**Недосеко Ольга Ивановна. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов Salix и Vetrix Dumort. в онтогенезе: автореферат дис. ... доктора Биологических наук: 03.02.01 / Недосеко Ольга Ивановна;[Место защиты: ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева»], 2018**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ "МОСКОВСКИЙ ПЕ ДАГОГИЧЕСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ**

**УНИВЕРСИТЕТ"**

УДК 582.623 *на правах рукописи*

**НЕДОСЕКО Ольга Ивановна**

**СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И АРХИТЕКТОНИКИ КРОН БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX* DUMORT.**

**В ОНТОГЕНЕЗЕ**

03.02.01 - Ботаника

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени доктора биологических наук

Научный консультант - доктор биологических наук Владимир Павлович Викторов

Москва - 2018

**ОГЛАВЛЕНИЕ**

ВВЕДЕНИЕ 5

[ГЛАВА 1. РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННЫХ ШИРОТ ЕВРАЗИИ 14](#bookmark1)

1. [Жизненные формы деревьев и кустарников 14](#bookmark2)
2. Жизненные формы видов рода *Salix,* произрастающих

[на территории России 27](#bookmark4)

ГЛАВА 2. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ АРХИТЕКТОНИКЕ 35

* 1. Разнообразие побегов и их систем 35
  2. [Единицы конструкции древесных жизненных форм 43](#bookmark5)
  3. [Архитектурные модели древесных растений 53](#bookmark6)

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ 59

1. Характеристика физико -географических условий

района исследования 59

1. [Методы исследования 64](#bookmark7)
2. Объекты исследования: био лого -морфологическая характеристика

[ареалы, фитоценотическая и экологическая приуроченность 75](#bookmark9)

ГЛАВА 4. ОНТОГЕНЕЗ АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX.* 107

1. Онтогенез особей *S. alba* L. и *S. euxina* I.V. Belyaeva жизненных форм:

одноствольное дерево, мало - и многоствольные деревья, факультативный стланик 107

1. [Онтогенез особей *S. triandra* L. жизненных форм: эпигеогенно- геоксильный кустарник, гипогеогенно -геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник, стланик 127](#bookmark18)
2. [Онтогенез особей *S. vinogradovii* A. Scvorts. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник 149](#bookmark22)
3. Онтогенез особей *S. acutifolia* Willd. жизненных форм: эпигеогенно - геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник, деревце,

[стланик 162](#bookmark13)

1. [Онтогенез особей *S. viminalis* L. жизненных форм: аэроксильный кустарник, стланик 176](#bookmark27)
2. Онтогенез особей *S. gmelinii* Pall. жизненных форм: аэроксильный кустарник,

одноствольное дерево 188

[ГЛАВА 5. ОНТОГЕНЕЗ НЕАЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX* 198](#bookmark31)

1. [Онтогенез особей *S. cinerea* L.: жизненная форма полуводный длинноксилоризомный стланик 198](#bookmark32)
2. [Онтогенез особей *S. rosmarinifolia* L. жизненных форм: эпигеогенно- геоксильный кустарник, гипогеогенно -геоксильный кустарник 205](#bookmark23)
3. [Онтогенез особей *S. aurita* L. жизненных форм: эпигеогенно -геоксильный кустарник, гипогеогенно -геоксильный кустарник, деревце 215](#bookmark35)
4. Онтогенез особей *S. starkeana* Willd. жизненных форм: эпигеогенно - геоксильный кустарник, гипогеогенно -геоксильный кустарник,

деревце 224

1. [Онтогенез особей *S. myrsinifolia* Salisb. жизненных форм: деревце, аэроксильный кустарник 234](#bookmark28)
2. [Онтогенез особей *S. myrtilloides* L. жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник 249](#bookmark43)
3. [Онтогенез особей *S. lapponum* L. жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник 255](#bookmark44)
4. Обзор онтогенезов различных жизненных форм бореальных

[видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* 263](#bookmark46)

[ГЛАВА 6. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ 272](#bookmark47)

1. [Классификация побегов и побеговых систем *S. alba* и *S. euxina* 272](#bookmark48)
2. [Классификация побегов и побеговых систем *S. vinogradovii* 279](#bookmark50)
3. [Классификация побегов и побеговых систем *S. gmelinii* 284](#bookmark52)
4. [Классификация побегов и побеговых систем *S. viminalis* 289](#bookmark54)
5. [Классификация побегов и побеговых систем *S. acutifolia* 294](#bookmark56)
6. [Классификация побегов и побеговых систем. *S. triandra* 298](#bookmark58)

ГЛАВА 7. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ

НЕАЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ 307

1. [Классификация побегов и побеговых систем *S. cinerea* 307](#bookmark61)
2. [Классификация побегов и побеговых систем *S. myrsinifolia* 312](#bookmark63)
3. [Классификация побегов и побеговых систем *S. aurita* 319](#bookmark64)
4. [Классификация побегов и побеговых систем *S. starkeana* 326](#bookmark66)
5. [Классификация побегов и побеговых систем *S. rosmarinifolia* 333](#bookmark68)
6. Классификация побегов и побеговых систем *S. lapponum* 339
7. Классификация побегов и побеговых систем *S. myrtilloides* 342
8. [Анализ побегов и побеговых систем аллювиальных и неаллювиальных видов ив 346](#bookmark70)

ГЛАВА 8. АРХИТЕКТОНИКА БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX* 359

* 1. Типы ТПС деревьев *S. caprea* и *S. euxina* 359
  2. [Типы ТПС высоких кустарников *S. acutifolia* и *S. gmelinii* 376](#bookmark73)
  3. [Типы ТПС кустарников средней величины *S. cinerea* и *S. triandra* 395](#bookmark77)
  4. [Типы ТПС низких кустарников *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana* 405](#bookmark82)
  5. [Сравнение типов ТПС изученных видов ив. Архитектурные модули 415](#bookmark84)
  6. [Возможные пути эволюционного развития архитектурных модулей жизненных форм бореальных видов ив 427](#bookmark85)

[ЗАКЛЮЧЕНИЕ 434](#bookmark86)

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ 442

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 446

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ 488

ПРИЛОЖЕНИЯ 499

**ВВЕДЕНИЕ**

По представлениям классиков палеобиологии Земля на протяжении большей части доантропогенного периода развития была «планетой лесов» (Криштофович, 1956, 1957). Появление, формирование и развитие жизненной формы дерева и кустарника в процессе эволюции оказало еще не до конца оцененное влияние не только на развитие биоты Земли в целом, но и на её климат и гидрологический режим.

В настоящее время стремительное сокращение лесного покрова Земли (рубки, пожары, сведение лесов для сельхозпользования и пр.) стоит на первом месте среди факторов, определяющих глобальные изменения климата (Горшков, 2006).

Для устойчивого существования цивилизаций необходимо не только сохранение остатков природных лесов, но и их восстановление, что требует все более углубленного исследования, как жизни отдельных видов деревьев и кустарников, так и состава и структуры лесного полога в целом. Этому способствуют фундаментальные разделы биологии - теоретическая биология и биоморфология и их концептуальный фундамент (Нотов, Жукова 2014): концепция дискретного описания онтогенеза, концепция модульной организации и концепция архитектурных моделей (Работнов, 1950; Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975; Уранов, 1975; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991, 2004; Гатцук,1974, 1994; Антонова, Азова, 1999; Савиных, 1999; 2000; 2002 а, б; 2003, 2004, 2008). С середины XX века тщательные исследования биологии различных видов древесных видов привели к разработке универсальных подходов и методов оценки индивидуального развития (онтогенеза) у деревьев (Работнов, 1950; Заугольнова, 1968; Вахрамеева, 1975; Уранов, 1975; Чистякова, 1978; Полтинкина, 1985; Кутьина, 1987; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016 и др.) и кустарников (Мазуренко, 1973, 1978 а, б, 1981, 1984; Истомина и др., 1987; Ревякина, 1987; Балахонов, 1997; Широков, 1999; Диденко, Евстигнеев, 2002; Гаврилова, 2009; Сагалакова, Бардонова, 2011; Жиленко, Сорокопудов, 2014), что позволяет проводить сопоставимые демографические исследования их популяций

и составлять прогнозы существования лесов на планете. Параллельно с онтогенетическим направлением развивались представления о структурно­функциональной и модульной организации жизненных форм древесных растений, в первую очередь, об организации их крон. Выявление закономерностей в конструкции крон древесных растений важно для решения задач как фундаментального, так и практического характера. Изучение структурной организации кроны и вариантов изменчивости побеговых систем в зависимости от климата и экологических условий позволяет: 1 - прогнозировать состояние особей видов деревьев и кустарников в различных ценотических условиях (Millet et al., 1998; Balandier et al., 2000; Антонова и др., 2001), 2 - проводить филогенетические сравнения крон различных видов (Halle, 2004), 3 -

рассчитывать продукцию углерода и фитомассы (Каплина, Лебков, 2006), 4 - описывать восстановление крон деревьев, поврежденных фитофагами (Уткина, Рубцов, 2008) и т. д.

Представление об онтогенезе и структурно-функциональной организации жизненных форм взрослых деревьев одновременно привело к разработке классификации архитектурных моделей видов тропических деревьев (Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975; Tomlinson, 1978; Barthelemy, Caraglio, 2007) и некоторых видов деревьев умеренных широт (Буланая, 1989; Костина, 2009; Гетманец, 2011).

С современной точки зрения для развития фундаментальных основ биоморфологии и популяционно-онтогенетического направления необходимо целенаправленно изучать разнообразие биоморф, онтогенезов и популяций с позиций структурного и биологического многообразия.

Наша работа основана на синтезе трех подходов: онтогенетического, структурно-функционального и архитектурного. Синтез этих подходов представляется весьма перспективным по двум причинам: 1) для дальнейшего углубленного исследования жизни деревьев разных видов и структуры многовидовых природных лесов разных климатических зон; 2) искусственного восстановления природных (или подобных природным) лесов путем подбора устойчивых сочетаний местных видов на основе уже проведенных или впервые проводимых исследований их онтогенеза и особенностей архитектоники крон взрослых особей.

Решение этих задач невозможно без изучения становления жизненных форм и архитектурных моделей растений конкретных систематических групп в разных частях их ареалов. 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 растительных сообществах (Скворцов, 1968, 1999; Argus, 1997). В средней полосе европейской России растёт 40 видов ив (Анциферов, 1984; Валягина- Малютина, 2004), которые отнесены к трем подродам: *Salix, Vetrix* Dum. и *Chamaetia* (Dum.) Nas.

Повсеместное распространение видов рода *Salix,* определяется разнообразием их жизненных форм и экологических особенностей. Однако данные по онтогенезу и жизненным формам охватывают только небольшой круг ив Арктики, Гипоарктики, Северо-Востока и Южного Урала, Дальнего Востока России (Дервиз-Соколова, 1962, 1966, 1967, 1974, 1982 а, б; Мазуренко, Хохряков, 1976, 1977; Полозова, 1990; Гетманец, 1998, 1999, 2006, 2008, 2009, 2010, 2011; Мазуренко, 2001, 2007, 2010; Беляева, 2006).

Бореальные виды ив еще не достаточно исследованы с позиций онтогенеза и структурно-функциональной организации крон взрослых особей. Ивы - раздельнополые виды, и с этой точки зрения интересны для сравнения архитектоники особей разных полов. В настоящее время необходима разработка нового подхода для изучения архитектурных модулей в роде *Salix,* учитывающего наряду с вегетативными и генеративные побеги. Ранее не было изучено влияние условий освещения на архитектонику крон видов *Salix,* а также гендерные отличия.

Ивы издавна широко используют в самых разных отраслях народного хозяйства (Скворцов, 1968; Валягина-Малютина, 2004), древесину их часто используют при производстве древесных опилок и пеллет для систем отопления и энергоснабжения с использованием возобновляемого ресурса. Они выполняют **в** экосистемах высокую углеродо-депонирующую и кислородо-продуцирующую функцию**,** оптимизируя газовый состав атмосферы (Логинова, 2007). Ивы с хозяйственной точки зрения довольно неприхотливые и быстрорастущие деревья и кустарники; они легко черенкуются и представляют интерес для интродукции (Беляева, 1996), ценны для укрепления берегов, склонов и терриконов. Виды рода *Salix* способны давать большую продуктивность общей биомассы и древесины, но в настоящее время наблюдается общая тенденция снижения площади ивняков (Валягина-Малютина, 2004; Логинова, 2007, 2010). Расширение площадей устойчивых искусственных насаждений быстрорастущих древесных видов может значительно снизить нагрузку на естественные насаждения и даст возможность решить многие локальные экологические проблемы: приостановить деградацию почв, стабилизировать климат, обеспечить человечество дешевым сырьем и энергией**,** что придает актуальность данному исследованию**.**

**Цель работы:** Анализ формирования структурно-функциональной

организации бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* в онтогенезе.

Задачи:

1. Описать этапы онтогенеза бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* и выявить поливариантность их развития в разных экологических условиях.
2. Разработать классификацию жизненных форм бореальных видов ив.
3. Выявить разнообразие вегетативных побегов и побеговых систем аллювиальных и неаллювиальных видов ив разных жизненных форм.
4. Выявить разнообразие генеративных побегов аллювиальных и неаллювиальных видов ив разных жизненных форм и их положение в структуре архитектурных модулей.
5. Разработать методику выявления и исследования архитектурных элементов крон женских и мужских особей видов рода *Salix.*
6. Установить структурные адаптации бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix.*

**Научная новизна исследования**

Впервые:

* описан онтогенез особей 16 видов ив 11 жизненных форм Средней полосы европейской России;
* выделены параллельные ряды изменчивости жизненных форм ив у деревьев и кустарников;
* описана новая жизненная форма - полуводный длинноксилоризомный стланик;
* разработана классификация жизненных форм бореальных видов ив;
* установлено, что жизненные формы аллювиальных видов ив отличаются от неаллювиальных процентным соотношением побегов и побеговых систем в кроне. Доля участия в кроне побегов средней длины у аллювиальных больше, а доля участия коротких меньше, чем у неаллювиальных. Длинные побеги встречаются только в кронах аллювиальных видов;
* показано, что многообразие вегетативных побегов и побеговых систем исследованных ив обусловлено метамерной поливариантностью. В составе годичного вегетативного побега выделены 13 вариантов метамеров (элементарных модулей, по Н.П. Савиных, 2000), различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических или пролептических побегов.
* разработана классификация генеративных побегов на основе разных признаков (происхождение, длина и олиственность нижней части, этапность опадения). Всего описано 9 вариантов генеративных побегов: 3 варианта, развивающиеся из почек возобновления (одноэтапно-опадающие, двуэтапно- опадающие, условно-неопадающие), 5 вариантов силлептических и пролептические. Нижняя олиственная часть двуэтапно-опадающих генеративных побегов фотосинтезирует в составе двулетних побегов кроны до осени, поэтому по функции и времени существования в составе побеговых систем они тождественны силлептическим вегетативным побегам;
* разработана методика изучения архитектоники крон, основанная на архитектурном модуле - трехлетней побеговой системе (ТПС);
* выделено 7 архитектурных модулей на основе признаков: интенсивность отмирания верхних метамеров побегов, вариант ветвления, долговечность вегетативных частей генеративных побегов; 3 модуля у деревьев и высоких кустарников, 2 модуля у кустарников средней величины и 2 модуля у низких кустарников;
* выявлены различия женских и мужских особей в каждом типе архитектурного модуля;
* установлены возможные эволюционные отношения жизненных форм бореальных видов на основе филогенетических связей и данных молекулярной систематики секций изученных видов ив, обоснован исходный архитектурный модуль для подродов *Salix* и *Vetrix.*

**Теоретическая и практическая значимость исследования**

Результаты исследования вносят существенный вклад в биоморфологию, так как углубляют представления о жизненных формах бореальных видов ив, о модульной и архитектурной организации растений, расширяют представления об их разнообразии.

Предложена классификация жизненных форм бореальных видов ив и намечены возможные эволюционные отношения жизненных форм бореальных видов, определен исходный архитектурный модуль для рода.

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

Проведенное исследование имеет практическое значение в садоводстве, в озеленении, в работах по укреплению разного рода склонов, терриконов и т.д.

Полученные результаты исследования используются в процессе преподавания вузовских курсов морфологии, систематики растений и экологии в

Арзамасском филиале Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Аллювиальные виды рода *Salix* по сравнению с неаллювиальными характеризуются большим разнообразием жизненных форм и побеговых систем.
2. В структуре крон исследованных видов ив различных жизненных форм выделены модульные элементы: 1 метамер, 2 - одноосный побег, 3 - ТПС, 4 - ветвь от ствола (только у деревьев; средней величины и высоких кустарников), 5 - крона в целом. Трехлетняя побеговая система (ТПС) рассматривается как архитектурный модуль.
3. Архитектурные модули выделяются на основе ТПС с учетом интенсивности отмирания верхних метамеров побегов, варианта ветвления и структуры генеративных побегов. Изучение трехлетних систем побегов по сравнению с двулетними позволяет более подробно проследить тактику побегов нарастания и ветвления, так как признаки конструкции определяются многолетними осевыми органами растения.
4. Архитектурные модули ив имеют гендерные отличия. Кроны женских особей в большей степени разветвлены и у них больше годичных ассимилирующих побегов, что обеспечивает им большую ассимилирующую поверхность по сравнению с мужскими особями.
5. Годичный побег изученных видов состоит не менее чем из 13 вариантов элементарных модулей, число которых коррелирует с длиной междоузлий, строением пазушных почек и наличием развивающихся из них силлептических или пролептических побегов.

**Апробация результатов исследования:**

Материалы диссертации были представлены на Международной конференции «Систематика и эволюционная морфология растений», посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (Москва, 2017); Всероссийской (с международным участием) научной школе-конференции «Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем

сохранения природы и природопользования», посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова (Пенза, 2016); на VIII, IX Международных конференциях по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2009, 2014); Международной конференции

«Систематические и флористические исследования Северной Евразии» к 85- летию со дня рождения проф. А.Г. Еленевского (Москва, 2013); VII Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах» (Новосибирск, 2011); научно - практической конференции по изучению экологии и географии Среднего Поволжья «Эколого-географические исследования в Среднем Поволжье» (Казань, 2008); Региональной научно-методической конференции «Ботанические исследования и методика преподавания ботанических дисциплин», посвященной памяти Нижегородских ботаников Д.В. и В.Д. Аверкиевых (к 90-летию В.Д. Аверкиева) (Нижний Новгород, 2010); XXVI Пленарном межвузовском координационном совещании по проблеме эрозионных, русловых и устьевых процессов (Москва-Арзамас, 2011).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 35 работ, из них в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 14 статей, 18 - в материалах конференций разного уровня и научных изданиях, а также в 3 монографиях. Общий объем публикаций 66,14 п.л. (монографии 47,4 + статьи=18,74 п. л.).

**Структура и объем диссертации.** Текст диссертации содержит 498 страниц (+212 страниц - Приложение) и состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и приложения; содержит 141 таблицу, 205 рисунков, 89 фото. Список литературы представлен 419 источником, в том числе 75 - на иностранных языках.

**Личный вклад автора:**

Весь материал, представленный в диссертации, собран и проанализирован автором в течение более чем 25 лет - с 1990-2017 гг. Самостоятельно выбраны направление исследования, основные методы и подходы, разработана авторская методика для изучения архитектоники крон, выполнена камеральная и статистическая обработка собранного материала. Доля участия автора в подготовке основных публикаций составила 100%, в публикациях, написанных совместно, - более 90 *%* .

**Благодарности:** Автор выражает глубокую признательность д.б.н.,

профессору Вятского государственного гуманитарного университета Н.П.

Савиных, к.б.н. |Н.А. Тороповой (Москва) за ценные замечания и пожелания в процессе подготовки работы; к.б.н., старшему научному сотруднику И.В. Беляевой (Ботанический сад УрО РАН), к.б.н., старшему научному сотруднику И.Л. Мининзону (Ботанический сад ННГУ им. Н.И. Лобачевского) за оказанную помощь в проверке правильности определения видов; к.б.н. Н.Е. Шевченко, младшему научному сотруднику Гоминой А.Е. (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Лаборатория структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем) за консультации по обработке материала в программе «PAST».

Отдельную благодарность выражаю своему научному консультанту д.б.н. В.П. Викторову за поддержку в разработке ключевых моментов и помощь в подготовке данной работы. Искренне признательна д.б.н. В.Н. Годину, д.б.н. М.В. Костиной, д.б.н. Курченко Е.И. за обсуждение и ценные замечания, а также сотрудникам кафедры ботаники Института биологии и химии ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет» за консультации и внимание к работе.

Общие выводы

1. У 16 бореальных видов ив описан полный онтогенез, включающий 9 онтогенетических состояний. Имматурные и виргинильные растения древовидных ив разделены на 2 подгруппы. У 16 видов ив описано 39 вариантов онтогенеза. У 14 видов описана поливариантность развития и выделено несколько жизненных форм (по 2-4 жизненные формы). У двух видов *(S. lapponum* и *S. myrtilloides)* поливариантность не обнаружена.
2. 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. Среди бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* чаще встречаются аэроксильный кустарник и геоксильный кустарник в двух модификациях - эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно - геоксильный. У изученных ив подрода *Salix* и *Vetrix* выделены параллельные ряды изменчивости жизненных форм деревьев, кустарников и стлаников. Описаны новые варианты жизненной формы - полуводный длинноксилоризомный стланик и аэроксильное мало - или многоствольное дерево.
3. Изученные бореальные виды ив 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* освоили более широкий спектр местообитаний: пойменные, внепойменные местообитания, болота, стоячие водоемы. Поэтому 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).**
4. Эволюция жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* шла в двух разных направлениях: **1**) от переувлажненных участков до обитания в стоячих водоемах (увеличение гигрофильности); **2**) от переувлажненных участков до мезофильных участков лесов и сухих возвышенных местообитаний (увеличение ксероморфности).
5. Предложена методика изучения архитектоники, основанная на выделении 5 модулей: 1 метамер, 2 - одноосный побег, 3 - трехлетняя побеговая система (архитектурный модуль), 4 - ветвь от ствола, 5 - крона в целом. У изученных видов ив выделено: 13 вариантов элементарного модуля, различающихся структурно и функционально; **6** вариантов вегетативных и 3 варианта генеративных одноосных побегов; на основе ТПС выделено 7 архитектурных модулей. У деревьев и высоких кустарников подробно изучены модельные ветви нижней, средней и верхней частей кроны, а у низких кустарников - крона в целом. Данная методика может быть использована для исследования модульной организации крон других древесных видов.
6. У изученных видов выделено **6** вариантов вегетативных побегов и **6** вариантов побеговых систем. Наибольшим разнообразием вегетативных побегов и их систем отличаются деревья и высокие кустарники (по **8-10** вариантов), наименьшим - низкие кустарники (по 5-7 вариантов). От деревьев к кустарникам сроки формирования систем побегов сокращаются за счет уменьшения числа и длины побегов и побеговых систем. Аллювиальные виды характеризуются наличием небольшого числа длинных побегов, большим числом побегов средней длины и меньшим числом коротких, что определяет их большую высоту по сравнению с неаллювиальными. Многообразие побегов и побеговых систем обусловлено метамерной поливариантностью, которая коррелирует с различной длиной междоузлий, строением пазушных почек и наличием развивающихся из них силлептических или пролептических побегов.
7. В кронах видов ив выделено 3 варианта генеративных побегов: регулярного роста, силлептические и пролептические. Генеративные побеги регулярного роста одно- и двуэтапно-опадающие; среди силлептических генеративных побегов выделено 5 подвариантов, отличающихся длиной и олиственностью нижней части Одноэтапно-опадающие генеративные побеги регулярного роста и силлептические и пролептические генеративные опадают после цветения и не принимают участия в формировании кроны. Нижняя олиственная часть двуэтапно-опадающих побегов фотосинтезирует в составе двулетних побегов кроны до осени, и по функции и времени существования в составе побеговых систем они тождественны силлептическим вегетативных побегам.
8. 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.
9. 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.
10. Установлено, что жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе различных архитектурных модулей. Особи аллювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей, а *Vetrix* - шести. Мы считаем исходным модулем для рода *Salix*, на основе которого строилась архитектоника ив двух подродов, - модуль, основанный на базе акротонии с условно -неопадающими генеративными побегами, как у *S. pentandra* (подрод *Salix).* Эволюция архитектурных модулей в подродах *Salix* и *Vetrix* тесно связана с эволюцией жизненных форм и шла в разных направлениях: от акротонного модуля с олиственными двуэтапно - опадающими генеративными побегами к мезотонному модулю в подроде *Salix;* а в подроде *Vetrix* к модулям, основанным на базитонии с одно- или двуэтапно - опадающими генеративными побегами. В подроде *Vetrix* выявлена и вторая линия эволюции: от бази- к мезо- и акротонии с одно- или двуэтапно опадающими генеративными побегами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверкиев, Д.С. Определитель растений Горьковской области / Д.С. Аверкиев, В.Д. Аверкиев // Горький: Волго -Вятское кн. изд-во, 1985. - 320 с.
2. Агроклиматический справочник по Московской области // М.: Московский рабочий, 1967. - 135 с.
3. Аксенова, Н.П. Цветение и его фотопериодическая регуляция / Н.П. Аксенова, Т.В. Баврина, Т.И. Константинова. - М.: Наука, 1973. - 294 с.
4. Александрова, В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики / В.Д. Александрова. - Л.: Наука, 1977. - 188 с.
5. Андрианова, Е.А. Жизнеспособность семян ивовых *(Salicaceae),* произрастающих на севере Дальнего Востока / Е.А. Андрианова // Ботанический журнал. - 2007. - Т. 92. - №°7. - С. 1023-1033.
6. Антонова, И. С. Изучение побеговых систем некоторых представителей семейства *Ulmaceae* Mirb. / И. С. Антонова // Проблемы биологии растений: мат. Междунар. конф. посвященной 100-летию со дня рождения В. В. Письяуковой. - СПб.: Изд-во ТЕССА, 2006. - С. 232-235.
7. Антонова, И.С. О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны // 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. под общей редакцией д.б.н. В.П. Викторова. - М., 2014. - С. 48-51.
8. Антонова, И.С. Архитектурные модели кроны древесных растений / И.С. Антонова, О.В. Азова // Ботанический журнал. - 1999. - Т. 84. - № 3. - С.10-

32.

1. Антонова, И.С. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны / И.С. Антонова, О.В. Азова, Е.В. Елсукова // Вестник С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. - 2001. - Вып. 2. - №2
2. - С. 67-78.
3. Антонова, И.С. О единицах морфологической структуры кроны древесных растений умеренной зоны / И.С. Антонова, О.А. Белова //

Современные подходы к описанию структуры растения; под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров: Изд-во ВятГУ, 2008 а. - С.94-102.

1. Антонова, И.С. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией / И.С. Антонова, О.А. Белова // Вестник ТверГУ. Сер. Биология и экология. - 2008 б. - **№2** 25 (85). - С. 10-15.
2. Антонова, И.С. Об особенностях пространственно -временного строения побеговых систем некоторых древесных растений / И.С. Антонова, О.А Белова // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. - М., 2009. - С.31-35.
3. Антонова, И.С. О модульной организации некоторых групп высших растений / И.С. Антонова, Н.Г. Лагунова // Журнал общей биологии, 1999. - Т. 60. - № 1. - С.49-59.