three-year shoot system types in the composition of the crown of *S. starkeana* individuals

В целом в составе кроны ассимилирующих побегов у женских особей в 1,7 раза больше, чем у мужских (471 побег у мужских особей и 812 побегов – у женских).

В целом женские и мужские особи ивы приземистой по формулам побегообразования не имеют отличий. Это связано с биологической особенностью данного вида, заключающейся в ежегодном отмирании до 5–13 верхних метамеров побегов.

Таким образом, у *S. starkeana* в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – типы ТПС 1:2, 1:3 и остальные.

Из 149 ТПС *S. starkeana* в 25 ТПС развитие части годичных побегов происходит из спящих почек, что составляет 16,8 %.

Число ассимилирующих побегов в составе ТПС у женских особей в 1,7 раза больше чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и имеют более плотную крону.

Было установлено, что у ивы приземистой, могут формироваться ТПС, имеющие как иерархическое (тип ТПС 1:1), так и полиархическое строение (тип ТПС 1:2 и более) (табл. 4).

Таблица 4

Качественный и количественный состав типов и групп ТПС *S. Starkeana*

Table 4

Qualitative and quantitative composition of three-year shoot system types and groups of *S. Starkeana*

Тип ТПС		Иерархическая организация		Полиархическая организация										
		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		
пол	№	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	
Женские	№ скелетной оси	1		3	33,3	3	33,3	2	22,2	1	11,1			
		2	1	11,1	3	33,3	2	22,2	1	11,1	1	11,1	1	11,1
		3	1	16,7	3	50	1	16,7	1	16,7				
		4	1	12,5	3	37,5	2	25	1	12,5	1	12,5		
		5	1	16,7	2	33,3	1	16,7	1	16,7	1	16,7		
		6	1	14,3	3	42,9	1	14,3	1	14,3	1	14,3		
		7	1	14,3	2	28,6	1	14,3	2	28,6			1	14,3
		8	2	25	3	37,5	2	25	1	12,5				
		9	1	12,5	3	37,5	3	37,5			1	12,5		
		10	1	11,1	4	44,4	3	33,3					1	11,1
	<i>n</i>	10		29		19		10		6		3		
	%	13,0		37,6		24,7		13,0		7,8		3,9		
	<i>M ± m</i>	13,42 ± 1,971		37,83 ± 2,011		23,83 ± 2,698		13,46 ± 2,783		7,82 ± 2,188		3,65 ± 1,879		
	<i>p</i>	0,000		0,012		0,172		0,030		0,018		0,068		
Мужские	№ скелетной оси	1	3	37,5	3	37,5	1	12,5	1	12,5				
		2	4	57,1	2	28,6	1	14,3						
		3	2	33,3	2	33,3	2	33,3						
		4	4	40	3	30	2	20	1	10				
		5	4	57,1	2	37,5					1	12,5		
		6	3	50	1	16,7	1	16,7	1	16,7				
		7	3	42,9	2	28,6	2	28,6						
		8	4	57,1	2	28,6	1	14,3						
		9	3	50	2	33,3	1	16,7						
		10	4	50	1	12,5	2	25	1	12,5				
	<i>n</i>	34		20		13		4		1				
	%	47,2		27,7		18,1		5,6		1,4				
	<i>M ± m</i>	47,5 ± 2,737		28,66 ± 2,593		18,14 ± 2,952		5,17 ± 2,171		1,25 ± 1,25		0		
	<i>p</i>	0,000		0,012		0,172		0,030		0,018		0		

У мужских особей процент иерархической организации ТПС составляет 47,2 %, а у женских – 13 %, т.е. у мужских особей по сравнению с женскими иерархические системы преобладают почти в 3 раза.

Закключение

При детальном изучении онтогенеза ивы приземистой установлено, что для нее, как и для большинства видов ив характерна морфологическая поливариантность развития, в результате которой во взрослом состоянии формируются 4 жизненные формы: эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный кустарники, деревце. Начало формирования этих жизненных форм можно наблюдать уже в имматурном и виргинильном состояниях, когда развиваются побеги формирования из спя-

щих почек базальной части стволиков. Причем у особей, относящихся к жизненной форме эпигеогенно-геоксильный кустарник, побеги формирования надземные, а у особей, относящихся к жизненной форме гипогеогенно-геоксильный кустарник – подземные.

Особи *S. starkeana* разных жизненных форм экологически различны: эпигеогенно-геоксильные кустарники чаще встречаются в хорошо освещенных местообитаниях, по опушкам березовых или сосновых лесов, гипогеогенно-геоксильные кустарники хорошо развиваются в притенении, под пологом деревьев, деревца предпочитают сильное затенение.

Кроны особей изученных жизненных форм отличаются специфическим набором побегов разных вариантов. В кронах особей *S. starkeana* жизненных форм эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный кустарник и жиз-

ненной формы деревце выделено 7 основных вариантов побегов, у особей *S. starkeana* жизненной формы низкий длиннохлористый гипогенно-геофильный кустарник в кроне выделено 6 вариантов побегов, так как отсутствуют однолетние ветвящиеся побеги средней длины. В кронах особей различных жизненных форм преобладают короткие побеги: от 42,6 % у жизненной формы деревце, до 62,17 % у гипогенно-геофильного кустарника.

У *S. starkeana* генеративные побеги двуэтапно-оппадающие, их нижняя листовая часть фотосинтезирует в составе двулетних побегов кроны до осени, и в этом плане (по функции и времени существования в составе побеговых систем) она тождественна силлептическим вегетативным побегам, которые тоже могут быстро отмирать.

Многообразие побегов и побеговых систем обусловлено метамерной поливариантностью вегетативных побегов. В составе годичного вегетативного побега выделены 7 вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических побегов. Выделенные метамеры различаются структурно и функционально и соответствуют элементарному модулю [39].

В качестве основной структурной единицы побеговой системы ив мы рассматриваем ТПС, которая соответствует ЭПС [37]. На основе ТПС с учетом 3 признаков: вариант ветвления, размер зоны отмирания вегетативных побегов, долговечность вегетативных частей генеративных побегов мы выделяем у *S. starkeana* архитектурный модуль, основанный на базитонии с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами.

В ходе работы было выявлено, что архитектурные модули имеют гендерные отличия, проявляющиеся в большей степени разветвленности и большем числе годичных ассимилирующих побегов у женских особей. Женские рас-

тения, в отличие от мужских, тратят органические вещества не только на формирование цветков, но и на образование семян и плодов, а для этого им нужна большая поверхность ассимиляции. Вероятно, поэтому женские растения более разветвлены по сравнению с мужскими. Выявление этой закономерности стало возможным благодаря выделению среди ТПС различных типов, которые характеризуют отношение числа трехлетних побегов к числу двулетних (именно на этом соотношении было проведено сравнение архитектоники женских и мужских особей). На примере двулетней побеговой системы, впервые предложенной И. С. Антоновой [37], а впоследствии выделенной у ив Урала И. А. Гетманец [41], этого сделать невозможно, так как вегетативные двулетние побеги женских и мужских особей не имеют признаков отличий. По нашему мнению, по сравнению с двулетней побеговой системой (ДПС) более универсальной системой модулей следует считать ТПС, позволяющую более подробно проследить дальнейшую тактику побегов нарастания, их более точное соотношение в системе побега нарастания, так как конструктивные признаки, по мнению М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова [3], определяются более долговечными осевыми органами растения.

На ТПС возможно изучать и план организации (иерархическое или полиархическое строение). В результате таких исследований установлено, что у *S. starkeana* могут формироваться ТПС, имеющие как иерархическое (тип ТПС 1:1), так и полиархическое строение (тип ТПС 1:2 и более). У мужских особей по сравнению с женскими иерархические системы преобладают почти в 3 раза.

Кроме того, чередование планов организации кроны дает возможность деревьям адаптироваться к разным условиям произрастания: на открытом пространстве сформировать более широкую крону, чем в насаждениях, а в условиях сильного затенения – зонтиковидную.

Список литературы

1. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 3. С. 409–421.
2. Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л. : Наука, 1979. 296 с.
3. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Модульная организация дерева // Конструкционные единицы в морфологии растений : материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 10–12.
4. Corner E. J. H. The Durian-theory of the origin of the modern tree // Ann. Bot. N. S. 1949. Vol. 13, № 52. P. 23–66.
5. Halle F., Oldemann R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris : Masson, 1970. 178 p.
6. Maillette L. Structural dynamics of silver birch. 1. The fates of buds // School of Plant Biology U.C.N.W. Bangor. Gwyhead. V.K.L.L. 572 UW. Journal of applied ecology. 1982. Vol. 19 (1). P. 203–218, 219–238.
7. Runkel M., Roloff A. Schadstufen bei der Buche im Infrarot // Farbluftbild. Allg. Forstz. 1985. Vol. 40. S. 789–792.

8. Klaus M. Untersuchungen des jugendwachstums der Berguime (*UlmusglabraHuds.*). Teil 2 // Die Strosache.-Wiss. Z. Pad. Yochsch. K. Riebknecht. Potsdam, 1986. 30, 1. S. 43–56.
9. Remphey W. R., Powell G. R. Growth architecture of narixlaricina saplings: Production and disposition of folisge and theiz simulation // Can. J. Bot., 1988. Vol. 66 (11). S. 2234–2246.
10. Bartak M. Cronenstructureof dominant Turkey onk in an oac-hozuleamforest stand Ecologia. (GSSR). 1989. № 8. S. 123–130.
11. Lupke B. V. Die Esche-Wertvolle Baumartim Buchenmischwald // Allg. Forstz. 1989. Vol. 44. (38-39). S. 1040–1042.
12. Neumann M. Eintluss von Standortsfaktoren auf der Kronen-zustand // Air Pollut. And Forest Deceine: Proc. 14 th. Int. Meet. Spec. Air Pollut. Eff. Forest. Ecocyst. Int. Union Forest Res. Organ. Project Group, 1988. Vol. 1. Birmensdorf, 1989. S. 209–214.
13. Barthelemy D. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants // Acta Biothoretica. 1991. Vol. 39. P. 839–921.
14. Fischer J. B. How Predictive are computer simrilations of tree srchitecture // Int. J. Plant. Sci. 1992. Vol. 153 (3). S. 137–146.
15. Greenwood M. S. Juvenility and maturation in conifers: current concepts // Tree physiology. 1995. Vol. 15. P. 433–438.
16. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М. : Недра, 1997. Т. 1. 618 с.
17. Barthelemy D., Caraglio Y., Costes E. Architecture, gradients morphogenetiqueset age physiologique chez les vegetaux // Modelisationet simulation de l'Architecture des vegetaux. Sciences Update. Paris. 1997. P. 89–136.
18. Poetig R. S. Phase change and the regulation of development timing in plants // Science. 2003. Vol. 301. P. 923–930.
19. Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
20. Caraglio Y., Barthelemy D. Revue critique des termesrelatifs a la croissanceet a la ramification des tiges des vege-taux vasculaires // Modelisanion et simulation de l'Architecture des vegetaux. 2007. P. 11–88.
21. Prevost M. F. Architecture del quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. Vol. 4. P. 24–36.
22. Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л. : Наука, Ленинградское отделение, 1970. 168 с.
23. Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлле-тенъ МОИП. Отдел биологический. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
24. Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выде-ленных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М. : Прометей, 1994. С. 18–19.
25. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М. : Наука, 1977. 160 с.
26. Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 3. С. 437–447.
27. Шафранова Л. М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры, эво-люция. М. : Наука, 1981. С. 179–213.
28. Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 72–80.
29. Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М. : Прометей, 1994. С. 6–7.
30. Halle F., Oldemann R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and Forest // An Architectural Analysis With. 111 Figures. N. V. : Springer-Verlag, 1978. 312 p.
31. Смирнова Е. С. Морфологические типы многолетних цветковых растений тропиков и субтропиков // Жур-нал общей биологии. 1970. Т. 31, № 5. С. 578–588.
32. Голубев В. Н. Сравнительный морфогенетический анализ поликарпической системы побегов деревяни-стых и травянистых форм безрозеточных растений покрытосеменных // Бюллетень МОИП. Отдел биоло-гический. 1974. Т. 79, вып. 4. С. 120–136.
33. Oldeman R. A. A. L'architecture de la foretguyanaise // Mem. O.R.S.T.O.M. 1974. № 73. P. 1–204.
34. Юрцев Б. А. Жизненные формы – один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфо-логии растений. Труды МОИП. Отдел Биологический. Сер. Ботаника. 1976. Т. 42. С. 9–44.
35. Gatsuk L. E., Shafranov L. M. Plant as space-time metamer (modular) system // Growth and form of modular organism. Discus. Meet. Royal Soc. Poster Abstract. London, 1985. P. 1102–1118.
36. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree spe-cies of the temperate forest // Can. J. Bot. 1998. Vol. 76. P. 2100–2118.
37. Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 3. С. 10–32.
38. Антонова И. С., Николаев Н. В. Элементарная побеговая система как единица структуры кроны древесных растений умеренной зоны // Конструкционные единицы в морфологии растений : материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 10–12.
39. Савиных Н. П. Поливариантность особей и ее эволюционное значение // Методы популяционной биологии : сб. материалов докладов VII Всероссийского популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 186–187.

40. Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. Киров : Изд-во ВятГУ, 2008. С. 47–69.
41. Гетманец И. А. Биоморфологические адаптации ивы (*Salix*) к экстремальным условиям Южного Урала и Западной Сибири // Бюллетень ГБС. 2006. Вып. 191. С. 149–156.
42. Гетманец И. А. Морфологическая поливариантность биоморф ив и ее эволюционное значение // Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М. : Прометей, 2009. Т. 1. С. 123–125.
43. Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала : дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Омск, 2011. 330 с.
44. Мазуренко М. Т. Кустарники рода *Salix* L. (*Salicaceae*) Северо-Востока России, структура и морфогенез // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2008. Т. 113, вып. 5. С. 36–42.
45. Костина М. В. Иерархическая классификация конструктивных единиц (модулей) древесных растений умеренной зоны // Вестник Тверского ГУ. Серия «Биология и экология». 2008. Вып. 9. С. 114–118.
46. Шаровкина М. М., Антонова И. С. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2013. Сер. 3, вып. 3. С. 26–36.
47. Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellungim Aufbau des Vegetationskörpers. Jena, 1964. Bd. 1. 615 s.
48. Troll W. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellungim Aufbau des Vegetationkörper. Jena, 1969. Bd. II. Т. 1. 630 s.
49. Васильев А. В., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. [и др.]. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М. : Просвещение, 1978. 478 с.
50. Кузнецова Т. В. О применении метода комплиментарных моделей в ботанической морфологии // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 2. С. 222–230.
51. Кузнецова Т. В. О комплиментарных подходах в морфологии соцветий // Ботанический журнал. 1992. Т. 77, № 12. С. 7–24.
52. Хохряков А. П. Биоморфология репродуктивных органов растений // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М. : Прометей, 1994. С. 121–122.
53. Хохряков А. П. Соцветия и генеративно-репродуктивные органы растений как объект биоморфологии // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М. : Прометей, 1995. С. 103–109.
54. Костина М. В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. М., 2009. 40 с.
55. Антонова И. С. Изучение побеговых систем некоторых представителей семейства *Ulmaceae* Mirb. // Проблемы биологии растений : материалы Междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения В. В. Письякуовой. СПб. : ТЕССА, 2006. С. 232–235.
56. Гашева Н. А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2012. № 12. С. 99–110.
57. Недосеко О. И. Методика изучения архитектурных моделей в роде *Salix* // Труды IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-ю со дня рождения И. Г. Серебрякова). Т. 2. М. : МПГУ, 2014. С. 323–326.
58. Недосеко О. И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* // Вестник КазНУ. Серия Экологическая. 2015. № 2/2 (44). С. 673–678.
59. Недосеко О. И. Методика изучения архитектоники крон на примере бореальных видов ив // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А. А. Уранова. Пенза, 2016. С. 145–148.
60. Недосеко О. И., Викторов В. П. Архитектурные модели *Salix triandra* L. и *Salix fragilis* L. // Социально-экологические технологии. 2016. № 2. С. 39–50.
61. Недосеко О. И., Викторов В. П. Филогенетические связи жизненных форм и архитектурных модулей бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* // Систематика и эволюционная морфология растений : материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова. М. : МАКС Пресс, 2017. С. 277–282.
62. Антонова И. С. О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) / под общей редакцией д.б.н. В. П. Викторова. М., 2014. Т. 2. С. 48–51.
63. Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М. : Наука, 1968. 255 с.
64. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова. Сер. 3 (Геоботаника). 1950. Вып. 6. С. 7–204.
65. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
66. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B. [et al.]. Ontogeny of a tree // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.

67. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (2). P. 1–31.
68. Бобровская Н. Е., Бобровский М. В. Модель детальной структуры листового дерева // Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны: научные труды МЛГИ. 1991. Вып. 242. С. 38–42.
69. Недосеко О. И. Онтоморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L. : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. М. : МПГУ, 1993. 16 с.
70. Валягина-Малюткина Е. Т. Ивы европейской части России. М. : КМК, 2004. 217 с.
71. Недосеко О. И. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix Dumort.* в онтогенезе : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2018. 43 с.
72. Красильников П. К. Классификация корневых систем деревьев и кустарников // Лесоведение. 1970. № 3. С. 35–44.

References

1. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Tree metamer classes. *Zhurnal obshchey biologii* = *Journal of general biology*. 1991;52(3):409–421. (In Russ.)
2. Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Sotsvetie* = Atlas on the descriptive morphology of higher plants. Inflorescence. Leningrad: Nauka, 1979:296. (In Russ.)
3. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Modular tree organization. *Konstruktsionnye edinitsy v morfologii rasteniy: materialy Kh shkoly po teoreticheskoy morfologii rasteniy* = *Structural units in plant morphology: proceedings of X school on theoretical plant morphology*. Kirov, 2004:10–12. (In Russ.)
4. Corner E.J.H. The Durian-theory of the origin of the modern tree. *Ann. Bot. N. S.* 1949;13(52):23–66.
5. Halle F., Oldemann R.A.A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris: Masson, 1970:178.
6. Maillette L. Structural dynamics of silver birch. 1. The fates of buds. *Schobl of Plant Biologi U.C.N.W. Bangor. Gwyhead. V.K.L.L. 572 UW. Journal of applied ecology*. 1982;19(1):203–218, 219–238.
7. Runkel M., Roloff A. Schadstufen bei der Buche im Infrarot. *Farbluftbild. Allg. Forstz.* 1985;40:789–792.
8. Klaus M. Untersuchungen des Jugendwachstums der Berguime (*Ulmus glabra* Huds.). Teil 2. *Die Strossache.-Wiss. Z. Pad. Yochsch. K. Riebknecht*. Potsdam, 1986;30(1):43–56.
9. Remphey W.R., Powell G.R. Growth architecture of narixlaricina saplings: Production and disposition of foliage and their simulation. *Can. J. Bot.* 1988;66(11):2234–2246.
10. Bartak M. *Crown structure of dominant Turkey oak in an oak-hornbeam forest stand Ecologia. (GSSR)*. 1989;8(1):123–130.
11. Lupke B.V. Die Esche-Wertvolle Baumart im Buchenmischwald. *Allg. Forstz.* 1989;44(38-39):1040–1042.
12. Neumann M. Einfluss von Standortsfaktoren auf den Kronenzustand. *Air Pollut. And Forest Deceine: Proc. 14 th. Int. Meet. Spec. Air Pollut. Eff. Forest. Ecocyst. Int. Union Forest Res. Organ. Project Group*, 1988;1. Bir-mensdorf, 1989:209–214.
13. Barthelemy D. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica*. 1991;39: 839–921.
14. Fischer J.B. How Predictive are computer simulations of tree architecture. *Int. J. Plant. Sci.* 1992;153(3):137–146.
15. Greenwood M.S. Juvenility and maturation in conifers: current concepts. *Tree physiology*. 1995;15:433–438.
16. Nukhimovskiy E.L. *Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy* = *Fundamentals of biomorphology of seed plants*. Moscow: Nedra, 1997;1:618. (In Russ.)
17. Barthelemy D., Caraglio Y., Costes E. Architecture, gradients morphogenetiques et age physiologique chez les vegetaux. *Modelisation et simulation de l'Architecture des vegetaux. Sciences Update*. Paris. 1997:89–136.
18. Poetig R.S. Phase change and the regulation of development timing in plants. *Science*. 2003;301:923–930.
19. Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 2007;99:375–407.
20. Caraglio Y., Barthelemy D. Revue critique des termes relatifs a la croissance et a la ramification des tiges des vegetaux vasculaires. *Modelisation et simulation de l'Architecture des vegetaux*. 2007:11–88.
21. Prevost M.F. Architecture de quelques Apocynacees ligneuses. *Mem. Soc. Bot. Fr.* 1967;4:24–36.
22. Pervukhina N.V. *Problemy morfologii i biologii tsvetka* = *Problems of morphology and biology of a flower*. Leningrad: Nauka, Leningradskoe otdelenie, 1970:168. (In Russ.)
23. Gattsuk L.E. Gemmaxillary plants and the system of subordinate units of their shoot body. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskii* = *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1974;79(1):100–113. (In Russ.)
24. Gattsuk L.E. Hierarchical system of structural and biological units of a plant organism, identified at the macro-morphological level. *Uspekhi ekologicheskoy morfologii rasteniy i ee vliyaniye na smezhnye nauki* = *Advances in plant ecological morphology and its impact on related sciences*. Moscow: Prometey, 1994:18–19. (In Russ.)
25. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. *Struktura i morfogenez kustarnikov* = *Structure and morphogenesis of shrubs*. Moscow: Nauka, 1977:160. (In Russ.)
26. Shafranova L.M. On metamerism and metameres in plants. *Zhurnal obshchey biologii* = *Journal of general biology*. 1980;41(3):437–447. (In Russ.)

27. Shafranova L.M. Plant branching: process and result. *Zhiznennyye formy: struktura, spektry, evolyutsiya = Life forms: structure, spectra, evolution*. Moscow: Nauka, 1981:179–213. (In Russ.)
28. Shafranova L.M. Plant as a life form. *Zhurnal obshchey biologii = Journal of general biology*. 1990;51(1):72–80. (In Russ.)
29. Shafranova L.M., Gattsuk L.E. Plant as a space-time metamer (modular) system. *Uspekhi ekologicheskoy morfologii rasteniy i ee vliyaniye na smezhnyye nauki = Advances in the ecological morphology of plants and its impact on related sciences*. Moscow: Prometey, 1994:6–7. (In Russ.)
30. Halle F., Oldemann R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and Forest. *An Architectural Analysis With. 111 Figures*. New York: Springer-Verlag, 1978:312.
31. Smirnova E.S. Morphological types of perennial flowering plants of the tropics and subtropics. *Zhurnal obshchey biologii = Journal of general biology*. 1970;31(5):578–588. (In Russ.)
32. Golubev V.N. Comparative morphogenetic analysis of the polycarpic shoot system of woody and herbaceous forms of angiosperms without rosettes. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskoy = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1974;79(4):120–136. (In Russ.)
33. Oldeman R.A.A. L'architecture de la foret guyanaise. *Mem. O.R.S.T.O.M.* 1974;(73):1–204.
34. Yurtsev B.A. Life forms as one of the key objects of botany. *Problemy ekologicheskoy morfologii rasteniy. Trudy MOIP. Otdel Biologicheskoy. Ser. Botanika = Problems of ecological morphology of plants. Proceedings of Moscow Society of Naturalists. Biological series. Botany*. 1976;42:9–44. (In Russ.)
35. Gatsuk L.E., Shafranova L.M. Plant as space-time metamer (modular) system. *Growth and form of modular organism. Discus. Meet. Royal Soc. Poster Abstract*. London, 1985:1102–1118.
36. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree species of the temperate forest. *Can. J. Bot.* 1998;76:2100–2118.
37. Antonova I.S., Azova O.V. Architectural models of the crown of woody plants. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1999;84(3):10–32. (In Russ.)
38. Antonova I.S., Nikolaev N.V. Elementary shoot system as a unit of the crown structure of woody plants in the temperate zone. *Konstruktsionnyye edinitzy v morfologii rasteniy: materialy X shkoly po teoreticheskoy morfologii rasteniy = Structural units in plant morphology: proceedings from X school on theoretical plant morphology*. Kirov, 2004:10–12. (In Russ.)
39. Savinykh N.P. Polyvariance of individuals and its evolutionary significance. *Metody populyatsionnoy biologii: sb. materialov dokladov VII Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar = Methods of population biology: proceedings of the VII All-Russian population seminar*. Syktyvkar, 2004;1:186–187. (In Russ.)
40. Savinykh N.P. Applying the concept of modular organization to the description of plant structure. *Sovremennyye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya = Modern approaches to the description of plant structure*. Kirov: Izd-vo VyatGU, 2008:S. 47–69. (In Russ.)
41. Getmanets I.A. Biomorphological adaptations of willow (*Salix*) to extreme conditions of the Southern Urals and Western Siberia. *Byulleten' GBS = GBS Bulletin*. 2006;(191):149–156. (In Russ.)
42. Getmanets I.A. Morphological polyvariance of willow biomorphs and its evolutionary significance. *Trudy VIII Mezhdunarodnoy konferentsii po morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati I.G. i T.I. Serebryakov = Proceedings of VIII international conference on plant ecological morphology, dedicated to the memory of I.G. Serebryakov and T.I. Serebryakov*. Moscow: Prometey, 2009;1:123–125. (In Russ.)
43. Getmanets I.A. *Ecological diversity and biomorphology of the genus Salix L. of the Southern Urals*. DSc dissertation. Omsk, 2011:330. (In Russ.)
44. Mazurenko M.T. Shrubs of the genus *Salix* L. (Salicaceae) of the North-East of Russia, structure and morphogenesis. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskoy = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2008;113(5):36–42. (In Russ.)
45. Kostina M.V. Hierarchical classification of structural units (modules) of woody plants in the temperate zone. *Vestnik Tverskogo GU. Seriya «Biologiya i ekologiya» = Bulletin of Tver State University. "Biology and ecology" series*. 2008;(9):114–118. (In Russ.)
46. Sharovkina M.M., Antonova I.S. Some features of the structure of the crown of young generative trees *Thiel platyphyllos* Skop. in different environmental conditions. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta = Bulletin of St. Petersburg University*. 2013;3(3):26–36. (In Russ.)
47. Troll W. *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellungim Aufbau des Vegetationskorpers*. Jena, 1964;1:615.
48. Troll W. *Die Infloreszenzen: Typologie und Stellungim Aufbau des Vegetationkörper*. Jena, 1969;II(pt.1):630.
49. Vasil'ev A.V., Voronin N.S., Elenevskiy A.G. et al. *Botanika. Anatomiya i morfologiya rasteniy = Botany. Plant anatomy and morphology*. Moscow: Prosveshchenie, 1978:478. (In Russ.)
50. Kuznetsova T.V. On the application of the method of complementary models in botanical morphology. *Zhurnal obshchey biologii = Journal of general biology*. 1991;52(2):222–230. (In Russ.)
51. Kuznetsova T.V. On complementary approaches in inflorescence morphology. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1992;77(12):7–24. (In Russ.)
52. Khokhryakov A.P. Biomorphology of plant reproductive organs. *Uspekhi ekologicheskoy morfologii rasteniy i ee vliyaniye na smezhnyye nauki = Advances in plant ecological morphology and its impact on related sciences*. Moscow: Prometey, 1994:121–122. (In Russ.)

53. Khokhryakov A.P. Inflorescences and generative-reproductive organs of plants as an object of biomorphology. *Aktual'nye voprosy ekologicheskoy morfologii rasteniy = Topical issues of ecological morphology of plants*. Moscow: Prometei, 1995:103–109. (In Russ.)
54. Kostina M.V. Generative shoots of woody angiosperms of the temperate zone. DSc abstract. Moscow, 2009:40. (In Russ.)
55. Antonova I.S. Study of shoot systems of some representatives of the Ulmasae Mirb family. *Problemy biologii rasteniy: materialy Mezhdunar. konf., posvyashchennoy 100-letiyu so dnya rozhdeniya V.V. Pis'yaukovoy = Problems of plant biology: proceedings of the international conference dedicated to the 100th anniversary of V.V. Pisyaukova*. Saint Petersburg: TESSA, 2006:232–235. (In Russ.)
56. Gasheva N.A. On the method of structural study of escape modules *Salix*. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya = Bulletin of ecology, forest science and landscape science*. 2012;(12):99–110. (In Russ.)
57. Nedoseko O.I. Methodology for studying architectural models in the genus *Salix*. *Trudy IX Mezhdunar. konf. po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-tyu so dnya rozhdeniya I. G. Serebryakova) = Proceedings of the X International conference on ecological morphology of plants, dedicated to the memory of I.G. and T.I. Serebryakovs (to 100th anniversary of I.G. Serebryakov)*. Moscow: MPGU, 2014;2:323–326. (In Russ.)
58. Nedoseko O.I. On the issue of studying modular organization and architectonics in the genus *Salix*. *Vestnik KazNu. Seriya Ekologicheskaya = Bulletin of Kazan Research Institute. Ecological series*. 2015;(2/2):673–678. (In Russ.)
59. Nedoseko O.I. Methodology for studying crown architectonics on the example of boreal willow species. *Sovremennyye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodopol'zovaniya: materialy Vserossiyskoy (s mezhdunarodnym uchastiem) nauchnoy shkoly-konferentsii, posvyashchennoy 115-letiyu so dnya rozhdeniya A.A. Uranova = Modern concepts of biosystems ecology and their role in solving the problems of nature conservation and nature management: proceedings of the All-Russian (with international participation) research school-conference dedicated to 115th anniversary of A.A. Uranov*. Penza, 2016:145–148. (In Russ.)
60. Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Architectural models of *Salix triandra* L. and *Salix fragilis* L. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii = Social and ecological technologies*. 2016;(2):39–50. (In Russ.)
61. Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Phylogenetic relationships between life forms and architectural modules of boreal species and willows of the subgenera *Salix* and *Vetrix*. *Sistematika i evolyutsionnaya morfologiya rasteniy: materialy konferentsii, posvyashchennoy 85-letiyu so dnya rozhdeniya V.N. Tikhomirova = Systematics and evolutionary morphology of plants: proceedings of the conference dedicated to the 85th anniversary of V.N. Tikhomirov*. Moscow: MAKSPress, 2017:277–282. (In Russ.)
62. Antonova I.S. On dynamic units of crown structure of woody plants in the temperate zone. *Trudy IX Mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I. G. Serebryakova) = Proceedings of IX international conference on plant ecological morphology, dedicated to the memory of I.G. Serebryakov and T.I. Serebryakov*. Moscow, 2014;2:48–51. (In Russ.)
63. Skvortsov A.K. *Ivy SSSR (sistemicheskiy i geograficheskiy obzor) = Willows of the USSR (systematic and geographical review)*. Moscow: Nauka, 1968:255. (In Russ.)
64. Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy Botani-cheskogo instituta AN SSSR im. V. L. Komarova. Ser. 3 (Geobotanika) = Proceedings of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR named after V. L. Komarov. Series 3 (Geobotany)*. 1950;(6):7–204. (In Russ.)
65. Uranov A.A. Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki = Biological sciences*. 1975;(2):7–34. (In Russ.)
66. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B. et al. Ontogeny of a tree. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1999;84(12):8–19.
67. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(2):1–31.
68. Bobrovskaya N.E., Bobrovskiy M.V. Model of the detailed structure of a deciduous tree. *Rezultaty fundamental'nykh issledovaniy po prioritnym nauchnym napravleniyam lesnogo kompleksa strany: nauchnye trudy MLGI = Results of fundamental research in priority scientific areas of the country's forest complex: scientific works of MLGI*. 1991;(242):38–42. (In Russ.)
69. Nedoseko O.I. *Ontomorfogenesis of Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L. PhD abstract. Moscow: MPGU, 1993:16. (In Russ.)
70. Valyagina-Malyutina E.T. *Ivy evropeyskoy chasti Rossii = Willows of the European part of Russia*. Moscow: KMK, 2004:217. (In Russ.)
71. Nedoseko O.I. *Formation of life forms and crown architectonics of boreal species of willows of the subgenera Salix i Vetrix Dumort in ontogenesis*. DSc abstract. Moscow, 2018:43. (In Russ.)
72. Krasil'nikov P.K. Classification of root systems of trees and shrubs. *Lesovedenie = Forest science*. 1970;(3):35–44. (In Russ.)