



УДК 582.623 DOI 10.21685/2500-0578-2024-2-2

СТРУКТУРА КРОН ОСОБЕЙ *S. cinerea* L. (SALICACEAE): КЛАССИФИКАЦИЯ ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ, ВАРИАНТЫ МЕТАМЕРОВ, АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДУЛИ

О. И. Недосеко¹, Н. А. Леонова²

¹ Арзамасский филиал Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского, г. Арзамас, Россия

² Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

³ Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», Пенза, Россия

¹ nedoseko@bk.ru, ² na_leonova@mail.ru

Аннотация. Структурно-функциональная организация крон бореальных видов деревьев и кустарников, в том числе и ив еще недостаточно изучена. В работе проанализировано строение модульных элементов кроны *S. cinerea*. В основе классификации побегов и побеговых систем кроны использованы три признака: длина междоузлий, составляющих побег, возраст побега, наличие ветвления. В работе 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 различия в структурной организации их крон. *S. cinerea* во взрослом состоянии может формировать жизненные формы: геоксильный кустарник в двух модификациях – эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники, а также жизненную форму полуводный длиннохлористый стланник. Все жизненные формы приурочены к различным экологическим условиям. У жизненных форм геоксильного кустарника выделено восемь основных вариантов вегетативных побегов трех типов: короткие, средней длины и длинные. У особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннохлористый стланник в кроне не встречаются длинные побеги, выделено только шесть основных вариантов побегов, относящихся к двум типам: короткие и средней длины. Наибольшую роль в организации крон различных жизненных форм играют побеги средней длины. Вместе с вегетативными побегами в кроне *S. cinerea* выделены вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени и силлептические генеративные побеги с вегетативной частью средней длины. У особей жизненных форм геоксильного кустарника в составе годичного вегетативного побега выделены семь вариантов метамеров; у особей жизненной формы полуводный длиннохлористый стланник – восемь вариантов метамеров, различающихся структурно и функционально. В качестве основной структурной единицы побеговой системы выделена трехлетняя побеговая система, и на ее основе с учетом трех признаков выделен архитектурный модуль. В составе кроны особей жизненных форм геоксильного кустарника число ассимилирующих побегов у женских особей 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. cinerea* ассимилирующие годичные побеги иногда развиваются из спящих почек (11,6 %).

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

Для цитирования: Недосеко О. И., Леонова Н. А. Структура крон особей *S. cinerea* L. (Salicaceae): классификация побегов и побеговых систем, варианты метамеров, архитектурные модули // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-2-2>

CROWN STRUCTURE OF *SALIX CINEREA* L. (SALICACEAE) INDIVIDUALS: CLASSIFICATION OF SHOOTS AND SHOOT SYSTEMS, METAMER VARIANTS, ARCHITECTURAL MODULES

O.I. Nedoseko, N.A. Leonova

¹ Arzamas branch of Nizhny Novgorod State University named after N.I. Lobachevsky, Arzamas, Russia

² Penza State University, Penza, Russia

³ State Nature Reserve "Volga Forest Steppe", Penza, Russia

¹ nedoseko@bk.ru, ² na_leonova@mail.ru

Abstract. The structural and functional organization of the crowns of boreal species of trees and shrubs, including willows, has not yet been sufficiently studied. The article analyzes the structure of the modular elements of the crown of *S. cinerea*. **Materials and methods.** The classification of shoots and crown shoot systems is based on three features: 1) the length of the internodes that make up the shoot, 2) the age of the shoot, 3) the presence of branching. The following classification of modular elements is used in the work: metamer, uniaxial shoot, three-year shoot system, branch from the trunk, crown as a whole. At the same time, the three-year shoot system is considered as an architectural module. The study of three-year-old shoot systems was carried out separately in female and male individuals, which revealed gender differences in the structural organization of their crowns. **Results and conclusions.** *S. cinerea* in its adult state can form life forms: a geoxyl shrub in two modifications – epigeogenic-geoxyl and hypogeogenic-geoxyl shrubs, as well as a life form of a semi-aquatic long-silicizome plantain. All life forms are confined to different environmental conditions. The life forms of the geoxyl shrub have 8 main variants of vegetative shoots of three types: short, medium-length and long. In individuals of *S. cinerea* of the life form of the semi-aquatic long-silicizome plantain, long shoots are not found in the crown, only 6 main variants of shoots belonging to two types have been identified: short and medium length. Medium-length shoots play the greatest role in the organization of the crowns of various life forms. Along with vegetative shoots in the crown of *S. cinerea*, vegetative generative shoots of regular renewal are isolated, the lower part of which remains in the crown until autumn and silicic generative shoots from the vegetative.

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

For citation: Nedoseko O.I., Leonova N.A. Crown structure of *Salix Cinerea* L. (Salicaceae) individuals: classification of shoots and shoot systems, metamer variants, architectural modules. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024;9(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-2-1>

Введение

Изучение конструктивной организации кроны древесных растений является актуальной проблемой биоморфологической науки, так как позволяет решить ряд важных задач как фундаментального, так и практического характера [1–7].

В научной литературе единицы конструкции тела растения называют структурно-биологическими [8–10], метамерами [11], модулями [12–16]. Общие свойства этих единиц: физическая непрерывность, повторяемость в пространстве и во времени [7, 17, 18]. В широком смысле термины «метамер» и «модуль» можно рассматривать как повторяющиеся элементы структуры растения разного уровня [19]. Кроме того, они имеют генетически predetermined последовательность заложения и строения. Элементарный модуль – элементарный метамер (термин Барыкиной и Гуленковой [20]) – часть побега, состоящая из листа с пазушной почкой и междоузлия. 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 [21–26] показали, что для характеристики жизненных форм наиболее значимы три типа модулей: элементарный, универсальный и основной.

И. А. Антонова с соавторами при исследовании крон деревьев европейской части России

и ближнего зарубежья разработала пространственно-временную классификацию единиц строения кроны: побег, ДПС, эпсион, ветвь от ствола, крона [7, 27]. Эпсион (термин по Antonova et al., 2012) [28] – динамическая единица строения кроны, результат многолетнего развития двулетних побеговых систем [29]. При этом понятие «эпсион» соотносится с «основным модулем» по классификации Н. П. Савиных [20, 21].

По мнению М. В. Костиной [30], успешное существование деревьев в условиях континентального климата с длительным зимним периодом зависит не только от конструктивной организации вегетативной побеговой сферы растений, но и от сроков цветения, которые во многом обусловлены строением генеративных побегов, а также способом их встраивания в многолетнюю осевую систему растения. В связи с этим, при анализе побегового тела растений важно использовать в качестве конструктивных элементов не только вегетативные, но и генеративные побеги.

Модульную организацию видов рода *Salix* впервые описала И. А. Гетманец [31]. В своей работе И. А. Гетманец [31] использует классификацию Н. П. Савиных [22] 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 [31], именно на основе универсального модуля нарастания у кустарниковых и кустарничковых жизненных

форм ив образуются 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 [11], и обязательно входят в состав основного модуля.

В качестве основной структурной единицы ив И. А. Гетманец [31, 32] рассматривает двулетнюю побеговую систему, которая соответствует элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И. С. Антоновой [33] 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 [34–39]. 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 [40]. По мнению Н. А. Гашевой [34], ТПС, 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 ив и позволяет выявить многие особенности организации побеговых систем: особенности нарастания и ветвления, расположения вегетативных и генеративных побегов, последствия внутрипочечного ветвления, степень отмирания элементов побеговой системы и связанную с этим показателем динамику пробуждения спящих почек.

Анализируя работы по побеговой структуре видов ив, можно сказать, что они характеризуют только вегетативные [41–44] или только генеративные побеги [31, 41, 45, 46]. 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.

Ива пепельная, по данным А. К. Скворцова [41], имеет обширный ареал в Евразии, он включает Юго-Восточную Англию, Восточную Францию, почти всю Италию, Балканский полуостров, всю Среднюю Европу, Южную Скандинавию, почти половину территории России. *S. cinerea* – неаллювиальный вид, встречается повсеместно: по эвтрофным болотам, илистым берегам различных стоячих или слабопроточных водоемов, сплавидам, сырым ложбинам, сырым смешанным лесам и пойменным лугам. В местах достаточного увлажнения ива пепельная также часто встречается на различных вторичных местообитаниях: рытвинам, насыпям, по канавам. Кора ивы пепельной – основной источник дубильного сырья для кожевенной промышленности, в ней содержится до 15 (17 %) танинов, в связи с чем она в больших объемах заготавливается [47]. Древесина используется на различные хозяйственные поделки, как топливо, а молодые побеги – на грубое плетение. Высаживается около водоемов, используется при обсадке канав, медонос.

Цель работы: изучение структурно-функциональной организации кроны *S. cinerea*.

Материалы и методы

Полевые исследования проводились в течение 1990–2020 г. на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей. Районы исследований относятся к Валдайско-Онежской подпровинции Северо-европейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области и характеризуются умеренно-континентальным климатом [48].

Для выделения и характеристики онтогенетических состояний использована классификация Т. А. Работнова [49], дополненная А. А. Урановым [50] и другими авторами. Определение онтогенетических состояний проведено по методике, разработанной и апробированной многими авторами [51–57].

Побеги и их образование изучали по методике И. Г. Серебрякова [58]. 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 использованы три признака:

- 1) длина междоузлий, составляющих побег;
- 2) возраст побега;
- 3) наличие ветвления [59].

По разработанной ранее методике [44] 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 [60]. При изучении кроны 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.

Изучение ТПС проведено отдельно у женских и мужских особей, что позволило выявить гендерные различия в структурной организации их кроны.

Трехлетние побеговые системы изучены на модельных ветвях из верхней, средней и нижней частей кроны (части кроны): всего изучено шесть особей (по три особи разного пола).

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.

Для сравнения большого числа модулей в кроне разработаны формулы расположения побегов в ТПС. Одновременно с составлением формулы зарисовывается схема побеговой системы [60]. Тип ТПС (архитектурный модуль) показывает соотношение числа двулетних побегов к числу трехлетних. Например, 1:1, 1:2, 1:3 и т.д. Группа ТПС учитывает не только соотношение числа двулетних побегов к числу трехлетних, но и число побегов последнего года вегетации к числу двулетних. При этом каждый тип ТПС может содержать несколько групп

ТПС. Например, тип ТПС 1:1 может содержать следующие группы: 1:1:1, 1:1:2, 1:1:3, 1:1:4.

Вариант ТПС, кроме этого, учитывает силлептические побеги и побеги, развивающиеся из спящих почек, т.е. каждая группа ТПС может содержать несколько вариантов ТПС. Формулы побегорасположения делятся на две подгруппы: I подгруппа – двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов трехлетних; II подгруппа, в которой двулетние побеги развиваются из более нижних узлов трехлетних побегов.

Результаты исследования

В ходе проведенных исследований установлено, что *S. cinerea* во взрослом состоянии может формировать жизненные формы: геоксильный кустарник в двух модификациях – эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники, а также жизненную форму полуводный длиннохлоризомный стланник [55] (рис. 1).

Все жизненные формы приурочены к различным экологическим условиям: особи жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник произрастают на болотах, достаточно увлажненных вторичных местообитаниях: по канавам, рывтинам, на насыпях, по опушкам и полянам; особи жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник произрастают по илистым и песчаным берегам проточных водоемов в густых зарослях вместе с другими видами ив [44]; особи жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланник растут в прибрежной зоне Пустыньских озер на глубине до 1 м в 2–7 м от берега (оз. Свято, оз. Глубокое, оз. Паровое).

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем кроны *S. cinerea* проведена для всех выделенных жизненных форм.

В целом, у жизненных форм геоксильного кустарника – эпигеогенно-геоксильный кустарник и гипогеогенно-геоксильный кустарник выделено 8 основных вариантов побегов (табл. 1):

- 1) однолетние неветвящиеся короткие;
- 2) однолетние неветвящиеся средней длины;
- 3) однолетние ветвящиеся средней длины;
- 4) многолетние неветвящиеся средней длины;
- 5) многолетние ветвящиеся средней длины;
- 6) однолетние неветвящиеся длинные;
- 7) однолетние ветвящиеся длинные;
- 8) многолетние ветвящиеся длинные.

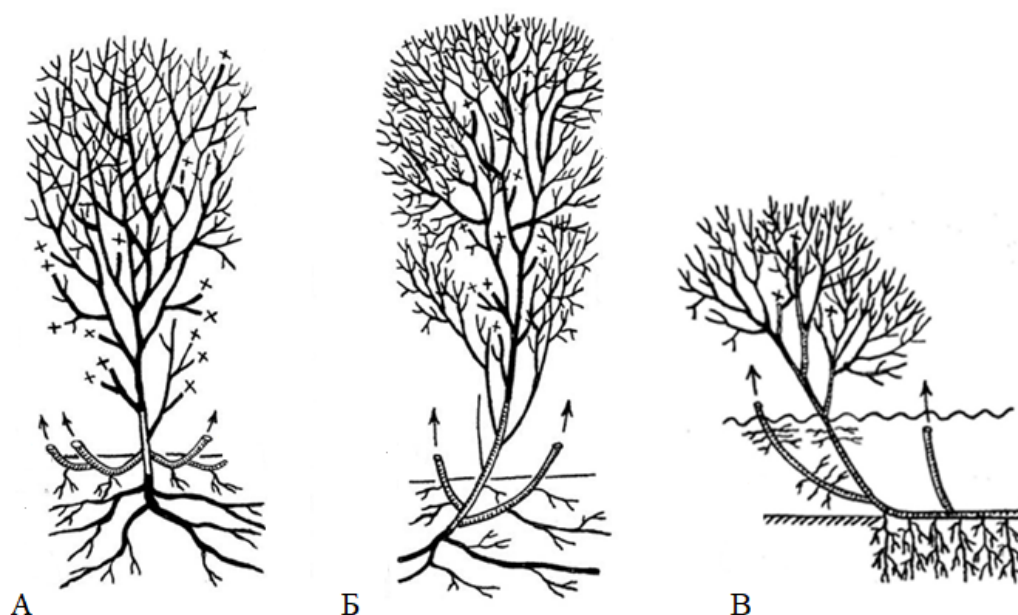


Рис. 1. Схема различных жизненных форм особей *S. cinerea*, находящихся в средневозрастном генеративном отнотенетическом состоянии:

А – эпигеогенно-геоксильный кустарник; Б – гипогеогенно-геоксильный кустарник; В – полуводный длиннооксилоризомный стланик; стрелочками показано направление роста скелетных осей; крестиками – отмершие побеги

Fig. 1. Scheme of different life forms of *S. cinerea* individuals in the middle-aged generative ontogenetic state: A – epigeogenic-geoxyl shrub; B – hypogeogenic-geoxyl shrub; C – semi-aquatic long-oxylorhizomatous dwarf pine; arrows show the direction of growth of skeletal axes; crosses – dead shoots

Таблица 1

Качественный и количественный состав вариантов побегов кроны *S. cinerea* жизненных форм: полуводный длиннооксилоризомный стланик и геоксильный кустарник

Table 1

Qualitative and quantitative composition of crown shoot variants of *S. cinerea* life forms: semi-aquatic long-oxylorhizomatous dwarf pine and geoxyl shrub

Длина побега	Короткий				Средней длины				Длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
<i>S. cinerea</i> (жизненная форма полуводный длиннооксилоризомный стланик)												
Число побегов	32		3	6	112		7	58				
Соотношение, %	14,7		1,37	2,75	51,37		3,21	26,6				
<i>S. cinerea</i> (жизненная форма геоксильный кустарник)												
Верхняя модельная ветка												
Число побегов	17				105	3	14	49	+	+		2
Соотношение, %	8,95				55,26	1,58	7,37	25,79				1,05
Срединная модельная ветка												
Число побегов	35				163	4	7	91	+	+		5
Соотношение, %	11,48				53,44	1,31	2,3	29,83				1,64
Нижняя модельная ветка												
Число побегов	42				177	2	9	80	+	+		3
Соотношение, %	13,42				56,55	0,64	2,88	25,56				0,95
Среднее значение, %	11,28				55,09	1,18	4,18	27,05	+	+		1,22

В структуре кроны *S. cinerea* жизненной формы геоксильный кустарник в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии преобладают побеги средней длины – 87,5 %, а в меньшем числе встречаются короткие побеги (11,28 %) (табл. 2). Очень редко встречаются однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся длинные побеги (1,22 %) (табл. 1).

В кронах особей жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланик выделено шесть основных вариантов (табл. 1):

- 1) однолетние неветвящиеся короткие побеги;
- 2) многолетние неветвящиеся короткие побеги;
- 3) многолетние ветвящиеся короткие побеги;
- 4) однолетние неветвящиеся побеги средней длины;

5) многолетние неветвящиеся побеги средней длины;

6) многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

По сравнению с жизненной формой геоксильный кустарник [44], у ивы пепельной жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланик в кроне нет длинных побегов и однолетних ветвящихся побегов средней длины, и кроме однолетних неветвящихся коротких побегов (1) есть еще и многолетние неветвящиеся и ветвящиеся короткие побеги (2, 3).

Проведена более детальная классификация элементов кроны особей *S. cinerea* данной жизненной формы, находящихся в молодом и средневозрастном генеративном онтогенетических состояниях (табл. 2).

Таблица 2

Варианты побегов кроны *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланик в разных онтогенетических состояниях

Table 2

Variants of crown shoots of *S. cinerea* life form semi-aquatic long-oxylorhizomatous dwarf pine in different ontogenetic states

Онтогенетическое состояние	Вариант побега					
	1	2	3	4	5	6
g-1	18	2	4	97	6	53
Соотношение, %	10	1,11	2,22	53,9	3,33	29,44
g-2	32	3	6	112	7	58
Соотношение, %	14,67	1,37	2,75	51,37	3,21	26,63

Молодая генеративная особь *S. cinerea* состоит из скелетной оси длиной 1 м 53 см и диаметром 2,0 см. Ее надводная часть длиной 51 см,

причем крона начинается с высоты 32 см над уровнем воды. Порядок ветвления побегов 6–7 (рис. 2).



Рис. 2. Особь *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланик, находящаяся в молодом генеративном онтогенетическом состоянии

Fig. 2. An individual of *S. cinerea* life form semi-aquatic long-oxylorhizomatous dwarf pine, in a young generative ontogenetic state

Средневозрастная генеративная особь *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик состоит из скелетной оси длиной 1 м 83 см и диаметром стволика 2,5 см,

порядок ветвления побегов 8–9. Надводная часть длиной 1 м 15 см, крона начинается с высоты 38 см над уровнем воды (рис. 3, 4).



Рис. 3. Схема строения основной скелетной оси *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии (высота 1 м 83 см, диаметр 2,5 см)

Fig. 3. Scheme of the structure of the main skeletal axis of *S. cinerea* life form semi-aquatic long-oxylorhizomatous dwarf pine in the middle-aged generative ontogenetic state (height 1 m 83 cm, diameter 2.5 cm)



Рис. 4. Особь *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик средневозрастного генеративного состояния

Fig. 4. Individual *S. cinerea* life form semi-aquatic long-oxylorhizomatous dwarf pine of middle-aged generative state

У каждой скелетной оси были подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (см. табл. 1, 2). У взрослых особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланик в кроне преобладают однолетние неветвящиеся короткие побеги и побеги средней длины (1, 4) и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (6) (см. табл. 1, 2).

В целом, в структуре кроны *S. cinerea* этой жизненной формы в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии преобладают побеги средней длины – 81,2 %, а в меньшем числе встречаются короткие побеги (18,8 %) (см. табл. 1, 2).

В кроне особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланик по сравнению с особями жизненной формы геоксильный кустарник больше общее процентное содержание всех вариантов коротких побегов (на 7,5 %), и в то же время меньше общее процентное содержание всех типов побегов средней длины (на 6,3 %).

Генеративные побеги

Ива пепельная цветет в конце апреля – начале мая одновременно с распусканием листьев (рис. 5, 6).



Рис. 5. Пестичные генеративные побеги *S. cinerea*

Fig. 5. Pistillate generative shoots of *S. cinerea*



Рис. 6. Тычиночные генеративные побеги *S. cinerea*

Fig. 6. Staminate generative shoots of *S. cinerea*

Вегетативно-генеративные побеги *S. cinerea* опадают в два этапа: вначале отчленяется и опадает соцветие (тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания семян), а позднее (осенью) – нижняя олиственная часть. Поэтому у ивы пепельной до осени на побегах остаются нижние олиственные

части генеративных побегов. Такие побеги достигают длины 1–2 см и содержат 2–4 листочка длиной 1,0–2,6 см и шириной 0,4–1,5 см.

Нами была встречена особь ивы пепельной с силлептическими генеративными побегами (июнь), обуславливающими вторичное цветение (рис. 7, 8).



Рис. 7. Силлептические генеративные побеги на побеге текущего года *S. cinerea*

Fig. 7. Sylleptic generative shoots on the current year shoot of *S. cinerea*

Силлептические генеративные побеги достигают длины 1,5–2,5 см, на их нижней олиственной

части средней длины есть 4–5 листочка длиной 1,7–3,5 см и 1,2–1,8 см шириной (рис. 8).



Рис. 8. Силлептический генеративный побег *S. cinerea* с олиственной нижней частью средней длины на годичном побеге, продолжающем свой рост

Fig. 8. Sylleptic generative shoot of *S. cinerea* with leafy lower part of medium length on an annual shoot continuing its growth

Варианты метамеров

У особей жизненных форм геоксильного кустарника в составе годичного вегетативного побега выделены семь вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических побегов (рис. 9): лист, узел, короткое междоузлие (длина междоузлия меньше его ширины) и вегетативная почка регулярного возобновления (1); лист, узел, длинное междоузлие (длина междоузлия намного больше его ширины) и вегетативная

почка регулярного возобновления (2); лист, узел, длинное междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления (3); лист, узел, длинное междоузлие и генеративная почка регулярного возобновления (4); лист, узел, длинное междоузлие (и силлептический генеративный побег с укороченной олиственной нижней частью, развивающийся из генеративной почки регулярного возобновления (5); лист, узел, длинное междоузлие и спящая почка (6); чешуевидный лист, узел, короткое междоузлие и спящая почка (7) (рис. 9).

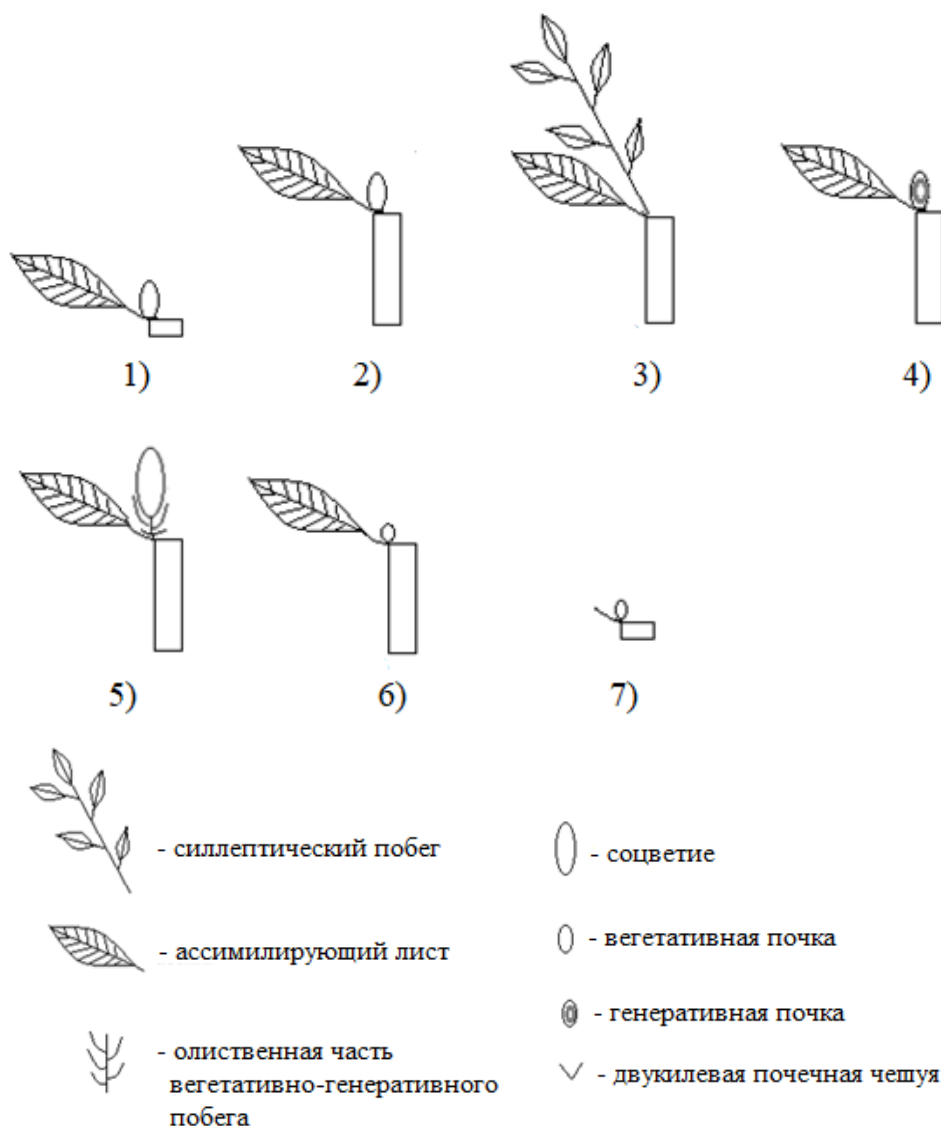


Рис. 9. Типы метамеров в составе годичных побегов особей *S. cinerea* жизненных форм геоксильного кустарника (условные обозначения для рис. 4 и 5: 1–7 – см. обозначение в тексте)

Fig. 9. Types of metamers in the composition of annual shoots of individuals of *S. cinerea* life forms of the geoxyl shrub (symbols for Fig. 4 and 5: 1–7 – see the symbol in the text)

У особей жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланник в составе годичного вегетативного побега выделены восемь вариантов метамеров, различающихся по длине

междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических побегов (рис. 10): лист, узел, короткое междоузлие (длина междоузлия меньше его ширины)

и вегетативная почка регулярного возобновления (1); лист, узел, короткое междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки 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, развивающийся из генеративной почки регулярного возобновления (6); лист, узел, длинное междоузлие и спящая почка (7); чешуевидный лист, узел, короткое междоузлие и спящая почка (8).

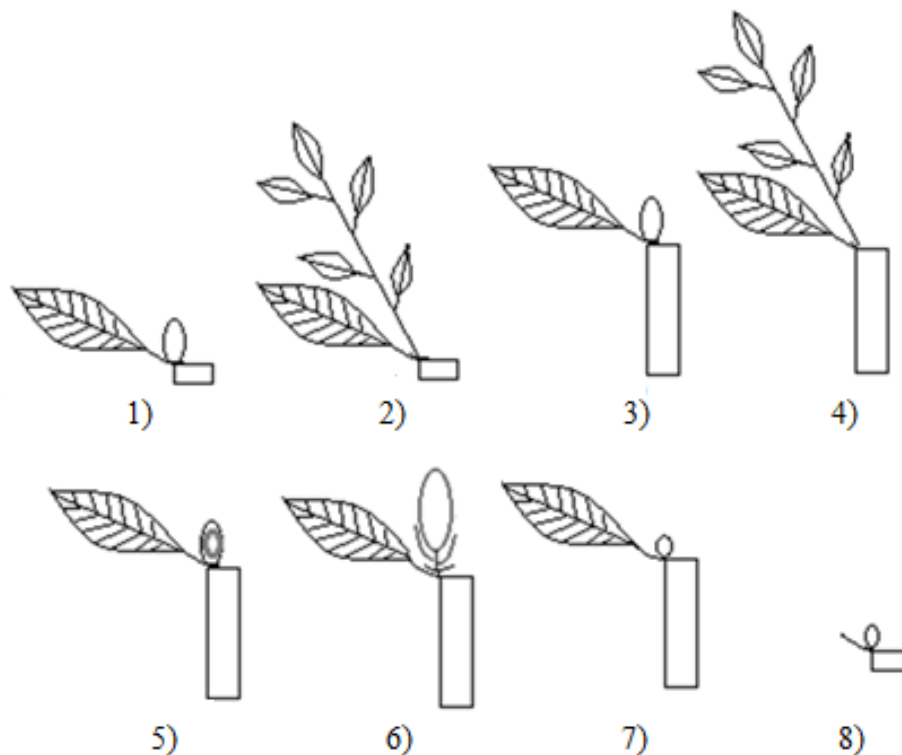


Рис. 10. Типы метамеров в составе годовых побегов особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланик (условные обозначения: 1–8 – см. обозначение в тексте)

Fig. 10. Types of metamers in the composition of annual shoots of *S. cinerea* individuals of the life form semi-aquatic long-chloromatous dwarf pine (legends: 1–8 – see designations in the text)

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

Типы ТПС *S. cinerea*

Архитектоника *S. cinerea* была изучена на особях жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник и полуводный длиннохлоризомный стланик.

Типы ТПС *S. cinerea* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Полевой материал собран в окрестностях г. Арзамаса Нижегородской области в течение

2014–2015 гг. Изучено шесть молодых генеративных особей (по три особи женского и мужского пола) жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник высотой 2–2,5 м. Всего изучено 121 ТПС.

В составе кроны мужских особей исследовано 65 ТПС, относящихся к пяти типам ТПС: 1:1 (34 – 52,3 %), 1:2 (24 – 36,9 %), 1:3 (4 – 6,2 %), 1:5 (1 – 1,54 %), 1:6 (2 – 3,1 %) (рис. 11).

В составе кроны женских особей изучено 56 ТПС, относящихся к восьми типам ТПС: 1:1 (6 – 10,72 %), 1:2 (24 – 42,9 %), 1:3 (13 – 23,2 %), 1:4 (5 – 8,9 %), 1:5 (1 – 1,8 %), 1:6 (4 – 7,1 %), 1:7 (2 – 3,6 %), 1:8 (1 – 1,8 %) (см. рис. 11). То есть по сравнению с мужскими особями ТПС женских более разветвленные.

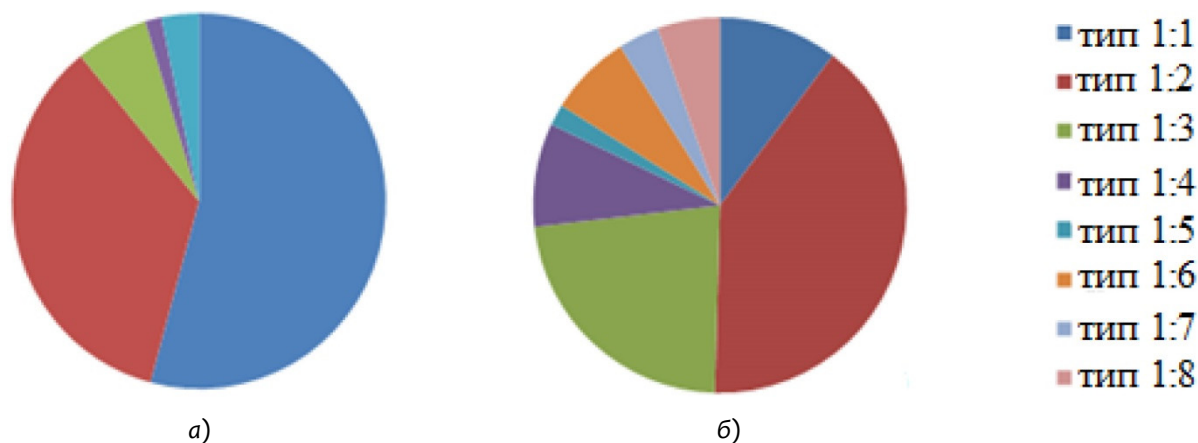


Рис. 11. Доля участия типов ТПС в составе кроны особей *S. cinerea*:
а – мужских; б – женских

Fig. 11. The proportion of three-year shoot system types in the crown composition of *S. cinerea* individuals:
а – male; б – female

Одинаковые у особей разного пола пять типов ТПС, среди которых в процентном отношении преобладают типы 1:1, 1:2 и 1:3. Причем

в типе ТПС 1:1 преобладают мужские особи, а в типах 1:2 и 1:3 – женские (рис. 12).

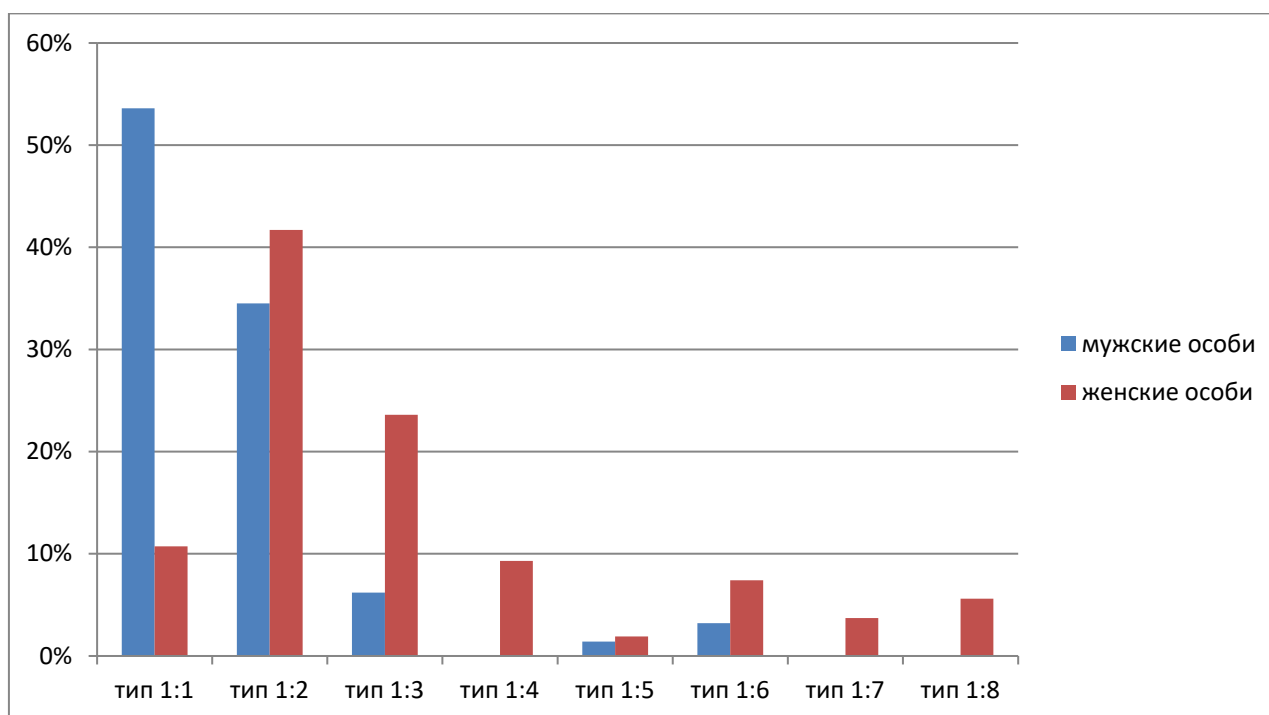


Рис. 12. Соотношение типов ТПС в составе кроны особей *S. cinerea*

Fig. 12. The ratio of three-year shoot system types in the crown composition of *S. cinerea* individuals

В целом, в составе кроны число ассимилирующих побегов у женских особей в 1,4 раза больше, чем у мужских (290 побегов у мужских особей и 417 побегов – у женских).

При анализе формул побегообразования ТПС установлено, что 72 ТПС относятся к I подгруппе, из них 52 ТПС – мужские (80 %) и 20 ТПС – женские (35,7 %); 49 ТПС относятся

ко II подгруппе, из которых 13 ТПС – мужские (20 %) и 36 ТПС – женские (64,3 %).

В каждом типе ТПС проведен детальный анализ формул побегообразования (табл. 3), из которого следует, что у мужских особей в структуре ТПС преобладают ТПС I подгруппы, а у женских особей преобладают ТПС II подгруппы (кроме типа ТПС 1:2) (рис. 13, 14).

Таблица 3

Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (I подгруппа) или более нижних узлов (II подгруппа) трехлетних побегов *S. cinerea*

Table 3

Qualitative and quantitative composition of three-year shoot systems, in which two-year-old shoots develop from the upper neighboring nodes (I subgroup) or lower nodes (II subgroup) of three-year-old shoots of *S. cinerea*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7		1:8	
Подгруппа ТПС		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен	<i>n</i>	3	3	15	9	2	11	–	5	–	1	–	4	–	2	–	1
	%	5,4	5,4	26,8	16	3,6	19,6		8,9		1,8		7,1		3,6		1,8
муж	<i>n</i>	30	4	21	3	1	3	–	–	–	1	–	2	–	–	–	–
	%	46,2	6,2	32,3	4,6	1,5	4,6				1,5		3				

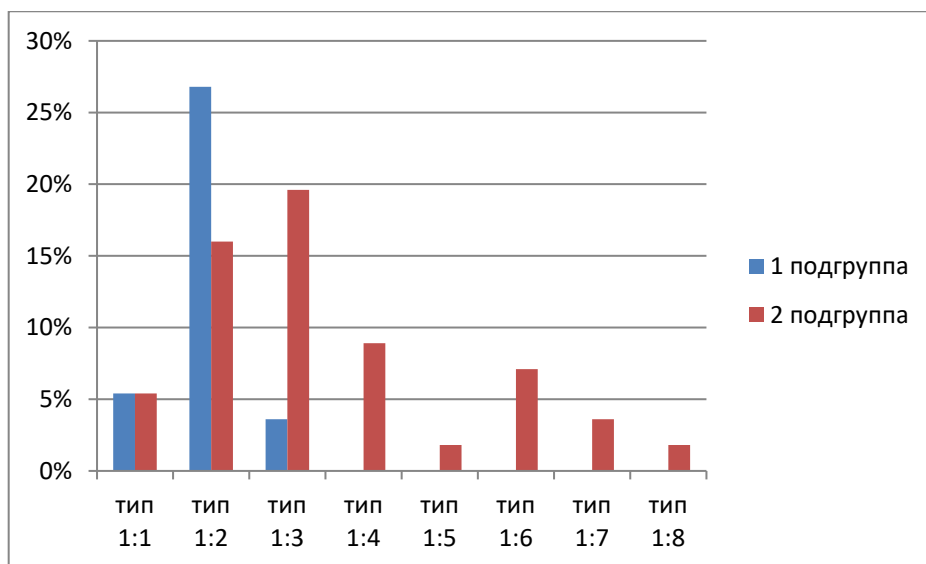


Рис. 13. Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (I подгруппа) или более нижних узлов (II подгруппа) трехлетних побегов женских особей *S. cinerea*

Fig. 13. The ratio of the three-year shoot system types, in which two-year shoots develop from the upper neighboring nodes (I subgroup) or lower nodes (II subgroup) of three-year shoots of female *S. cinerea*

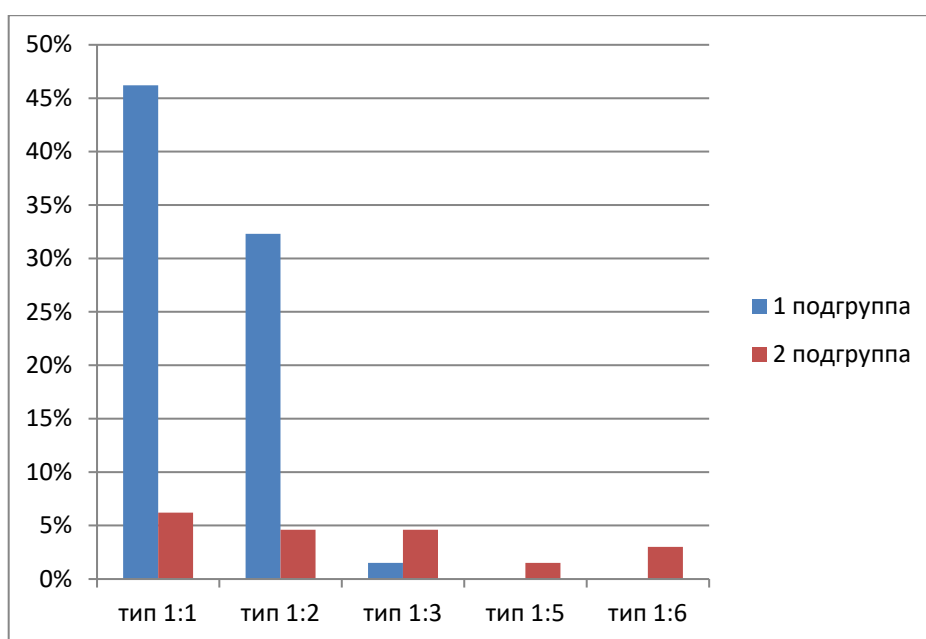


Рис. 14. Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (I подгруппа) или более нижних узлов (II подгруппа) трехлетних побегов мужских особей *S. cinerea*

Fig. 14. The ratio of the three-year shoot system types, in which two-year shoots develop from the upper neighboring nodes (I subgroup) or lower nodes (II subgroup) of three-year shoots of male *S. cinerea*

Из 121 ТПС в 14 ТПС некоторые годовичные побеги развиваются из спящих почек (11,6 %).

**Типы ТПС особей *S. cinerea*
жизненной формы полуводный
длинноксилоризомный стланик**

Полевой материал собран в прибрежной зоне Пустыньских озер на глубине до 1 м в 2–7 м от берега: в протоке на озеро Свято, на озере Глубоком, на озере Паровом Арзамасского района Нижегородской области в течение 2013–2015 гг.

Изучены две молодые генеративные особи мужского пола высотой 1–1,3 м. Всего изучено семь основных скелетных осей и в их составе 38 ТПС.

Изученные ТПС относятся к трем типам: 1:1 (35 – 92 %), 1:2 (2 – 5,3 %), 1:3 (1 – 2,6 %) (рис. 15).

По сравнению с особями жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник у особей этой жизненной формы снижается разнообразие типов ТПС, среди которых значительно преобладает тип 1:1 (рис. 16).

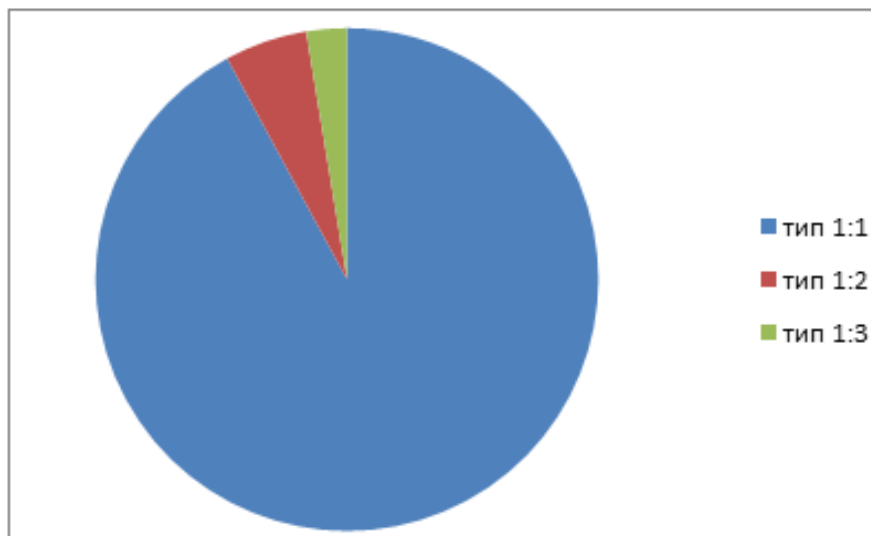


Рис. 15. Доля участия типов ТПС в составе кроны мужских особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик

Fig. 15. The proportion of three-year shoot system types in the crown composition of male individuals of *S. cinerea* of life form semi-aquatic long-oxylorhizomatous dwarf pine

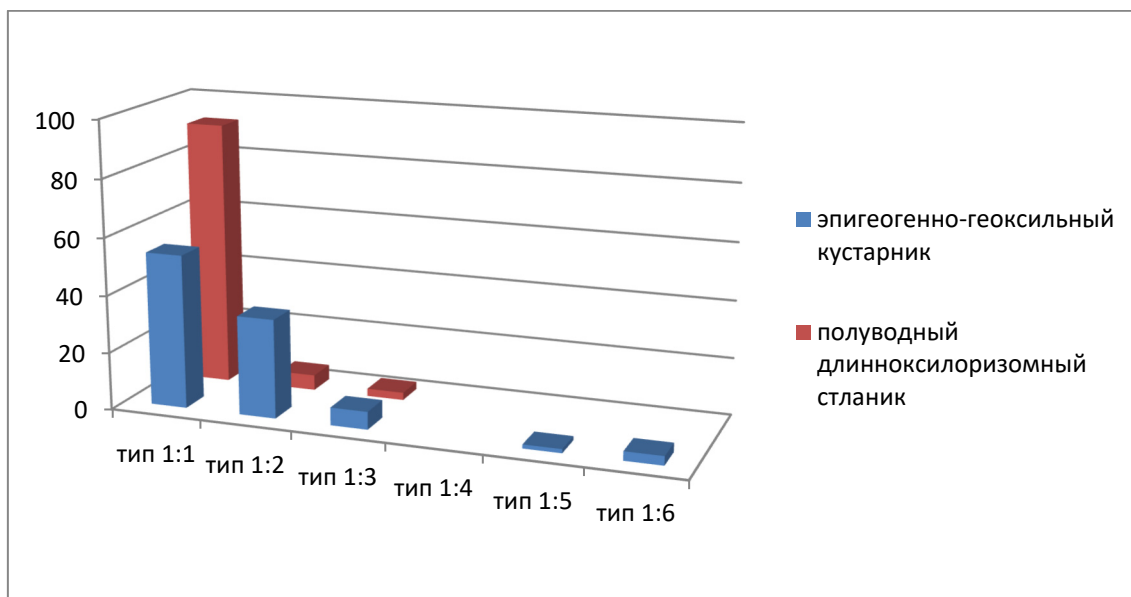


Рис. 16. Доля участия типов ТПС в составе крон мужских особей *S. cinerea* различных жизненных форм

Fig. 16. The proportion of three-year shoot system types in the crown composition of male *S. cinerea* individuals of different life forms

Разделение ТПС по подгруппам примерно одинаковое. Кроме того, у особей данной жизненной формы 25 ТПС имеют побеги, развивающиеся из спящих почек (65,8 %).

Архитектурный модуль *S. cinerea*

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. cinerea* можно выделить архитектурный модуль, основанный на мезотонии с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 17).

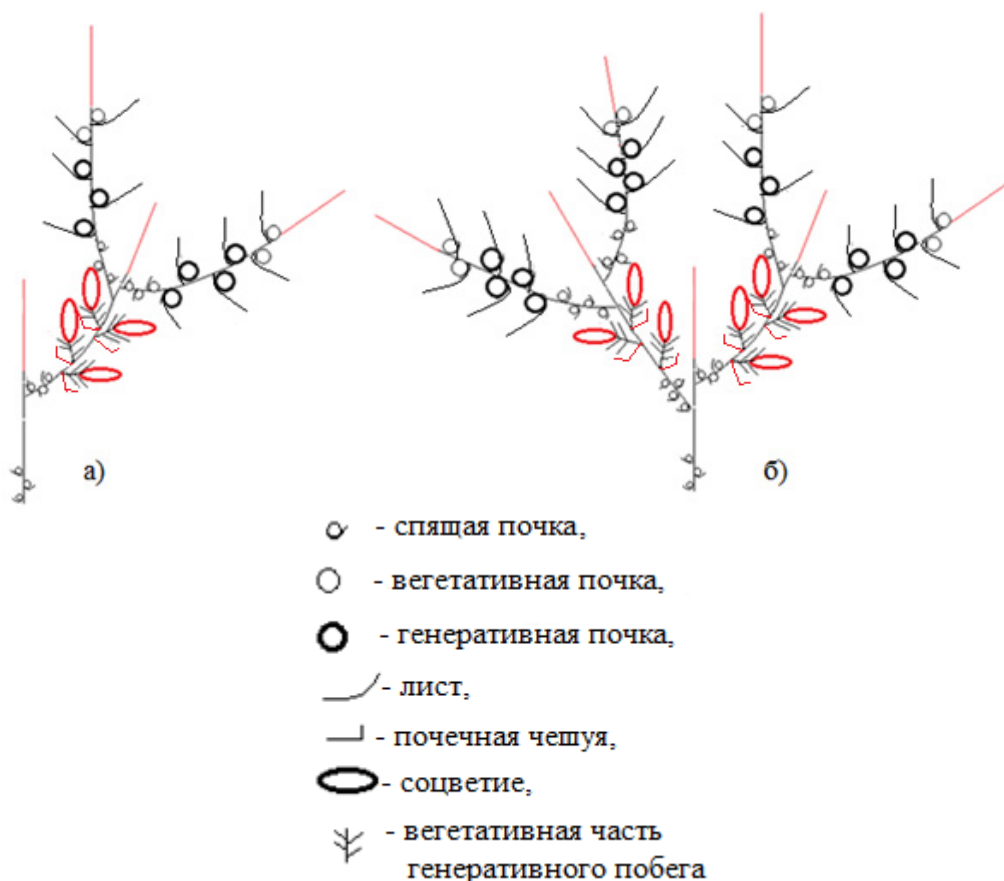


Рис. 17. Архитектурный модуль *S. cinerea* (красным цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)

Fig. 17. Architectural module of *S. cinerea* (dying parts of shoots and falling parts of generative shoots are shown in red)

Заключение

S. cinerea во взрослом состоянии может формировать жизненные формы: геоксильный кустарник в двух модификациях – эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники, а также жизненную форму полуводный длиннохлористый стланник. Все жизненные формы приурочены к различным экологическим условиям.

У особей *S. cinerea* жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник в кронах развиваются вегетативные

побеги трех типов: короткие, средней длины и длинные, причем наибольшую роль в организации крон играют побеги средней длины. У особей полуводный длиннохлористый стланник в кроне развиваются вегетативные побеги двух типов: короткие и средней длины, по сравнению с особями жизненной формы геоксильный кустарник больше общее процентное содержание всех вариантов коротких побегов (на 7,5 %), и в то же время меньше общее процентное содержание всех типов побегов средней длины (на 6,3 %).

У особей жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник выделено и описано восемь основных вариантов вегетативных побегов, а у особей жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик выделено шесть основных вариантов. Кроме вегетативных побегов в кронах *S. cinerea* развиваются вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени. Помимо вегетативно-генеративных побегов регулярного возобновления у *S. cinerea* встречаются еще и силлептические генеративные побеги с вегетативной частью средней длины. Силлептические 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 особей *S. cinerea* жизненных форм геоксильного кустарника выделены семь

вариантов метамеров, у особей жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик – 8 вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических побегов.

У мужских особей жизненной формы геоксильный кустарник преобладает тип ТПС 1:1 и 1:2, а у женских – 1:2 и 1:3 и более высоких порядков. Кроме того, у мужских особей преобладают ТПС I подгруппы, а у женских особей – ТПС II подгруппы. В составе кроны женских особей число ассимилирующих побегов в 1,4 раза больше, чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и имеют более плотную крону. Некоторые ассимилирующие побеги развиваются из спящих почек (11,6 %).

По сравнению с особями жизненной формы геоксильный кустарник у особей жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик снижается разнообразие типов ТПС, среди которых значительно преобладает тип 1:1.

Учитывая долговечность вегетативных частей генеративных побегов, вариант ветвления и размер зоны отмирания вегетативных побегов у *S. cinerea* можно выделить архитектурный модуль, основанный на мезотонии 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 // Canadian Journal of Botany. 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 // Annals of Forest Sciences. 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 Санкт-Петербургского университета. 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 Подмосковья // 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. Антонова И. А., Барт В. А. Строение крон древесных растений умеренной зоны на примере *Acer negundo* и *Ulmus glabra* // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2018. Вып. 19. С. 23–37. doi: 10.17581/bbgi1904
8. Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
9. 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.
10. Gatzuk L. E. Hierarchic system of shoot body units in seed plants // XII Международный ботанический конгресс: тезисы докладов. Л., 1975. С. 214.
11. Шафранова Л. М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 179–213.
12. Prevost M. F. Architecture del quelques Apocynacees ligneuses // Memories de la Societe Botanique de France. 1967. Vol. 4. P. 24–36.

13. Prevost M. F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 223–321.
14. Hallé F. Modular growth in seed plants // Philosophical Transactions of the Royal Society. London, 1986. B. 313. P. 77–87.
15. Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с.
16. 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.
17. 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.
18. Гетманец И. А. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала) // Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров, 2008. 355 с.
19. Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А. [и др.]. Биоморфология растений (иллюстрированный словарь) : учеб. пособие. М., 2005. 256 с.
20. Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 1983. Т. 84, вып. 4. С. 114–124.
21. Савиных Н. П. О модульной организации *Veronica* L. // Материалы X Московского совещания по филогении растений. М., 1999. С. 144–147.
22. Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с.
23. Савиных Н. П. Модули у растений // Международная конференция по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 95–96.
24. Савиных Н. П. Ресурсы продуцентов, природопользование и охрана природы // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ (28–31.05.2002). Киров, 2002. С. 89–91.
25. Савиных Н. П. О жизненных формах водных растений // Гидробиотаника: методология, методы : материалы школы по гидробиотанике. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2003. С. 39–48.
26. 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.
27. Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 6. С. 628–649.
28. Антонова И. С., Фатьянова Е. В., Зайцева Ю. В., Гниловская А. А. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров, 2012. С. 390–402.
29. Антонова И. С. О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны // Труды IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной 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.
30. Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Недосеко О. И., Ясинская О. И. Особенности конструктивной организации деревьев умеренной зоны, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов // Ботанический журнал. 2022. Т. 107, № 7. С. 627–651.
31. Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала : дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 330 с.
32. Гетманец И. А. Биоморфология ив секции *Incubaceae* Kerner. рода *Salix* L. : автореф. ... канд. биол. наук. М., 1998. 16 с.
33. 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. Письяуковой. СПб. : Изд-во ТЕССА, 2006. С. 232–235.
34. Гашева Н. А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2012. № 12. С. 99–110.
35. Недосеко О. И. Архитектоника ив на примере ивы остролистной // Труды IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). М., 2014. Т. 2. С. 326–329.
36. Недосеко О. И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* // Вестник КазНУ. Серия Экологическая. 2015. № 2/2 (44). С. 673–678.
37. Недосеко О. И., Викторов В. П. Архитектурные модели *Salix triandra* L. и *Salix fragilis* L. // Социально-экологические технологии. 2016. № 2. С. 39–50.
38. 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.
39. Недосеко О. И., Викторов В. П. Архитектурные типы крон женских и мужских особей *Salix acutifolia* L. // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2017. № 1. С. 14–27.

40. 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.
41. Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М. : Наука, 1968. 255 с.
42. Дервиз-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.
43. Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Ботанический журнал. 1990. Т. 75, № 12. С. 1700–1712.
44. Недосеко О. И. Онтоморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L. : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : МПГУ, 1993. 16 с.
45. Дервиз-Соколова Т. Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 1974. № 2. С. 71–81.
46. Костина М. В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 40 с.
47. Валягина-Малютина Е. Т. Ивы европейской части России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. 217 с.
48. Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л. : Наука, 1980. 429 с.
49. 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.
50. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
51. Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L. // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их ценопопуляций. М., 1968. С. 81–102.
52. Вахрамеева М. Г. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена // Вестник Московского университета. Сер. 6. 1975. № 6. С. 116–119.
53. Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 1978. Т. 83, вып. 2. С. 129–137.
54. Полтинкина И. В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 1985. Т. 90, вып. 2. С. 79–88.
55. Кутьина И. С. Биология и ценотическая роль граба и ильма в лесах УССР // Популяционная экология растений. М. : Наука, 1987. С. 131–135.
56. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaigolnova L. B. [et al.]. Ontogeny of a tree // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.
57. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1. P. 1–31.
58. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1964. Т. 3. С. 146–205.
59. 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.
60. Недосеко О. И. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix Dumort.* в онтогенезе : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2018. 710 с.

References

1. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree species of the temperate forest. *Canadian Journal of Botany*. 1998;76:2100–2118.
2. Balandier P., Lacoite A., Le Roux. et al. SIMWAL: A structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning. *Annals of Forest Sciences*. 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 Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3: Biologiya* = Bulletin of St. Petersburg University. 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 periods of ontogenesis in complex pine forests of the Moscow region. *Idei biogeotsenologii v lesovedenii i lesorazvedenii: k 125-letiyu so dnya rozhdeniya akad. V.N. Sukacheva* = Ideas of biogeocenology in forestry and afforestation: on the 125th anniversary of the birth of academician V.N. Sukachev. Moscow, 2006:195–212. (In Russ.)
6. Utkina I.A., Rubtsov V.V. The influence of architectural models of plants on their interaction with phytophagous insects. *Vestnik TvGU. Ser.: Biologiya i ekologiya* = Bulletin of Tver State University: Biology and Ecology. 2008;9:262–266. (In Russ.)

7. Antonova I.A., Bart V.A. Crown structure of temperate woody plants, exemplified by *Acer negundo* and *Ulmus glabra*. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN* = Bulletin of the Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences. 2018;19:23–37. (In Russ.). doi: 10.17581/bbgi1904
8. Gattsuk L.E. Hemmaxillary plants and the system of subordinate units of their shoot body. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1974;79(1):100–113. (In Russ.)
9. Gattsuk L.E. Hierarchical system of structural and biological units of a plant organism, distinguished at the macro-morphological level. *Uspekhi ekologicheskoy morfologii rasteniy i ee vliyanie na smezhnye nauki* = Advances in ecological plant morphology and its impact on related sciences. Moscow: Prometey, 1994:18–19. (In Russ.)
10. Gatzuk L.E. Hierarchic system of shoot body units in seed plants. *KhII Mezhdunarodnyy botanicheskii kongress: tezisy dokladov* = XII International Botanical Congress: Abstracts of Articles. Leningrad., 1975:214. (In Russ.)
11. Shafranov L.M. Branching of plants: process and result. *Zhiznennyye formy: struktura, spektry, evolyutsiya* = Life forms: structure, spectra, evolution. Moscow: Nauka, 1981:179–213. (In Russ.)
12. Prevost M.F. Architecture del quelques Apocynacees ligneuses. *Memories de la Societe Botanique de France*. 1967;4:24–36.
13. Prevost M.F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants. *Tropical trees as living systems*. Cambridge, 1978:223–321.
14. Hallé F. Modular growth in seed plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. London, 1986;B.313:77–87.
15. Savinykh N.P. *Biomorphology of Veronicas of Russia and Adjacent States*. DSc abstract. Moscow, 2000:32. (In Russ.)
16. Savinykh N.P. Polyvariance of individuals and its evolutionary significance. *Metody populyatsionnoy biologii: sb. materialov dokladov VII Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar* = Methods of population biology: collection of materials of reports of VII All-Russian population seminar. Syktyvkar, 2004;1:186–187. (In Russ.)
17. Shafranov L.M., Gattsuk L.E. Plant as a spatio-temporal metameric (modular) system. *Uspekhi ekologicheskoy morfologii rasteniy i ee vliyanie na smezhnye nauki* = Advances in ecological plant morphology and its impact on related sciences. Moscow: Prometey, 1994:6–7. (In Russ.)
18. Getmanets I.A. Approaches to the analysis of biomorphs of species of the genus *Salix* (using the example of willows of the Southern Urals). *Sovremennyye podkhody k opisaniyu struktury rasteniy* = Modern approaches to the description of plant structure. Kirov, 2008:355. (In Russ.)
19. Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A. et al. *Biomorfologiya rasteniy (illyustrirovannyy slovar'): ucheb. posobie* = Plant biomorphology (illustrated dictionary): study guide. Moscow, 2005:256. (In Russ.)
20. Barykina R.P., Gulenkova M.A. Elementary metamere of a shoot of an angiosperm plant. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1983;84(4):114–124. (In Russ.)
21. Savinykh N.P. On the modular organization of *Veronica* L. *Materialy Kh Moskovskogo soveshchaniya po filogenii rasteniy* = Proceedings of the X Moscow Conference on Plant Phylogeny. Moscow, 1999:144–147. (In Russ.)
22. Savinykh N.P. *Biomorphology of Veronicas of Russia and Adjacent States*. DSc abstract. Moscow, 2000:32. (In Russ.)
23. Savinykh N.P. Modules in plants. *Mezhdunarodnaya konferentsiya po anatomii i morfologii rasteniy* = International conference on plant anatomy and morphology. Saint Petersburg, 2002:95–96. (In Russ.)
24. Savinykh N.P. Producer resources, nature management and environmental protection. *Sovremennyye problemy prirodoopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva: materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 80-letiyu VNIIOZ (28–31.05.2002)* = Modern problems of nature management, agriculture and animal science: materials of the International scientific-practical conference, commemorating the 80th anniversary of VNIIOZ (28–31.05.2002). Kirov, 2002:89–91. (In Russ.)
25. Savinykh N.P. About life forms of aquatic plants. *Gidrobotanika: metodologiya, metody: materialy shkoly po gidrobotanike* = Hydrobotany: Methodology, Methods: Materials of the School on Hydrobotany. Rybinsk: Rybinskiy dom pechati, 2003:39–48. (In Russ.)
26. Savinykh N.P. Polyvariance of individuals and its evolutionary significance. *Metody populyatsionnoy biologii: sb. materialov dokladov VII Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar* = Methods of population biology: collection of reports of VII All-Russian population seminar. Syktyvkar, 2004;1:186–187. (In Russ.)
27. Antonova I.S., Fat'yanova E.V. On the system of hierarchical levels of the crown structure of temperate zone trees. *Botanicheskii zhurnal* = Botanical journal. 2016;101(6):628–649. (In Russ.)
28. Antonova I.S., Fat'yanova E.V., Zaytseva Yu.V., Gnilovskaya A.A. Multi-scale nature of shoot systems of some temperate zone trees (diversity, classification, terminology). *Aktual'nye problemy sovremennoy biomorfologii* = Current issues of modern biomorphology. Kirov, 2012:390–402. (In Russ.)
29. Antonova I.S. On dynamic units of crown structure of woody plants of the temperate zone. *Trudy IX Mezhdunar. konf. po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati I.G. i T.I. Serebryakov* (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova) = Proceedings of IX International conference on the ecological morphology of plants, dedicated to the memory of I.G. and T.I. Serebryakovs (on the 100th anniversary of the birth of I.G. Serebryakov). Moscow, 2014;2:48–51. (In Russ.)
30. Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Yasinskaya O.I. Features of the constructive organization of trees in the temperate zone, determined by the structure and rhythm of development of generative shoots. *Botanicheskii zhurnal* = Botanical journal. 2022;107(7):627–651. (In Russ.)

31. Getmanets I.A. *Ecological diversity and biomorphology of the genus Salix L. of the Southern Urals*. DSc dissertation. Omsk, 2011:330. (In Russ.)
32. Getmanets I.A. *Biomorphology of willows in the section Incubaceae Kerner. of the genus Salix L.* PhD abstract. Moscow, 1998:16. (In Russ.)
33. Antonova I.S. Study of shoot systems of some representatives of the Ulmaceae Mirbe family. *Problemy biologii rasteniy: materialy Mezhdunar. konf., posvyashch. 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. Pisyaukov's birth. Saint Petersburg: Izd-vo TESSA, 2006:232–235. (In Russ.)
34. Gasheva N.A. On a method of structural study of shooting modules Salix. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya* = Bulletin of ecology, forestry and landscape science. 2012;(12):99–110. (In Russ.)
35. Nedoseko O.I. Architectonics of willows using the example of the common willow. *Trudy IX Mezhdunar. konf. 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 the ecological morphology of plants, dedicated to the memory of I.G. and T.I. Serebryakovs (on the 100th anniversary of the birth of I.G. Serebryakov). Moscow, 2014;2:326–329. (In Russ.)
36. Nedoseko O.I. On the issue of studying modular organization and architectonics in the Salix genus. *Vestnik KazNu. Seriya Ekologicheskaya* = KazNu Journal. Ecological series. 2015;(2/2):673–678. (In Russ.)
37. 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.)
38. Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Phylogenetic relationships of life forms and architectural modules of boreal willow species 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's birth. Moscow: MAKSS Press, 2017:277–282. (In Russ.)
39. Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Architectural types of crowns of female and male individuals of Salix acutifolia L. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = University proceedings. Volga region. Natural sciences. 2017;(1):14–27. (In Russ.)
40. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Modular tree organization. *Konstruktsionnye edinitsy v morfologii rasteniy: materialy X shkoly po teoreticheskoy morfologii rasteniy* = Structural units in plant morphology: materials from X school on theoretical plant morphology. Kirov, 2004:10–12. (In Russ.)
41. Skvortsov A.K. *Ivy SSSR (sistemicheskii i geograficheskii obzor)* = Willows of the USSR (systematic and geographical review). Moscow: Nauka, 1968:255. (In Russ.)
42. Derviz-Sokolova T.G. *Morphology of willows of the North-East of the USSR in connection with the problems of life forms of angiosperms*. DSc abstract. Moscow, 1982:53. (In Russ.)
43. Polozova T.G. Life forms of shrub species Salix (Salicaceae) on Wrangel Island. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 1990;75(12):1700–1712. (In Russ.)
44. Nedoseko O.I. *Ontomorphogenesis of Salix pentandra L., Salix caprea L., Salix cinerea L.* PhD abstract. Moscow: MPGU, 1993:16. (In Russ.)
45. Derviz-Sokolova T.G. The structure of shoots of willows of different life forms (using Chukotka willows as an example). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1974;(2):71–81. (In Russ.)
46. Kostina M.V. *Generative shoots of woody angiosperms of the temperate zone*. DSc abstract. Moscow, 2009:40. (In Russ.)
47. Valyagina-Malyutina E.T. *Ivy evropeyskoy chasti Rossii* = Willows of the European part of Russia. Moscow: Tovarichestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004:217. (In Russ.)
48. 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.)
49. 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.)
50. Uranov A.A. Age spectrum of phytocenocenopopulation as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki* = Biological sciences. 1975;(2):7–34. (In Russ.)
51. Zaugol'nova L.B. Age stages in the ontogenesis of common ash Fraxinus escelsior L. *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rasteniy i stroenie ikh tsenopopulyatsiy* = Issues of morphogenesis of flowering plants and the structure of their coenopopulation. Moscow, 1968:81–102. (In Russ.)
52. Vakhrameeva M.G. Morphological characteristics of age states of Norway maple. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 6* = Bulletin of the Moscow University. Series 6. 1975;(6):116–119. (In Russ.)
53. Chistyakova A.A. On the life form and vegetative propagation of small-leaved linden. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1978;83(2):129–137. (In Russ.)
54. Poltinkina I.V. Ontogenesis, abundance and age composition of the field maple coenopopulation in broad-leaved forests of the European part of the USSR. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1985;90(2):79–88. (In Russ.)

55. Kut'ina I.S. Biology and cenotic role of hornbeam and elm in the forests of the Ukrainian SSR. *Populyatsionnaya ekologiya rasteniy* = Population ecology of plants. Moscow: Nauka, 1987:131–135. (In Russ.)
56. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B. et al. Ontogeny of a tree. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 1999;84(12):8–19.
57. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1:1–31.
58. Serebryakov I.G. Life forms of higher plants and their study. *Polevaya geobotanika* = Field Geobotany. Moscow; Leningrad, 1964;3:146–205. (In Russ.)
59. Bobrovskaya N.E., Bobrovskiy M.V. Model of the detailed structure 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.)
60. Nedoseko O.I. *Formation of life forms and crown architecture of boreal willow species of the subgenera Salix and Vetrix Dumort. in ontogenesis*. DSc dissertation. Moscow, 2018:710. (In Russ.)