

Влияние условий освещения и гендерных отличий на архитектуру бореальных видов *Salix* L.

О. И. НЕДОСЕКО

Арзамасский филиал ННГУ им. Н. И. Лобачевского
607220, Арзамас, ул. К. Маркса, 36
E-mail: nedoseko@bk.ru

Статья поступила 25.12.2019

После доработки 09.01.2020

Принята к печати 12.01.2020

АННОТАЦИЯ

Предложен алгоритм анализа структурно-функциональной организации крон представителей *Salix*, который может быть использован для изучения архитектуры различных видов деревьев и кустарников. Бореальные виды рода *Salix* с позиций структурного и биологического многообразия недостаточно исследованы. Особенно актуальным является изучение органов растений на основе концепции “архитектурных моделей”. На примере трехлетних побеговых систем (ТПС) впервые изучена архитектура крон видов рода *Salix*. В зависимости от гендерных отличий и условий освещения разработана новая методика изучения архитектурных модулей бореальных видов *Salix*. Изучено 16 видов *Salix* и выделено 11 жизненных форм, которые относятся к двум крупным категориям: к деревьям и кустарникам, у некоторых описаны стланиковые жизненные формы. На основании исследований выделено 7 архитектурных модулей: 3 модуля у деревьев и высоких кустарников, 2 модуля у кустарников средней величины и 2 модуля у низких кустарников. Установлено, что жизненные формы особей подрода *Salix* сформировались на основе трех архитектурных модулей, а особи подрода *Vetrix* – на основе шести архитектурных модулей. Доказано, что у женских особей видов *Salix* (кроме *S. acutifolia*) наблюдается большее разнообразие типов ТПС по сравнению с мужскими (ассимилирующих “годовых” побегов в составе ТПС у женских особей в 1,3–1,7 раза больше, чем у мужских, что обеспечивает им большую ассимилирующую поверхность). Показано, что кроны женских особей в большей степени разветвлены. Годичные побеги, развивающиеся из спящих почек, встречаются у низких кустарников в 3–6 раз чаще, чем у деревьев. У особей деревьев и высоких кустарников различные части кроны отличаются соотношением годовых ассимилирующих побегов: наибольшее их число находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней.

Ключевые слова: *Salix*, жизненные формы, архитектурные модули, гендерные отличия.

В свете решения важнейшей задачи человечества по сохранению биоразнообразия видов изучение структуры жизненных форм растений конкретных систематических групп является одной из актуальных проблем ботаники. Особый интерес представляют таксоны с большим разнообразием жизненных форм. К таковым на территории России относится

род *Salix* L. По разным данным он включает 300–450 видов, широко представленных в разных сообществах [Скворцов, 1968; Argus, 1997; Skvortsov, 1999]. В средней полосе Европейской России растет 40 видов *Salix* [Анциферов, 1984; Валягина-Малюткина, 2004], которые отнесены к трем подродам: *Salix*, *Vetrix* Dum. и *Chamaetia* (Dum.) Nas.

Повсеместное распространение видов рода *Salix* обусловлено разнообразием экологии и жизненных форм. Однако данные по структуре жизненных форм охватывают только немногочисленные виды Арктики, Гипоарктики, Северо-Востока, Южного Урала и Дальнего Востока России [Дервиз-Соколова, 1962, 1966, 1967, 1974, 1982а, б; Мазуренко, Хохряков, 1976, 1977; Полозова, 1990; Гетманец, 1998, 2011; Мазуренко, 2001, 2007, 2010; Беляева, 2006].

В последнее время в морфологии растений усилилось изучение надземных и подземных органов древесных растений на основе концепции “архитектурных моделей” [Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975; Tomlinson, 1978; Caraglio, Edelin, 1990; Barthelemy, Caraglio, 2007; Navarro et al., 2009; Charles-Dominique et al., 2010; Gambino et al., 2016; и др.]. У тропических древесных растений специфическое выражение этой модели называется архитектурной единицей [Barthelemy, Caraglio, 2007], изучение которой представляет собой трудоемкую задачу. Архитектурная единица многократно повторяется в ходе онтогенеза кроны благодаря генетической программе, в результате чего формируются все типы и системы побегов, свойственные виду. Для того чтобы описать архитектурную единицу, надо выявить не только качественные, но и количественные характеристики осей, а также показать их развитие. Выделить архитектурные единицы у древесных растений удалось только на примере некоторых видов кустарничков и полукустарничков. Так, В. А. Черемушкина с соавторами [2019] в структуре побеговых систем четырех видов рода *Thymus* выделили 4 архитектурные единицы, различающиеся направлением роста и способом нарастания. Учитывая, что у деревьев ветвление может достигать 8–9 порядков, то полностью описать архитектурную единицу очень сложно. Поэтому для характеристики архитектоники кроны изучаются особенности формирования наиболее мощных скелетных осей: ствола и отходящих от него самых мощных ветвей. Именно эти признаки, по М. Т. Мазуренко [2008], определяют конструкцию дерева. В своей работе для изучения архитектоники мы используем элементы архитектурной единицы – архитектурные модули (трехлетние побеговые системы), при выделении которых в роде *Salix* исполь-

зовали признаки, разработанные в концепции “архитектурных моделей”: способ нарастания осей и положение соцветий.

Ранее И. А. Гетманец [2011] изучила архитектуру *Salix* на примере видов секции *Incubaceae*. По ее мнению, “архитектурная модель” в роде *Salix* наиболее близка к модели Leeuwenberg, и ее структурная единица – двулетняя побеговая система. По нашему мнению, использовать эту модель для характеристики бореальных видов *Salix* неправомерно по важным признакам отличия [Недосеко, 2015б, 2016а, б, в, 2018; Недосеко, Викторов, 2016, 2017а, б]. В частности, у бореальных видов *Salix*: 1) соцветия пазушные, а не терминальные, как у модели Leeuwenberg, 2) расположение верхних вегетативных почек очередное, а не “почти супротивное”, как у предложенной модели, 3) наличие не только трехосных побеговых систем (в понимании И. А. Гетманец, 2011), а также четырехосных и более; 4) наличие не только эфемерных (одноэтапно-оппадающих) генеративных побегов, но и двухэтапно-оппадающих и условно неоппадающих (листья в нижней части генеративных побегов, сохраняются в системе побегов до осени у 50 % изученных видов).

В качестве основной структурной единицы “архитектурной модели” И. А. Гетманец [2011] рассматривает двулетнюю побеговую систему (ДПС). По нашему мнению, в качестве основной структурной единицей у бореальных видов *Salix* целесообразнее использовать трехлетнюю побеговую систему (ТПС), которая состоит из трехлетнего, двулетнего (одного или нескольких) и нескольких годовичных побегов [Гашева, 2012; Недосеко, 2015б]. Изучение трехлетних побеговых модулей позволяет более детально проанализировать дальнейшую тактику побегов нарастания, так как конструктивные признаки определяются более долговечными осевыми органами растения [Мазуренко, Хохряков, 2004]. Кроме того, изучение двулетних побеговых систем не позволяет выявить гендерных отличий, так как ДПС женских и мужских особей однотипны по своему строению. Данное положение не идет в разрез с традиционным подходом, а дополняет его, так как, по мнению И. С. Антоновой [2014], при градации элементов описания крон древесных растений необходимо учитывать подуровень эпсиона – результат

многолетнего развития двулетних побеговых систем. Трехлетние побеговые системы ив входят в подуровень эпсиона, и по сравнению с 4–5-летними более информативны в плане архитектоники, потому что в них менее выражено обламывание и отмирание побегов. Изучение ТПС позволяет выявить многие особенности организации кроны видов *Salix* – это симподиальное нарастание, силлептическое ветвление, расположение вегетативных и генеративных побегов, степень отмирания элементов симподиальной системы и связанная с этим показателем динамика пробуждения спящих почек и др.

Таким образом, бореальные виды *Salix* недостаточно исследованы с позиций структурно-функциональной организации крон взрослых особей. *Salix* – раздельнополые виды, и с этой точки зрения интересны для сравнения архитектоники особей разных полов. При изучении структурной организации видов *Salix* [Гетманец, 2011; Гашева, 2012] еще не исследованы гендерные отличия.

В настоящее время необходима разработка нового подхода для изучения архитектурных модулей в роде *Salix*, учитывающего наряду с вегетативными генеративные побеги и их гендерные отличия.

Цель работы – изучение архитектурных модулей бореальных видов подродов *Salix* и *Vetrix* Dumort. в зависимости от гендерных отличий и условий освещения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились в течение 1990–2017 гг. на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей (рис. 1).

В настоящей работе мы используем классификацию рода *Salix*, предложенную А. К. Скворцовым [Скворцов, 1968; Skvortsov, 1999].

Нами исследовано 16 видов на территории изученных районов. К подроду *Salix* относятся 4 вида из трех секций: *S. pentandra* L. – из секции *Pentandra* (Borrer) C. K. Schneid., *S. triandra* L. – из секции *Amygdalinae* Koch., *S. euxina* I. V. Belyaeva и *S. alba* L. – из секции *Salix*. К подроду *Vetrix* относятся 11 видов из семи секций: *S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd. – из секции *Vetrix* Dumort., *S. myrsinifolia* Salisb. – из секции *Nigricantes* A. Kern., *S. viminalis* L., *S. gmelinii* Pall. – из секции *Vimen* Dumort., *S. lapponum* L. – из секции *Villosae* Rouy., *S. acutifolia*



Рис. 1. Районы исследования.

Черной линией показана граница Московской, Владимирской и Нижегородской областей, точками – областные центры

Willd. – из секции *Daphnella* Ser. ex Duby, *S. rosmarinifolia* L. – из секции *Incubaceae* A. Kern., *S. vinogradovii* A. Scvorts. – из секции *Helix* Dumort. Подрод *Chamaetia* включает один вид *S. myrtilloides* L. (секция *Myrtilloides* Koehne).

В работе использованы классические методы изучения становления жизненных форм в ходе онтогенеза [Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016; и др.]. Названия жизненных форм приведены по классификациям деревьев А. А. Чистяковой [1988] и кустарников – И. И. Истоминой и Н. Н. Богомоловой [1991], а также определены самостоятельно [Недосеко, 2010, 2014, 2015а, 2018].

Для изучения архитектурных модулей рода *Salix* разработана авторская методика изучения ТПС молодых генеративных особей. При изучении крон ив разных видов, особи которых находятся в молодом генеративном онтогенетическом состоянии, используется 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 отличия в структурной организации их крон.

У деревьев и высоких кустарников ТПС изучены на модельных ветвях из верхней, средней и нижней частей кроны (части кроны), что позволило выявить отличия архитектурных модулей в зависимости от условий освещения внутри кроны. У более низких кустарников ТПС изучены на основных скелетных осях (крона целиком). Всего у деревьев и высоких кустарников высотой от 6–10 до 20 м изучено 6 особей (по 3 особи разного пола), у кустарников средней величины высотой до 5 м – 18 особей (по 9 особей разного пола), у низких кустарников высотой 1–2,5 м – 20 особей (по 10 особей разного пола).

У каждой особи определено общее число трехлетних побеговых систем (трехлетних веток) в кроне. У веток детально изучен ход роста по годам, при этом зафиксировано число трехлетних, двухлетних и однолетних побегов, их длина, занумерованы узлы, от которых они отходили, и подсчитано общее число узлов на побеге. Для сравнения большого числа модулей в кронах видов *Salix* разработаны формулы и схемы расположения побегов в трехлетних побеговых системах (табл. 1).

Формула побегорасположения – это соотношение побегов разного возраста с указанием в виде дроби номеров узлов, от которых

Т а б л и ц а 1
Примеры ТПС с различными побегими

Наличие побегов	ТПС		
	развивающаяся из почек возобновления	развивающаяся из почек возобновления и из спящей почки	развивающаяся из почек возобновления и содержащая силлептические побеги
Формула	$1\left(\frac{9}{9}\right):2\left(\frac{18,21}{23}\right):5\left(\frac{8,11,13}{15};\frac{7,9}{12}\right)$	$1\left(\frac{9}{9}\right):2\left(\frac{18,21}{23}\right):6\left(\left[\frac{14}{23}\right];\frac{8,11,13}{15};\frac{7,9}{12}\right)$	$1\left(\frac{9}{9}\right):2\left(\frac{18,21}{23}\right):5\left(\frac{8,11(1),13}{15};\frac{7(1),9}{12}\right)$
Схема побегорасположения			

они отходят (знаменатель) к их общему числу (числитель) на побегах.

Схема побегорасположения – это взаимное расположение на плоскости побегов разного возраста с указанием длины и границ годичных приростов, угла отхождения, наличия силлептических побегов.

При использовании предложенной методики необходимо составить несколько таблиц: 1) сводную таблицу, которая отражает качественное и количественное отношение типов и групп ТПС (для жизненных форм деревьев и высоких кустарников в составе верхних, средних и нижних модельных ветвей) женских и мужских особей; 2) частные таблицы, где для каждого типа ТПС обозначены группы и варианты ТПС (табл. 2).

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

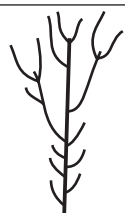
трехлетних, но и число побегов последнего года вегетации к числу двулетних. При этом каждый тип ТПС может содержать несколько групп ТПС. Вариант ТПС, кроме этого, учитывает силлептические побеги и побеги, развивающиеся из спящих почек, т. е. каждая группа ТПС может содержать несколько вариантов ТПС. Вариант ТПС хорошо виден на схеме побегорасположения, показанной в частных таблицах (см. табл. 2).

Именно в них для каждого варианта ТПС указываются номера формул, которые затем оформляются отдельной таблицей. При этом формулы побегорасположения делятся на две подгруппы в зависимости от местоположения узлов, из которых развиваются двулетние побеги: 1-я подгруппа – из верхних соседних узлов трехлетних; 2-я подгруппа – из более нижних узлов трехлетних побегов (табл. 3).

Оценка связи между показателями различных архитектурных типов ТПС жизненных форм ив проведена с использованием про-

Т а б л и ц а 2

Варианты ТПС *S. cinerea* жизненной формы эпигеогенно-геоаксилный кустарник в типах 1 : 3 и 1 : 4

Тип ТПС	1 : 3							1 : 4		
Группа ТПС	1 : 3 : 3	1 : 3 : 4	1 : 3 : 5	1 : 3 : 6	1 : 3 : 7	1 : 3 : 8	1 : 3 : 13	1 : 3 : 14	1 : 4 : 6	1 : 4 : 7
										
№ ОСО	Женские особи									
1						2 (102–103)				
2										
3	1 (89)									
4			1 (96)	1 (98)	1 (99)					1 (106)
5			1				1			

П р и м е ч а н и е . ОСО – основная скелетная ось; в скобках показаны номера формул побегообразования.

Т а б л и ц а 3
Примеры оформления подгрупп ТПС

Группа ТПС	Пол	№	Формула побегообразования	
			1-я подгруппа	2-я подгруппа
1 : 1 : 1	Женский	1	$1\left(\frac{18}{19}\right):1\left(\frac{12}{12}\right):1\left(\frac{11}{11}\right)$	
		2	$1\left(\frac{16}{16}\right):1\left(\frac{11}{11}\right):1\left(\frac{10}{10}\right)$	
		3		$\left(\frac{17}{17}\right):1\left(\frac{13}{15}\right):1\left(\frac{12}{12}\right)$
		4		$1\left(\frac{17}{18}\right):1\left(\frac{12}{18}\right):1\left(\frac{7}{7}\right)$

граммного обеспечения и PAST [Hammer et al., 2001]. Графическое отображение проведенной обработки представлено в виде гистограмм.

Данные обработаны при помощи программ пакета Microsoft Office 2010 (Microsoft Word, Microsoft Excel).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При детальном изучении онтогенезов бореальных видов *Salix* установлено, что для большинства видов характерна морфологическая поливариантность развития, в результате которой во взрослом состоянии формируются две и более (до 4) жизненных форм. У *S. lapponum* и *S. myrtilloides* этот тип поливариантности не обнаружен, что связано с однотипными условиями произрастания видов (табл. 4).

Всего выделено 11 жизненных форм (рис. 2, см. табл. 4), относящихся к двум крупным типам: деревья (*S. alba*, *S. euxina*, *S. caprea*, *S. pentandra*) и кустарники (*S. cinerea*, *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*, *S. vinogradovii*, *S. myrtilloides*, *S. lapponum*).

Для некоторых видов деревьев (*S. alba*, *S. euxina*) и кустарников (*S. acutifolia*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. viminalis*) описаны также и стланиковые жизненные формы.

Анализ жизненных форм бореальных видов *Salix* позволяет выделить параллельные ряды жизненных форм деревьев и кустарников в понимании И. Г. Серебрякова [1962]: одноствольные формы – мало- и многоствольные аэро-

ксильные – мало- и многоствольные геоксильные – стланиковые формы роста (см. рис. 2).

У бореальных видов *Salix* наиболее распространены жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и аэроксильный кустарники (16,2 и 14 %), гипогеогенно-геоксильный кустарник и одноствольное дерево (по 11,6 %). Реже встречаются жизненные формы полуводный длинноксилоризомный стланик (2,3 %), факкультативный стланик и низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник (по 4,7 %). Всего среди деревьев встречается 34,9 % различных жизненных форм, а у кустарников – 65,1 %.

Изученные бореальные виды *Salix* относятся к двум экологическим группам: аллювиальным и неаллювиальным. Аллювиальные виды подрода *Salix* освоили узкий спектр экологических условий: сходные условия в пойме или в увлажненных внепойменных участках. Неаллювиальные виды подрода *Vetrix* заняли более широкую нишу местообитаний: пойменные, внепойменные местообитания, болота, стоячие водоемы. Поэтому для представителей подрода *Vetrix* характерно большее число жизненных форм (10) по сравнению с представителями подрода *Salix* (8). На внутривидовом уровне среди изученных видов наибольшее разнообразие жизненных форм выявлено у аллювиальных видов подрода *Salix* (2–4 у каждого вида), а наименьшее – у неаллювиальных видов подрода *Vetrix* (1–3 у каждого вида).

Архитектурный модуль *Salix* – это трехлетняя побеговая система, основанная на трех признаках: варианте ветвления, раз- мере зоны отмирания вегетативных побегов,

Т а б л и ц а 4
Жизненные формы бореальных видов *Salix*

Вид ив	Жизненная форма										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>S. alba</i>	+	+	+	+							
<i>S. euxina</i>	+	+	+	+							
<i>S. caprea</i>	+	+	+								
<i>S. pentandra</i>	+	+	+								
<i>S. aurita</i>					+		+	+			
<i>S. starkeana</i>					+		+	+			
<i>S. myrsinifolia</i>					+	+					
<i>S. acutifolia</i>					+	+	+				+
<i>S. triandra</i>						+	+	+			+
<i>S. viminalis</i>						+					+
<i>S. gmelinii</i>	+					+					
<i>S. vinogradovii</i>						+	+				
<i>S. cinerea</i>							+	+		+	
<i>S. rosmarinifolia</i>							+	+			
<i>S. lapponum</i>									+		
<i>S. myrtilloides</i>									+		
n	5	4	4	2	4	6	7	5	2	1	3
%	11,6	9,3	9,3	4,7	9,3	14	16,2	11,6	4,7	2,3	7

П р и м е ч а н и е. 1 – одноствольное дерево; 2 – мало- и многоствольное аэроксильное дерево; 3 – мало- и многоствольное геоксильное дерево; 4 – факультативный стланик; 5 – деревце; 6 – аэроксильный кустарник; 7 – эпигеогенно-геоксильный кустарник; 8 – гипогеогенно-геоксильный кустарник; 9 – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник; 10 – полуводный длинноксилоризомный стланик; 11 – стланик.

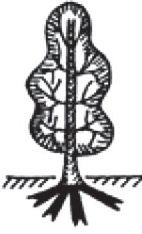
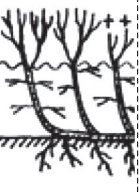
ТИП ЖФ	Прямостоячие			Стланиковые			
	Одноствольные	Мало- и многоствольные		Многоствольные			
	Аэроксильные	Аэроксильные	Геоксильные		Аэроксильные	Геоксильные	
ДЕРЕВЬЯ	 1	 2	 3			 4	
КУСТАРНИКИ	 5	 6	 7	 8	 9	 10	 11

Рис. 2. Жизненные формы деревьев и кустарников бореальных видов *Salix*.

Названия жизненных форм см. в табл. 4 (пунктиром выделены варианты жизненных форм, описанные впервые автором)

долговечности вегетативных частей генеративных побегов.

Трехлетние побеговые системы изучены у 8 видов *Salix*, разделенных по высоте на 4 группы: деревья (*S. caprea*, *S. euxina*), высокие кустарники (*S. acutifolia*, *S. gmelinii*), кустарники средней величины (*S. cinerea*, *S. triandra*) и низкие кустарники (*S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*). Архитектурные модули исследованы у всех изученных видов.

У женских особей каждого вида (кроме *S. acutifolia*) наблюдается большее разнообразие типов ТПС по сравнению с мужскими. Наи-

большее разнообразие типов ТПС характерно для *S. caprea* (9 типов ТПС), а наименьшее – для *S. rosmarinifolia* (4 типа ТПС) (табл. 5).

Кроме того, при подсчете ассимилирующих побегов в составе ТПС особей разного пола выяснилось, что у женских особей их в 1,3–1,7 раза больше, чем у мужских (табл. 6).

У особей жизненных форм деревьев и высоких кустарников различные части кроны отличаются соотношением ассимилирующих побегов: наибольшее их число находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней (табл. 7).

Т а б л и ц а 5
Соотношение типов ТПС женских и мужских особей *Salix*

Вид	Тип ТПС								
	1 : 1	1 : 2	1 : 3	1 : 4	1 : 5	1 : 6	1 : 7	1 : 8	1 : 12
<i>S. caprea</i>	38,4	34,3	15,8	4,6	5	0,9	0,9		
	18	32,7	21,3	10,6	7,8	3,9	3,2	1,2	1,2
<i>S. euxina</i>	48,7	42,6	6,7	1,9					
	19,5	52,8	17,2	6,6	1,6	1,1	1,2		
<i>S. acutifolia</i>	55,9	31,9	8,8	0,9		2,3	0,9		
	30,2	54,1	13	0,9	1,8				
<i>S. gmelinii</i>	72,1	26,5	1,4						
	22,9	60,7	11,6	3,2		1,6			
<i>S. cinerea</i>	53,6	34,5	6,2		1,4	3,2			
	10,7	41,7	23,6	9,3	1,9	7,4	3,7	5,6	
<i>S. triandra</i>	47,8	28,9	14,9	8,3					
	11,3	33,3	22,9	15,2	3,7	7,8	4	1,9	
<i>S. rosmarinifolia</i>	55,9	22,4	20,4						
	35,9	38,7	25,5	1,5					
<i>S. starkeana</i>	47,5	28,7	18,1	5,1	1,3				
	13,4	37,8	23,8	13,5	7,8	3,7			

П р и м е ч а н и е. В верхней строчке показаны данные для мужских особей, в нижней – для женских.

Т а б л и ц а 6
Соотношение ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей изученных видов *Salix*

Вид	Число ассимилирующих побегов (%)	
	Мужские особи	Женские особи
<i>S. caprea</i>	391 (41)	563 (59)
<i>S. euxina</i>	432 (41,3)	615 (58,7)
<i>S. acutifolia</i>	280 (43,7)	361 (56,3)
<i>S. gmelinii</i>	206 (44,2)	261 (55,8)
<i>S. cinerea</i>	290 (41)	417 (59)
<i>S. triandra</i>	414 (38,8)	653 (61,2)
<i>S. starkeana</i>	471 (36,7)	812 (63,3)
<i>S. rosmarinifolia</i>	506 (49)	524 (51)

Доля участия ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей высоких жизненных форм

Вид	Число ассимилирующих побегов (%)	
	Мужские особи	Женские особи
Верхняя модельная ветка		
<i>S. caprea</i>	154 (39,4)	292 (51,9)
<i>S. euxina</i>	155 (35,9)	225 (36,6)
<i>S. acutifolia</i>	104 (37,1)	137 (38)
<i>S. gmelinii</i>	73 (35,4)	107 (41)
Срединная модельная ветка		
<i>S. caprea</i>	134 (34,3)	140 (24,9)
<i>S. euxina</i>	142 (32,8)	220 (35,8)
<i>S. acutifolia</i>	122 (43,6)	137 (38)
<i>S. gmelinii</i>	83 (40,3)	89 (34)
Нижняя модельная ветка		
<i>S. caprea</i>	103 (26,3)	131 (23,2)
<i>S. euxina</i>	135 (31,3)	170 (27,6)
<i>S. acutifolia</i>	54 (19,3)	87 (24)
<i>S. gmelinii</i>	50 (24,3)	65 (25)

Причем у особей разных полов эта корреляция наблюдается примерно в одинаковом диапазоне: у мужских растений ассимилирующих побегов в нижней части кроны меньше на 8–50 %, а у женских – на 18–50 % (см. табл. 7).

У деревьев в составе модельных ветвей преобладают типы ТПС 1 : 1 и 1 : 2, которые у мужских особей встречаются примерно в одинаковом числе, а у женских – резко преобладает тип ТПС 1 : 2 (рис. 3).

У кустарников в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1 : 1, а женских – тип ТПС 1 : 2 (см. рис. 3). Только у женских особей *S. rosmarinifolia* соотношение типов ТПС 1 : 1 и 1 : 2 примерно одинаковое и число ассимилирующих побегов в составе ТПС такое же, как и у мужских особей. Возможно, это связано с большой компактностью побегов кроны, так как угол отклонения побегов этого вида составляет всего 15–20° и нахождение большого числа разветвленных побегов было бы затруднительно.

При анализе соотношения различных типов ТПС по подгруппам выявлено, что в типах

ТПС 1-й подгруппы у большинства мужских особей преобладает тип 1 : 1, а женских – тип 1 : 2 (рис. 4).

В типах ТПС 2-й подгруппы женских особей преобладает тип 1 : 2 и 1 : 3 (рис. 5); у мужских особей большинства видов также преобладает тип 1 : 1, но у *S. euxina* – тип 1 : 2, *S. caprea* – тип 1 : 3 (рис. 5).

Годичные побеги, развивающиеся из спящих почек, встречаются у низких кустарников в 3–6 раз чаще, чем у деревьев (рис. 6, 7).

Причем степень отмирания верхних метамеров годичных побегов коррелирует с развитием побегов из спящих почек: у низких гипогеогенно-геоксильных кустарников и стлаников (отмирает 31,3–52,0 % метамеров побегов) такие побеги развиваются в 4–6 раз чаще, чем у жизненных форм деревьев и аэроксильных кустарников (отмирает 5,6–9,1 % метамеров побега). Именно эта особенность (развитие побегов из спящих почек и увеличивающийся процент отмирания верхних метамеров побега) позволила видам *Salix* сформировать жизненные формы различных кустарников и стать более приземистыми.

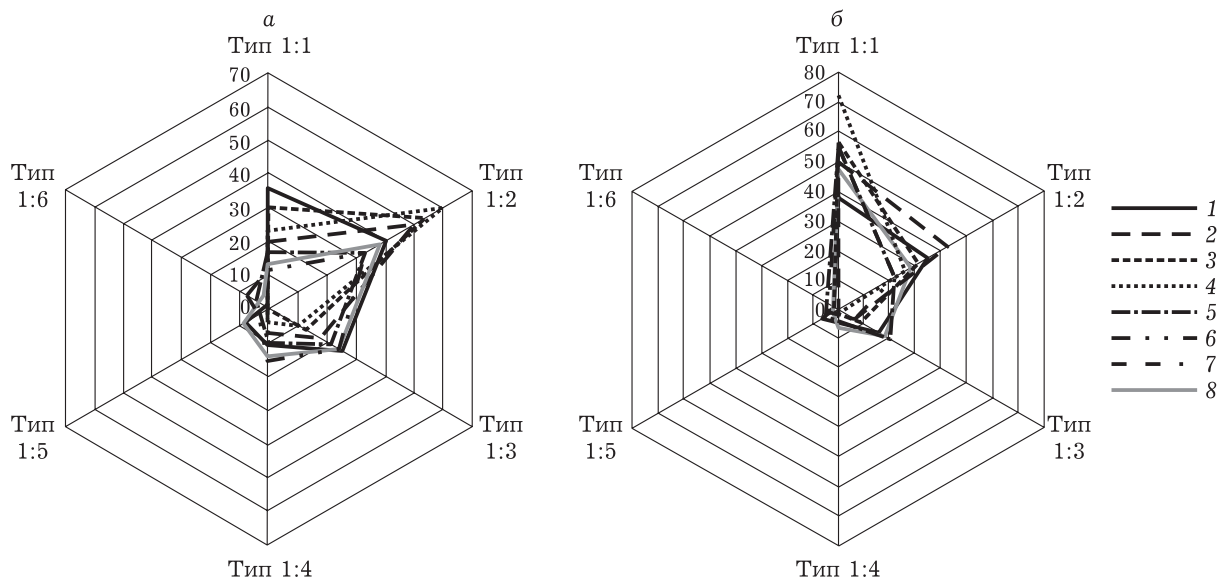


Рис. 3. Соотношение различных типов ТПС в кронах женских (а) и мужских (б) особей изученных видов *Salix*:

1 – *S. caprea*; 2 – *S. euxina*; 3 – *S. acutifolia*; 4 – *S. gmelinii*; 5 – *S. cinerea*; 6 – *S. triandra*; 7 – *S. rosmarinifolia*; 8 – *S. starkeana*

Структура ТПС зависит от варианта ветвления: у деревьев и высоких кустарников – акротония; у средних и низких кустарников – мезо- и базитония. Сам вариант ветвления коррелирует с числом отмирающих верхних метамеров: у высоких жизненных форм на побеге отмирает 1–2, у средних – до 4, у низких – до половины метамеров побега (табл. 8).

Кроме того, структура ТПС зависит от этапности опадения вегетативно-генеративных побегов. По этому признаку их можно разделить на три группы: одноэтапно-опадющие (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. lapponum*); двухэтапно-опадющие (*S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*,

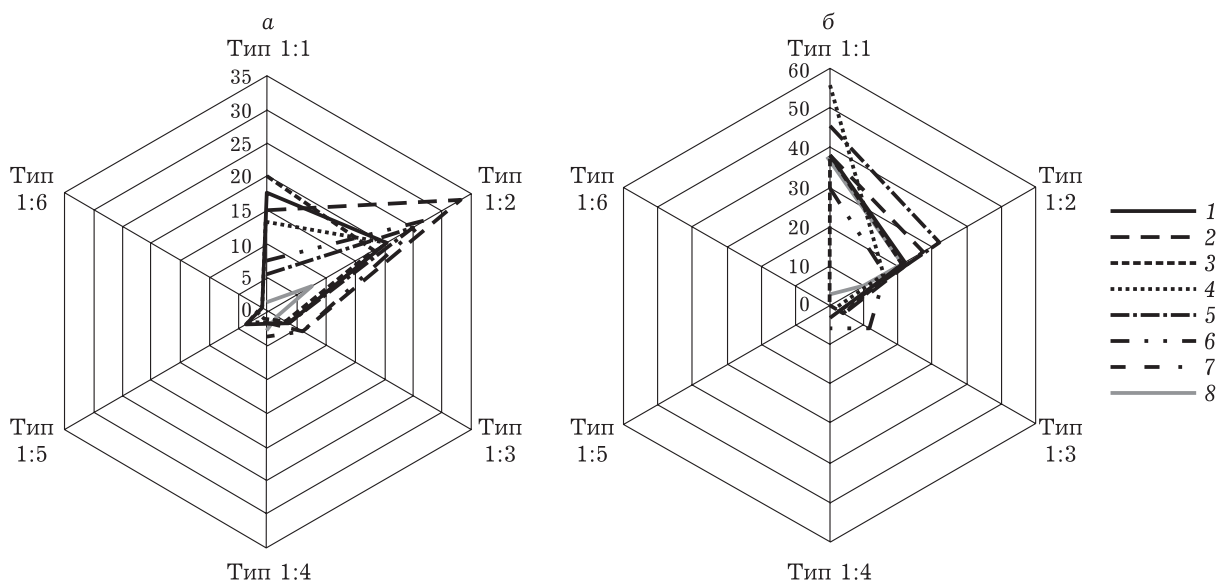


Рис. 4. Соотношение типов ТПС 1-й подгруппы женских (а) и мужских (б) особей изученных видов *Salix*:

1 – *S. caprea*; 2 – *S. euxina*; 3 – *S. acutifolia*; 4 – *S. gmelinii*; 5 – *S. cinerea*; 6 – *S. triandra*; 7 – *S. rosmarinifolia*; 8 – *S. starkeana*

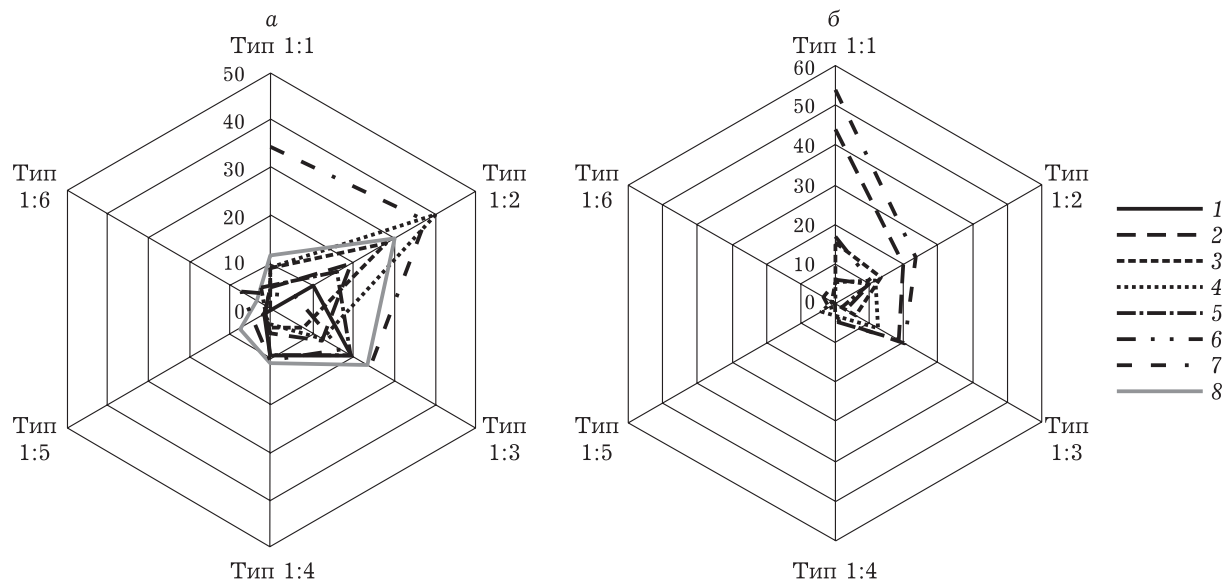


Рис. 5. Соотношение типов ТПС 2-й подгруппы женских (а) и мужских (б) особей изученных видов *Salix*: 1 – *S. caprea*; 2 – *S. euxina*; 3 – *S. acutifolia*; 4 – *S. gmelinii*; 5 – *S. cinerea*; 6 – *S. triandra*; 7 – *S. rosmarinifolia*; 8 – *S. starkeana*

S. starkeana, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*) (табл. 9) и условно неоппадающие (у мужских особей *S. pentandra* нижняя олиственная часть генеративных побегов, а у женских особей и коробочки с семенами остаются в составе кроны до весны).

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



Рис. 6. Соотношение ТПС с годичными побегами, развивающимися из спящих почек у женских особей *Salix*.

Деревья: 1 – *S. caprea*, 2 – *S. euxina*; высокие кустарники: 1 – *S. acutifolia*, 2 – *S. gmelinii*; кустарники средней величины: 1 – *S. cinerea*, 2 – *S. triandra*; низкие кустарники: 1 – *S. starkeana*, 2 – *S. rosmarinifolia*

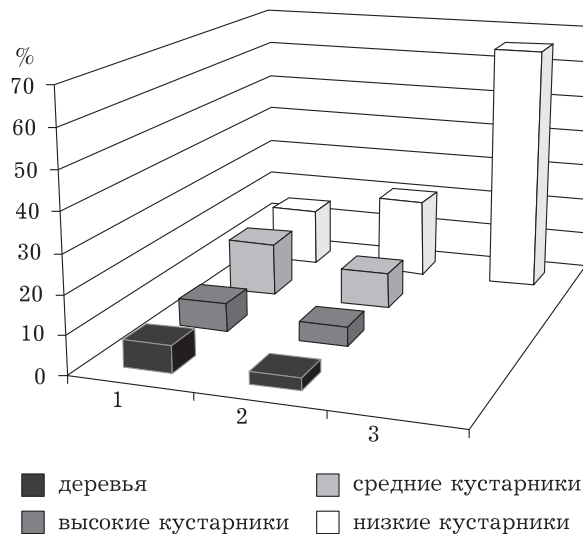
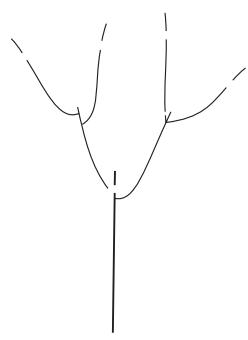
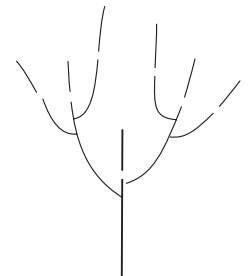
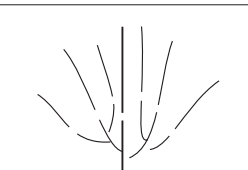


Рис. 7. Соотношение ТПС с годичными побегами, развивающимися из спящих почек у мужских особей *Salix*.

Деревья: 1 – *S. caprea*, 2 – *S. euxina*; высокие кустарники: 1 – *S. acutifolia*, 2 – *S. gmelinii*; кустарники средней величины: 1 – *S. cinerea*, 2 – *S. triandra*; низкие кустарники: 1 – *S. starkeana*, 2 – *S. rosmarinifolia*, 3 – *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланник

Т а б л и ц а 8

Соотношение отмирающих метамеров годичных побегов видов *Salix*

Вид	Общее число метамеров побега	Число отмирающих верхних метамеров	Доля отмирающих метамеров, %	Схема ТПС
<i>S. caprea</i>	18–22	1–2	5,6–9,1	
<i>S. euxina</i>	18–24	1–2	5,6–8,3	
<i>S. acutifolia</i>	16–22	1–2	6,3–9,1	
<i>S. gmelinii</i>	19–26	1–2	5,8–7,7	
<i>S. cinerea</i>	17–21	2–4	11,8–19,0	
<i>S. triandra</i>	21–24	3–4	14,3–16,7	
<i>S. rosmarinifolia</i>	17–24	7–12	41,2–50,0	
<i>S. starkeana</i>	16–25	5–13	31,3–52,0	

П р и м е ч а н и е. Разрывами показаны границы отмирающих метамеров побегов.

Учитывая долговечность вегетативных частей генеративных побегов, вариант ветвления и размер зоны отмирания вегетативных побегов, у изученных видов можно выде-

лить 7 архитектурных модулей: у деревьев и высоких кустарников – 3 модуля на базе акротонии; у кустарников средней величины – 2 модуля на базе мезотонии, у низких

Т а б л и ц а 9

Признаки нижних частей вегетативно-генеративных побегов некоторых видов *Salix*

Вид	Длина нижней части генеративного побега, см	Число листьев на нижней части генеративного побега	Листовые пластинки нижней части генеративного побега	
			Длина, см	Ширина, см
<i>S. alba</i>	1,3–1,5	1–3	2,5–3,5	0,6–0,8
<i>S. euxina</i>	1,0–1,5	2–4	1,8–2,2	0,5
<i>S. triandra</i>	1,9–2,7	4–6	2,7–4,0	1,0–1,2
<i>S. cinerea</i>	1,0–1,4	2–3	1,5–2,1	0,5–0,7
<i>S. myrsinifolia</i>	0,3	2–3	1,2	0,6
<i>S. starkeana</i>	1,1–2,1	5–9	1,7–2,2	0,8–1,1
<i>S. rosmarinifolia</i>	0,3	2–3	0,8–1,0	0,2–0,4
<i>S. myrtilloides</i>	0,6–1,7	4–5	1,6–1,8	0,3–0,8

Признаки архитектурных типов (ТПС) изученных видов *Salix*

Жизненная форма	Деревья			Кустарники					
Высота	Высокие			Высокие		Средние		Низкие	
Вариант ветвления	Акротония			Акротония		Мезотония		Базитония	
Этапность опадения генеративных побегов	Одноэтапные	Двухэтапные	Неопадающие	Одноэтапные	Двухэтапные	Одноэтапные	Двухэтапные	Одноэтапные	Двухэтапные
Примеры	<i>S. caprea</i>	<i>S. alba</i> , <i>S. euxina</i>	<i>S. pentandra</i>	<i>S. vinogradovii</i> , <i>S. gmelinii</i> , <i>S. acutifolia</i> , <i>S. viminalis</i>	<i>S. myrsinifolia</i>	<i>S. aurita</i>	<i>S. triandra</i> , <i>S. cinerea</i>	<i>S. lapponum</i>	<i>S. starkeana</i> , <i>S. rosmarinifolia</i> , <i>S. myrtilloides</i>

кустарников – 2 модуля на основе базитонии (табл. 10, рис. 8).

Выделенные архитектурные модули приведены для типов ТПС 1 : 1 и 1 : 2, но, учитывая их план строения, можно составить архитектурные модули и для других типов ТПС.

Таким образом, жизненные формы бореальных видов *Salix* подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе разных архитектурных модулей (табл. 11).

Особи деревьев и высоких кустарников альпювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей:

модуля II (*S. alba*, *S. euxina*); модуля III (*S. pentandra*) и модуля V (*S. triandra*).

Жизненные формы видов *Salix* подрода *Vetrix* по высоте разделены на три группы: высокие, средние, низкие. Особи видов *Salix* подрода *Vetrix* различных жизненных форм формируются на основе шести архитектурных модулей: модуля I (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*), модуля II (*S. myrsinifolia*), модуля IV (*S. aurita*), модуля V (*S. cinerea*), модуля VI (*S. lapponum*), модуля VII (*S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*) (см. табл. 11).

Т а б л и ц а 11

Жизненные формы и архитектурные модули бореальных видов *Salix*

Архитектурный модуль		Жизненная формула																		
		1		2		3		4	5		6		7		8		9	10	11	
		а	б	а	б	а	б	в	а	б	а	а	б	в	а	б	в	в	в	в
I		+		+		+		+		+	+									+
II		*		*		*		+		+										
III			*		*		*													
IV									+			+			+					
V										*	*	+		*	+				+	*
VI																		+		
VII									+				+			+	+			

П р и м е ч а н и е. Звездочкой обозначены виды подрода *Salix*, знаком “+” – *Vetrix*; под номерами 1–11 – жизненные формы (см. обозначение ранее); под номерами I–VII – типы архитектурных модулей (см. текст); высота: а – высокие, б – средние, в – низкие.

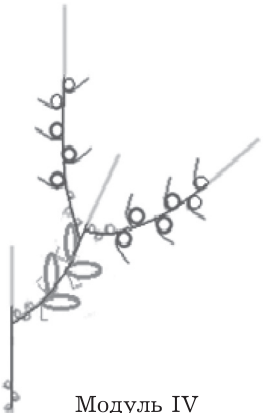
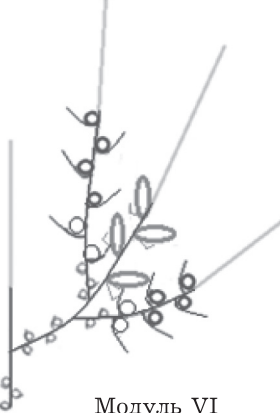
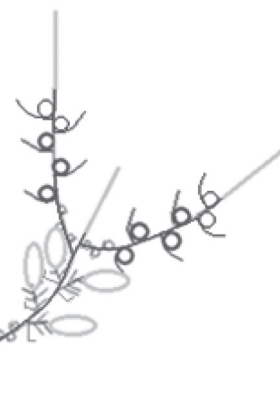
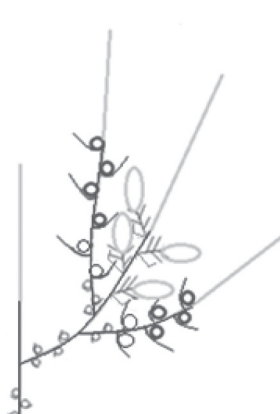
Долговечность генеративных побегов	Варианты ветвления		
	Акротония	Мезотония	Базитония
Одноэтапно-опадающие	 Модуль I	 Модуль IV	 Модуль VI
Двухэтапно-опадающие	 Модуль II	 Модуль V	 Модуль VII
Условно-неопадающие	 Модуль III	○ спящая почка ○ вегетативная почка ● генеративная почка — лист └ почечная чешуя ○ генеративная часть соцветия — вегетативная часть генеративного побега	

Рис. 8. Архитектурные модули *Salix* (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)

Таким образом, условия обитания существенным образом отразились на биологии и морфологии бореальных видов *Salix*, и, в первую очередь, на структуре их побегов и архитектонике.

ВЫВОДЫ

1. У рассматриваемых бореальных видов *Salix* выявлено 11 жизненных форм, которые относятся к трем крупным категориям: дерево, кустарник и стланик. Среди бореальных видов *Salix* подродов *Salix* и *Vetrix* чаще встречаются жизненные формы: одноствольное дерево, аэроксильный кустарник и геоксильный кустарник в двух модификациях – эпигеогенно-геоксильный и гипогенно-геоксильный. У изученных видов *Salix* подрода *Salix* и *Vetrix* выделены параллельные ряды изменчивости жизненных форм деревьев, кустарников и стлаников.

2. Изученные бореальные виды *Salix* относятся к двум экологическим группам: аллювиальным (виды подрода *Salix*) и неаллювиальным (виды подрода *Vetrix*). Для представителей подрода *Vetrix* характерно большее число жизненных форм (10 жизненных форм) по сравнению с представителями подрода *Salix* (8 жизненных форм). На внутривидовом уровне среди изученных видов наибольшее разнообразие жизненных форм выявлено у аллювиальных видов подрода *Salix* (2–4 жизненные формы у каждого вида), а наименьшее – у неаллювиальных видов подрода *Vetrix* (1–3 жизненные формы у каждого вида).

3. В качестве архитектурного модуля кроны бореальных видов *Salix* впервые предложена трехлетняя побеговая система, в составе которой выделен новый признак – долговечность вегетативных частей генеративных побегов. На основе этого признака, а также интенсивности отмирания верхних метамеров побегов, вариантов ветвления выделено 7 архитектурных модулей: 3 модуля у деревьев и высоких кустарников, 2 модуля у кустарников средней величины и 2 модуля у низких кустарников.

4. Жизненные формы бореальных видов *Salix* подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе разных архитектурных модулей:

особи деревьев и высоких кустарников аллювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей, а особи подрода *Vetrix* – на основе шести архитектурных модулей.

5. У особей жизненных форм деревьев и высоких кустарников различные части кроны отличаются соотношением ассимилирующих побегов: наибольшее их число находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней. Годичные побеги, развивающиеся из спящих почек, встречаются у низких кустарников в 3–6 раз чаще, чем у деревьев.

6. Архитектурные модули мужских и женских особей отличаются по степени разветвленности и числу годичных побегов. Женские растения для образования семян и плодов нуждаются в большей ассимиляционной поверхности и поэтому в большей степени разветвлены и имеют большее число годичных ассимилирующих побегов.

7. Разработанный алгоритм анализа структурно-функциональной организации крон может быть использован для изучения архитектоники различных видов деревьев и кустарников, выбора счетных единиц кроны и служить основой для анализа половой структуры двудомных видов деревьев и кустарников.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова И. С. О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны // Тр. IX Междунар. конф. по экол. морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). Т. 2 / под общ. ред. В. П. Викторова. М., 2014. С. 48–51.
- Анциферов Г. И. Ива. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 101 с.
- Беляева И. В., Епанчинцева О. В., Шаталина А. А., Семкина Л. А. Ивы Урала: атлас-определитель. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 173 с.
- Валягина-Малюткина Е. Т. Ивы европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 217 с.
- Гашева Н. А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2012. № 12. С. 99–110.
- Гетманец И. А. Биоморфология ив секции *Insubaceae* Kerner. рода *Salix* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 16 с.
- Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 330 с.
- Дервиз-Соколова Т. Г. Изменение в морфологическом строении *Salix Reticulata* L. в зависимости от экологических условий // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67, вып. 3. С. 124–128.

- Дервиз-Соколова Т. Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlebophylla* Anderss // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 2. С. 28–38.
- Дервиз-Соколова Т. Г. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *S. viminalis* L. // Биол. науки. 1967. № 11. С. 64–70.
- Дервиз-Соколова Т. Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, № 2. С. 71–81.
- Дервиз-Соколова Т. Г. Морфология ив Северо-Востока СССР в связи с проблемами жизненных форм покрытосеменных растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. М., 1982а. 53 с.
- Дервиз-Соколова Т. Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Ботан. журн. 1982б. Т. 67, № 7. С. 975–982.
- Истомина И. И., Богомоллова Н. Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 4. С. 68–78.
- Мазуренко М. Т. Флювиаты – новая экологическая группа растений // Биология внутр. вод. 2001. № 2. С. 36–42.
- Мазуренко М. Т. Пути соматической эволюции ивы (*Salix* L.) подрода *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov на северо-востоке Азии // Бюл. ГБС. М.: Наука, 2007. Вып. 193. С. 106–116.
- Мазуренко М. Т. Кустарники рода *Salix* L. (*Salicaceae*) Северо-Востока России, структура и морфогенез // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, вып. 5. С. 36–42.
- Мазуренко М. Т. Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде Ива (*Salix*, *Salicaceae* L.) // Бюл. Ботан. сада-ин-та ДВО РАН. 2010. Вып. 7. С. 4–22.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны Восточной Сибири // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток, 1976. С. 3–48.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
- 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.
- Недосеко О. И. Ивы Нижегородской области. Арзамас: АГПИ им. А. П. Гайдара, 2010. 171 с.
- Недосеко О. И. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы. Нижний Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2014. 426 с.
- Недосеко О. И. Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*. Арзамас: Арзамас. филиал ННГУ, 2015а. 247 с.
- Недосеко О. И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* // Вестн. КазНУ. Сер. Экологическая. 2015б. № 2/2 (44). С. 673–678.
- Недосеко О. И. Методика изучения архитектоники крон на примере бореальных видов ив // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А. А. Уранова / под ред. Н. А. Леоновой. Пенза: Изд-во ПГУ, 2016а. С. 142–145.
- Недосеко О. И. Влияние световых условий и половой принадлежности на архитектурную модель ивы козьей // Там же. 2016б. С. 145–148.
- Недосеко О. И. Архитектоника *Salix dasyclados* L. в зависимости от пола и световых условий // Адаптация учащихся всех ступеней образования в условиях современного образовательного процесса: материалы XII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием / под общ. ред. В. Н. Крылова. Арзамас: АФ ННГУ, 2016в. 242 с.
- 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.
- Недосеко О. И., Викторов В. П. Архитектурные модели *Salix triandra* L. и *Salix fragilis* L. // Социально-экологические технологии. 2016. № 2. С. 39–50.
- 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 конф., посвящ. 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова / под ред. Д. Д. Соколова. М.: МАКС Пресс, 2017а. С. 277–282.
- Недосеко О. И., Викторов В. П. Архитектурные типы крон женских и мужских особей *Salix acutifolia* L. // Изв. вузов. Поволжский регион. Естественные науки. 2017б. № 1 (17). С. 14–27.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 12. С. 1700–1712.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М.: Наука, 1968. 255 с.
- Черемушкина В. А., Таловская Е. Б., Астащенко А. Ю., Гусева А. А., Джуманов С. Биология *Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae) на заповедной территории (заповедник Аксу-Жабаглы) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2019. № 47. С. 103–122 [Cheryomushkina V. A., Talovskaya E. B., Astashenkov A. Yu., Guseva A. A., Dzhumanov S. Biology of *Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae) in the protected area (Aksu-Dzhabagly Reserve) // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. Tomsk State University Journal of Biology. 2019. N 47. P. 103–122. DOI: 10.17223/19988591/47/7 In Russian, English Summary].
- Чистякова А. А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 6. С. 93–105.
- Argus G. W. Infrageneric classification of *Salix* (*Salicaceae*) in the new world // Systematic Botany Monographs. 1997. Vol. 52. P. 1–121.
- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
- Caraglio Y., Edelin C. Architecture et dynamique de la croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.) // Bull. de la Société Botanique de France, Lettres botaniques. 1990. Vol. 137, N 4–5. P. 279–291. <https://doi.org/10.1080/001811797.1990.10824889>

- Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy // *Ann. Bot.* 2010. Vol. 105, N 2. P. 205–220. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp273>
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // *Rus. J. Ecosys. Ecol.* 2016. Vol. 1 (2). P. 1–31.
- Gambino S., Ratto F., Bartoli A. Architecture of the genus *Gutierrezia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae) // *Boletín de Sociedad Argentina de Botanica.* 2016. Vol. 51, N 4. P. 657–663.
- Hallé F. The concept of architectural models in vascular plants // XII Междунар. ботан. конгр.: тез. докл. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. Т. 1. С. 216.
- Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. Masson, 1970. 178 p.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontologia.* 2001. Vol. 4, iss. 1. P. 1–9.
- Navarro T., Pascual V., Cabezudo B., Alados C. Architecture and functional traits of semiarid shrub species in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain // *Candollea.* 2009. Vol. 64. P. 69–84. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.009>
- Skvortsov A. K. Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision. Joensuu: University of Joensuu, 1999. 307 p.
- Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovskii A. M. Ontogeny of a tree // *Ботан. журн.* 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.
- Tomlinson F. B. Branching and axis differentiation in tropical trees // *Tropical trees as living systems.* Cambridge: Univ. Press, 1978. P. 187–207.

Effects of lighting and gender differences on the architecture of the boreal species of *Salix* L.

O. I. NEDOSEKO

Arzamas Branch of Lobachevsky University
607220, Arzamas, K. Marx str., 36
E-mail: nedoseko@bk.ru

The work proposes an algorithm of analysis of structural and functional organization of crowns of *Salix* species. It can be used to study the architecture of various species of trees and shrubs. The boreal species of *Salix* are insufficiently investigated from the perspective of structural and biological diversity. The study of plant organs based on the concept of “architectural models” is particularly relevant. On the example of three-year escape systems (TYTS) we first studied the architecture of crowns of *Salix* species. Depending on gender differences and lighting conditions a new technique to study the architectural modules of *Salix* boreal species has been developed. From the 16 species studied 11 life forms have been revealed. They refer to two major categories: trees and shrubs. For some species, stannic life forms have also been described. 7 architectural modules have been identified: 3 modules in trees and tall shrubs, 2 modules in medium-sized shrubs, and 2 modules in low shrubs. Life forms of individuals of *Salix* sub-species were formed on the basis of three architectural modules, and *Vetrix* sub-family are based on six architectural modules. We have proved that female individuals of *Salix* species (other than *S. acutifolia*) have a greater variety of TYTS types compared to male ones (assimilating “year-long” shoots as a part of TYTS in female individuals are 1.3 to 1.7 times larger than in male ones. It provides them with a larger assimilating surface. The crowns of female individuals have been found to be more branched. Year-long shoots developing from sleeping buds are found in low shrubs 3–6 times more often than in trees. Different parts of the crown of trees and high shrubs species differ in the ratio of year-long assimilating shoots: the largest number of them are in the middle and upper parts of the crown, and the smallest are – in the lower part.

Key words: *Salix*, life forms, architectural modules, gender differences.