



УДК 582.623 DOI 10.21685/2500-0578-2023-3-5

СТРУКТУРА КРОН ОСОБЕЙ *S. EUXINA* I. V. BELYAEVA (*SALICACEAE*): МОДУЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ, ГЕНДЕРНЫЕ ОТЛИЧИЯ

О. И. Недосеко

Арзамасский филиал Нижегородского государственного университета имени Н. И. Лобачевского, Арзамас, Россия
nedoseko@bk.ru

Аннотация. Бореальные виды ив еще недостаточно исследованы с позиций структурно-функциональной организации кроны взрослых особей. В работе проанализировано строение модульных элементов кроны *S. euxina*. В основе классификации побегов и побеговых систем кроны использованы три признака: длина междоузлий, составляющих побег, возраст побега, наличие ветвления. Использована следующая классификация модульных элементов: метамер, одноосный побег, трехлетняя побеговая система, ветвь от ствола, крона в целом. При этом трехлетняя побеговая система рассматривается как архитектурный модуль. Изучение трехлетних побеговых систем проведено отдельно у женских и мужских особей, что позволило выявить гендерные отличия в структурной организации их кроны. У особей *S. euxina* различных жизненных форм в кронах развиваются вегетативные побеги 3 типов: короткие, средней длины и длинные, причем наибольшую роль в организации кроны играют побеги средней длины. У особей жизненных форм одно-, мало- и многоствольных деревьев выделено 8 основных вариантов вегетативных побегов, а у особей жизненной формы факультативный стланник – 5 вариантов. В составе годовичного вегетативного побега выделены 8 вариантов метамеров, различающихся структурно и функционально. В качестве основной структурной единицы побеговой системы выделена трехлетняя побеговая система, и на ее основе с учетом 3 признаков выделен архитектурный модуль. В составе всех модельных ветвей *S. euxina* у мужских особей преобладает тип трехлетней побеговой системы 1:1, а у женских – 1:2. В составе кроны женских особей *S. euxina* ассимилирующих побегов в 1,4 раза больше, чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и их кроны более плотные. У *S. euxina* ассимилирующие годовичные побеги иногда развиваются из спящих почек (3,9%).

Ключевые слова: *Salix euxina*, жизненные формы, крона, побеги, метамеры, трехлетняя побеговая система, архитектурный модуль

Для цитирования: Недосеко О. И. Структура кроны особей *S. euxina* I. V. Belyaeva (*salicaceae*): модульные элементы, гендерные отличия // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023. Vol. 8 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-3-5>

THE STRUCTURE OF THE CROWNS OF INDIVIDUALS OF *S. EUXINA* I.V. BELYAEVA (*SALICACEAE*): MODULAR ELEMENTS, GENDER DIFFERENCES

O. I. Nedoseko

Arzamas branch of Nizhny Novgorod State University named after N.I. Lobachevsky, Arzamas, Russia
nedoseko@bk.ru

Abstract. Boreal species of willows have not yet been sufficiently investigated from the standpoint of the structural and functional organization of the crowns of adult individuals. The article deals with the structure of modular elements of the *S. euxina* crown. Three traits are used in the basis of the classification of shoots and shoot systems of the crown. They are: the length of the internodes that make up the shoot, the age of the shoot, the presence of branching. The following classification of modular elements was used in the present article: metamer, monaxonic shoot, three-year shoot system (TSS), branch from the trunk, a crown in general. In this case TSS is considered as an architectural module. The study of three-year shoot systems was carried out separately in female and male individuals. It allowed identifying gender differences in the structural organization of their crowns. Individuals of *S. euxina* of various life forms develop in the crowns vegetative shoots of three types: short, medium and long. Moreover, shoots with medium-length play the greatest role in the organization of crowns. Individuals of life forms of single, small and multi-trunk trees distinguish 8 main variants of vegetative shoots and individuals of life forms such as

facultative elfin wood distinguish 5 variants. As part of the annual vegetative shoot, 8 variants of metamers are distinguished. They differ structurally and functionally. As the main structural unit of the shoot system, a three-year shoot system (TSS) is identified, and on its basis an architectural module with 3 traits is singled out. In the composition of all model branches of *S. euxina*, TSS type 1:1 prevails in males, and TSS type 1:2 prevails in females. There are 1.4 times more assimilating shoots in the crown of female individuals of *S. euxina* than in males. This indicates that females are more branched compared to males and their crowns are denser. Assimilating annual shoots sometimes develop from inactive buds (3.9 %) in *S. euxina*.

Keywords: *Salix euxina*, life forms, crown, shoots, metamers, three-year shoot system, architectural module

For citation: Nedoseko O. I. The structure of the crowns of individuals of *S. euxina* I.V. Belyaeva (*salicaceae*): modular elements, gender differences. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023;8(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-3-5>

Введение

Изучение конструкции кроны древесных растений является актуальной проблемой биоморфологии, так как позволяет решить ряд важных задач как фундаментального, так и практического характера [1–6].

В литературе единицы конструкции тела растения называют структурно-биологическими [7–9], метамерами [8], модулями [11–15]. По нашему мнению, понятия «модуль» и «метамер» – синонимы относительно наименьшей неделимой части тела растения, но если рассматривать более крупные побеговые структуры, то правильнее говорить о модулях (простых и сложных), имеющих метамерное строение.

Исследования Н. П. Савиных [14, 15] показали, что для характеристики жизненных форм наиболее значимы три типа модулей: элементарный, универсальный и основной.

В своей работе И. А. Гетманец [16] использует классификацию Н. П. Савиных [14] и описывает у ив три типа модулей: элементарный, универсальный, основной. Элементарные модули входят в состав годичного побега и их совокупность образует универсальный модуль (годичный побег). По мнению И. А. Гетманец [16], именно на основе универсального модуля нарастания у кустарниковых и кустарничковых жизненных форм ив формируется два универсальных модуля (трехосная система), а у жизненных форм деревьев ив, кроме этого, иногда формируется один универсальный модуль (двухосная система). Выделенные системы соответствуют системам типа «вилки» и «сучка», по Л. М. Шафрановой [10], и обязательно входят в состав основного модуля.

В качестве основной структурной единицы ив И. А. Гетманец [16, 17] рассматривает двулетнюю побеговую систему, которая соответствует элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И. С. Антоновой [18] 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 годичных побегов [19–22]. 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 [23]. По мнению Н. А. Гашевой [19], трехлетнюю побеговую систему, как четырех- и пятилетние системы, можно рассматривать как «типичную ветвь», характеризующую особь. Использование у ив более взрослых побеговых систем (четырёх-, пятилетних) достаточно проблематично из-за выраженной 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 внутриветвильного 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 [24], при градации элементов описания крон древесных растений необходимо учитывать подуровень эпсиона – результат многолетнего развития двулетних побеговых систем.

Анализируя работы по побеговой структуре видов ив, можно сказать, что они характеризуют только вегетативные [25–27] или только генеративные побеги [16, 25, 28, 29]. При этом генеративные побеги в составе побеговых систем представителей рода *Salix* рассматриваются как эфемерные, и им не придается никакого значения. Так как у некоторых бореальных видов ив двуэтапно-оппадающие генеративные побеги и их нижняя вегетативная часть остаются

в составе генеративных модулей весь вегетативный сезон, а у *S. pentandra* вегетативно-генеративные побеги входят в состав кроны более продолжительное время (до весны), то, по нашему мнению, необходимо учитывать особенности соцветий и их встраивания в вегетативную сферу. Ивы – раздельнополые виды, и с этой точки зрения интересны для сравнения структурно-функциональной организации крон взрослых особей разных полов.

Цель работы: изучение структурно-функциональной организации кроны *Salix euxina*.

Материалы и методы

Полевые исследования проводились в течение 1990–2018 гг. на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей. Районы исследований относятся к Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области и характеризуются умеренно-континентальным климатом [30].

Для выделения и характеристики онтогенетических состояний использована классификация Т. А. Работнова [31], дополненная А. А. Урановым [32] и другими авторами [33, 34].

Побеги и их образование изучали по методике И. Г. Серебрякова [35]. Для этого у особей каждого онтогенетического состояния (начиная с ювенильного до среднего генеративного включительно) выбирали по 2–4 модельных экземпляра. У всех растений побеги классифицировали и определяли следующие параметры: длину, возраст, длину прироста последнего года, диаметр. Детально изучено нарастание побеговых систем по годам с учетом ветвления (бокового, в том числе и силлептического).

В основе классификации побегов и побеговых систем кроны видов ив использованы три признака: длина междоузлий, составляющих побег, возраст побега, наличие ветвления [27, 36]. С учетом трех названных признаков расчетное число возможных вариантов побегов и побеговых систем – 12 (табл. 1).

По разработанной ранее методике [27] у средневозрастных генеративных растений изучен качественный и количественный состав побегов и побеговых систем в разных частях кроны. Всего проанализировано более 1000 побегов.

Для изучения архитектурных модулей рода *Salix* разработана авторская методика изучения ТПС молодых генеративных особей [37]. Трехлетние побеговые системы изучены на модельных ветвях из верхней, средней и нижней части кроны: всего изучено 6 особей (по 3 особи разного пола). Изучение трехлетних побеговых систем проведено отдельно у женских и мужских

особей, что позволило выявить гендерные отличия в структурной организации их крон.

При изучении крон, особи которых находятся в молодом генеративном онтогенетическом состоянии, использована следующая классификация модульных элементов: метамер, одноосный побег, ТПС, ветвь от ствола, крона в целом. При этом ТПС мы рассматриваем как архитектурный модуль.

Результаты исследования

В ходе наших исследований выявлено, что во взрослом состоянии *S. euxina* может формировать четыре жизненные формы: одноствольное дерево, мало- и многоствольное дерево-куст и факультативный стланик [37]. Все жизненные формы приурочены к различным экологическим условиям: жизненные формы одноствольное дерево растут на вторичных местообитаниях вдали от пойм, на более сухих почвах (вдоль дорог, на полях); жизненные формы малоствольное и многоствольное дерево произрастают по берегам водоемов, в поймах рек; жизненная форма стланик формируется в условиях прирусловых валов крупных рек.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем кроны *S. euxina* проведена для древесных (одно-, мало- и многоствольные деревья) и стланиковой жизненных форм.

В целом, у жизненных форм одно-, мало- и многоствольных деревьев *S. euxina* выделено 8 основных вариантов побегов (табл. 1): однолетние неветвящиеся короткие; однолетние неветвящиеся средней длины; однолетние ветвящиеся средней длины; многолетние неветвящиеся средней длины; многолетние ветвящиеся средней длины; однолетние неветвящиеся длинные; однолетние ветвящиеся длинные; многолетние ветвящиеся длинные.

У особей *S. euxina* жизненной формы факультативный стланик во взрослом состоянии в кроне выделено только 5 основных вариантов побегов (табл. 1) за счет отсутствия однолетних ветвящихся побегов средней длины и длинных побегов, а также многолетних неветвящихся побегов средней длины.

Каждое онтогенетическое состояние у *S. euxina* характеризуется определенным набором побегов кроны. В ходе онтогенеза (до молодого генеративного онтогенетического состояния включительно) происходит постепенное усложнение и разнообразие структуры кроны за счет появления все новых вариантов побегов и их систем (табл. 2).

Таблица 1

Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся)
у *S. euxina* различных жизненных форм

Table 1

Options for crown shoots (theoretically possible and actually occurring) in *S. euxina* of various life forms

Длина побега	Короткий				Средний				Длинный			
	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
Схема побега												
Вариант	1				2	3	4	5	6			8
Ж.Ф. дерево	+	Очень редок	Очень редок		+	+	+	+	+	+		+
Ж.Ф. стланик	+				+			+	+			+

Небольшое число вариантов побегов кроны свойственно ювенильным и имматурным, а максимальное число – молодым и средневозрастным генеративным особям. В кроне изученного вида в наибольшем числе встречаются побеги средней длины, которые характерны почти для всех онтогенетических состояний (табл. 2).

Впервые длинные побеги у *S. euxina* появляются в виргинильном состоянии (жизненные формы одно-, мало- и многоствольное дерево) или в молодом генеративном состоянии (жизненная форма стланик) (табл. 2). Очень редко в кроне развиваются однолетние ветвящиеся и многолетние неветвящиеся короткие побеги (табл. 1).

Таблица 2

Варианты побегов кроны различных жизненных форм *S. euxina*
в разных онтогенетических состояниях

Table 2

Variants of crown shoots of various life forms of *S. euxina* in different ontogenetic states

Генетическое состояние	Вариант побега							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Ж.Ф. одно-, мало- и многоствольные деревья								
j		+		+				
im-1	+	+	+		+			
im-2	+	+	+		+			
v-1	+	+			+			
v-2	+	+		+	+	+	+	
g-1	+	+	редко	+	+	+	+	+
g-2	+	+	редко	+	+	+	редко	+
Ж.Ф. факультативный стланик								
j		+		+				
im-1	+	+		+	+			
im-2	+	+		+	+			
v-1	+	+		+	+			
v-2	+	+		+	+			
g-1	+	+		+	+	+		
g-2	+	+		+	+			+

У растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния более детально исследован качественный и количественный состав побегов по частям кроны. Для этого

были подробно зарисованы и исследованы модельные ветки кроны, в частности верхней, средней и нижней ее части (рис. 1).

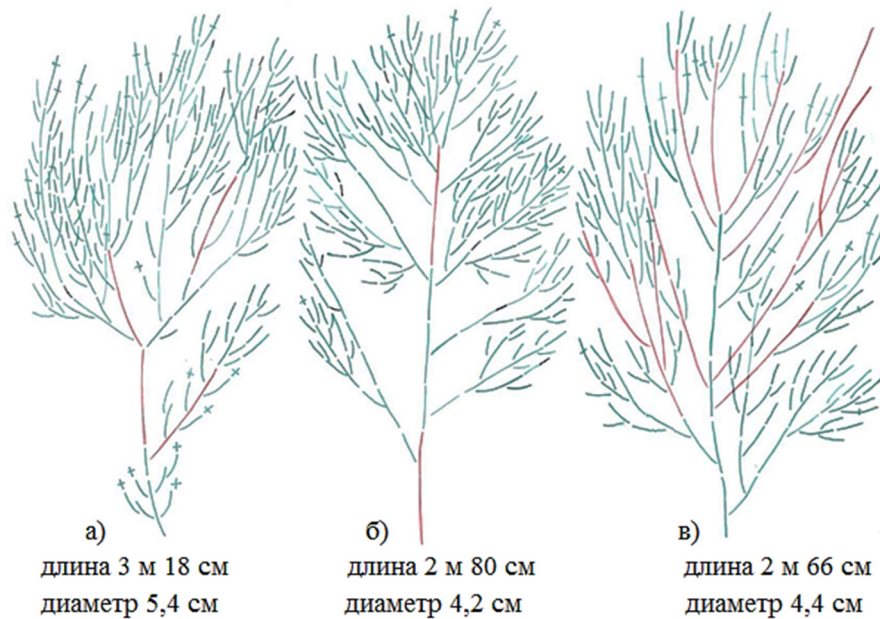


Рис. 1. Схема строения нижней (а), срединной (б) и верхней (в) модельных веток *S. euxina* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Fig. 1. Scheme of the structure of the lower (a), middle (b) and upper (c) model branches of *S. euxina* in the middle-aged generative ontogenetic state: red colour indicates long shoots, green – medium-length shoots, black – short shoots

У каждой модельной ветки был подсчитан количественный состав различных вариантов побегов и побеговых систем (табл. 3). У *S. euxina* в средневозрастном генеративном состоянии максимальное число коротких и многолетних неветвящихся побегов средней длины (1, 4) находятся в нижней части кроны, а наименьшее –

в верхней части (табл. 3). Наибольшее число однолетних неветвящихся побегов средней длины и многолетних длинных ветвящихся (2, 8) расположены в верхней и средней частях кроны, а наименьшее – в нижней части кроны.

Таблица 3

Качественный и количественный состав вариантов побегов в различных частях кроны *S. euxina* (жизненная форма: одно-, мало- и многоствольное дерево в средневозрастном генеративном состоянии)

Table 3

Qualitative and quantitative composition of shoot options in different parts of the crown of *S. euxina* (life form: single-, small- and a multi-stemmed tree in a middle-aged generative state)

Вид	Вариант побега							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Верхняя модельная ветка								
<i>n</i>	–	101	19	8	37	4		12
Соотношение, %		55,82	10,49	4,41	20,44	2,22		6,62
Срединная модельная ветка								
<i>n</i>	6	146	4	18	81			2
Соотношение, %	2,33	56,81	1,56	7	31,52			0,78
Нижняя модельная ветка								
<i>n</i>	5	95	39	27	73	1		4
Соотношение, %	2,08	38,93	15,98	11,06	29,91	0,41		1,63
Среднее значение, %	1,47	50,52	9,34	7,49	27,3	0,87		3,01

Во всех частях кроны *S. euхina* преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (2, 5). Однолетние неветвящиеся и ветвящиеся длинные побеги (6, 7) в этом онтогенетическом состоянии встречаются очень редко и только в верхней части кроны. В целом, в средневозрастном генеративном состоянии у *S. euхina* в составе разных частей кроны больше всего побегов средней длины – 94,6 % (табл. 3).

Генеративные побеги

S. euхina цветут в апреле-мае одновременно с распусканием листьев. Генеративные побеги этого вида правильнее называть вегетативно-генеративными, так как они содержат почечные чешуи, катафиллы и листья срединной формации на удлинённой нижней (олиственной) части и завершаются соцветием.

Вегетативно-генеративные побеги *S. euхina* опадают в два этапа: вначале отчленяется и опадает соцветие, а позднее (осенью) – нижняя

олиственная часть. Поэтому на двулетних побегах *S. euхina* все лето до осени можно видеть оставшуюся нижнюю олиственную часть – укороченную часть вегетативно-генеративных побегов (длиной до 1,5–2 см с 3–4 листочками).

В районах исследований мы встречали особи *S. euхina* с силлептическими генеративными побегами (июнь), а также с пролептическими генеративными побегами (сентябрь). Силлептические генеративные побеги достигают длины 1–2,2–2,4–3,0 см, содержат укороченную нижнюю часть (длиной 1–3 мм) с 1–3 мелкими опушенными листочками, длиной 0,7 мм и шириной 0,2 мм. Пролептические побеги *S. euхina* также содержат укороченную олиственную нижнюю часть.

В составе годовичного вегетативного побега выделены 8 вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических или пролептических побегов (рис. 2).

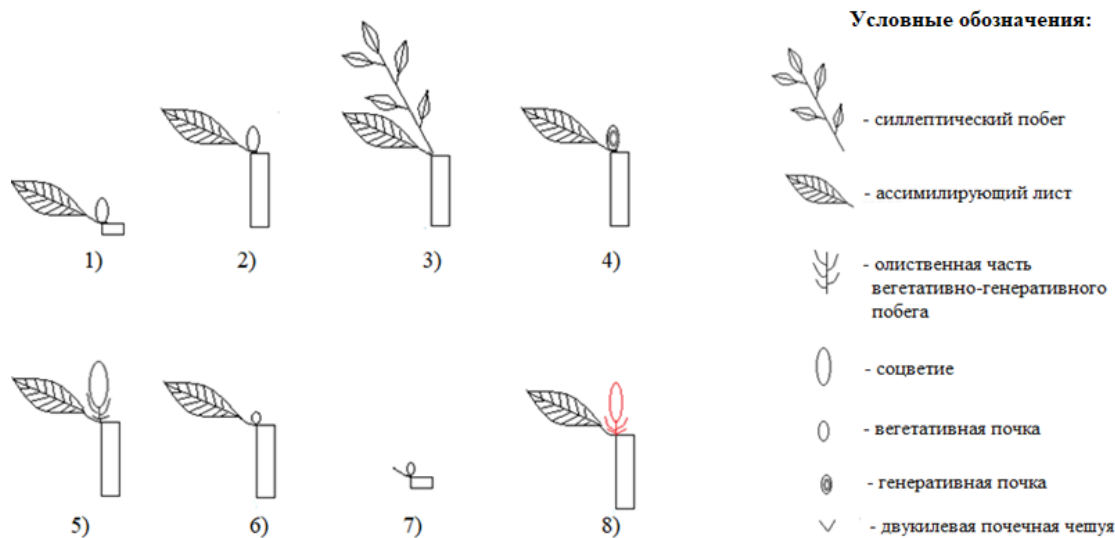


Рис. 2. Типы метамеров в составе годовичных побегов *S. euхina*

(красным цветом показан пролептический генеративный побег): 1 – лист, узел, короткое междоузлие (длина междоузлия меньше его ширины) и вегетативная почка регулярного возобновления; 2 – лист, узел, длинное междоузлие (длина междоузлия намного больше его ширины) и вегетативная почка регулярного возобновления; 3 – лист, узел, длинное междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления; 4 – лист, узел, длинное междоузлие и генеративная почка регулярного возобновления; 5 – лист, узел, длинное междоузлие (и силлептический генеративный побег с укороченной олиственной нижней частью, развивающийся из генеративной почки регулярного возобновления); 6 – лист, узел, длинное междоузлие и спящая почка; 7 – чешуевидный лист, узел, короткое междоузлие и спящая почка; 8 – лист, узел, длинное междоузлие и пролептический генеративный побег, развивающийся из генеративной почки регулярного возобновления

Fig. 2. Types of metamers in the annual shoots of *S. Euxina* (red colour indicates proleptic generative shoot): 1 – leaf, node, short internode (the length of the internode is less than its width) and a vegetative bud of regular renewal; 2 – leaf, node, long internode (the length of the internode is much greater than its width) and a vegetative bud of regular renewal; 3 – leaf, node, long internode and sylleptic shoot, developing from a vegetative bud of regular renewal; 4 – leaf, node, long internode and generative bud of regular renewal; 5 – leaf, node, long internode (and sylleptic generative shoot with a shortened leafy lower part, developing from a generative bud of regular renewal; 6 – leaf, node, long internode and dormant bud; 7 – scale-like leaf, node, short internode and dormant bud; 8 – leaf, node, long internode and proleptic generative shoot developing from a generative bud of regular renewal

В результате бокового ветвления (акротония) у *S. euxina* образуются системы побегов, сначала малолетние, а потом и многолетние. К малолетней системе побегов относится ТПС.

Типы ТПС *S. euxina*

Изучено 6 молодых генеративных особей (по 3 особи женского и мужского пола) жизненной формы одноствольное дерево высотой 4,5–5 м. На 18 модельных ветвях из верхней, срединной и нижней части кроны изучено 178 ТПС.

В составе верхних модельных веток мужских особей изучено 32 ТПС, относящихся к 4 типам: 1:1 (11 – 34,38 %), 1:2 (718 – 56,25 %), 1:3 (2 – 6,25 %), 1:4 (1 – 3,13 %); у женских особей изучено 25 ТПС, относящихся к 5 типам: 1:1 (4 – 16 %), 1:2 (17 – 68 %), 1:3 (1 – 4 %), 1:4 (2 – 8 %), 1:5 (1 – 4 %).

У особей разного пола одинаковые 4 типа ТПС, среди которых преобладают типы 1:1 и 1:2. Тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а типы ТПС 1:2, 1:4, 1:5 – у женских.

В составе верхних модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей немного больше, чем у мужских (155 побегов у мужских особей и 170 побегов у женских).

В составе срединных модельных веток мужских особей исследовано 33 ТПС, относящихся к 4 типам: 1:1 (17 – 51,5 %), 1:2 (12 – 36,4 %), 1:3 (3 – 9,09 %), 1:4 (1 – 3,03 %); у женских особей изучено 30 ТПС, также относящихся

к 4 типам: 1:1 (7 – 23,3 %), 1:2 (15 – 50 %), 1:3 (6 – 20 %), 1:4 (2 – 6,67 %).

Таким образом, у женских и мужских особей в структуре срединных ветвей одинаковые 4 типа ТПС: 1:1, 1:2, 1:3, 1:4, из них преобладают типы 1:1 и 1:2. Тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а типы 1:2, 1:3, 1:4 – у женских.

При подсчете ассимилирующих побегов в составе срединных модельных ветвей выявлено, что у женских особей их в 1,6 раза больше, чем у мужских (142 побега у мужских особей и 220 побегов у женских).

В составе нижних модельных веток мужских особей исследовано 29 ТПС, относящихся к 3 типам ТПС: 1:1 (16 – 55,2 %), 1:2 (11 – 37,9 %), 1:3 (2 – 6,89 %); у женских особей изучено 29 ТПС, относящихся к 6 типам ТПС: 1:1 (6 – 20,7 %), 1:2 (12 – 41,4 %), 1:3 (8 – 27,6 %), 1:4 (1 – 3,45 %), 1:6 (1 – 3,45 %), 1:7 (1 – 3,45 %).

В составе нижних модельных ветвей женских и мужских особей 3 типа ТПС одинаковые: 1:1, 1:2, 1:3. У женских особей преобладают типы 1:2 и 1:3, а у мужских – типы ТПС 1:1 и 1:2; причем тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а типы ТПС 1:2, 1:3, 1:4, 1:6, 1:7 – у женских.

В составе нижних модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей в 1,7 раза больше, чем у мужских (135 побегов у мужских особей и 225 побегов у женских).

Таким образом, в составе всех модельных ветвей *S. euxina* у мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – 1:2 (рис. 3).

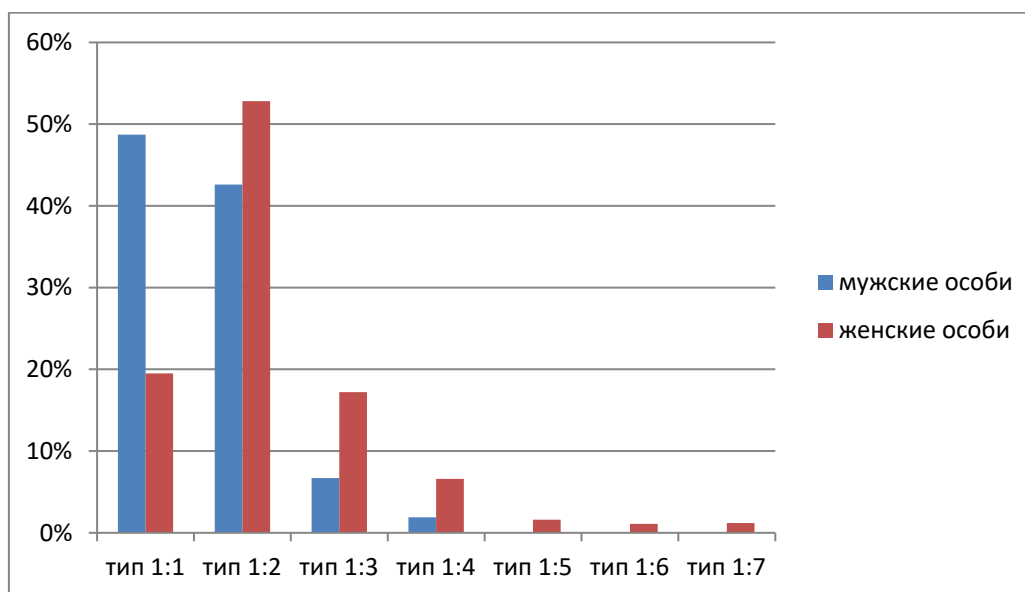


Рис. 3. Соотношение разных типов ТПС в составе кроны модельных ветвей особей *S. euxina*

Fig. 3. The ratio of different types of TSS in the composition of the crown of model branches of *S. euxina* individuals

В составе кроны ассимилирующих побегов у женских особей в 1,4 раза больше, чем у мужских (432 побега у мужских особей и 615 побегов у женских).

При анализе формул побегообразования ТПС выявлено, что двулетние побеги отходят от трехлетних не всегда из верхних соседних почек (табл. 4).

Таблица 4

Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1-я подгруппа) или более нижних узлов (2-я подгруппа) трехлетних побегов *S. euхina*

Table 4

Qualitative and quantitative composition of TSS in which two-year-old shoots develop from the upper neighboring nodes (1st subgroup) or lower nodes (2nd subgroup) of three-year-old shoots of *S. euхina*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7	
Подгруппа ТПС		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен.	<i>n</i>	13	4	28	16	5	10	1	4	–	1	–	1	–	1
	%	15,5	4,76	33,3	19,0	5,95	11,9	1,19	4,76	–	1,19	–	1,19	–	1,19
муж.	<i>n</i>	38	6	28	13	4	3	–	2	–	–	–	–	–	–
	%	40,4	6,38	29,8	13,8	4,26	3,19	–	2,13	–	–	–	–	–	–

В типах ТПС 1:1 и 1:2 выявлено, что у мужских и женских особей в большинстве случаев двулетние побеги развиваются из верхних

соседних почек трехлетних побегов (ТПС 1-й подгруппы) (табл. 4, рис. 4).

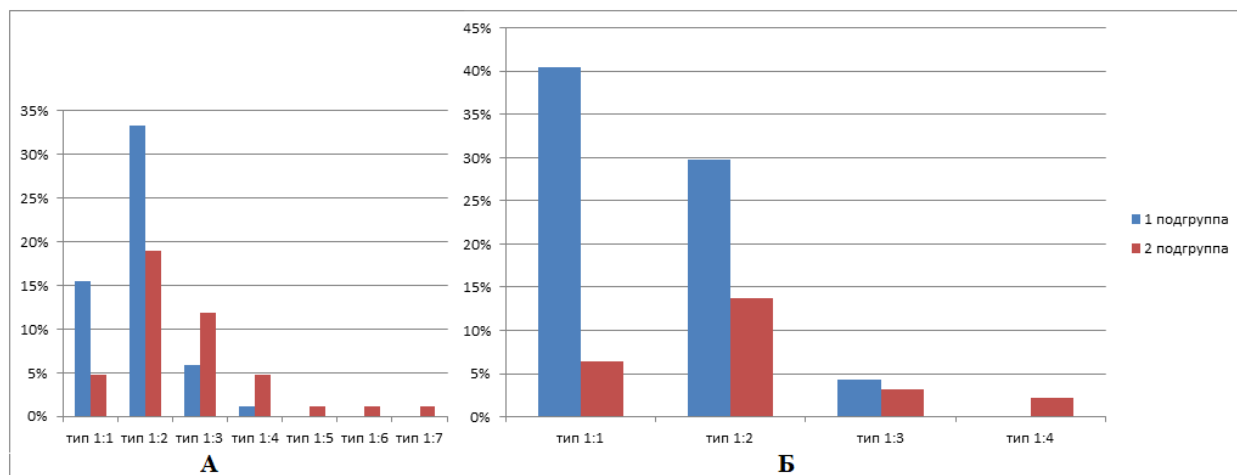


Рис. 4. Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1-я подгруппа) или более нижних узлов (2-я подгруппа) трехлетних побегов женских (А) и мужских (Б) особей *S. euхina*

Fig. 4. The ratio of TSS types in which two-year-old shoots develop from upper neighboring nodes (1st subgroup) or lower nodes (2nd subgroup) of three-year-old shoots of female (A) and male (B) *S. euхina* individuals

В типах ТПС 1:3 и 1:4, 1:5, 1:6, 1:7 у женских особей преобладают ТПС 2 подгруппы, у мужских особей в типе 1:3 преобладают ТПС 1-й подгруппы, а в типе 1:4 – ТПС 2-й подгруппы (рис. 4).

В целом, у мужских особей, по сравнению с женскими особями, преобладают ТПС 1-й подгруппы (рис. 5).

Из 178 ТПС в 7 ТПС годовичные побеги развиваются из спящих почек (3,9 %). В кронах женских и мужских особей *S. euхina* верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (по числу типов ТПС) и количественно (доля участия типов ТПС).

Так, у мужских особей в составе верхних и срединных модельных ветвей – 4 типа ТПС,

а в составе нижних – 3 типа ТПС; у женских особей большее разнообразие типов ТПС (6 типов ТПС) характерно для нижних модельных ветвей, 4 типа ТПС – для срединных и 5 типов ТПС – для верхних модельных ветвей.

При анализе количественного состава ТПС выявлено, что у мужских особей тип ТПС 1:1 преобладает в составе срединных и нижних модельных ветвей; тип ТПС 1:2 в наибольшем числе представлен в составе верхних модельных ветвей; тип ТПС 1:3 встречается примерно в одинаковых количествах в составе верхних и нижних модельных ветвей.

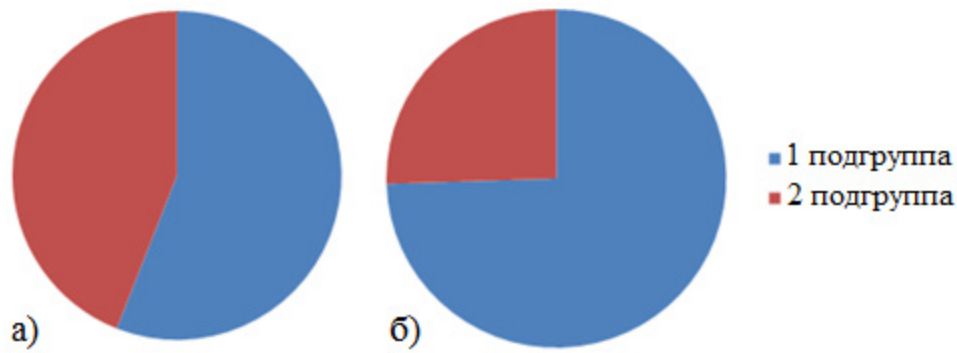


Рис. 5. Доля участия ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1-я подгруппа) или более нижних узлов (2-я подгруппа) трехлетних побегов особей *S. euxina*: а – женских; б – мужских

Fig. 5. The share of participation of TSSs in which two-year-old shoots develop from the upper neighboring nodes (1st subgroup) or lower nodes (2nd subgroup) of three-year-old shoots of *S. euxina* individuals: a – female; b – male

У женских особей тип ТПС 1:2 преобладает в составе всех модельных ветвей, но в наибольшем числе встречается в составе верхних; тип ТПС 1:1 преобладает в составе срединных модельных ветвей, и реже встречается в составе верхних; тип ТПС 1:3 в меньшем числе встречается в верхней части кроны, а в наибольшем числе – в нижней.

В составе кроны женских особей *S. euxina* ассимилирующих побегов в 1,4 раза больше, чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и их кроны более плотные. У *S. euxina*

ассимилирующие годовичные побеги иногда развиваются из спящих почек (3,9 %).

Так как двуэтапно-оппадающие вегетативно-генеративные побеги опадают в два этапа и их нижняя олиственная часть остается на двулетнем побеге до осени, то их, как и условно-неопадающие генеративные побеги, необходимо учитывать в составе ТПС. Учитывая долговечность вегетативных частей генеративных побегов, вариант ветвления и размер зоны отмирания вегетативных побегов, у *S. euxina* можно выделить архитектурный модуль, основанный на акротонии с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 6).

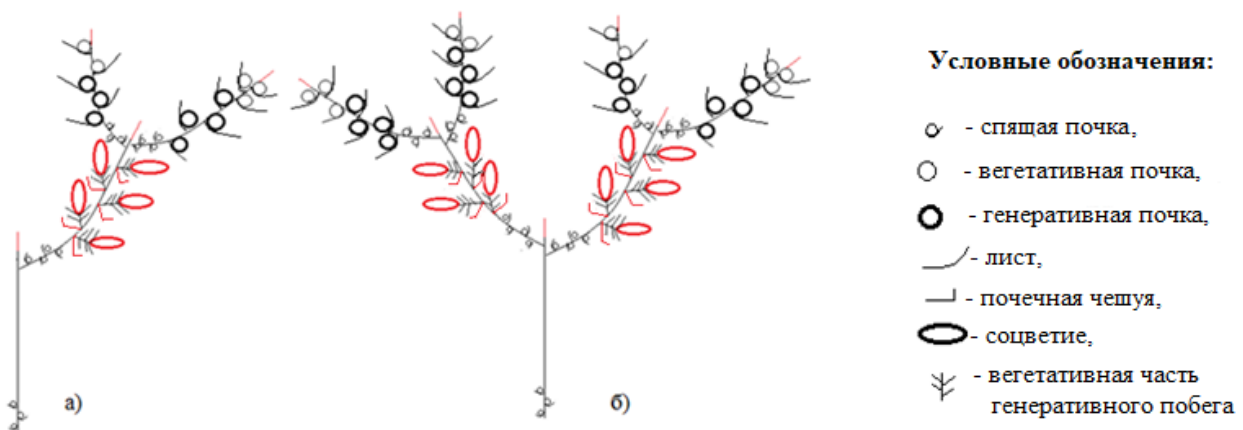


Рис. 6. Архитектурный модуль II (красным цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)

Fig. 6. Architectural module II (red colour indicates dying parts of shoots and falling parts of generative shoots)

Заключение

Таким образом, у особей *S. euxina* различных жизненных форм в кронах развиваются вегетативные побеги 3 типов: короткие, средней длины и длинные, причем наибольшую роль в организации крон играют побеги средней длины. У особей жизненных форм одно-, мало-

и многоствольных деревьев выделено и описано 8 основных вариантов вегетативных побегов, а у особей жизненной формы факультативный стланник – 5 вариантов. Кроме вегетативных побегов в кронах *S. euxina* развиваются вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени. Помимо

вегетативно-генеративных побегов регулярного возобновления у *S. euxina* встречаются еще и силлептические генеративные побеги с олиственной укороченной нижней частью и пролептические генеративные побеги. Силлептические и пролептические генеративные опадают после цветения и не принимают участия в формировании кроны. Нижняя олиственная часть двуэтапно-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.

Многообразие побегов и побеговых систем обусловлено метамерной поливариантностью вегетативных побегов. В составе годовичного вегетативного побега *S. euxina* выделены 8 вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических или пролептических побегов.

У *S. euxina* в составе срединных и нижних модельных ветвей мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а в составе верхних модельных ветвей – тип ТПС 1:2; у женских особей в составе всех модельных ветвей преобладает тип ТПС 1:2. У мужских особей по сравнению с женскими преобладают ТПС 1-й подгруппы, у женских особей преобладают ТПС 2-й подгруппы (в типах ТПС 1:3 и 1:4, 1:5, 1:6, 1:7). В составе кроны женских особей *S. euxina* ассимилирующих побегов в 1,4 раза больше, чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и их кроны более плотные. У *S. euxina* ассимилирующие годовичные побеги иногда развиваются из спящих почек (3,9 %). Учитывая долговечность вегетативных частей генеративных побегов, вариант ветвления и размер зоны отмирания вегетативных побегов, у *S. euxina* можно выделить архитектурный модуль, основанный на акротонии с двуэтапно-опадающими генеративными побегами.

Список литературы

1. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree species of the temperate forest // Can. J. Bot. 1998. Vol. 76. P. 2100–2118.
2. Balandier P., Lacoite A., Le Roux [et. al.]. SIMWAL: A structural-funktional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning // Ann. For. Sci. 2000. Vol. 57. P. 571–585.
3. Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Е. В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестник С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2001. Вып. 2, № 11. С. 67–78.
4. Halle F. Eloge de plante // Pour une nouvelle biologie. Paris, 2004. 117 p.
5. Каплина Н. Ф., Лебков В. Ф. Прирост и продукция ветвей сосны (*Pinus sylvestris* L.) по периодам онтогенеза в сложных сосняках Подмосквья // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В. Н. Сукачева. М., 2006. С. 195–212.
6. Уткина И. А., Рубцов В. В. Влияние архитектурных моделей растений на их взаимодействие с насекомыми-фитофагами // Вестник ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 262–266.
7. Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
8. Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 18–19.
9. Gatzuk L. E. Hierarchic system of shoot body units in seed plants // XII Международный ботанический конгресс: тезисы докладов. 1975. С. 214.
10. Шафранова Л. М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 179–213.
11. Prevost M. F. Architecture del quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. Vol. 4. P. 24–36.
12. Prevost M. F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 223–321.
13. Hallé F. Modular growth in seed plants // Phil. Trans. R. Soc. Lond., 1986. V. 313. P. 77–87.
14. Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с.
15. Савиных Н. П. Поливариантность особей и ее эволюционное значение // Методы популяционной биологии: сб. материалов докладов VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 186–187.
16. Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 330 с.
17. Гетманец И. А. Биоморфология ив секции *Incubaceae* Kerner. рода *Salix* L.: автореф. ... канд. биол. наук, М., 1998. 16 с.

18. Антонова И. С. Изучение побеговых систем некоторых представителей семейства *Ulmaceae* Mirb. // Проблемы биологии растений : материалы Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Письяковой. СПб. : ТЕССА, 2006. С. 232–235.
19. Гашева Н. А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2012. № 12. С. 99–110.
20. Недосеко О. И. Архитектоника ив на примере ивы остролистной // Труды IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). М., 2014. Т. 2. С. 326–329.
21. Недосеко О. И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* // Вестник КазНУ. Сер.: Экологическая. 2015. № 2/2. С. 673–678.
22. Недосеко О. И., Викторов В. П. Архитектурные модели *Salix triandra* L. и *Salix fragilis* L. // Социально-экологические технологии. 2016. № 2. С. 39–50.
23. Мазуренко М. Т., Хохлаев А. П. Модульная организация дерева // Конструкционные единицы в морфологии растений : материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 10–12.
24. Антонова И. С. О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны // Труды IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) / под общ. ред. д.б.н. В. П. Викторова. М., 2014. Т. 2. С. 48–51.
25. Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М. : Наука, 1968. 255 с.
26. Девиз-Соколова Т. Г. Морфология ив Северо-Востока СССР в связи с проблемами жизненных форм покрытосеменных растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1982. 53 с.
27. Недосеко О. И. Онтоморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L. : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : МПГУ, 1993. 16 с.
28. Девиз-Соколова Т. Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) // Бюлетень МОИП. Отдел Биологический. 1974. № 2. С. 71–81.
29. Костина М. В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 40 с.
30. Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л. : Наука, 1980. 429 с.
31. 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.
32. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
33. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaigolnova L. V. [et al.]. Ontogeny of a tree // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.
34. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1. P. 1–31.
35. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1964. Т. 3. С. 146–205.
36. 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.
37. 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.

References

1. 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.
2. Balandier P., Lacoite A., Le Roux et al. SIMWAL: A structural-funktional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning. *Ann. For. Sci.* 2000;57:571–585.
3. Antonova I.S., Azova O.V., Elsukova E.V. Features of the structure and hierarchy of shoot systems of some woody plants of the temperate zone. *Vestnik S.-Peterb. un-ta. Ser. 3: Biologiya* = Proceedings of St. Petersburg University. Series 3. Biology. 2001;2(11):67–78. (In Russ.)
4. Halle F. *Eloge de plante. Pour une nouvelle biologie.* Paris, 2004:117.
5. Kaplina N.F., Lebkov V.F. Growth and production of pine branches (*Pinus sylvestris* L.) by ontogenetic periods in complex pine forests of the Moscow region. *Idey biogeotsenologii v lesovedenii i lesorazvedenii: k 125-letiyu so dnya rozhdeniya akad. V.N. Sukacheva* = Ideas of biogeocenology in forestry and afforestation: to the 125th anniversary of the birth of Academician V.N. Sukachev. Moscow, 2006:195–212. (In Russ.)
6. Utkina I.A., Rubtsov V.V. Influence of plant architectural patterns on their interactions with phytophagous insects. *Vestnik TvGU. Ser.: Biologiya i ekologiya* = Proceedings of Tver State University. Biological series. 2008;(9):262–266. (In Russ.)

7. 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.)
8. Gattsuk L.E. A hierarchical system of structural and biological units of a plant organism, identified at the macro-morphological level. *Uspekhi ekologicheskoy morfologii rasteniy i ee vliyanie na smezhnyye nauki* = Achievements in ecological plant morphology and its impact on related sciences. Moscow: Prometey, 1994:18–19. (In Russ.)
9. Gatzuk L.E. Hierarchic system of shoot body units in seed plants. *XII Mezhdunarodnyy botanicheskiy kongress: tezisy dokladov* = XII International Botanical Congress: abstracts of reports. 1975:214.
10. 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.)
11. Prevost M.F. Architecture del quelques Apocynacees ligneuses. *Mem. Soc. Bot. Fr.* 1967;4:24–36.
12. Prevost M.F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants. *Tropical trees as living systems*. Cambridge, 1978:223–321.
13. Hallé F. Modular growth in seed plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 1986;313:77–87.
14. Savinykh N.P. Biomorphology of veronica in Russia and neighboring countries. DSc abstract. Moscow, 2000:32. (In Russ.)
15. Savinykh N.P. Polyvariance of individuals and its evolutionary significance. *Metody populyatsionnoy biologii: sb. materialov dokladov VII Vseros. populyatsionnogo seminar* = Methods of population biology: collection of reports of VII All-Russia population seminar. Syktyvkar, 2004;(part 1):186–187. (In Russ.)
16. Getmanets I.A. Ecological diversity and biomorphology of the genus *Salix* L. of South Urals. DSc dissertation. Omsk, 2011:330. (In Russ.)
17. Getmanets I.A. Biomorphology of willows in the section *Incubaceae* Kerner of the genus *Salix* L. PhD abstract. Moscow, 1998:16. (In Russ.)
18. Antonova I.S. Study of the shoot systems of some representatives of the *Ulmaceae* Mirb family. *Problemy biologii rasteniy: materialy Mezhdunar. konf., posvyashch. 100-letiyu so dnya rozhdeniya V.V. Pis'yaukovoy* = Problems of plant biology: materials of the International conference dedicated to 100th anniversary of the birth of V.V. Pisyaukova. Saint Petersburg: TESSA, 2006:232–235. (In Russ.)
19. Gasheva N.A. On the method for the structural study of *Salix* shoot modules. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya* = Bulletin of ecology, forestry and landscape science. 2012;(12):99–110. (In Russ.)
20. Nedoseko O.I. Architectonics of willows using the example of the common willow. *Trudy IX Mezhdunar. konf. po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashch. pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova)* = Proceedings of IX International conference on ecological morphology of plants, dedicated to. in memory of I.G. and T.I. Serebryakovs (to the 100th anniversary of I.G. Serebryakov). Moscow, 2014;2:326–329. (In Russ.)
21. Nedoseko O.I. On the issue of studying modular organization and architectonics in the *Salix* family. *Vestnik KazNu. Ser.: Ekologicheskaya* = Kaznu journal. Ecological series. 2015;(2/2):673–678. (In Russ.)
22. Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Architectural models of *Salix triandra* L. and *Salix fragilis* L. *Sotsial'no-ekologicheskoe tekhnologii* = Social and ecological technologies. 2016;(2):39–50. (In Russ.)
23. 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: materials of the 10th school on theoretical plant morphology. Kirov, 2004:10–12. (In Russ.)
24. Antonova I.S. On the dynamic units of the structure of the crown of woody plants in the temperate zone. *Trudy IX Mezhdunar. konf. po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashch. pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova)* = Proceedings of IX International conference on ecological morphology of plants, dedicated to. in memory of I.G. and T.I. Serebryakovs (to the 100th anniversary of I.G. Serebryakov). Moscow, 2014;2:48–51. (In Russ.)
25. Skvortsov A.K. *Ivy SSSR (sistemicheskiy i geograficheskiy obzor)* = Willows of the USSR (systematic and geographical review). Moscow: Nauka, 1968:255. (In Russ.)
26. Derviz-Sokolova T.G. Morphology of willows in the Northeast of the USSR in connection with problems of life forms of angiosperms. DSc abstract. Moscow, 1982:53. (In Russ.)
27. Nedoseko O.I. Ontomorphogenesis of *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L. PhD abstract. Moscow: MPGU, 1993:16. (In Russ.)
28. Derviz-Sokolova T.G. The structure of willow shoots in different life forms (using the example of Chukotka willows). *Byuletten' MOIP. Otdel Biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1974;(2):71–81. (In Russ.)
29. Kostina M.V. Generative shoots of woody angiosperms of the temperate zone. DSc abstract. Moscow, 2009:40. (In Russ.)
30. Gribova S.A., Isachenko T.I., Lavrenko E.M. (eds.). *Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR* = Vegetation of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1980:429. (In Russ.)
31. Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR im. V.L. Komarova, Ser. 3. Geobotanika* = Proceedings of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences named after. V.L. Komarov, Series 3. Geobotany. 1950;(6):7–204. (In Russ.)
32. Uranov A.A. Age spectrum of a phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskoe nauki* = Biological series. 1975;(2):7–34. (In Russ.)



33. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B. et al. Ontogeny of a tree. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 1999;84(12):8–19.
34. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1:1–31.
35. Serebryakov I.G. Life forms of higher plants and their study. *Polevaya geobotanika* = Field geobotany. Moscow; Leningrad, 1964;3:146–205. (In Russ.)
36. Bobrovskaya N.E., Bobrovskiy M.V. Detailed structure model of a deciduous tree. *Rezultaty fundamental'nykh issledovaniy po prioritetnym nauchnym napravleniyam lesnogo kompleksa strany: nauchnye trudy MLGI* = Results of fundamental research in priority scientific areas of the country's forestry complex: scientific works of MLGI. 1991;(242):38–42. (In Russ.)
37. 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.)