
© Н.А. ГАШЕВА

nhob@mail.ru

УДК 581.4

МОРФОСТРУКТУРНОЕ ОПИСАНИЕ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ SALIX ИЗ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

АННОТАЦИЯ. Проведен сравнительный анализ количественных признаков двулетних побеговых систем восьми видов *Salix* (*S. triandra*, *S. myrtilloides*, *S. hastata*, *S. pyrolifolia*, *S. jensiseensis*, *S. phylicifolia*, *S. uralicola*). Образцы для исследований получены от растений, произрастающих на труднодоступных отдаленных территориях заповедника Малая Сосьва. В методике исследований применен модульный подход и математические методы анализа. Проанализированы основные статистики, изменчивость и корреляция семи морфоструктурных признаков побеговых модулей последнего (AS) и предыдущего (PS) годов вегетации. Показана общность и различия видов по исследованным признакам. Отмечены внутривидовые и межвидовые статистические особенности побеговых модулей разных конструктивно-возрастных типов (AS и PS). Внутривидовая и межвидовая изменчивость основных морфоструктурных признаков AS и PS («длина стебля» и «количество междоузлий») не соответствует нормальному (случайному) закону распределения. В неслучайном варьировании признаков велика роль структурных факторов.

SUMMARY. The comparative study of the quantitative features of biennial offshoot systems of eight species of *Salix* was conducted. These species are *S. triandra*, *S. myrtilloides*, *S. hastata*, *S. pyrolifolia*, *S. jensiseensis*, *S. phylicifolia*, and *S. uralicola*. The samples for the study were obtained from plants growing in hard to reach remote areas of the reserve "Malaya Sos'va". The modular approach and mathematical methods of analysis have been employed in the research methodology. The basic statistics, variability and correlation of seven morphostructural features of the offshoot modules of the last (AS) and previous (PS) years of vegetation are analyzed. The differences and similarities of the species as well as intra- and inter-specific statistical peculiarities of different structural and age specific offshoot modules (AS and PS) are considered and defined. The intraspecific and interspecific variability of some morphological characteristics («length of the stalk» and «the number of internodes») of the offshoot modules AS and PS does not correspond to the normal distribution law. Structural factors must explain such non-accidental character of the variability of the investigated features.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. *Salix*, изменчивость, морфоструктура, побеговый модуль.

KEY WORDS. *Salix*, variability, morphostructure, offshoot module.

Побеговые системы — это результат реализации генетической программы развития в определенных условиях окружающей среды. Различающиеся условия влияют на размерные и структурные характеристики побеговых модулей. Ко-

личественное и структурное (т.е. морфоструктурное) изучение изменчивости побеговых систем может внести существенный вклад не только в диагностику видов, но и в исследование трендов изменения окружающей среды. Однако, этот аспект биоморфологических исследований находится в начальной стадии разработки [1-8]. Общепринятой формализованной и эргономичной методики морфоструктурного описания побеговых систем растений не существует. Это затрудняет создание единой базы данных для проведения сравнительных морфоструктурных исследований ботанических объектов из разных природно-климатических условий.

Цель работы: используя модульный подход и математические методы анализа, выявить общее и видоспецифическое в морфоструктуре побеговых систем растений разных видов *Salix* из среднетаежных фитоценозов Западно-Сибирской ранины. Задачи: 1) Создать единый статистический комплекс для многомерного анализа морфоструктурных признаков двулетних побеговых систем разных видов *Salix*; 2) Выявить закономерности изменчивости и корреляции морфоструктурных признаков побеговых модулей на внутривидовом и межвидовом уровнях; 3) Используя многомерный статистический анализ, выявить уровень сходства между побеговыми системами разных видов.

Материал, методы исследования. Исследованы модельные образцы 8 видов *Salix*: *S. triandra* L., *S. myrtilloides* L., *S. pyrolifolia* Ledeb., *S. hastata* L., *S. jensenseensis* (Fr. Schmidt) Flod., *S. uralicola* I. Belyaeva, *S. phylicifolia* L., *S. lapponum*. Сбор образцов осуществлялся на территории заповедника Малая Сосьва в начале августа 2009 г. в долине реки Малая Сосьва (вблизи кордона Хангокрут) и в долине р. Ем-Еган (в окрестностях кордона Белая Гора). В таблицах эти виды обозначены как STr, SMуг, SPуг, SHas, SJen, SUг, SPh, SLap.

Методика сбора и обработки материала опубликована в статье [9]. Она разработана на образцах *S. myrtilloides* и пригодна для описания структуры побеговой системы симподиально ветвящихся древесных растений. Новизна методики — в формализации представления структуры побеговой системы с использованием морфоструктурных формул и морфоструктурной матрицы; в использовании понятий «конструктивно-возрастной тип побегового модуля» и «четырёхлетней системы побеговых модулей» (AS, PS, DA, GA); в обозначении облиственного побега последнего года вегетации (AS) в качестве «точки отсчета». В этой работе представлены результаты морфоструктурного описания двулетних побеговых систем, состоящих из конструктивно-возрастных модулей двух типов: AS (облиственный годичный побег) и PS — побег прошлого года, на котором AS образовался. Двулетняя система некоторыми исследователями рассматривается в качестве основной структурной единицы побеговой системы древесных растений [10]. Образец «типичная ветвь» расчленялся на побеговые модули разного конструктивно-возрастного типа. Проводились обмеры и подсчеты следующих признаков: длина и ширина стебля каждого побегового модуля, количество междоузлий, пометамерная длина каждого междоузлия, листа, почки, ширина каждой почки. Результаты обмеров и подсчетов заносились в специальные электронные формы, разработанные на основе ППП EXCEL. В этих же формах предусмотрен расчет различных морфоструктурных индексов. Изучены признаки: Lst — длина стебля; Wst — ширина стебля; W/Lst — от-

ношение длины и ширины стебля; Nin — количество междоузлий; Nin/Lst — индекс сгущения междоузлий; W/L bud — индекс пропорции почек; Ll/Lst — листостебельный индекс. Статистический анализ проводили с использованием пакета прикладных компьютерных программ STATISTICA 6.0.

Результаты и их обсуждение. В летний период, когда мы особенно интересуемся природой в научных, эстетических и рекреационных целях, приходится наблюдать побеговые системы, в габитусе которых проявляются результаты сочетания разных форм динамики побеговых систем (онтогенетической, сезонной, восстановительной и т.д.). В этой статье представлены данные, касающиеся указанной выше проблемы на определенном срезе динамичности. Приведенные обобщения нельзя экстраполировать (без проведения дополнительных исследований) на морфоструктурные признаки побеговых систем растений из других природных местообитаний.

Результаты тестирования на соответствие нормальному закону распределения значений признаков. Распределения межвидовых вариационных кривых соответствуют нормальному закону, кроме признаков Lst и Nin. Распределения внутривидовых вариационных кривых исследованных признаков чаще отличаются от нормального, поэтому средние значения выражены структурной средней — медианой (Me). Внутривидовые вариационные кривые признаков W/Lbud и Llmx/Lst побегового модуля AS имеют нормальное распределение значений у семи и пяти видов соответственно. Признаки Nin/Lst, Wst, W/Lst побеговых модулей PS имеют нормальное распределение у семи, шести и пяти видов соответственно. Наибольшие различия AS и PS показали виды *Salix jennisseensis* и *S. triandra*.

Статистические характеристики побеговых модулей. Основные статистики семи морфоструктурных признаков побеговых модулей AS и PS представлены в табл. 1 и 2. Уровень изменчивости выражен коэффициентом вариации (CV, %) (табл. 3). Значения коэффициентов вариации признаков AS выше, чем PS. Это объясняется разной структурой и другими различиями модулей AS и PS: 1) большая часть AS отмирает после первого года жизни; 2) значения индекса пропорции почек (W/L bud) у PS относится только к спящим почкам, а у AS — ко всем, включая генеративные. Уровень внутривидовой изменчивости исследованных признаков чаще превышает средний уровень. Признаки Wst и W/Lbud побегового модуля AS варьируют меньше других. Коэффициенты вариации AS можно назвать чрезвычайно высокими по признакам Lst, Llmx/Lst, Nin/Lst, Wst/Lst, т.к. по некоторым видам они превышают 100 %. Следовательно, для изучения закономерностей изменчивости необходим структурный подход, в частности, разработка морфоструктурной типификации элементов побеговой системы. Наибольший уровень изменчивости признаков проявляет *Salix triandra*. Значительно меньшая вариабельность признаков AS — у *S. phylicifolia*, *S. uralicola*, *S. myrtilloides*. Уровень вариации признаков PS можно охарактеризовать как средний и повышенный. Наименьшая вариабельность наблюдалась по признаку W/L bud, наибольшая — по Lst. О виде *S. hastata* можно говорить, что он проявляет тенденции к повышенному варьированию признаков PS, а о виде *S. phylicifolia* — к пониженному. Уровень межвидовой изменчивости примерно одинаков у PS и AS: очень высокий по Lst; высокий по Wst, W/L st, Nin/Lst, Llmx/Lst; средний по Nin и W/L bud.

Таблица 1

Основные статистики морфоструктурных признаков побеговых модулей AS

	SPyr	SJen	SHas	STr	SLap	SPh	SUr	SMyr
Высота особей, м	2,50-3,00	2,00-2,50	0,80-1,20	0,80-1,20	0,70-1,30	0,50-1,20	0,40-0,70	0,30-0,60
Nin (min-max)	3,00-13,00	4,00-17,00	3,00-24,00	3,00-30,00	4,00-20,00	4,00-12,00	4,00-12,00	3,00-12,00
Nin, Me	7,00	8,00	8,00	11,00	9,00	8,00	8,00	8,00
Nin, CV, %	36,70	36,80	53,50	49,50	27,80	21,10	22,40	21,10
Lst, см (min-max)	0,40-17,00	0,40-25,20	0,46-40,00	0,37-80,00	0,43-24,00	0,50-8,50	0,40-8,70	0,20-8,00
Lst, см Me	3,40	5,50	4,55	9,40	4,25	2,80	3,20	2,00
Lst CV, %	92,80	83,60	105,7	117,4	77,10	61,00	50,80	64,30
Wst, см (min-max)	0,08-0,14	0,06-0,15	0,07-0,20	0,05-4,00	0,05-0,17	0,04-0,14	0,04-0,10	0,04-13,00
Wst, см Me	0,10	0,10	0,12	0,10	0,07	0,07	0,06	0,07
Wst, CV, %	10,00	18,20	25,00	60,00	37,50	28,6	28,60	28,60
Wst/Lst (min-max)	0,82-20,00	0,55-20,00	0,36-28,00	0,45-24,32	0,70-11,60	1,23-10,00	0,95-10,00	1,40-24,00
Wst/Lst Me	2,94	2,08	2,03	1,17	1,80	2,61	1,88	3,2
Wst/Lst CV, %	93,70	108,60	128,40	155,40	87,70	51,30	64,70	90,70
W/L bud (min-max)	36,90-91,00	41,30-100,00	35,00-111,0	36,00-128,00	38,00-101,00	54,20-100,00	49,40-100,00	56,00-106,00
W/L bud Me	48,50	54,50	63,50	66,00	64,50	74,10	77,50	76,00
W/L bud CV, %	23,90	22,90	29,30	31,60	26,40	17,80	15,40	15,9
Nin/Lst (min-max)	0,80-24,00	0,60-10,00	0,50-8,70	0,40-10,90	0,80-14,00	1,40-8,00	1,30-7,50	1,00-22,00
Nin/Lst Me	2,40	1,50	2,59	1,10	2,25	3,00	2,30	3,90
Nin/Lst CV, %	111,70	77,60	83,80	117,40	78,20	47,90	44,50	77,30
Llmx/Lst (min-max)	38,80-825,00	46,10-850,00	18,80-485,00	13,10-700,00	29,20-360,00	61,20-257,10	58,80-328,60	35,00-450,00
Llmx/Lst Me	194,10	138,45	112,35	71,30	104,55	74,10	126,50	77,30
Llmx/Lst CV, %	75,00	81,90	81,40	117,80	52,10	33,70	38,10	72,80
Кол-во AS	42,00	80,00	64,00	77,00	76,00	39,00	55,00	81,00

Таблица 2

Основные статистики морфоструктурных признаков побеговых модулей PS

	SPyr	SJen	SHas	STr	SLap	SPhyI	SUr	SMyr
Высота особей, м	2,50-3,00	2,00-2,50	0,80-1,20	0,80-1,20	0,70-1,30	0,50-1,20	0,40-0,70	0,30-0,60
Nin (min-max)	6,00-15,00	7,00-13,00	6,00-24,00	8,00-19,00	8,00-14,00	7,00-9,00	6,00-14,00	5,00-12,00
Nin Me	9,00	10,50	12,00	12,50	12,50	8,00	8,00	8,00
Nin, CV, %	27,00	15,60	44,20	27,60	13,40	7,90	25,70	20,50
L st, см (min-max)	3,50-19,30	4,00-23,00	3,70-29,00	18,50-38,00	3,00-14,50	3,00-14,30	2,70-13,50	1,20-7,70
Lst, см Me	10,70	12,15	13,00	25,85	5,90	4,20	5,30	2,55
Lst CV, %	49,70	37,90	64,50	26,60	65,80	62,70	52,70	52,70
W st, см (min-max)	0,14-0,30	0,12-0,28	0,17-0,35	0,19-0,35	0,08-0,25	0,10-0,15	0,08-0,19	0,08-0,18
Wst, см Me	0,16	0,19	0,25	0,25	0,16	0,13	0,11	0,10
Wst, см CV, %	22,20	22,20	24,00	19,20	31,30	15,40	25,00	30,00
Wst/Lst (min-max)	0,98-4,00	0,91-3,50	0,9-5,41	0,72-1,62	1,40-3,90	1,05-4,00	1,25-3,33	2,20-9,20
Wst/Lst Me	1,96	1,53	1,82	0,89	2,40	3,33	2,15	3,75
Wst/Lst CV, %	45,40	37,10	84,10	32,70	28,80	27,80	30,00	37,80
W/L bud (min-max)	22,60-90,60	15,00-103,20	48,00-91,00	71,00-106,60	63,00-100,00	76,50-100,00	71,10-112,30	76,00-133,00
W/L bud Me	69,50	74,80	82,00	93,50	69,00	85,50	87,75	89,50
W/L bud CV, %	22,30	24,70	14,90	12,40	15,50	8,30	13,10	14,70
Nin/Lst (min-max)	0,70-1,90	0,50-1,80	0,50-1,90	0,50-0,80	0,90-3,70	1,60-2,70	1,00-2,20	1,40-5,40
Nin/Lst Me	1,00	0,95	1,00	0,65	1,85	2,00	1,55	3,30
Nin/Lst CV, %	34,20	33,00	41,00	18,50	44,30	16,00	26,70	29,50
Кол-во PS	15,00	20,00	11,00	8,00	16,00	11,00	14,00	26,00

Таблица 3

Сравнение коэффициентов вариации морфоструктурных признаков AS и PS

	Nin	Lst	Wst	W/L st	W/L bud	Nin/Lst	Llmx/Lst
PS	8-44	27-66	15-31	28-84	8-25	16-44	-
AS	21-54	51-117	10-60	51-155	15-32	45-117	34-118

Корреляции морфоструктурных признаков AS и PS. Межвидовой уровень. Вычислен непараметрический коэффициент корреляции Спирмена по 21 паре признаков AS, выраженных структурной средней (M_e). На уровне выше среднего ($r > 0,75$) достоверно коррелируют пять пар признаков (23,8%): Lst и Nin/Lst; Wst и W/L bud; Wst/Lst и Nin; Wst/Lst и Nin/Lst; Nin и Llmx/Lst. Вычислен непараметрический коэффициент корреляции Спирмена по 18 парам признаков PS, выраженных структурной средней (M_e). На уровне выше среднего ($r > 0,75$) достоверно коррелируют девять пар признаков (50%): Lst и Wst; Lst и Wst/Lst; Lst и Nin; Lst и Nin/Lst; Wst и Wst/Lst; Wst и Nin; Wst и Nin/Lst; Wst/Lst и Nin; Wst/Lst и Nin/Lst. В межвидовом корреляционном анализе только три пары признаков коррелируют на высоком уровне как у AS, так и PS: Lst и Nin/Lst, Wst/Lst и Nin, Wst/Lst и Nin/Lst.

Корреляции морфоструктурных признаков AS и PS. Внутривидовой уровень. Вычислен непараметрический коэффициент корреляции Спирмена по 21 паре признаков всех исследованных AS (табл. 4). У *Salix triandra* высокая внутривидовая корреляция наблюдается по четырнадцати парам признаков (67,7%); у *S. hastata* — по десяти (47,6%); у *S. lapponum* — по восемнадцати (85,7%); у *S. myrtilloides* — по двенадцати (57,1%); у *S. phylicifolia* — по шестнадцати (76,2%); у *S. uralicola* — по шестнадцати (76,2%); у *S. jennisseensis* — по тринадцати (61,9%); у *S. pyrolifolia* — по восемнадцати (85,7%). Таким образом, высокий уровень внутривидовой корреляции признаков AS показывают более 50% пар признаков. Количество общих для видов пар признаков, которые показывают высокую корреляцию в каждом виде, равно шести (28,6%): Lst и Wst/Lst; Lst и Nin; Lst и Nin/Lst; Lst и Llmx/Lst; Wst/Lst и Nin/Lst; Nin и Llmx/Lst. Из этих шести пар только 3 (14,3%) совпадают с высоко коррелирующими парами признаков в межвидовом корреляционном анализе, т.е. пары признаков Lst и Nin/Lst, Wst/Lst и Nin/Lst, Nin и Llmx/Lst являются высоко коррелирующими у всех видов как на внутривидовом, так и на межвидовом уровнях. Вычислен непараметрический коэффициент корреляции Спирмена по 18 парам признаков всех исследованных PS (табл. 5). У *S. jennisseensis* высокая корреляция выявлена по трем (16,7%) парам признаков; у *S. phylicifolia* — по двум (11,1%); у *S. uralicola* — по десяти (55,6%); у *S. pyrolifolia* — по шести (33,3%); у *S. hastata* — по пяти (27,8%); у *S. lapponum* — по шести (33,3%); у *S. triandra* — по двум (11,1%); у *S. myrtilloides* — по пяти (27,8%). Таким образом, доля высоко коррелирующих на внутривидовом уровне пар признаков PS значительно ниже, чем у побеговых модулей AS и не превышает 30% (кроме *S. uralicola*). Только одна (5,6%) пара признаков PS (Lst и Wst/Lst) показывает высокую скоррелированность у каждого из восьми видов. У 7 видов высоко коррелирующей является пара признаков Lst и Nin/Lst, а у пяти — Lst и Nin; Wst/Lst и Nin; Wst/Lst и Nin/Lst.

Сопоставление результатов межвидового и внутривидового корреляционного анализа показывает, что на межвидовом уровне доля пар с высокой корреляцией признаков у AS меньше, чем у PS, а на внутривидовом — обратная закономерность; только одна пара признаков (Lst и Wst/Lst) показывает одинаково высокий уровень корреляции во всех вариантах анализа PS и AS, при внутривидовом и межвидовом сравнении.

Результаты многомерного статистического анализа побеговых модулей AS и PS. Существуют разные способы количественной оценки фенотипического сходства исследуемых объектов. Одной из таких мер является «евклидово расстояние», которое вычисляется в процессе кластерного анализа. Результаты кластерного анализа побеговых модулей AS и PS представлены на рис. 1-4 и в табл. 4.

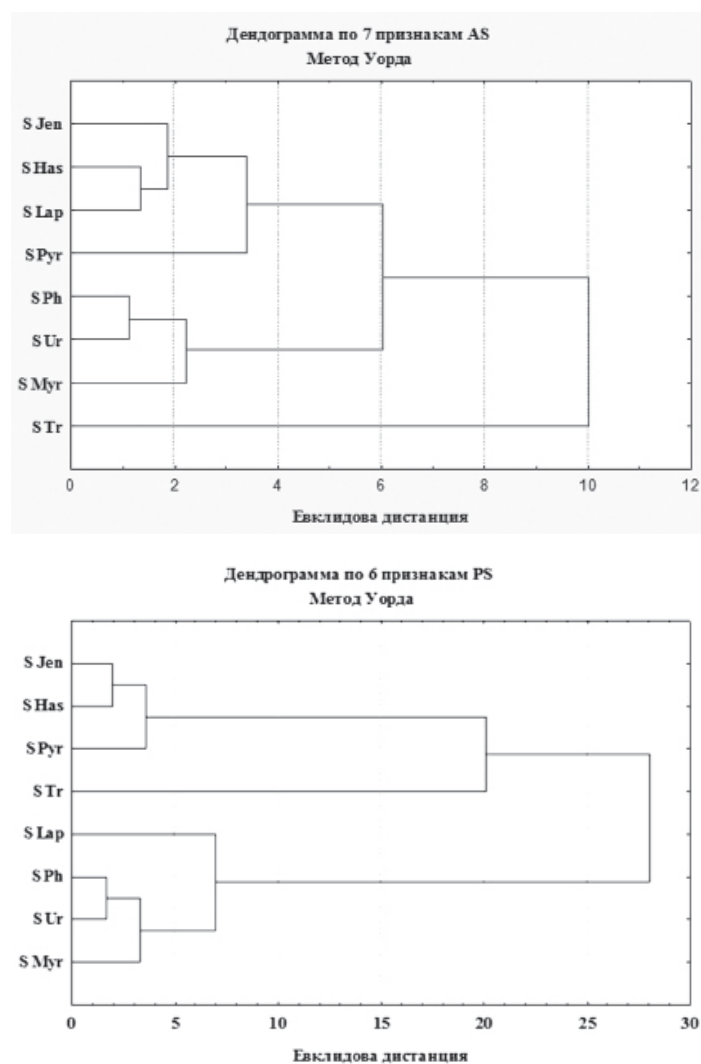


Рис. 1. Дендрограммы сходства побеговых модулей AS (слева) и PS (справа)

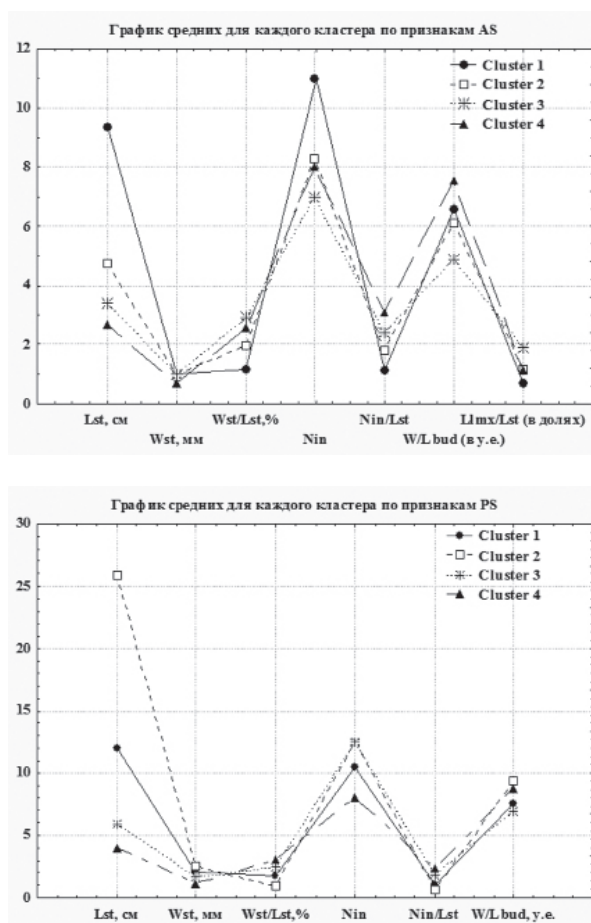


Рис. 2. График различий кластеров AS (вверху) и PS (внизу) по средним значениям морфоструктурных признаков

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа кластеров AS (числитель) и PS (знаменатель)

	Межгрупповая дисперсия	df	Внутригрупповая дисперсия	df	F	p
Lst	35,4 / 388,6	3	1,60 / 6,6	4	29,5 / 79,0	0,00 / 0,00
Wst	0,2 / 1,9	3	0,13 / 0,5	4	1,9 / 0,5	0,28 / 0,07
W/Lst	2,1 / 4,8	3	0,92 / 1,5	4	3,1 / 1,5	0,15 / 0,09
Nin	9,2 / 25,2	3	0,67 / 4,5	4	18,4 / 4,5	0,01 / 0,04
Nin/Lst	4,0 / 3,6	3	1,62 / 1,6	4	3,3 / 1,6	0,14 / 0,16
W/L bud	6,1 / 5,4	3	0,63 / 0,9	4	12,9 / 0,9	0,02 / 0,04
Llmx/Lst	0,8 / -	3	0,24 / -	4	4,2 / -	0,10 / -

Оценка сходства видов по комплексу морфоструктурных признаков с использованием кластерного анализа показала, что виды по-разному группируются по признакам AS и PS. Облиственные модули AS делятся на два больших кластера, в одном из которых только *S. triandra*. Внутригрупповая дисперсия при этом оказывается больше межгрупповой по всем признакам, кроме Lst и Nin. Наиболее близкими по морфоструктуре оказались виды *S. phylicifolia* и *S. uralicola*: во всех вариантах кластеризации они устойчиво входят в один маленький кластер. В один маленький кластер при разных вариантах кластеризации попадают виды *S. jensseensis* и *S. hastata*. Сходство AS и PS в оценке близости разных видов проявляется в том, что полученные по AS и PS кластеры достоверно отличаются по одним и тем же признакам: Lst, Nin, W/L bud видов *Salix* из среднетаежных фитоценозов Западной Сибири

Заключение. Анализ организованных в единый статистический комплекс количественных данных о морфоструктуре двулетних побеговых систем растений рода *Salix* из среднетаежных сообществ Северо-Сосьвинской провинции Западной Сибири показал, что нет единообразия в варьировании и корреляции морфоструктурных признаков у разных видов. Обнаружены различия в варьировании и корреляции этих признаков у побеговых модулей разного конструктивно-возрастного типа (AS, PS). Отдельные признаки проявляют сходные тенденции в нормальности распределения значений AS и PS у большинства исследованных видов. Это — два признака AS (W/L dud и Llmx/Lst) и три признака PS (Nin/Lst, Wst, W/L st). На межвидовом уровне доля пар с высокой корреляцией признаков у AS меньше, чем у PS, а на внутривидовом — обратная закономерность. Наиболее близки по морфоструктуре двулетние побеговые системы *S. phylicifolia*, *S. uralicola*, с одной стороны, и *S. jensseensis*, *S. hastata*, с другой. Признаки, отличающие двулетние побеговые системы разных видов *Salix* — Lst, Nin, W/L bud.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова И.С., Белова О.А. О единицах морфологической структуры кроны древесных растений умеренной зоны // Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров: Изд-во ВятГУ, 2008а. С. 94-102.
2. Антонова И.С., Белова О.А. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией // Вестник Тверского государственного университета. Сер. биол. и экол. 2008 б. № 25 (85). С. 10-15.
3. Афонин А.А. Закономерности изменчивости размеров листовой пластинки у разных видов ив // Проблемы устойчивого развития радиоактивно загрязненных территорий стран СНГ. Брянск: Изд-во БГПУ, 2000. С. 98-100
4. Афонин А.А. Ивы как объект для изучения биологического разнообразия // Вестник БГУ. 2003. № 1. С. 113-118.
5. Афонин А.А. Морфология однолетних побегов ив // Вестник БГУ. 2004. № 4. С. 13-15.
6. Афонин А.А. Морфодинамика однолетних побегов ив // Лесопользование, экология и охрана лесов: Фундаментальные и прикладные аспекты: М-лы междунар. науч.-практ. конф. Томск, 2005. С. 223-224.
7. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1. № 3. С. 409-421.

8. Савиных Н.П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров: Изд-во ВятГУ, 2008. С. 47-69.

9. Гашева Н.А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2011. № 12. С. 99-110.

10. Сейц К.С., Антонова И.С. Структура изменчивости побегов в кроне древесного растения *Ulmus laevis* (*Ulmaceae*) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. С. 593-613.

REFERENCES

1. Antonova, I.S., Belova, O.A. On the Units of Morphological Structure of the Tree Crown in the Temperate Zone. *Sovremennye podhody k opisaniju struktury rastenija — Modern Approaches to the Plant Structure Description*. Ed. by N.P. Savinyh, Ju.A. Bobrova. Kirov: Vyatka State University publ., 2008. Pp. 94-102 (in Russian).

2. Antonova, I.S., Belova, O.A. Transformation of the Modules of Different Crown Levels of some Trees in connection with the Environmental Conditions and Phytocenotic Position. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta — Herald of Tver' State University*. Series: Biology and Ecology. 2008. № 25 (85). Pp. 10-15 (in Russian).

3. Afonin, A.A. Regularities of Size Variability of the Lamina of Different Willow Species. *Problemy ustojchivogo razvitija radioaktivno zagryzennyyh territorij stran SNG — Problems of Sustainable Development of Radioactively Contaminated Territories of the CIS Countries*. Bryansk: Bryansk State Pedagogical University publ., 2000. Pp. 98-100 (in Russian).

4. Afonin, A.A. Willows as an Object of Study of Biological Diversity. *Vestnik Brjanskogo gosudarstvennogo universiteta — Herald of Bryansk State University*. 2003. № 1. Pp. 113-118 (in Russian).

5. Afonin, A.A. Morphology of the Willow One-Year Laterals. *Vestnik Brjanskogo gosudarstvennogo universiteta — Herald of Bryansk State University*. 2004. № 4. Pp. 13-15 (in Russian).

6. Afonin, A.A. Morphodynamics of the Willow One-Year Laterals. *Lesopol'zovanie, jekologija i ohrana lesov: Fundamental'nye i prikladnye aspekty* (Forest Management, Ecology and Protection: Fundamental and Applied Aspects: Materials of the International Scientific Conference). Tomsk, 2005. Pp. 223-224 (in Russian).

7. Mazurenko, M.T., Hohnjakov, A.P. Classes of Tree Metamers. *Zhurnal obshhej biologii — Journal of General Biology*. № 3. Pp. 409-421 (in Russian).

8. Savinyh, N.P. Modular Organizational Concept Application for Plant Structure Description. *Sovremennye podhody k opisaniju struktury rastenija — Modern Approaches to Plant Structure Description*. Ed. by N.P. Savinyh, Ju.A. Bobrova. Kirov: Vyatka State University publ., 2008. Pp. 47-69 (in Russian).

9. Gasheva, N.A. On Methodology of Structural Study of *Salix* Offshoots. *Vestnik jekologii, lesovedenija i landshaftovedenija — Herald of Ecology, Forest Management and Landscape Science*. 2011. № 12. Pp. 99-110 (in Russian).

10. Sejc, K.S., Antonova, I.S. Offshoots Variability Structure in the Tree Crown of *Ulmus laevis* (*Ulmaceae*). *Botanicheskij zhurnal — Botanical Journal*. 2012. Vol. 97. Pp. 593-613 (in Russian).