Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН, 2018. Вып. 19. С. 52–64.
doi: 10.17581/bbgi1907

Архитектурные модули и жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*

© О.И. Недосеко

Арзамасский филиал ННГУ им. Н.И. Лобачевского, г. Арзамас, Россия
e-mail: nedoseko@bk.ru

У изученных бореальных видов ив выделено 11 жизненных форм. При изучении архитектурных модулей была использована авторская методика, основанная на 3 признаках: ветвление, размер зоны отмирания вегетативных побегов, долговечность вегетативных частей генеративных побегов. У исследованных видов выделено 7 архитектурных модулей: с одноэтапно- и двуэтапно-опадающими генеративными побегами на базе акро-, мезо- и базитонии, а также с условно неопадающими генеративными побегами на базе акротонии. Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* сформировались на основе разных архитектурных модулей.

Ключевые слова: жизненная форма, архитектурный модуль, бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*

Структурной основой жизненных форм является архитектурная модель, которая определяет стратегию роста растения. Т.И. Серебрякова (Serebryakova, 1977, 1981) установила, что одна и та же архитектурная модель может быть основой для многих жизненных форм, и наоборот. В последнее время в морфологии растений усилилось изучение надземных и подземных органов древесных растений с позиции «архитектурных моделей», предложенной и развиваемой F.Halle с соавторами (Halle, 1975; Tomlinson, 1978; и др.). Архитектурную модель для рода *Salix* на основе изучения ив секции *Incubaceae* предложила И.А. Гетманец (Getmanets, 2011). Данная модель, по ее мнению, наиболее близка к модели Leeuwenberg (Halle, 1975), однако мы считаем, что использовать эту модель не целесообразно для характеристики бореальных видов ив и по ряду причин не правомерно (Nedoseko, 2015b). У модели Leeuwenberg терминальные соцветия, а у ив – пазушные. Среди других отличий следует отметить: 1) очередное расположение верхних вегетативных почек у ив, а не «почти супротивное», как у предложенной модели; 2) наличие у изученных нами видов не только трехосных побеговых систем (в понимании Getmanets, 2011), а также четырехосных и более; 3) наличие листьев в нижней части генеративных побегов, сохраняющихся в системе побегов до осени (у 50% изученных видов).

В качестве основной структурной единицы «архитектурной модели» И.А. Гетманец (Getmanets, 2011) рассматривает двулетнюю побеговую систему. По нашему мнению, в качестве основной структурной единицы у ив целесообразнее использовать трехлетнюю побеговую систему, которая состоит из трехлетнего, двулетнего (одного или нескольких) и нескольких годичных побегов (Gasheva, 2012; Nedoseko, 2014b; 2015b). Изучение трехлетних побеговых модулей позволяет более детально проанализировать дальнейшую тактику побегов нарастания, так как конструктивные признаки определяются более долговечными осевыми органами растения (Mazurenko, Khokhryakov, 2004). Данное положение не идет в разрез с традиционным подходом, а дополняет его, т.к. по мнению И.С. Антоновой (Antonova, 2014) при градации элементов описания крон древесных растений необходимо учитывать подуровень эпсиона – результат многолетнего развития двулетних побеговых систем. Трехлетние побеговые системы (ТПС) 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 ив – особенности симподиального нарастания, силлептическое ветвление, расположение вегетативных и генеративных побегов, степень отмирания элементов симподиальной системы и, связанную с этим показателем, динамику пробуждения спящих почек, и др.

© Ботанический сад-институт ДВО РАН. 2018

Материал и методы

Жизненные формы и архитектурные модули были изучены у 15 бореальных видов ив из 2 подродов: *Salix* (*S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. euxina* I.V. Belyaeva, *S. alba* L.) и *Vetrix* (*S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. viminalis* L., *S. gmelinii* Pall., *S. lapponum* L., *S. acutifolia* Willd., *S. rosmarinifolia* L., *S. vinogradovii* A. Scvorts.).

Названия жизненных форм приведены по классификациям деревьев А.А. Чистяковой (Chistyakova, 1988) и кустарников И.И. Истоминой и Н.Н. Богомоловой (Istomina, Bogomolova, 1991), а также определены самостоятельно (Nedoseko, 2010, 2014a, 2015a).

При изучении архитектурных модулей была использована авторская методика (Nedoseko, 2014b, 2015b, 2016a, b; Nedoseko, Viktorov, 2016), где в качестве основной структурной единицы у ив мы рассматриваем трехлетнюю побеговую систему (ТПС). Архитектурный модуль ив – это ТПС, основанная на трех признаках: типе ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей генеративных побегов.

Изучение ТПС проведено отдельно у женских и мужских особей, что позволило выявить гендерные отличия в структурной организации крон.

ТПС изучены на модельных ветвях из верхней, средней и нижней частях кроны; у более низких кустарников – 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 ТПС в кроне. У ТПС детально изучен ход роста по годам, при этом фиксировали число трехлетних, двухлетних и однолетних побегов, их длину, указывали номера узлов, от которых они отходили и общее число узлов на побеге. Учитывали отношение числа трехлетних побегов к числу двухлетних, на основании чего выделили типы ТПС, их процентное соотношение.

Для сравнения большого числа модулей в кронах видов ив разработаны формулы расположения побегов в ТПС. Например:

$$1(\tfrac{7}{9}):2(\tfrac{8,11}{13}):5(\tfrac{5,7,8}{11};\tfrac{4,6}{9}).$$

Данная запись означает, что побегов последнего года вегетации 5, они отходят от узлов № 5, 7, 8 из 11-ти первого двулетнего побега и узлов 4, 6 из 9-ти второго двулетнего побега. Двулетние побеги отходят от узлов № 8, 11 из 13-ти трехлетнего побега, а сам трехлетний отходит от 7 узла из 9-ти четырехлетнего.

Побеги, развивающиеся из спящих почек, помещены в квадратные скобки, а силлептические – в фигурные скобки, например:

$$1(\tfrac{10}{10}):2(\tfrac{9,10}{10}):4(\tfrac{9\{1\}}{9};\tfrac{7\{1\},9,10}{10});\quad 1(\tfrac{6}{6}):2(\tfrac{9\{1\},10}{10}):5([\tfrac{6}{10}];\tfrac{9}{9};\tfrac{6,9,10}{10})$$

Формула побегорасположения – это соотношение побегов разного возраста с указанием в виде дроби номеров узлов, от которых они отходят (знаменатель) к их общему числу (числитель) на побегах.

Одновременно с составлением формулы зарисовывается схема побеговой системы. При этом, удлиненные побеги рисуются одним цветом (красным), промежуточные – другим (зеленым), укороченные – третьим (черным). Границы годичных побегов на схеме показывают разрывами, а силлептические побеги зарисовывают на годичных побегах без разрывов. Кроме того, на схеме нужно показывать угол отхождения побегов (Табл. 1).

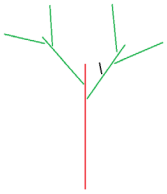
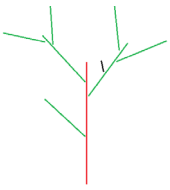
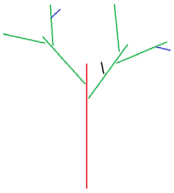
Схема побегорасположения – это взаимное расположение на плоскости побегов разного возраста с указанием длины и границ годичных приростов, угла отхождения, наличия силлептических побегов.

Формула побегорасположения дополняет схему побегорасположения и наоборот, так как в формуле не указаны длина побегов, угол их отхождения, а на схеме они показаны. На схеме не обозначено, от каких узлов отходят побеги, а в формуле это зафиксировано. Формулы побегорасположения можно использовать и для изучения более взрослых ветвей – четырех-пятилетних и др.

В предложенной методике мы используем несколько таблиц. Вначале формируется сводная таблица, содержащая качественное и количественное соотношение типов и групп ТПС (для деревьев и высоких кустарников в составе верхних, средних и нижних модельных ветвей) женских и мужских особей. Затем частные таблицы, где для каждого типа ТПС приводятся группы и варианты ТПС. Тип ТПС показывает отношение числа трехлетних побегов к числу двухлетних. Например, 1:1, 1:2, 1:3 и т.д. Группа ТПС учитывает не только отношение числа трехлетних побегов к числу двухлетних, но и число двухлетних побегов к числу побегов последнего года вегетации. 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. 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, показанный в частных таблицах (Табл. 2).

Именно в частных таблицах для каждого варианта ТПС указываются номера формул, которые затем

Таблица 1. Примеры трехлетних побеговых систем (ТПС) с побегами разного типа
Table 1. Examples of triennial shoot systems (TSS) with different shoots

	ТПС (TSS)		
Типы систем побегов (types of shoot systems)	**Система побегов, развивающаяся из почек возобновления (system of shoots, forming from renewal buds)**	**Система побегов, развивающаяся из почек возобновления и из спящей почки (system of shoots, forming from the renewal buds and from a dormant bud)**	**Система побегов, развивающаяся из почек возобновления и содержащая силлептические побеги (system of shoots, forming from the renewal buds and containing sylleptic shoots)**
Формула (formula)	$1(\frac{7}{9}):2(\frac{18,21}{23}):5(\frac{8,11,13}{15};\frac{7,9}{12})$	$1(\frac{7}{9}):2(\frac{18,21}{23}):6([\frac{14}{23}]\frac{8,11,13}{15};\frac{7,9}{12})$	$1(\frac{7}{9}):2(\frac{18,21}{23}):6(\frac{8,11\{1\},13}{15};\frac{7\{1\},9}{12})$
Схема расположения побегов (schema of shoots)			

Примечание: красная линия – длинные побеги, зеленая – побеги средней длины, черная – короткие побеги, синяя – силлептические побеги
Note: red line – long shoots, green – shoots of medium length, black – short shoots, blue – sylleptic shoots

оформляются в отдельной таблице. При этом, формулы побегорасположения делятся на две подгруппы: 1 подгруппа – двухлетние побеги развиваются из верхних соседних узлов трехлетних; 2 подгруппа, в которых двухлетние побеги развиваются из более нижних узлов трехлетних побегов (Табл. 3).

Полевой материал собран в течение 2015–2017 г на территории Нижегородской области. У исследованных видов изучено 1247 ТПС, из них 664 ТПС мужских особей и 583 ТПС женских.

Результаты и обсуждение

Всего у изученных бореальных видов ив выделено 11 жизненных форм (Рис. 1).

У женских особей каждого вида (кроме *S. acutifolia*) наблюдается большее разнообразие типов ТПС по сравнению с мужскими. Наибольшее разнообразие типов ТПС характерно для *S. caprea* (9 типов), а наименьшее – для *S. rosmarinifolia* (4 типа) (Табл. 4).

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. 5).

Женские растения, в отличие от мужских, тратят органические вещества не только на формирование цветков, но и образование семян и плодов, а для этого им нужна большая поверхность ассимиляции. Вероятно, поэтому кроны женских растений более разветвлены по сравнению с мужскими.

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. 6).

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. 2–1).

У кустарников в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских – тип ТПС 1:2 (Рис. 2–1). Только у женских особей ивы розмаринолистной 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, т. к. угол отклонения побегов этого вида составляет всего 15°–20° и образование большого числа разветвленных побегов было бы затруднительно.

При анализе соотношения различных типов ТПС по подгруппам выявлено, что в типах ТПС 1 подгруппы большинства мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских тип ТПС 1:2 (Рис. 2–2).

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

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

Таблица 2. Варианты ТПС *S. acutifolia* в типах 1:3, 1:4, 1:5, 1:6, 1:7
Table 2. Variants of TSS of *S. acutifolia* in types 1:3, 1:4, 1:5, 1:6, 1:7

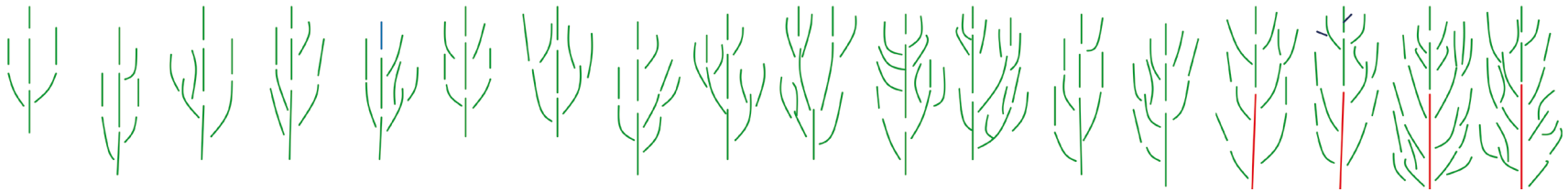
Группа ТПС (Group of TSS)		1:3:3	1:3:4			1:3:5			1:3:6	1:3:7	1:3:8	1:3:10	1:3:12	1:4:5	1:4:7	1:5:8		1:6:16	1:7:12
Вариант ТПС (variant of TSS)																			
Верхняя модельная ветка (upper model branch)																			
Жен. (female)	n	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
	№	–	–	167	–	–	174	–	–	–	–	–	–	–	182	–	–	–	–
Муж. (male)	n	1	–	–	1	1	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	1	1
	№	164	–	–	169	172	–	–	–	–	178	–	–	181	–	–	–	185	186
Средняя модельная ветка (middle model branch)																			
Жен. (female)	n	2	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	1	–	–
	№	161-162	–	168	–	170	–	–	–	–	–	–	180	–	–	183	184	–	–
Муж. (male)	n	1	1	–	–	1	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	№	165	166	–	–	173	–	–	176	177	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Нижняя модельная ветка (lower model branch)																			
Жен. (female)	n	2	–	–	–	1	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
	№	163	–	–	–	171	–	175	–	–	–	179	–	–	–	–	–	–	–
Муж. (male)	n	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	№	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 3. Примеры оформления подгрупп ТПС
Table 3. Examples of registration of subgroups of TSS

Группа ТПС (group of TSS)	Пол (gender)	№	Формула побегообразования (formula of shoot formation)	
			1 подгруппа (1 subgroup)	2 подгруппа (2 subgroup)
1:1:1	Жен. (female)	1	$1(\frac{18}{19}):1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11})$	
		2	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10})$	
		3		$(\frac{17}{17}):1(\frac{13}{15}):1(\frac{12}{12})$
		4		$1(\frac{17}{18}):1(\frac{12}{18}):1(\frac{7}{7})$

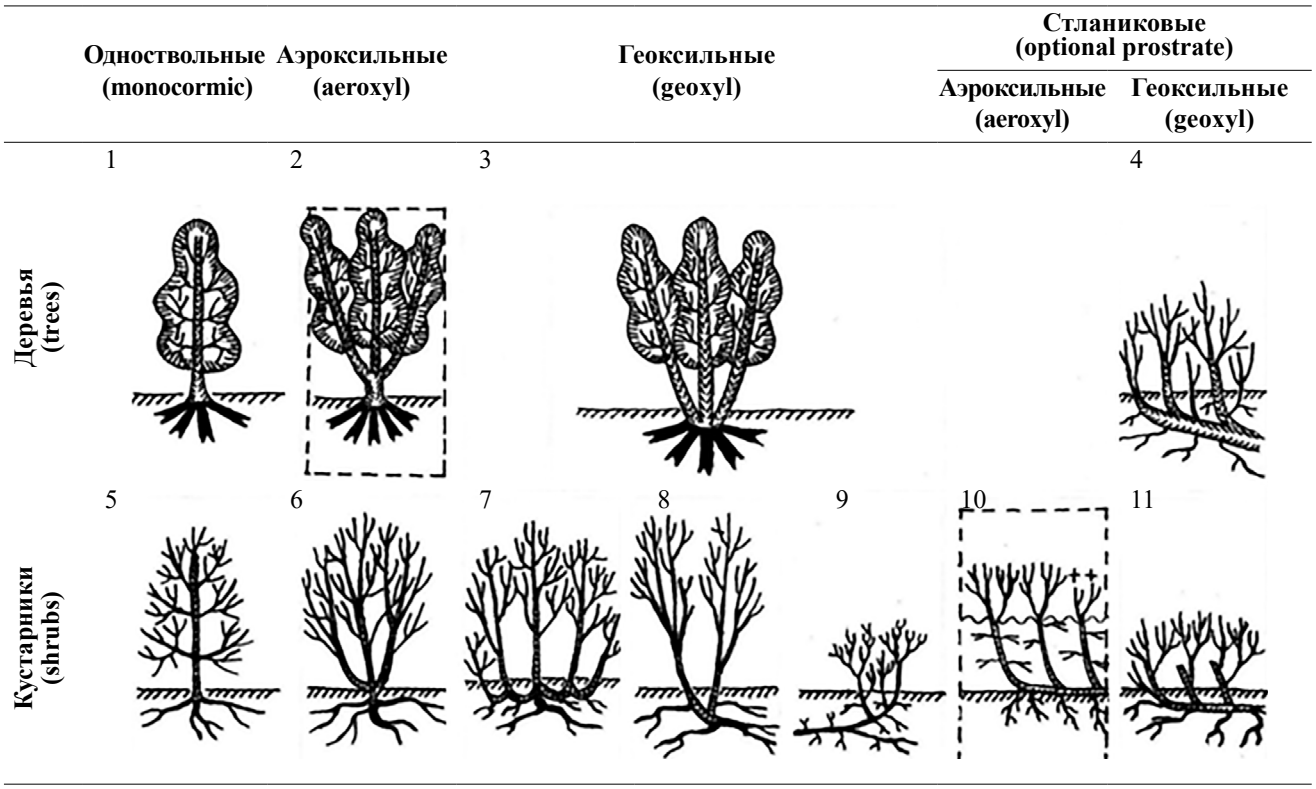


Рисунок 1. Жизненные формы деревьев и кустарников бореальных видов ив.

Условные обозначения: 1 – одноствольное дерево; 2 – мало- и многоствольное дерево аэроксильного происхождения; 3 – мало- и многоствольное дерево геоксильного происхождения; 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 (пунктиром выделены варианты жизненных форм, описанные впервые автором)

Figure 1. Life forms of trees and shrubs of boreal species of willows.

Legend: 1 – monocormic tree; 2 – pleurocormic tree of aeroxyl origin; 3 – pleurocormic tree of geoxyl origin; 4 – optional prostrate plant; 5 – small tree; 6 – aeroxyl shrub; 7 – epigeogenic-geoxyl shrub; 8 – hypogeogenic-geoxyl shrub; 9 – low long-xylo-rhizome hypogeogenic-geoxyl shrub; 10 – semi-aquatic long-xylo-rhizome prostrate plant; 11 – prostrate plant (dotted line indicates the variants of life forms, described for the first time by the author)

Таблица 4. Соотношение типов ТПС женских и мужских особей ив
Table 4. Ratio of types of TSS of female and male willow individuals

Вид (species)	Тип ТПС (type of TSS)								
	1:1	1:2	1:3	1:4	1:5	1:6	1:7	1:8	1:12
S. caprea	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
S. euxina	48,7	42,6	6,7	1,9	–	–	–	–	–
	19,5	52,8	17,2	6,6	1,6	1,1	1,2	–	–
S. acutifolia	55,9	31,9	8,8	0,9	–	2,3	0,9	–	–
	30,2	54,1	13	0,9	1,8	–	–	–	–
S. gmelinii	72,1	26,5	1,4	–	–	–	–	–	–
	22,9	60,7	11,6	3,2	–	1,6	–	–	–
S. cinerea	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	–
S. triandra	47,8	28,9	14,9	8,3					–
	11,3	33,3	22,9	15,2	3,7	7,8	4	1,9	–
S. rosmarinifolia	55,9	22,4	20,4	–	–	–	–	–	–
	35,9	38,7	25,5	1,5	–	–	–	–	–
S. starkeana	47,5	28,7	18,1	5,1	1,3	–	–	–	–
	13,4	37,8	23,8	13,5	7,8	3,7	–	–	–

Примечание: в верхней строчке показаны данные для мужских особей, в нижней – для женских
Note: the top line shows data for males, at the bottom – for females

Таблица 5. Соотношение ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей изученных видов ив
Table 5. The ratio of assimilating shoots in the crowns of male and female individuals of studied species of willows

Вид (species)	Число ассимилирующих побегов (number of assimilating shoots)	
	Мужские особи (male individuals)	Женские особи (female individuals)
S. caprea	391 (41 %)	563 (59 %)
S. euxina	432 (41,3 %)	615 (58,7 %)
S. acutifolia	280 (43,7 %)	361 (56,3 %)
S. gmelinii	206 (44,1 %)	261(55,8 %)
S. cinerea	290 (41 %)	417 (59 %)
S. triandra	414 (38,8 %)	653 (61,2 %)
S. starkeana	471 (36,7 %)	812 (63,3 %)
S. rosmarinifolia	506 (49 %)	524 (51 %)

Таблица 6. Доля участия ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей высоких жизненных форм
Table 6. The portion of participation of assimilating shoots in the crowns of male and female individuals of tall life forms

Вид (species)	Число ассимилирующих побегов (number of assimilating shoots)	
	Мужские особи (male individuals)	Женские особи (female individuals)
Верхняя модельная ветка (upper model branch)		
S. caprea	154 (39,4 %)	292 (51,9 %)
S. euxina	155 (35,9 %)	225 (36,6 %)
S. acutifolia	104 (37,1 %)	137 (38 %)
S. gmelinii	73 (35,4 %)	107 (41 %)
Срединная модельная ветка (middle model branch)		
S. caprea	134 (34,3 %)	140 (24,9 %)
S. euxina	142 (32,9 %)	220 (35,8 %)
S. acutifolia	122 (43,6 %)	137 (38 %)
S. gmelinii	83 (40,3 %)	89 (34 %)
Нижняя модельная ветка (low model branch)		
S. caprea	103 (26,3 %)	131 (23,7 %)
S. euxina	135 (31,3 %)	170 (27,6 %)
S. acutifolia	54 (19,3 %)	87 (24 %)
S. gmelinii	50 (24,3 %)	65 (24,9 %)

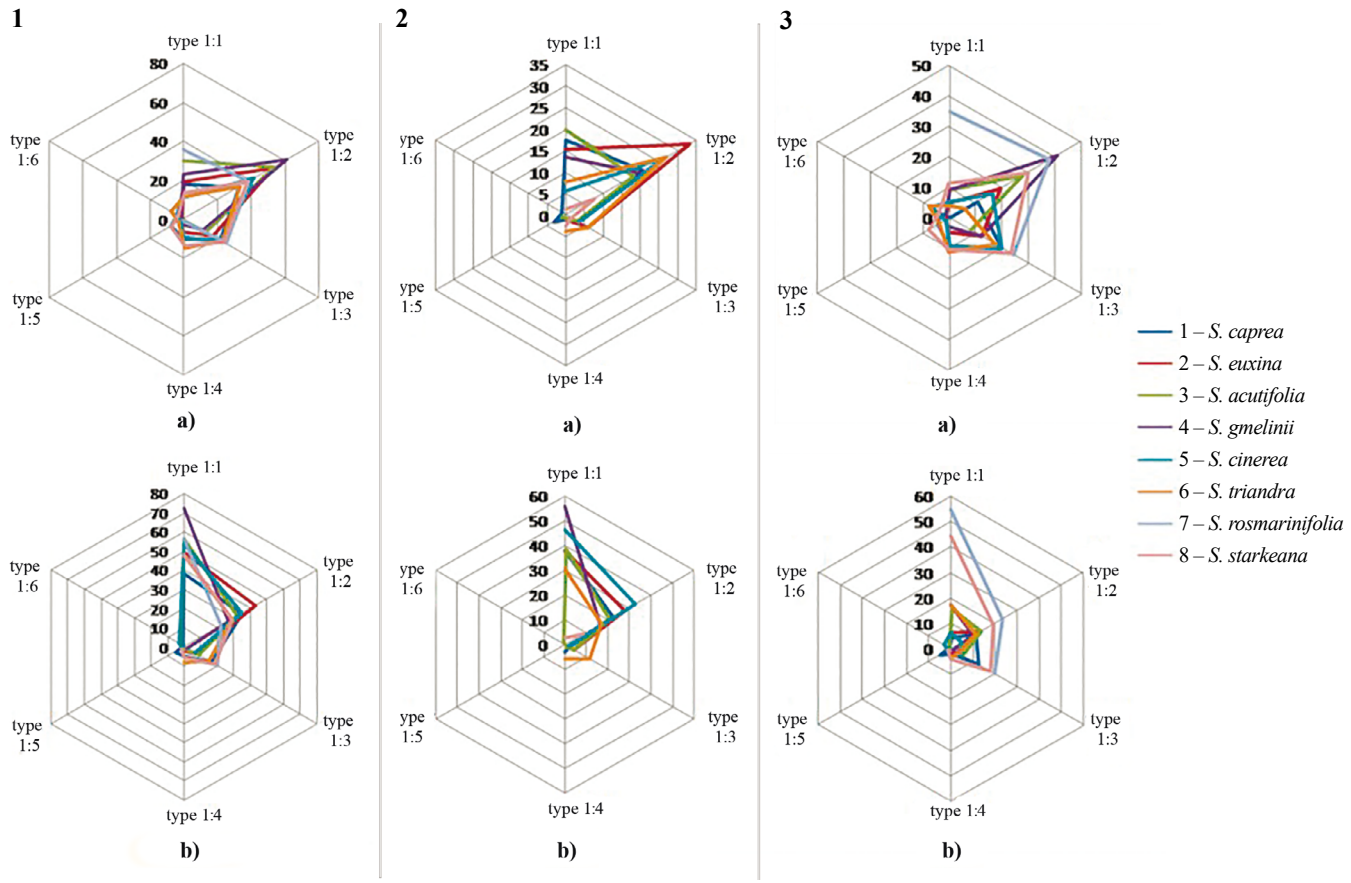


Рисунок 2. Соотношение типов ТПС в кронах женских (a) и мужских (b) особей изученных видов ив: 1 – различные типы ТПС; 2 – ТПС 1 подгруппы; 3 – ТПС 2 подгруппы

Figure 2. The ratio of TSS types in the crones of female (a) and male (b) specimens of studied species of willows: 1 – different TSS types; 2 – TSS 1; 3 – TSS 2

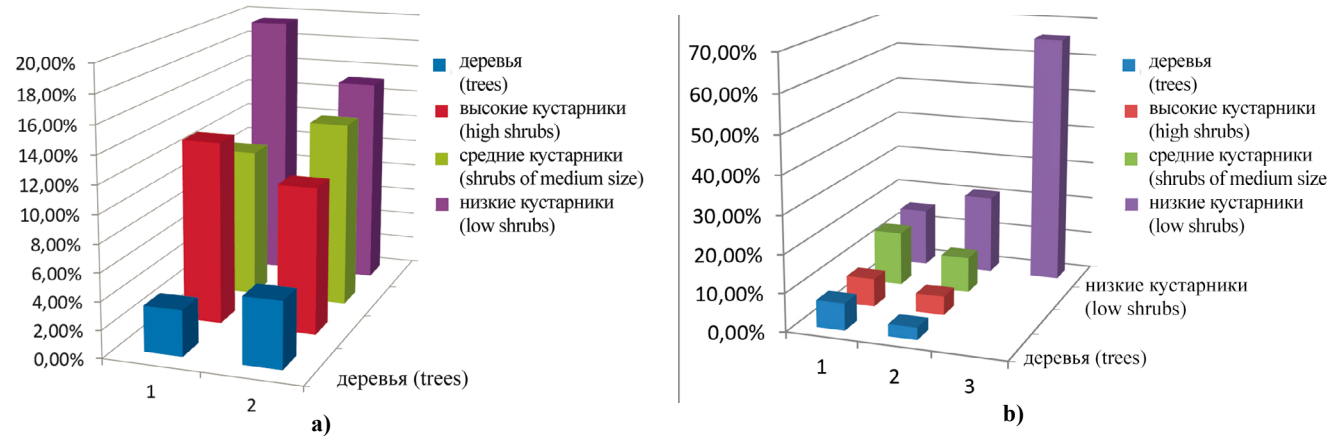


Рисунок 3. Соотношение ТПС с годичными побегами, развивающимися из спящих почек у женских (a) и мужских (b) особей ив

Условные обозначения:
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*; полуводный длинноксилоризомный стланик: 3 – *S. cinerea*

Figure 3. Ratio of TSS with annual shoots developing from dormant buds of f female (a) and male (b) willow individuals

Legend: trees: 1 – *S. caprea*, 2 – *S. euxina*; high shrubs: 1 – *S. acutifolia*, 2 – *S. gmelinii*; shrubs of medium size: 1 – *S. cinerea*, 2 – *S. triandra*; low shrubs: 1 – *S. starkeana*, 2 – *S. rosmarinifolia;* semi-aquatic long-xylo-rhizome prostrate plant: 3 – *S. cinerea*

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, а у средних – до 4, у низких – до половины метамеров побега (Табл. 7, Рис.4).

Кроме того, структура ТПС зависит от этапности опадения вегетативно-генеративных побегов. По этому признаку их можно разделить на три группы: одноэтапно-опадающие (*S. caprea*, *S. vinogradovii, S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. lapponum*); двуэтапно-опадающие (*S. alba, S. euxina, S. triandra, S. cinerea, S. myrsinifolia, S. starkeana, S. rosmarinifolia, S. myrtilloides*) (Табл. 8) и условно-неопадающие (у мужских особей *S. pentandra* нижняя олиственная часть генеративных побегов, а у женских особей также и коробочки с семенами остаются в составе кроны до весны).

Таблица 7. Соотношение отмирающих метамеров годичных побегов видов ив
Table 7. Ratio of dying metamers of annual shoots of willow species

Вид (species)	Общее число метамеров побега (total number of shoot metamers)	Число отмирающих верхних метамеров (the number of dying upper metamers)	% отмирающих метамеров (% of dying metamers)
S. caprea	18–22	1–2	5,6–9,1
S. euxina	18–24	1–2	5,6–8,3
S. acutifolia	16–22	1–2	6,3–9,1
S. gmelinii	19–26	1–2	5,8–7,7
S. cinerea	17–21	2–4	11,8–19,0
S. triandra	21–24	3–4	14,3–16,7
S. rosmarinifolia	17–24	7–12	41,2–50,0
S. starkeana	16–25	5–13	31,3–52,0

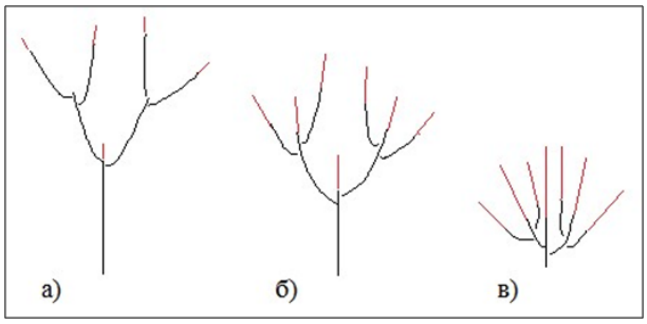


Рисунок 4. Соотношение отмирающих метамеров годичных побегов в ТПС видов ив разных жизненных форм

Условные обозначения:
а) высокие деревья и кустарники, б) кустарники средней величины, в) низкие кустарники; красным цветом показаны отмирающие метамеры побегов

Figure 4. The ratio of dying metamers of annual shoots in the TSS of willow species of various life forms

Legend: a) tall trees and shrubs, b) shrubs of medium size, c) low shrubs; red color shows dying metamers of shoots

Таблица 8. Признаки нижних частей вегетативно-генеративных побегов некоторых видов ив
Table 8. Features of the lower parts of vegetative-generative shoots of some willow species

Вид (species)	Длина нижней части генеративного побега, см (the length of the lower part of the generative shoot, cm)	Число листьев на нижней части генеративного побега (the number of leaves on the lower part of the generative shoot)	Листовые пластинки нижней части генеративного побега (leaf plates of the lower part of the generative shoot)	
			Длина, см (length, cm)	Ширина, см (width, cm)
S. alba	1,3–1,5	1–3	2,5–3,5	0,6–0,8
S. euxina	1–1,5	2–4	1,8–2,2	0,5
S. triandra	1,9–2,7	4–6	2,7–4	1–1,2
S. cinerea	1–1,4	2–3	1,5–2,1	0,5–0,7
S. myrsinifolia	0,3	2–3	1,2	0,6
S. starkeana	1,1–2,1	5–9	1,7–2,2	0,8–1,1
S. rosmarinifolia	0,3	2–3	0,8–1	0,2–0,4
S. myrtilloides	0,6–1,7	4–5	1,6–1,8	0,3–0,8

Так как двуэтапно-опадающие 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 изученных видов можно выделить следующие архитектурные модули:

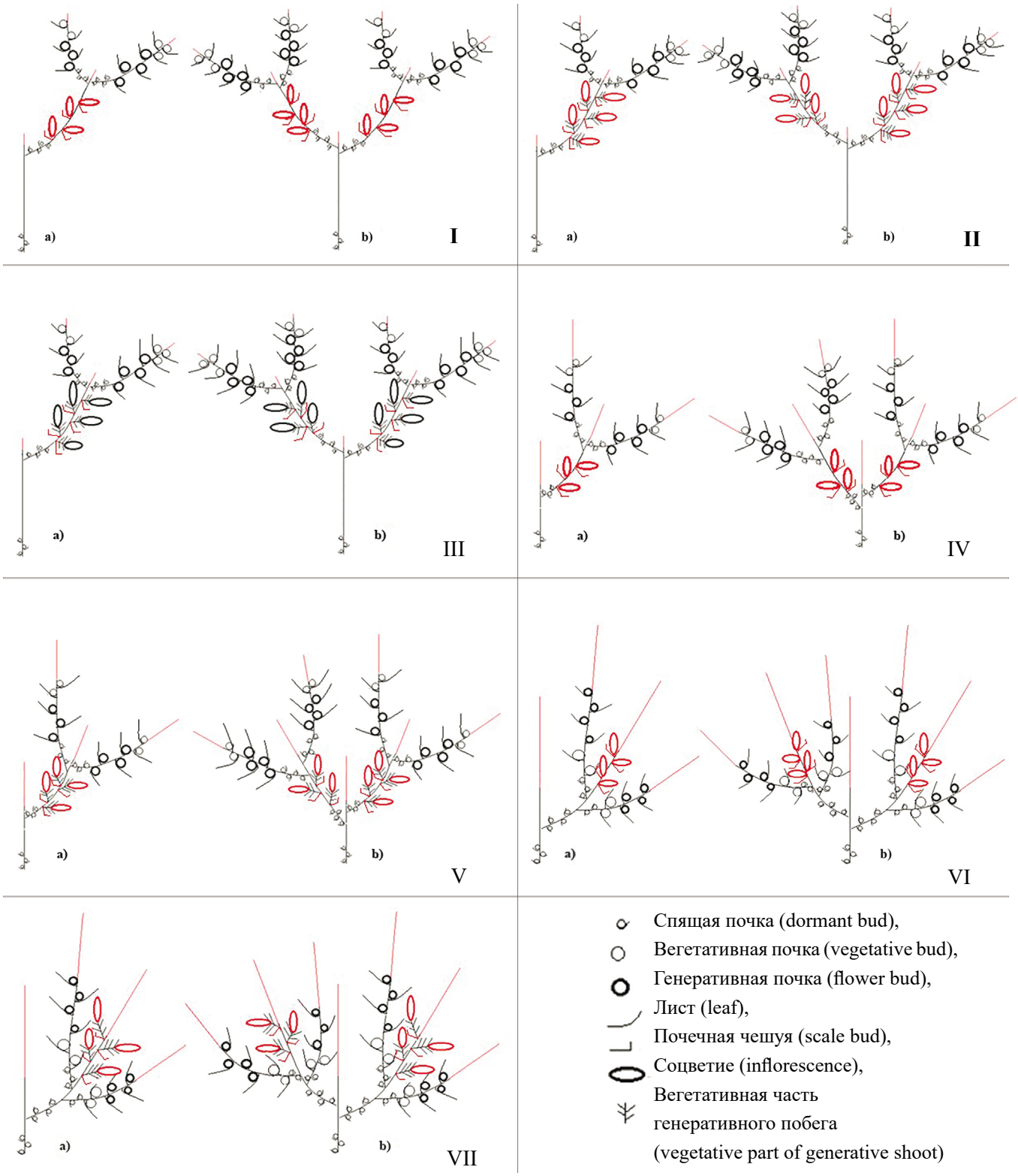


Рисунок 5. Архитектурные модули I–VII женских (a) и мужских (b) особей
Примечание:(красным цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)
Figure 5. Architectural modules I–VII of female (a) and male (b) specimens
Note: (red color shows dying parts of shoots and falling parts of generative shoots)

I модуль, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-опадающими сережками. Характерен для высоких кустарников и деревьев (*S. caprea, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. acutifolia, S. viminalis*) (Рис. 5–I).

II модуль, основанный на акротонии с двуэтапно-опадающими сережками. Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. alba, S. euxina, S. myrsinifolia*)(Рис. 5–II).

III модуль, основанный на акротонии с условно-неопадающими сережками. Характерен для *S. pentandra* (Рис. 5–III).

IV модуль, основанный на мезотонии с одноэтапно-опадающими сережками. Характерен для кустарников средней величины (*S. aurita*) (Рис. 5–IV).

V модуль, основанный на мезотонии с двуэтапно-опадающими сережками. Характерен для кустарников средней величины (*S. triandra, S. cinerea*) (Рис. 5–V).

VI модуль, основанный на базитонии с одноэтапно-опадающими сережками. Характерен для низких кустарников (*S. lapponum*) (Рис. 5–VI).

VII модуль, основанный на базитонии с двуэтапно-опадающими сережками. Характерен для низких кустарников *S. starkeana, S. rosmarinifolia, S. myrtilloides* (Рис. 5–VII).

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 ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе разных архитектурных модулей (Табл. 9).

Особи деревьев и высоких кустарников аллювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей: II модуля (*S. alba, S. euxina*); III модуля (*S. pentandra*) и V модуля (*S. triandra*).

Жизненные формы видов ив подрода *Vetrix* по высоте разделены на три группы: высокие, средние, низкие. Особи видов ив подрода *Vetrix* различных жизненных форм формируются на основе шести архитектурных модулей: I модуля (*S. caprea, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. acutifolia, S. viminalis*), II модуля (*S. myrsinifolia*), IV модуля (*S. aurita*), V модуля (*S. cinerea*), VI модуля (*S. lapponum*), VII модуля (*S. starkeana, S. rosmarinifolia*) (Табл. 9).

Таблица 9. Жизненные формы и архитектурные модули бореальных видов ив

Table 9. Life forms and architectural modules of boreal species of willows

Арх. модуль (architectural module)	Жизненные формы (life forms)																		
	1		2		3		4	5		6		7			8		9	10	11
	a	b	a	b	a	b	c	a	b	a	a	b	c	a	b	c	c	c	c
I		+		+		+		+		+	+								+
II	*		*		*		*	+		+									
III		*		*		*													
IV									+			+			+				
V										*	*	+		*	+			+	*
VI																	+		
VII									+				+			+	+		

Примечания: * – обозначены виды подрода *Salix,* + – *Vetrix*; под номерами 1–11 – жизненные формы (см. обозначение ранее); под номерами I–VII – типы архитектурных модулей (см. текст); высота: a – высокие, b – средней высоты, c – низкие

Notes: * – the species of the subgenus *Salix*, + – *Vetrix*; under numbers 1 –11 – life forms (see the information earlier); under numbers I –VII – types of architectural modules (see text); height: a – high, b – medium height, c – low

Выводы

У рассматриваемых бореальных видов ив выявлено 11 жизненных форм, которые относятся к трем крупным категориям: дерево, кустарник и стланик. У деревьев описаны 3 жизненных формы; одноствольное дерево, мало- и многоствольное дерево аэроксильного или геоксильного происхождения. Для кустарников характерно пять жизненных форм: аэроксильный кустарник, эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник, низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, деревце. У стлаников описано три жизненные формы: стланик, факультативный стланик и полуводный длинноксилоризомный стланик.

В качестве архитектурного модуля кроны бореальных видов ив 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, варианта ветвления выделено 7 архитектурных модулей: 3 модуля

у деревьев и высоких кустарников, 2 модуля у кустарников средней величины и 2 модуля у низких кустарников. Данный подход и разработанная методика изучения побегорасположения могут быть использованы для изучения модульной организации крон других древесных видов.

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.

Список литературы

[Antonova] Антонова И.С. 2014.О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны. В сб.: Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Том 2. М. С. 48–51.

[Chistyakova] Чистякова А.А. 1988. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев). Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т.93. Вып. 6. С. 93–105.

[Gasheva] Гашева Н.А. 2012. К методике структурного изучения побеговых модулей Salix. Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 12. С. 99–110.

[Getmanets] Гетманец И.А. 2011. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: дис. … докт. биол. наук. Омск. 330 с.

Halle F. 1975. The concept of architectural models in vascular plants. В сб.: XII Междунар. Ботан. Конгресс. Тезисы доклада. Т. 1. Л. С. 216.

Halle F., Oldemann R.A.A. 1970. Essaisurl architecture et la dinamique de croissance des arbrestropicaux. Paris. 178 pp.

[Istomina, Bogomolova] Истомина И.И., Богомолова Н.Н. 1991. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников. Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 96. Вып. 4. С. 68–78.

[Mazurenko, Khokhryakov] Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. 2004. Модульная организация дерева. В сб.: Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений». Киров. С. 10–12.

[Nedoseko] Недосеко О.И. 2010. Ивы Нижегородской области. Арзамас. 171 с.

[Nedoseko] Недосеко О.И. 2014a. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы. Нижний Новгород. 427 с.

[Nedoseko] Недосеко О.И. 2014b. Методика изучения архитектурных моделей в роде *Salix*. В сб.: Труды IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-ю со дня рождения И.Г. Серебрякова). Том 2. М. С. 323–326.

[Nedoseko] Недосеко О.И. 2015a. Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix.* Арзамас. 247 с.

[Nedoseko] Недосеко О.И. 2015b. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix.* Вестник КазНУ. Сер. Экол. № 2/2(44). С. 673– 678.

[Nedoseko] Недосеко О.И. 2016a. Методика изучения архитектоники крон на примере бореальных видов ив. В сб.: Материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова «Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования». Пенза. С. 145–148.

[Nedoseko] Недосеко О.И. 2016b. Влияние световых условий и половой принадлежности на архитектурную модель ивы козьей. В сб.: Материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова «Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования». Пенза. С. 142–145.

[Nedoseko, Viktorov] Недосеко О.И., Викторов В.П. 2016. Архитектурные модели *Salix triandra* L. и *Salix fragilis* L. Социально-экологические технологии. № 2. С. 39–50.

[Nedoseko, Viktorov] Недосеко, О.И., Викторов В.П. 2017. Филогенетические связи жизненных форм и архитектурных модулей бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix.* В сб.: Систематика и эволюционная морфология растений: Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. М. С. 277–282.

[Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых растений и модусах преобразования. Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 82. № 5. С. 112–125.

[Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1981. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. С. 161– 179.

Tomlinson F.B. 1978. Branching and axis differentiation in tropical trees. In: Tropical trees as living systems. Gambridge. 187–207 pp.

Architectural modules and life forms of boreal willows of subgenera *Salix* and *Vetrix*

© O.I. Nedoseko

Arzamas Branch of Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Arzamas, Russia
e-mail: nedoseko@bk.ru

Eleven life forms of boreal willows are revealed. Our technique of studying of architectural modules bases on 3 characteristics: branching, the size of a zone of dying of vegetative shoots and the durability of vegetative parts of generative shoots. Seven architectural modules are described: with one-stage and two-stages falling-down generative shoots on base of acro-, meso- and bazitony and also with so called non-falling-down generative shoots on the basis of acrotony. Life forms of boreal types of willows of the subgenera *Salix* and *Vetrix* are formed on the basis of different architectural modules.

Keywords: Alife form, architectural module, boreal types of willows of the subgenera *Salix* and *Vetrix*

References

Antonova I.S. 2014. *O dinamicheskikh edinitsakh stroeniya krony drevesnykh rastenii umerennoi zony* [On the dynamic units of the crown structure of woody plants in the temperate zone]. In: Trudy IX Mezhdunarodnoi konferentsii po ekologicheskoi morfologii rastenii, posvyashchennoi pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova) [Proceedings of the IX International Conference on the Ecological Morphology of Plants, dedicated to the memory of I.G. and T.I. Serebryakovy (on the occasion of the 100th anniversary of the birth of I.G. Serebryakov)]. Vol 2. Moscow. 48–51 pp. (In Russ.)

Chistyakova A.A. 1988. Zhiznennyye formy i ikh spektry kak pokazatel sostoyaniya vida v tsenoze (na primere shirokolistvennykh derevyev) [Life forms and their spectra as an indicator of the condition of the species in the cenosis (on the example of broad-leaved trees)]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 93(6): 93–105. (In Russ.)

Gasheva N.A. 2012. K metodike strukturnogo izucheniya pobegovykh modulei *Salix* [To the methods of structural study of *Salix* shoot modules]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya* [Bulletin of Ecology, Forestry and Landscape Studies]. 12: 99–110. (In Russ.)

Getmanets I.A. 2011. *Ekologicheskoye raznoobraziye i biomorfologiya roda Salix L. Yuzhnogo Urala: diss. ... dokt. boil. nauk* [Ecological diversity and biomorphology of the genus *Salix* L. of the Southern Urals: Dr. boil. sci. diss.]. Omsk. 330 pp. (In Russ.)

Halle F. 1975. The concept of architectural models in vascular plants. In: *XII Mezhdunarodnyi Botanicheskii Kongress. Tezisy doklada* [International Botanical Congress. Abstracts of the report]. Vol. 1. Leningrad. 216 p.

Halle F., Oldemann R.A.A. 1970. *Essaisurl architecture et la dinamique de croissance des arbrestropicaux.* Paris. 178 pp.

Istomina I.I., Bogomolova N.N. 1991. Polivariantnost ontogeneza i zhiznennyye formy lesnykh kustarnikov [Polyvariance of ontogeny and life forms of forest shrubs]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 96(4): 68–78. (In Russ.)

Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. 2004. *Modulnaya orgnizatsiya dereva* [Module organization of tree]. In: Materialy X shkoly po teoreticheskoi morfologii rastenii "Konstruktsionnyye yedinitsy v morfologii rastenii" [Materials of the X school on the theoretical morphology of plants "Structural Units in Plant Morphology"]. Kirov. 10–12 pp. (In Russ.)

Nedoseko O.I. 2010. *Ivy Nizhegorodskoi oblasti* [Willows of the Nizhegorodsky region]. Arzamas. 171 pp. (In Russ.)

Nedoseko O.I. 2014a. *Borealnyye vidy iv podrodov Salix i Vetrix: ontomorfogenez i zhiznennyye formy* [Boreal willow species of subgenera *Salix* and *Vetrix*: ontomorphogenesis and life forms]. Nizhnii Novgorod. 427 pp. (In Russ.)

Nedoseko O.I. 2014b. Metodika izucheniya arkhitekturnykh modelei v rode *Salix* [Method for studying architectural models in the genus *Salix*]. In: *Trudy IX Mezhdunarodnoi konferentsii po ekologicheskoi morfologii rastenii, posvyashchennoi pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova)* [Proceedings of the IX International Conference on the Ecological Morphology of Plants, dedicated to the memory of I.G. and T.I. Serebryakovy (on the occasion of the 100th anniversary of the birth of I.G. Serebryakov)]. Vol. 2. Moscow. 323–326 pp. (In Russ.)

Nedoseko O.I. 2015a. *Klassifikatsiya pobegov i pobegovykh sistem borealnykh vidov iv podrodov Salix i Vetrix* [Classification of shoots and shoots systems of boreal willow species of subgenera *Salix* and *Vetrix*]. Arzamas. 247 pp. (In Russ.)

Nedoseko O.I. 2015b. K voprosu izucheniya modulnoi organizatsii i arkhitektoniki v rode *Salix* [To the study of modular organization and architectonics in the genus *Salix*]. *Vestnik Kazakhskogo Natsionalnogo Universiteta. Seriya Ekologicheskaya* [Bulletin of the Kazakh National University. Ecological series]. 2/2(44): 673–678. (In Russ.)

Nedoseko O.I. 2016a. Metodika izucheniya arkhitektoniki kron na primere borealnykh vidov iv [Methods of studying the architectonics of crowns on the example of boreal species of willows]. In: *Materialy Vserossiiskoi (s mezhdunarodnym uchastiyem) nauchnoi shkoly-konferentsii, posvyashchennoi 115-letiyu so dnya rozhdeniya A.A. Uranova "Sovremennyye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol v reshenii problem sokhranrniya prirody i prirodopolzovaniya"* [Materials of the All-Russian (with international participation) scientific school-conference, dedicated to the 115th anniversary of the birth of A.A. Uranov "Modern concepts of ecology of biosystems and their role in solving problems of conservation of nature and nature management"]. Penza. 145–148 pp. (In Russ.)

Nedoseko O.I. 2016b. Vliyaniye svetovykh uslovii i polovoi prinadlezhnosti na arkhitekturnuyu model ivy kozyei [Influence of light conditions and gender on the architectural model of goat willow]. In: *Materialy Vserossiiskoi (s mezhdunarodnym uchastiyem) nauchnoi shkoly-konferentsii, posvyashchennoi 115-letiyu so dnya rozhdeniya A.A. Uranova "Sovremennyye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol v reshenii problem sokhranrniya prirody i prirodopolzovaniya"* [Materials of the All-Russian (with international participation) scientific school-conference, dedicated to the 115th anniversary of the birth of A.A. Uranov "Modern concepts of ecology of biosystems and their role in solving problems of conservation of nature and nature management"]. Penza. 142–145 pp. (In Russ.)

Nedoseko O.I., Viktorov V.P. 2016. Arkhitecturnyye modeli *Salix triandra* L. i *Salix fragilis* L. [Architectural models of *Salix triandra* L. and *Salix fragilis* L.]. *Sotsialno-ekologicheskiye tekhnologii* [Socio-ecological technologies]. 2: 39–50. (In Russ.)

Nedoseko O.I., Viktorov V.P. 2017. Filogeneticheskiye svyazi zhiznennykh form i arkhitekturnykh modulei borealnykh vidov iv podrodov *Salix* i *Vetrix* [Phylogenetic connections of life forms and architectural modules of boreal willow species of subgenera *Salix* and *Vetrix*]. In: *Sistematika i evolyutsionnaya morfologiya rastenii: Materialy konferentsii, posvyashchennoi 85-letiyu so dnya rozhedeniya V.N. Tikhomirova* [Systematics and evolutionary morphology of plants: Proceedings of the conference dedicated to the 85th anniversary of the birth of V.N. Tikhomirov]. Moscow. 277–282 pp. (In Russ.)

Serebryakova T.I. 1977. Ob osnovnykh "arkhitekturnykh modelyakh" travyanistykh rastenii i modusakh preobrazovaniya [About the main "architectural models" of herbaceous plants and modes of transformation]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 82(5): 112–125. (In Russ.)

Serebryakova T.I. 1981. Zhiznennyye formy i modeli pobegoobrazovaniya nazemno-polzuchikh mnogoletnikh trav [Life forms and models of shoot formation of terrestrial-creeping perennial herbs]. In: *Zhiznennyye formy: struktura, spektry i evolutsiya* [Life forms: structure, spectra and evolution]. Moscow. 161–179 pp. (In Russ.)

Tomlinson F.B. 1978. Branching and axis differentiation in tropical trees. In: *Tropical trees as living systems*. Gambridge. 187–207 pp.