

АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДУЛИ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX*

Аннотация.

Актуальность и цели. Для предотвращения стремительного сокращения лесного покрова Земли необходимы углубленные исследования как жизни отдельных видов деревьев и кустарников, так и состава и структуры лесного полога в целом. Этому способствуют исследования жизненных форм и архитектоники крон древесных видов. Цель работы – выявление структурно-функциональной организации крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*.

Материалы и методы. При изучении архитектурных модулей была использована авторская методика, основанная на трех признаках: типе ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей генеративных побегов. На основе этой методики исследованы бореальные виды ив: два вида из подрода *Salix* и шесть видов из подрода *Vetrix*.

Результаты. Всего у исследованных видов выделено четыре архитектурных модуля: модуль, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими срезками; модуль, основанный на акротонии с двухэтапно-оппадающими срезками; модуль, основанный на мезотонии с двухэтапно-оппадающими срезками. Выявлено, что для каждой группы ив, относящихся к разным жизненным формам (деревья и высокие кустарники, кустарники средней величины, низкие кустарники) характерен свой архитектурный модуль. У женских особей каждого вида (кроме ивы остролистной) наблюдается большее разнообразие типов трехлетних побеговых систем (ТПС) по сравнению с мужскими. При подсчете ассимилирующих (годичных) побегов в составе ТПС особей разного пола выяснилось, что у женских особей их в 1,3–1,7 раза больше, чем у мужских. Анализ числа ТПС с годичными побегами, развивающимися из спящих почек, показал, что они встречаются у низких кустарников в 3–6 раз чаще, чем у деревьев.

Выводы. Архитектурные модули обусловлены интенсивностью отмирания верхних метамеров побегов, связанным с ней типом ветвления, а также долговечностью вегетативных частей генеративных побегов. Архитектурные модули имеют гендерные отличия, проявляющиеся в большей степени разветвленности и большем числе годичных ассимилирующих побегов у женских особей. У особей жизненных форм деревьев и высоких кустарников в пределах крон женских и мужских особей верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (по числу архитектурных типов ТПС) и количественно (доля участия архитектурных типов ТПС): наибольшее число архитектурных типов характерно для верхних и срединных модельных ветвей, а наименьшее – для нижних.

Ключевые слова: архитектурная модель; архитектурный модуль; крона; трехлетняя побеговая система; модельная ветка: верхняя, срединная, нижняя.

О. И. Nedoseko, V. P. Viktorov

ARCHITECTURAL MODULES OF THE BOREAL SPECIES OF WILLOW SUBGENERA *SALIX* AND *VETRIX*

Abstract.

Background. To prevent rapid reduction of the Earth's forest cover it is necessary to research in detail life peculiarities of individual trees and shrubs, as well

as the composition and structure of the forest canopy in whole. The study of life forms and architectonics of arboreal species' crowns facilitates this aspire. The aim of the work is to reveal a structural and functional organization of crowns of the boreal species of willow subgenera *Salix* and *Vetrix*.

Materials and methods. Architectural modules were studied using the method designed by the authors based on three indications: branching type, size of innovation shoot die-off area, longevity of vegetative parts of reproductive shoots. Using the said methodology the authors examined the following willow species: two species of *Salix* subgenus and 6 species of *Vetrix* subgenus.

Results. Among the examined species there were marked out four architectural modules in total: a module developing on the basis of acrotony with one-phase deciduous aments; a module developing on the basis of acrotony with two-phase deciduous aments; a module developing on the basis of mesotony with two-phase deciduous aments; a module developing on the basis of basitony with two-phase deciduous aments. It has been discovered that each group of willows relating to different life forms (trees and tall shrubs, medium-sized shrubs, low shrubs) is distinguished by its own architectural module. Female specimens of each species (except *Salix acutifolia*) have a greater diversity of three-year shoot systems (TSS) compared to male specimens. Counting of assimilating (one-year) shoots in TSS compositions has led to a result that female specimens have 1,3–1,7 times more of such shoots than male ones. An analysis of TSS with one-year shoots developed from latent buds has shown that such occur 3–6 times more often among low shrubs than trees.

Conclusions. Architectural modules are conditional on die-off intensity of upper shoot metameres, a branching type associated with the said intensity, as well as longevity of vegetative parts of reproductive shoots. Architectural modules have gender differences displayed by a greater branching degree and a greater number of one-year assimilating shoots of female specimens. Crowns of female and male specimens of trees and tall shrubs have upper, medium and lower branches that differ qualitatively (by a number of architectural types of TSS) and quantitatively (a share of participation of architectural types of TSS): the greatest number of architectural types is typical for upper and medium model branches, and the smallest – for lower ones.

Key words: architectural model; architectural module; crown: three-year shoot system; model branch: upper, middle, lower.

Введение

Род *Salix* L. играет большую роль во флоре и растительности Евразии, это один из наиболее крупных и сложных в систематическом отношении родов флоры России, в большинстве районов которой он широко представлен в растительном покрове. Ивы издавна широко используют в самых разных отраслях народного хозяйства [1, 2]. Широкое распространение видов ив коррелирует с разнообразием их жизненных форм [3]. Трансформация жизненных форм в роде *Salix* шла параллельно с сильной изменчивостью вегетативных органов [4].

Структурная основа жизненных форм – архитектурная модель, которая определяет стратегию роста растения. Т. И. Серебрякова [5, 6] установила, что одна и та же архитектурная модель может быть основой для разных жизненных форм, и наоборот. В последнее время в биоморфологии надземные и подземные органы древесных растений активно изучают с позиции «архитектурных моделей», предложенной и развиваемой F. Halle с соавторами [7–9].

У тропических древесных растений элемент архитектурной модели – архитектурная единица, которая многократно повторяется в ходе онтогенеза кроны [10]. Некоторые исследователи [11–13] считают, что к древесным растениям умеренной зоны эта концепция не применима. Это обусловлено как различиями в строении и ритмике развития древесных растений умеренной и тропической зон, так и недостатками самой концепции [14, 15].

Модульную организацию и архитектонику ив Южного Урала на примере секции *Incubaceae* изучила И. А. Гетманец [16]. Она считает, что архитектурная модель рода *Salix*, построенная ей на основе анализа двулетних побеговых систем, наиболее близка к модели “Leeuwenberg” [16]. Однако как показал сравнительно морфологический анализ, эту модель нецелесообразно использовать для характеристики бореальных ив [17–19]. Это связано с тем, что у модели “Leeuwenberg” терминальные соцветия, а у ив – пазушные. Другие отличия: 1) в очередном расположении верхних вегетативных почек (а не «почти супротивном»), 2) в наличии не только трехсосных побеговых систем (в понимании И. А. Гетманец, 2011), а также четырехсосных и более; 3) имеющейся олистивной нижней части генеративных побегов, сохраняющейся в системе побегов до осени (у 50 % изученных видов). Кроме того, в качестве основной структурной единицы «архитектурной модели» И. А. Гетманец (2011) рассматривает двулетнюю побеговую систему. По нашему мнению, в качестве таковой у ив целесообразнее рассматривать трехлетнюю побеговую систему, которая состоит из трехлетнего, двулетнего (одного или нескольких) и нескольких годичных побегов [17]. Изучение трехлетних побеговых модулей позволяет более подробно проанализировать дальнейшую судьбу побегов нарастания, так как конструктивные признаки определяются более долговечными осевыми органами растения и по сравнению с четырех- и пятилетними в них менее выражено обламывание ветвей.

В связи с этим нами разработана новая методика для изучения архитектоники в роде *Salix* [17–19].

Цель работы: выявление структурно-функциональной организации крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*.

Методика исследования

Авторы статьи опирались на работы F. Halle с соавторами [9] и при создании архитектурной модели в роде *Salix* использовали следующие признаки, разработанные в концепции «архитектурных моделей»: способ нарастания осей и положение соцветий.

При изучении крон видов ив необходимой и достаточной является классификация модульных элементов: годичный побег, ТПС (трехлетняя побеговая система), ветвь от ствола, крона в целом. Предложенный авторами архитектурный модуль ТПС согласуется с выделенным И. С. Антоновой [15] подуровнем побеговой системы – эпсион, развивающимся в результате многолетнего роста двулетней побеговой системы в кроне древесных растений.

Всего у деревьев и высоких кустарников исследуется шесть особей (по три особи разного пола), у кустарников средней величины – 18 особей (по девять особей разного пола), у низких кустарников – 20 особей (по 10 особей разного пола).

Изучение ТПС женских и мужских особей позволяет выявить гендерные отличия в структурной организации крон. У каждого экземпляра учитывается общее число ТПС – трехлетних побеговых модулей (трехлетних веток) в кроне, а также процентный состав различных типов ТПС.

У собранных веток детально изучается ход роста по годам, при этом фиксируется число трехлетних, двулетних и однолетних побегов, их длина, а также указываются номера узлов, от которых они отходят и общее число узлов на побеге. При этом учитывается соотношение двулетних побегов к трехлетним, на основании чего выделяются типы «архитектурных» модулей, их процентное соотношение.

Кроме того, необходимо изучать модульную структуру генеративных побегов, этапность их опадения и участие в построении кроны.

Для обработки большого числа ТПС (архитектурных модулей) в кронах видов ив ранее авторы отмечали целесообразность использования формул и схем побегорасположения [17–19].

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

Формулы побегорасположения делятся на две подгруппы: 1-я подгруппа – двулетние побеги развиваются из верхних смежных узлов трехлетних; 2-я подгруппа, в которых двулетние побеги развиваются из более нижних узлов трехлетних побегов (табл. 1).

Таблица 1

Примеры написания формул двух подгрупп

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		$1\left(\frac{17}{18}\right):1\left(\frac{12}{18}\right):1\left(\frac{7}{7}\right)$

Одновременно с написанием формулы нужно зарисовывать схему данной побеговой системы (табл. 2). При этом удлиненные побеги (длиной более 50 см) рисуют одним цветом (красным), промежуточные (длиной от 3 до 50 см) – другим (зеленым), укороченные (длиной менее 3 см) – третьим (черным). Границы годовых побегов на схеме показывают разрывами, а силлептические побеги зарисовывают на годовых без разрывов. Кроме того, на схеме нужно показывать угол отхождения побегов.

Примеры ТПС с различными побегами (на рисунке изображены: сплошной линией средней толщины – удлиненные побеги, крупным пунктиром – промежуточные побеги, мелким пунктиром – укороченные побеги, тонкой сплошной линией – силлептические побеги)

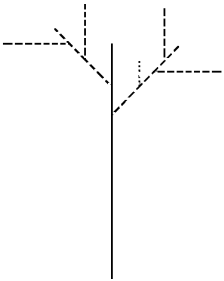
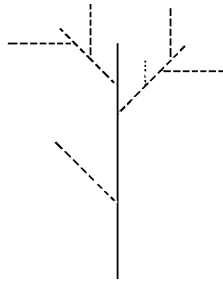
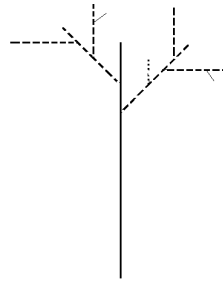
Наличие побегов	ТПС		
	соподчиненная система побегов	с побегом, развивающимся из спящей почки	с силлептическими побегами
Формула	$1\left(\frac{9}{9}\right):2\left(\frac{18,21}{23}\right):$ $:5\left(\frac{8,11,13}{15};\frac{7,9}{12}\right)$	$1\left(\frac{9}{9}\right):2\left(\frac{18,21}{23}\right):$ $:6\left(\left[\frac{14}{23}\right];\frac{8,11,13}{15};\frac{7,9}{12}\right)$	$1\left(\frac{9}{9}\right):2\left(\frac{18,21}{23}\right):$ $:5\left(\frac{8,11\{1\},13}{15};\frac{7\{1\},9}{12}\right)$
Схема побегорасположения			

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

Формула и схема побегорасположения взаимодополняют друг друга, их можно использовать и для изучения более взрослых ветвей – четырех-, пяти-летних и др.

Архитектурные модули были изучены на примере восьми видов, из них к подроду *Salix* относятся два вида: *S. triandra* L., *S. fragilis* L.; к подроду *Vetrix* относятся шесть видов: *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd., *S. dasyclados* Wimm., *S. acutifolia* Willd., *S. rosmarinifolia* L. Изученные виды разделены по высоте жизненных форм на четыре группы: 1 – деревья до 17,5–22,5 м (*S. caprea*, *S. fragilis*), 2 – высокие кустарники до 7–7,5 м (*S. acutifolia*, *S. dasyclados*), 3 – кустарники средней высоты до 5–6 м (*S. triandra*, *S. cinerea*), 4 – низкие кустарники до 2,2–3,2 м (*S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*).

Результаты исследования

На примере восьми видов было исследовано 1247 ТПС, из них 664 ТПС мужских особей и 583 ТПС женских. У женских особей каждого вида (кроме ивы остролистной) наблюдается большее разнообразие типов ТПС по сравнению с мужскими (табл. 3).

Таблица 3

Доля участия типов ТПС женских и мужских особей ив
(для каждого вида в верхней строчке указаны данные
для мужских особей, а в нижней – для женских)

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. fragilis</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. dasyclados</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			

Кроме того, при подсчете ассимилирующих (годовых) побегов в составе ТПС особей разного пола выяснилось, что у женских особей их в 1,3–1,7 раза больше, чем у мужских (табл. 4).

Таблица 4

Доля участия годовых ассимилирующих побегов
в кронах мужских и женских особей

Вид	Число ассимилирующих побегов	
	Мужские особи	Женские особи
<i>S. caprea</i>	391 (41 %)	563 (59 %)
<i>S. fragilis</i>	432 (41,3 %)	615 (58,7 %)
<i>S. acutifolia</i>	280 (43,7 %)	361 (56,3 %)
<i>S. dasyclados</i>	206 (44,1 %)	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 %)

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 (табл. 5).

Таблица 5

Доля участия годичных ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей деревьев и высоких кустарников

Вид	Число ассимилирующих побегов	
	Мужские особи	Женские особи
Верхняя модельная ветка		
<i>S. caprea</i>	154 (39,4 %)	292 (51,9 %)
<i>S. fragilis</i>	155 (35,9 %)	225 (36,6 %)
<i>S. acutifolia</i>	104 (37,1 %)	137 (38 %)
<i>S. dasyclados</i>	73 (35,4 %)	107 (41 %)
Срединная модельная ветка		
<i>S. caprea</i>	134 (34,3 %)	140 (24,9 %)
<i>S. fragilis</i>	142 (32,9 %)	220 (35,8 %)
<i>S. acutifolia</i>	122 (43,6 %)	137 (38 %)
<i>S. dasyclados</i>	83 (40,3 %)	89 (34 %)
Нижняя срединная ветка		
<i>S. caprea</i>	103 (26,3 %)	131 (23,7 %)
<i>S. fragilis</i>	135 (31,3 %)	170 (27,6 %)
<i>S. acutifolia</i>	54 (19,3 %)	87 (24 %)
<i>S. dasyclados</i>	50 (24,3 %)	65 (24,9 %)

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

У кустарников в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских – 1:2 (рис. 1).

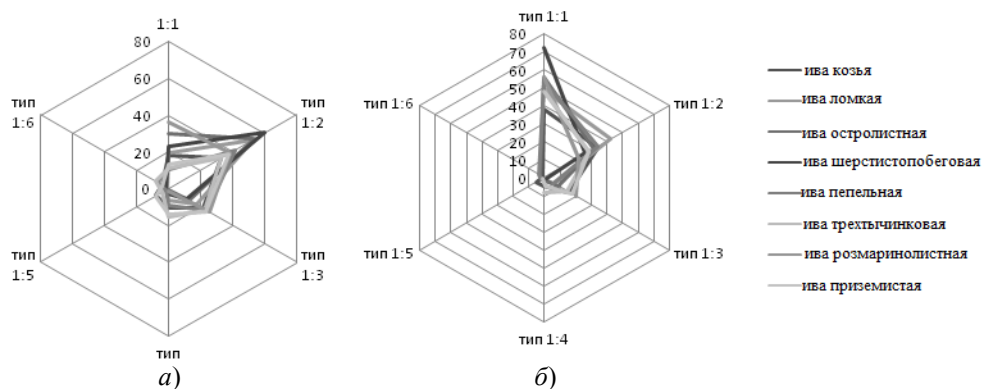


Рис. 1. Соотношение различных типов ТПС в кронах особей изученных видов ив: а – мужских, б – женских; 1 – ива козья, 2 – ива ломкая, 3 – ива остролистная, 4 – ива шерстистопобеговая, 5 – ива пепельная, 6 – ива трехтычинковая, 7 – ива розмаринолистная, 8 – ива приземистая

Анализируя соотношение различных типов ТПС по подгруппам, можно констатировать, что в типах ТПС 1-й подгруппы большинства мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских – 1:2 (рис. 2).

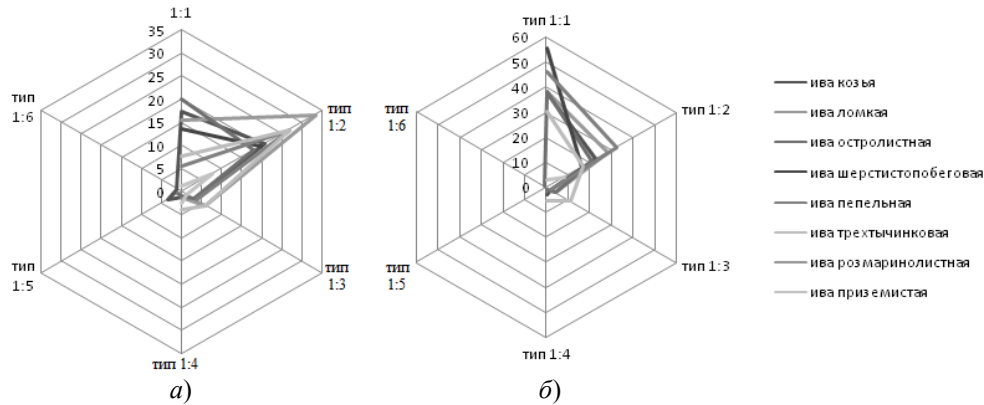


Рис. 2. Соотношение типов ТПС 1 подгруппы особей изученных видов ив:
а – женских, б – мужских

В типах ТПС 2-й подгруппы женских особей преобладает тип 1:2 и 1:3 (рис. 3); у мужских особей большинства видов также преобладает тип ТПС 1:1, но у ивы ломкой – тип ТПС 1:2, ивы козьей – тип 1:3 (рис. 3).

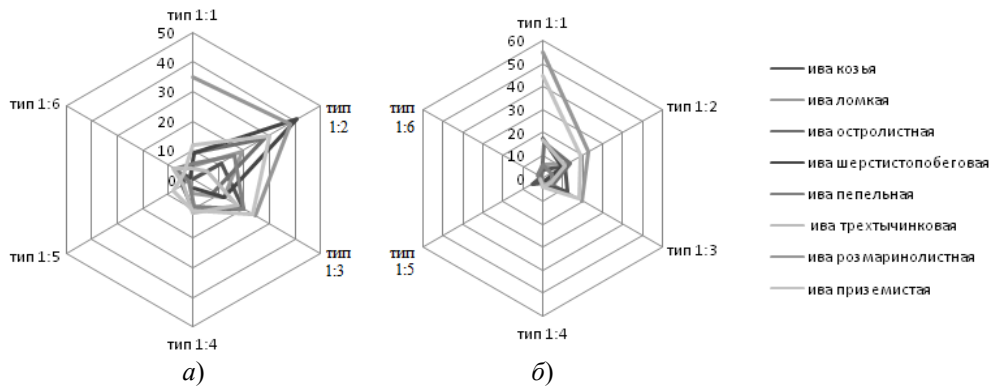


Рис. 3. Соотношение типов ТПС 2 подгруппы особей изученных видов ив:
а – женских, б – мужских

Анализ числа ТПС с годичными побегами, развивающимися из спящих почек, показал, что они встречаются у низких кустарников в 3–6 раз чаще, чем у деревьев (рис. 4).

Структура ТПС зависит от типа ветвления: у деревьев и высоких кустарников – акротония; у средних и низких кустарников – мезо- и базитония. Сам тип 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. 6).

Кроме того, структура ТПС зависит от этапности опадения генеративных побегов. По этому признаку генеративные побеги (сережки) можно разделить на две группы: одноэтапно-оппадающие (*S. caprea*, *S. dasyclados*,

S. acutifolia); двуэтапно-оппадающие (*S. fragilis*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*). Так как у двуэтапно-оппадающих генеративные побеги опадают в два этапа и их нижняя олиственная часть остается на двулетнем побеге до осени, то их необходимо учитывать в составе ТПС.

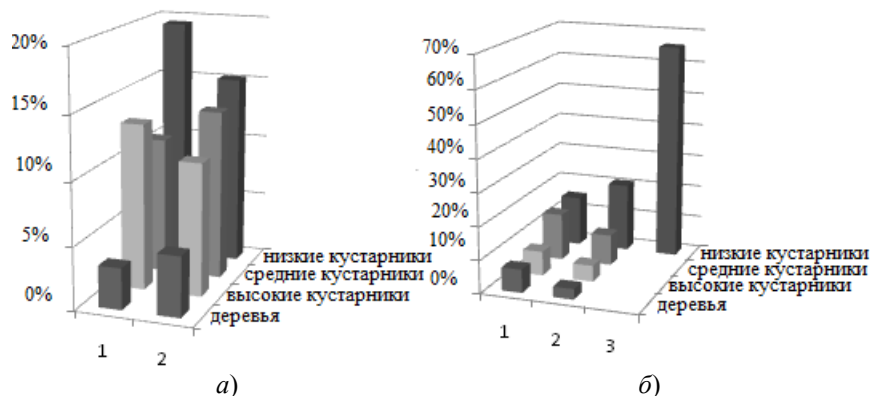


Рис. 4. Доля участия ТПС с годичными побегами, развивающимися из спящих почек у женских (а) и мужских (б) особей ив разных жизненных форм: деревья: 1 – ива козья, 2 – ива ломкая; высокие кустарники: 1 – ива остролистная, 2 – ива шерстистопобеговая; средние кустарники: 1 – ива пепельная, 2 – ива трехтычинковая; низкие кустарники: 1 – ива приземистая, 2 – ива розмаринолистная, 3 – ива пепельная жизненной формы полуводного длиннокилоризомного стланика

Таблица 6

Соотношение отмирающих метамеров годичных побегов изученных видов ив

Вид	Признаки		
	Общее число метамеров побега	Число отмирающих верхних метамеров	Отмирающие метамеры от общего числа на годичном побеге, %
<i>S. caprea</i>	18–22	1–2	5,6–9,1
<i>S. fragilis</i>	18–24	1–2	5,6–8,3
<i>S. acutifolia</i>	16–22	1–2	6,3–9,1
<i>S. dasyclados</i>	19–26	1–2	5,8–7,7
<i>S. cinerea</i>	17–21	2–4	11,8–19
<i>S. triandra</i>	21–24	3–4	14,3–16,7
<i>S. rosmarinifolia</i>	17–24	7–12	41,2–50
<i>S. starkeana</i>	16–25	5–13	31,3–52

С учетом строения генеративных побегов и встраивания их в конструкцию кроны, а также учитывая тип ветвления побегов, у изученных видов можно выделить следующие архитектурные модули:

1 – модуль, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими сережками. Характерен для высоких кустарников и деревьев (*S. caprea*, *S. dasyclados*, *S. acutifolia*) (рис. 5);

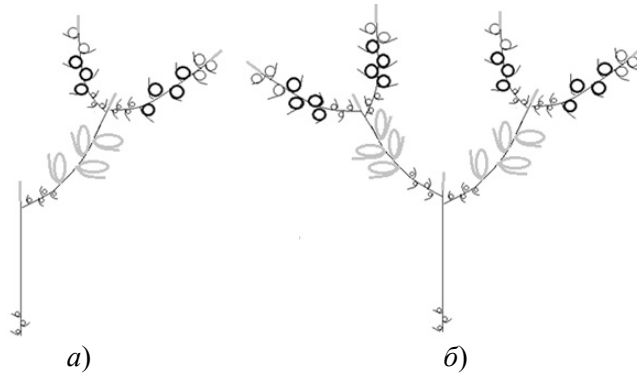


Рис. 5. Архитектурный модуль, основанный на акротонии с одноэтапно-оппадающими сережками (светло-серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части сережек)

2 – модуль, основанный на акротонии с двухэтапно-оппадающими сережками. Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. fragilis*) (рис. 6);

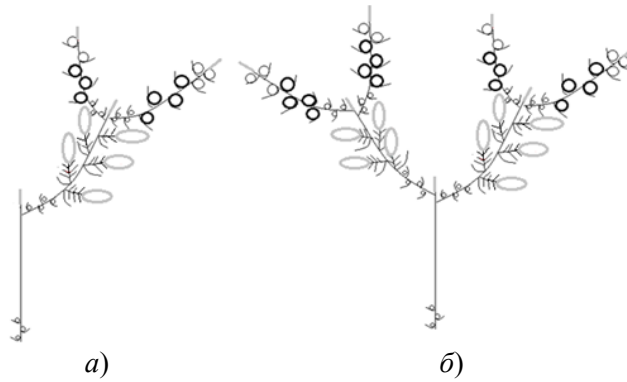


Рис. 6. Архитектурный модуль, основанный на акротонии с двухэтапно-оппадающими сережками

3 – модуль, основанный на мезотонии с двухэтапно-оппадающими сережками. Характерен для кустарников средней величины (*S. triandra*, *S. cinerea*) (рис. 7);

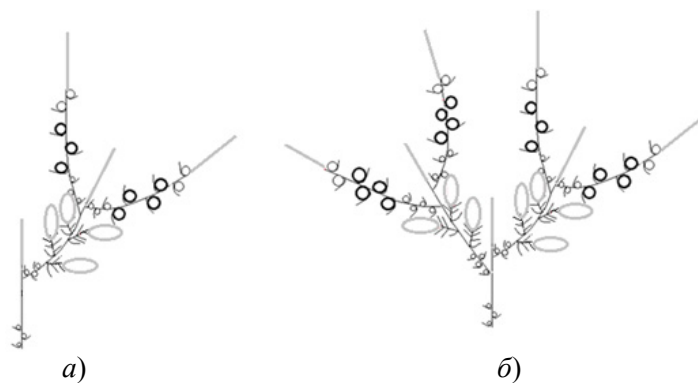


Рис. 7. Архитектурный модуль, основанный на мезотонии с двухэтапно-оппадающими сережками

4 – модуль, основанный на базитонии с двуэтапно-оппадающими сережками. Характерен для низких кустарников *S. starkeana*, *S. Rosmarinifolia* (рис. 8).

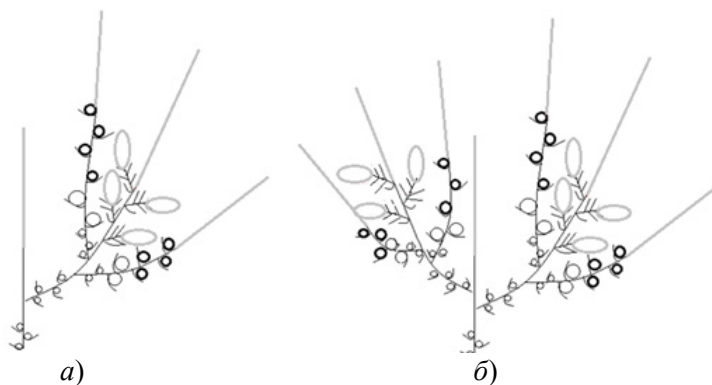


Рис. 8. Архитектурный модуль, основанный на базитонии с двуэтапно-оппадающими сережками (светло-серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части сережек)

Выводы

1. Каждой группе ив, относящихся к разным жизненным формам (деревья и высокие кустарники, кустарники средней величины, низкие кустарники) присущ свой архитектурный модуль.

2. У изученных видов выделено четыре архитектурных модуля: два модуля у деревьев и высоких кустарников, по одному модулю у кустарников средней величины и низких кустарников.

3. Архитектурные модули характеризуются разной интенсивностью отмирания верхних метамеров побегов, связанным с ней типом ветвления, а также долговечностью вегетативных частей генеративных побегов.

4. Степень отмирания верхних метамеров годичных побегов коррелирует с развитием побегов из спящих почек: у низких кустарников (отмирает 31,3–52 % метамеров побегов) такие побеги развиваются в 4–6 раз чаще, чем у высоких жизненных форм (отмирает 5,6–9,1 % метамеров побега).

5. Архитектурные модули имеют гендерные отличия, проявляющиеся в большей степени разветвленности и большем числе годичных ассимилирующих побегов у женских особей. Большая поверхность ассимиляции им нужна для формирования семян и плодов.

6. У особей жизненных форм деревьев и высоких кустарников в пределах крон женских и мужских особей верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (по числу архитектурных типов ТПС) и количественно (доля участия архитектурных типов ТПС): наибольшее число архитектурных типов характерно для верхних и срединных модельных ветвей, а наименьшее – для нижних.

Библиографический список

1. **Скворцов, А. К.** Ивы СССР (систематический и географический обзор) / А. К. Скворцов. – М. : Наука, 1968. – 255 с.
2. **Валягина-Малютина, Е. Т.** Ивы европейской части России / Е. Т. Валягина-Малютина. – М., 2004. – 217 с.

3. **Мазуренко, М. Т.** Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде Ива (*Salix*, *Salicaceae* L.) / М. Т. Мазуренко // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – Вып. 7. – С. 4–22.
4. **Афонин, А. А.** Изменчивость ив брянского лесного массива и перспективы их селекции на устойчивость и продуктивность : автореф. дис. ... д-ра сельскохозяйств. наук / Афонин А. А. – Брянск, 2006. – 46 с.
5. **Серебрякова, Т. И.** Об основных «архитектурных моделях» травянистых растений и модулях преобразования / Т. И. Серебрякова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1977. – Т. 82, № 5. – С. 112–125.
6. **Серебрякова, Т. И.** Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Т. И. Серебрякова // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция / ред. Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1981. – С. 161–179.
7. **Halle, F.** Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance de arbres tropicaux / F. Halle, R. A. Oldeman. – Paris, 1970. – 210 p.
8. **Halle, F.** The concept of architectural models in vascular plants / F. Halle // XII Международный ботанический конгресс : тез. докл. – Л. : Наука, 1975. – Т. 1. – 216 с.
9. **Tomlinson, P. B.** Branching and axis differentiation in tropical trees / P. B. Tomlinson // Tropical trees as living systems / ed. by P. B. Tomlinson, M. H. Zimmerman. – Cambridge University Press, 1978. – P. 187–207.
10. **Barthelemy, D.** Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny / D. Barthelemy, Y. Caraglio // Ann. Bot. – 2007. – Vol. 99. – P. 375–407.
11. **Антонова, И. С.** Архитектурные модели кроны древесных растений / И. С. Антонова, О. В. Азова // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84, № 3. – С. 10–32.
12. **Федорова, Т. А.** Морфология соцветий / Т. А. Федорова. – М. : Изд-во МГУ, 2006. – 98 с.
13. **Тимонин, А. К.** Ботаника : в 4 т. Т. 3. Высшие растения : учеб. для высш. учеб. заведений / А. К. Тимонин. – М. : Академкнига, 2007. – 352 с.
14. **Костина, М. В.** Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Костина М. В. – М., 2009. – 40 с.
15. **Антонова, И. С.** О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны / И. С. Антонова // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) / под общ. ред. д-ра биол. наук В. П. Викторова. – М., 2014. – Т. 1. – С. 48–51.
16. **Гетманец, И. А.** Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала : дис. ... д-ра биол. наук / Гетманец И. А. – Челябинск, 2011. – 330 с.
17. **Недосеко, О. И.** Архитектоника ив на примере ивы остролистной / О. И. Недосеко // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) / под общ. ред. д-ра биол. наук В. П. Викторова. – М., 2014. – Т. 2. – С. 326–329.
18. **Недосеко, О. И.** К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* / О. И. Недосеко // Вестник Казахского национального университета. Серия экологическая. – 2015. – № 2/2 (44). – С. 673–678.
19. **Недосеко, О. И.** Архитектурные модели *Salix triandra* L. и *Salix fragilis* L. / О. И. Недосеко, В. П. Викторова // Социально-экологические технологии. – 2016. – № 2. – С. 39–50.

References

1. Skvortsov A. K. *Ivy SSSR (sistemicheskiy i geograficheskiy obzor)* [Willows of USSR (a systematic and geographical review)]. Moscow: Nauka, 1968, 255 p.

2. Valyagina-Malyutina E. T. *Ivy evropeyskoy chasti Rossii* [Willows of the European part of Russia]. Moscow, 2004, 217 p.
3. Mazurenko M. T. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN* [Bulletin of the Botanical garden-institute of the Far East Branch of RAS]. 2010, iss. 7, pp. 4–22.
4. Afonin A. A. *Izmenchivost' iv bryanskogo lesnogo massiva i perspektivy ikh seleksii na ustoychivost' i produktivnost': avtoref. dis. d-ra sel'skokhoz. nauk* [Variability of willows of Bryansk forestland and prospects of their resistance and productivity selection: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of agricultural sciences]. Bryansk, 2006, 46 p.
5. Serebryakova T. I. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological division]. 1977, vol. 82, no. 5, pp. 112–125.
6. Serebryakova T. I. *Zhiznennye formy: struktura, spektry i evolyutsiya* [Life forms: structure, range and evolution]. Moscow: Nauka, 1981, pp. 161–179.
7. Halle F., Oldeman R. A. *Essay sur l'architecture et la dynamique de crossianci de arbretropicaux* [An essay on the architecture and growth dynamics of tropical trees]. Paris, 1970, 210 p.
8. Halle F. *XII Mezhdunarodnyy botanicheskiy kongress: tez. dokl.* [XII International botanical congress: report theses]. Leningrad: Nauka, 1975, vol. 1, 216 p.
9. Tomlinson P. B. *Tropical trees as living systems*. Ed. by P. B. Tomlinson, M. H. Zimmerman. Cambridge University Press, 1978, pp. 187–207.
10. Barthelemy D., Caraglio Y. *Ann. Bot.* 2007, vol. 99, pp. 375–407.
11. Antonova I. S., Azova O. V. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1999, vol. 84, no. 3, pp. 10–32.
12. Fedorova T. A. *Morfologiya sotsvetiy* [Inflorescence morphology]. Moscow: Izd-vo MGU, 2006, 98 p.
13. Timonin A. K. *Botanika: v 4 t. T. 3. Vysshie rasteniya: ucheb. dlya vyssh. ucheb. zavedeniy* [Higher plants: textbook for universities]. Moscow: Akademkniga, 2007, 352 p.
14. Kostina M. V. *Generativnye pobegi drevesnykh pokryosemennykh rasteniy umerennoy zony: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Reproductive shoots of woody angiosperm plants of the temperate zone: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Moscow, 2009, 40 p.
15. Antonova I. S. *Trudy IX Mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati I. G. i T. I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I. G. Serebryakova)* [Proceedings of IX International conference on ecological morphology of plants, commemorating I. G. and T. I. Serebryakovs (devoted to the 100th jubilee of I. G. Serebryakov)]. Moscow, 2014, vol. 1, pp. 48–51.
16. Getmanets I. A. *Ekologicheskoe raznoobrazie i biomorfologiya roda Salix L. Yuzhnogo Urala: dis. d-ra biol. nauk* [Ecological diversity and biomorphology of the genus Salix L. of the South Ural: dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Chelyabinsk, 2011, 330 p.
17. Nedoseko O. I. *Trudy IX Mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati I. G. i T. I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I. G. Serebryakova)* [Proceedings of IX International conference on ecological morphology of plants, commemorating I. G. and T. I. Serebryakovs (devoted to the 100th jubilee of I. G. Serebryakov)]. Moscow, 2014, vol. 2, pp. 326–329.
18. Nedoseko O. I. *Vestnik Kazakhskogo natsional'nogo universiteta. Seriya ekologicheskaya* [Bulletin of Kazakh National University. Series: Ecology]. 2015, no. 2/2 (44), pp. 673–678.
19. Nedoseko O. I., Viktorov V. P. *Sotsial'no-ekologicheskije tekhnologii* [Social and ecological technologies]. 2016, no. 2, pp. 39–50.

Недосеко Ольга Ивановна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биологии, географии и химии,
Арзамасский филиал Нижегородского
государственного университета
им. Н. И. Лобачевского (Россия,
Нижегородская область, г. Арзамас,
ул. К. Маркса, 36)

E-mail: nedoseko@bk.ru

Nedoseko Ol'ga Ivanovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of biology,
geography and chemistry, Arzamas Branch
of Lobachevsky State University of Nizhny
Novgorod (36 K. Marxa street, Arzamas,
Nizhny Novgorod region, Russia)

Викторов Владимир Павлович

доктор биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой ботаники,
Московский педагогический
государственный университет (Россия,
г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1/1)

E-mail: vpviktorov@mail.ru

Viktorov Vladimir Pavlovich

Doctor of biological sciences, associate
professor, head of sub-department
of botany, Moscow State Pedagogical
University (1/1 Malaya Pirogovskaya street,
Moscow, Russia)

УДК 582.623

Недосеко, О. И.

Архитектурные модули бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* / О. И. Недосеко, В. П. Викторов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 3 (19). – С. 16–29. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-3-2