ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ "МОСКОВСКИЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ 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
1.1. Жизненные формы деревьев и кустарников.....14
1.2. Жизненные формы видов рода *Salix*, произрастающих на территории России.....27
ГЛАВА 2. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ АРХИТЕКТОНИКЕ.....35
2.1. Разнообразие побегов и их систем.....35
2.2. Единицы конструкции древесных жизненных форм.....43
2.3. Архитектурные модели древесных растений.....53
ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....59
3.1. Характеристика физико-географических условий района исследования.....59
3.2. Методы исследования.....64
3.3. Объекты исследования: биолого-морфологическая характеристика ареалы, фитоценотическая и экологическая приуроченность.....75
ГЛАВА 4. ОНТОГЕНЕЗ АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX*.....107
4.1. Онтогенез особей *S. alba* L. и *S. euxina* I.V. Belyaeva жизненных форм: одноствольное дерево, мало- и многоствольные деревья, факультативный стланик.....107
4.2. Онтогенез особей *S. triandra* L. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник, стланик.....127
4.3. Онтогенез особей *S. vinogradovii* A. Scvorts. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник.....149
4.4. Онтогенез особей *S. acutifolia* Willd. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник, деревце,

стланик 162
4.5. Онтогенез особей *S. viminalis* L. жизненных форм: аэроксильный кустарник, стланик 176
4.6. Онтогенез особей *S. gmelinii* Pall. жизненных форм: аэроксильный кустарник, одноствольное дерево.....188
ГЛАВА 5. ОНТОГЕНЕЗ НЕАЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX*.....198
5.1. Онтогенез особей *S. cinerea* L.: жизненная форма полуводный длинноксилоризомный стланик 198
5.2. Онтогенез особей *S. rosmarinifolia* L. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник 205
5.3. Онтогенез особей *S. aurita* L. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник, деревце 215
5.4. Онтогенез особей *S. starkeana* Willd. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник, деревце 224
5.5. Онтогенез особей *S. myrsinifolia* Salisb. жизненных форм: деревце, аэроксильный кустарник 234
5.6. Онтогенез особей *S. myrtilloides* L. жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник 249
5.7. Онтогенез особей *S. lapponum* L. жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник 255
5.8. Обзор онтогенезов различных жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*.....263
ГЛАВА 6. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ..... 272
6.1. Классификация побегов и побеговых систем *S. alba* и *S. euxina*.....272
6.2. Классификация побегов и побеговых систем *S. vinogradovii* 279
6.3. Классификация побегов и побеговых систем *S. gmelinii*.....284
6.4. Классификация побегов и побеговых систем *S. viminalis* 289

6.5. Классификация побегов и побеговых систем *S. acutifolia* 294
6.6. Классификация побегов и побеговых систем. *S. triandra*.....298
ГЛАВА 7. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ НЕАЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ..... 307
7.1. Классификация побегов и побеговых систем *S. cinerea* 307
7.2. Классификация побегов и побеговых систем *S. myrsinifolia* 312
7.3.Классификация побегов и побеговых систем *S. aurita*.....319
7.4.Классификация побегов и побеговых систем *S. starkeana*.....326
7.5. Классификация побегов и побеговых систем *S. rosmarinifolia*.....333
7.6. Классификация побегов и побеговых систем *S. lapponum* 339
7.7. Классификация побегов и побеговых систем *S. myrtilloides*.....342
7.8. Анализ побегов и побеговых систем аллювиальных и неаллювиальных видов ив 346
ГЛАВА 8. АРХИТЕКТОНИКА БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX*.....359
8.1. Типы ТПС деревьев *S. caprea* и *S. euxina*.....359
8.2. Типы ТПС высоких кустарников *S. acutifolia* и *S. gmelinii*.....376
8.3. Типы ТПС кустарников средней величины *S. cinerea* и *S. triandra*.....395
8.4. Типы ТПС низких кустарников *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana*.....405
8.5. Сравнение типов ТПС изученных видов ив. Архитектурные модули.....415
8.6. Возможные пути эволюционного развития архитектурных модулей жизненных форм бореальных видов ив.....427
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....434
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 структурно-функциональной 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.

ГЛАВА I. РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННЫХ ШИРОТ ЕВРАЗИИ

1.1. Жизненные формы деревьев и кустарников

Для древесных растений «лептокаульного типа» (Corner, 1949; Серебряков, 1962; Гатцук, 1974) свойственна поливариантность развития, которая проявляется в строении побегов и побеговых систем одних и тех же видов в разных экологических условиях. Поливариантность развития отражает биоморфологическую изменчивость, которая обусловлена различными вариантами морфогенеза и онтогенеза в зависимости от экологических условий (Жмылев и др., 2005).

В основе модификационной пластичности жизненных форм лежат две группы физиологически связанных закономерностей (Юрцев, 1976): 1) коррелятивные, 2) автономные. Благодаря им обеспечивается реализация большого числа вариантов развития побеговых и корневых систем (Юрцев, 1976).

Основные свойства, обусловливающие огромную пластичность растительных организмов, – это их модулярная организация, неограниченный рост, прикрепленный образ жизни и мультипотентность меристематических клеток (Гатцук, 1974, 1994; Шафранова, 1980, 1981; Заугольнова и др., 1988; Марфенин, 1993, 1999, 2008; Жукова, 1995; Нотов, 1999; 2008; Савиных, 2008). Они проявляются у особей различных жизненных форм в разнообразных сочетаниях структурных единиц (модулей). Поэтому у особей в любом онтогенетическом состоянии может происходить изменение морфологической структуры органов, жизненности, темпов развития в рамках генетической программы индивидуального развития (Глотов, Жукова, 1995).

В популяционной биологии растений в 90-х годах XX века появилась концепция поливариантности развития растений (Воронцова, Гатцук, 1987; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995). При этом онтоморфогенез особей стал рассматриваться не как строгая последовательность онтогенетических состояний,

а как их совокупность с различными взаимопереходами. Современная классификация поливариантности онтогенеза включает три надтипа: 1 – структурный, связанный со способами размножения, морфологией и размерами, 2 – динамический, который связан с различными темпами онтогенеза, 3 – функциональный, связанный с различиями в обмене веществ (Жукова, 1995, 2001; Поливариантность развития…, 2006).

Поливариантность онтоморфогенеза в меняющихся условиях среды приводит к образованию различных жизненных форм в пределах вида. Такое многообразие жизненных форм, характерных для каждого вида в различных экологических условиях, может характеризовать его различное положение в ценозе.

Жизненные формы деревьев

Одному и тому же виду в разных частях ареала или в разных экологических условиях свойственны различные жизненные формы, иногда значительно отличающиеся друг от друга. Жизненные формы отражают особенности экологических условий экотопов, в которых они развиваются, и тем самым могут служить индикаторами условий среды (Телятников, 2007). К настоящему времени поливариантность онтогенеза у деревьев изучена более детально, чем у кустарников (Заугольнова, 1971; Мазуренко, 1978 а; Чистякова, 1978, 1979, 1987, 1988; Кожевникова, 1981; Смирнова, Чистякова, Истомина, 1984; Полтинкина, 1985; Буланая, 1986, 1989; Кутьина, 1987; Диагнозы и ключи …, 1989; Восточноевропейские..., 1994; Smirnova et al., 1999; Бобкова, 2001; Романовский, 2001; Панов, 2007; Гниловская, 2009; Костина и др., 2013; Ситников, 2014; Евстигнеев, 2014; Evstigneev, Korotkov, 2016; Киричок, 2016).

Ранее О.В. Смирновой (Смирнова и др., 1984) были исследованы этапы онтогенеза лиственных деревьев умеренной зоны как при нормальном развитии, так и в угнетенном состоянии. К настоящему времени наиболее подробная характеристика онтогенетических состояний деревьев приведена в статье О.И. Евстигнеева и В.Н. Короткова (2016). Онтогенетические состояния выделены на основе различных качественных признаков и количественных показателей. К

качественным признакам отнесены: способность особи к семенному и вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания в побеговой и корневой системах, наличие или отсутствие эмбриональных, ювенильных, полувзрослых или взрослых структур. К количественным показателям – календарный возраст, высота надземной части, диаметр ствола, высота прикрепления кроны, форма, длина и ширина кроны, порядок ветвления в побеговой системе и др.

На основе анализа биологии видов широколиственных деревьев в различных условиях эколого-ценотической среды А.А.Чистяковой (1987) выделены 3 типа онтогенеза: 1) завершенный, 2) незавершенный, 3) неполный. Завершенный онтогенез проходит в благоприятных условиях среды и включает все онтогенетические состояния; незавершенный онтогенез протекает в неблагоприятных условиях среды и не содержит некоторых онтогенетических состояний, так как особь может умереть раньше полного завершения онтогенеза. При сильном угнетении подрост деревьев может сразу из имматурного или виргинильного онтогенетического состояния перейти в сенильное, минуя генеративный период, – это неполный вариант онтогенеза.

Жизненному состоянию особей посвящено множество работ (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1978; Полтинкина, 1985; Диагнозы и ключи..., 1989; Рыжков, 2001; Восточноевропейские, 2004). В соответствии с жизненным состоянием особи делят на 3 группы, например: неугнетенные, среднеугнетенные, сильноугнетенные (Злобин, 1976), нормальной, пониженной и сублетальный жизненности (Диагнозы и ключи…, 1989; Восточноевропейские…, 2004), здоровые, поврежденные, мертвые (Рыжков, 2001). Характеристика онтогенетических состояний растений и их жизненности обобщена в работе О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой (Смирнова, Торопова, 2004), где показано, что меньшие размеры и биомасса особей пониженной жизненности ведут к сокращению продолжительности этапов их онтогенеза, вплоть до выпадения.

У широколиственных деревьев к настоящему времени выделено 8 жизненных форм (Чистякова, 1988): 1) одноствольное дерево, 2)

порослеобразующее дерево, 3) немногоствольное дерево, 4) многоствольное дерево, 5) куртинообразующее дерево, 6) длинноксилоризомная кустовидная форма, или факультативный стланик, 7) одноостный «торчок», 8) кустовидная форма с ксилоподием, или многоостный «торчок» (рис.1).

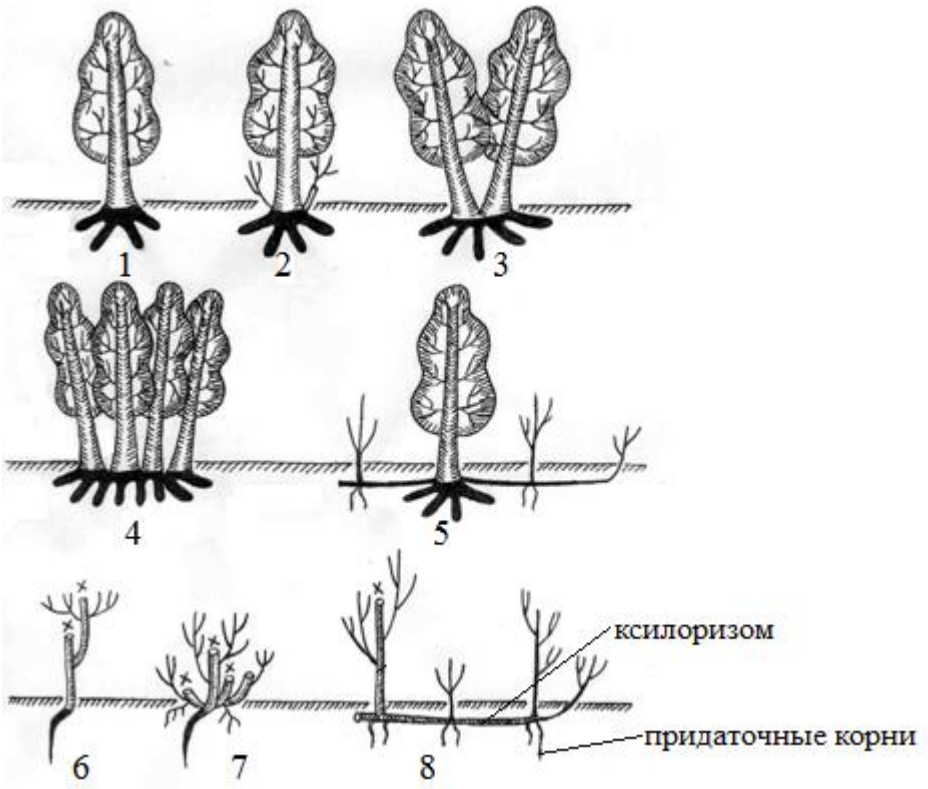


Рисунок 1 - Жизненные формы деревьев по А.А. Чистяковой, 1988:
Условные обозначения: 1 – одноствольное дерево; 2 – порослеобразующее дерево; 3 – малоствольное дерево; 4 – многоствольное дерево; 5 – куртинообразующее дерево; 6 – одноостный «торчок»; 7 – многоостный «торчок»; 8 – факультативный стланик

В основу их разделения положены 2 группы признаков: 1) степень вегетативной подвижности, определяющая принадлежность к простому или сложному индивиду, 2) условия обитания. Изучение условий обитания необходимо для того, чтобы понять, как в разных экологических условиях среды трансформируется жизненная форма.

У вегетативно-неподвижных жизненных форм всегда хорошо развит ствол или стволик, причем он единственный. Иногда в его базальной части из спящих почек могут развиваться порослевые побеги, которые по своим размерам

значительно уступают лидерной оси, и у них нет придаточных корней. К вегетативно-неподвижным деревьям относят одноствольное дерево, порослеобразующее дерево, одноствольные «торчки».

У деревьев наиболее часто встречается жизненная форма одноствольное дерево, что отражено в классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962). Порослеобразующее дерево (Чистякова, 1987) образуется при пробуждении спящих почек базальной части скелетной оси дерева на поздних этапах онтогенеза. При этом, образовавшиеся стволы отстают в развитии от главного: материнский ствол вступает в генеративный период, а вторичные стволы еще находятся на разных этапах прегенеративного развития. Такая жизненная форма часто встречается у липы, кленов татарского и полевого, ильма, рябины, черемухи (Диагнозы и ключи..., 1989), ольхи серой (Ситников, 2014) и других видов.

Некоторые особи нормальной и пониженной жизненности, начиная с имматурного онтогенетического состояния, при недостатке света формируют жизненную форму «торчок». Они обладают хорошо сформированной корневой системой и запасом жизнеспособных спящих почек в базальной части растения. Такие особи могут долго развиваться при недостатке света, не переходя в генеративный период. Их вегетативные побеги регулярно развиваются из спящих почек, что определяет характерный габитус «торчков», их наземная часть похожа на таковую у ювенильных или имматурных особей нормальной или пониженной жизненности. Подземная часть «торчков» представлена многолетними ксилоризомами с придаточными корнями. Такие квазисенильные особи (термин Т.А. Работнова, 1975) или «торчки» описаны у растений разных жизненных форм, как широколиственных (Смирнова, Чистякова, Истомина, 1984), так и хвойных деревьев (Романовский, 2001; Киричок, 2016). Они могут быть одноствольными и многоствольными (Чистякова, 1988).

Жизненные формы вегетативно-подвижных деревьев характерны для сложных индивидов. Связь между простыми индивидами в пределах сложного индивида осуществляется плагиотропно растущими побегами или гипо- и эпигеогенными корневищами (термины И.Г. Серебрякова и Т.И. Серебряковой,

1965), ксилоризомами (термин Т.Г. Дервиз-Соколовой, 1966), или горизонтально растущими корнями. В зависимости от расстояния, на которое удалены друг от друга простые индивиды, сложные индивиды могут быть компактными (вегетативно-малоподвижными) или диффузными (вегетативно-подвижными). К вегетативно-малоподвижным деревьям относят немногоствольное, многоствольное дерево и кустовидные «торчки».

Внешне немного- и многоствольные деревья отличаются только числом стволов в комплексе. Если их более 3-х, то это многоствольное дерево, если 2-3 – немногоствольное. По происхождению А.А. Чистякова (1988) выделила у них только геоксильные жизненные формы. Ранее при изучении жизненных форм у *S. caprea, S. pentandra* (Недосеко, 1993 а, 1994) мы выделили у деревьев-кустов еще и аэроксильную жизненную форму (рис.2), которой была дополнена существующая классификация деревьев.



Рисунок 2 - Жизненная форма аэроксильное дерево-«куст»

Формирование деревьев-«кустов» связано с ранним развитием побегов из спящих почек, которые развиваются в базальной части ствола как надземно, так и подземно. Толчком к такому развитию может послужить задержка роста главной оси или ее отмирание, а также внезапное появление «светового» окна, вызванное вывалом или рубкой соседних деревьев. Подобные явления в природной обстановке (без вмешательства человека) отмечены у липы, ильма, граба, клена,

некоторых ив. Многоствольные формы развиваются и после повреждения материнского ствола, например, при попытках вырубить дерево под корень (Костина, Минькова, Ясинская, 2013). В этом случае из спящих почек, расположенных в самом основании ствола, одновременно вырастает множество побегов, большая часть которых со временем отмирает, а оставшиеся превращаются в дочерние стволы. Такая жизненная форма у клёна ясенелистного может развиваться и в случае гибели верхушки главного побега у молодых деревьев в результате повреждения морозами, вредителями или болезнями (Костина и др., 2013), а у ив в результате проведенной декронации (Гетманец, 2008). По наблюдениям Е.И. Киричок (2016), формирование многоствольной жизненной формы у можжевельника высокого обусловлено реитерацией (Oldeman, 1974) и появляется в результате перевершинивания двух и более побегов нарастания.

Многоствольный торчок образуется из одноствольного торчка в условиях длительного угнетения и постепенного отмирания лидерной оси. Этот процесс стимулирует развитие спящих почек в основании стволика. Вначале вновь формирующиеся побеги существуют одновременно с «лидерной» осью, а затем сменяют ее. Часть дополнительных скелетных осей может укореняться самостоятельно. Растение приобретает кустовидную форму роста, из одноствольного становится многоствольным «торчком».

К вегетативно-подвижным деревьям относят куртинообразующее дерево и факультативный стланик. Жизненная форма куртинообразующее дерево может формироваться как у молодых (в результате полегания и дальнейшего укоренения нижних побегов имматурных и виргинильных растений), так и у взрослых растений (при полегании нижних ветвей нормально развивающихся взрослых деревьев, ветвей кроны деревьев, вывернутых с корнем, но еще жизнеспособных и т. д.). Эта форма роста деревьев наиболее часто встречается около северных границ их ареалов, а также в условиях достаточного увлажнения. Она характерна для липы, клена полевого, клена ясенелистного, черемухи, ильма, осины, можжевельника высокого (Чистякова, 1988; Диагнозы и ключи..., 1994; Костина и

др, 2013; Киричок, 2016). Жизненная форма «куртинообразующее дерево» у клена ясенелистного формируется во влажных местообитаниях (вдоль рек, на дне оврагов), когда в кроне упавших деревьев из почек возобновления формируются ортотропные побеги и придаточные корни на них (Костина и др., 2013). У молодых деревьев в рост могут тронуться и спящие почки ствола. В результате образуется несколько деревьев, связанных между собой системой плагиотропных побегов (Kunster, 1999). По наблюдениям Е.И. Киричок (2016), у можжевельника высокого такая жизненная форма может возникнуть на крутых склонах, где возможны оползни. У генеративных деревьев, поваленных скатившимися глыбами камней, боковые побеги принимают ортотропное положение.

Если подрост деревьев продолжительное время растет в условиях сильного угнетения, то он может закончить онтогенез, не вступая в генеративный период. При полегании скелетных осей такие растения приобретают жизненную форму стланика. В благоприятных условиях скелетные оси растут ортотропно и формируют жизненную форму одно- или многоствольного дерева. Учитывая эту возможность, М.Т. Мазуренко (1978 а, б) предложила такую жизненную форму деревьев назвать факультативным стлаником. Эта жизненная форма часто формируется на склонах или на сильно затененных выровненных участках у липы, клена полевого, черемухи, рябины, рододендрона, ольхи серой (Мазуренко, 1980; Диагнозы и ключи..., 1994; Ситников, 2014). Стелющаяся форма описана и у дуба: на меловых холмах (Мильков, 1951), на мелкосопочнике (Горчаковский, 1968), на склонах вершин хребтов (Иванова, Мазуренко, 2012). По мнению А.В. Ивановой и М.Т. Мазуренко (2012), на образование стелющейся формы дуба влияет высота и ориентация склона, а также сила ветра.

Все описанные жизненные формы могут быть у одного и того же вида как в разных частях ареала, так и в пределах одного ценоза. По наблюдениям К.С. Ситникова (2014), в ценопопуляциях *Alnus incana*, на территории пойм, встречаются особи трех жизненных форм: одноствольное дерево, мало- и многоствольные деревья, порослеобразующее дерево.

Е.И. Киричок (2016) при исследовании онтогенеза можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* M. Bieb) установила, что поливариантность развития может проявляться в четырех аспектах. Первый проявляется в формировании особей разной жизненности (нормальная, пониженная, низкая); второй – в образовании различной формы крон в пределах одного онтогенетического состояния (конусовидная, ширококонусовидная, шаровидная, чашевидная, зонтиковидная, флаговая); третий – в формировании разных форм роста (одноствольное и многоствольное дерево); четвертый – в разных вариантах прохождения онтогенеза (завершенный и незавершенный).

Разнообразие вариантов онтогенеза деревьев обусловлено двумя факторами: экологическими условиями среды, в которых происходит становление той или иной жизненной формы; и особенностями биологии вида, в частности способностью к вегетативному разрастанию (Диагнозы и ключи …, 1989).

Таким образом, в отечественной литературе при описании онтогенеза деревьев в основном использованы наиболее просто выявляемые типы поливариантности: структурный и динамический. Онтогенез может изменяться в зависимости от экологических условий и на определенных этапах онтогенеза растения могут быть представлены самыми разными жизненными формами. Причем эти биоморфы не закреплены наследственно.

Жизненные формы кустарников

Поливариантность онтогенеза кустарников, обусловленная разными экологическими условиями, изучена достаточно хорошо (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).

Классификация жизненных форм лесных кустарников разработана И.И. Истоминой и Н.Н. Богомоловой (1991) (рис.3).

У разных видов лесных кустарников выделены: 1) деревца, 2) кустарники: аэроксильные и геоксильные, 3) стланики (Истомина, Богомолова, 1991).

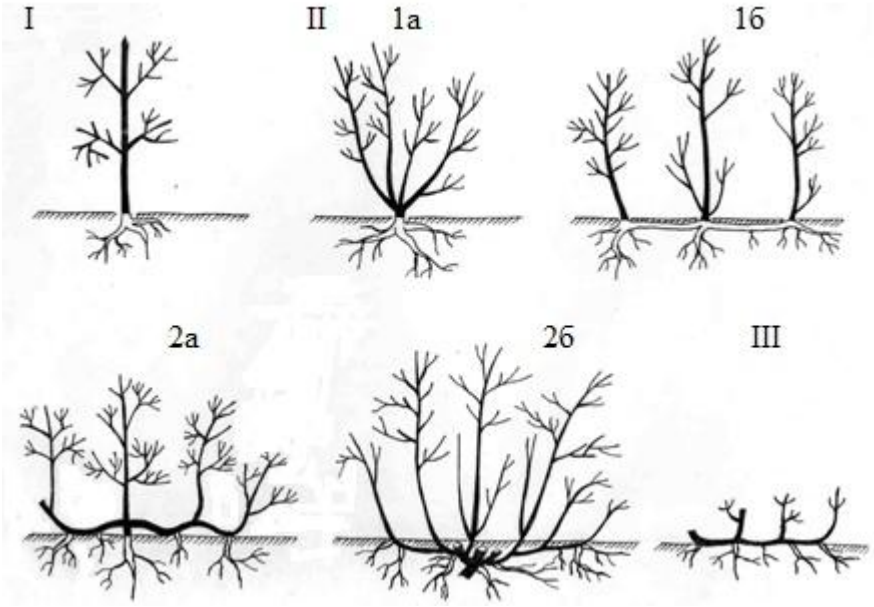


Рисунок 3 - Жизненные формы лесных кустарников по И.И. Истоминой и Н.Н. Богомоловой, 1991:

Условные обозначения: I – древовидная (деревце); II – кустовидные: 1-а – аэроксильный вегетативно-неподвижный; 1-б – аэроксильный вегетативно-подвижный; 2-а – геоксильный эпигеогенно-корневищный; 2-б – геоксильный гипогеогенно-корневищный; III – стланик

Жизненная форма «деревце» близка к жизненной форме дерева, имеет более или менее выраженный ствол и крону, косо восходящее или ортотропное направление ветвей, в подземной сфере – хорошо выраженный главный корень. Она характерна для волчьего лыка (Балахонов, 1997), жимолости лесной и бересклета бородавчатого (Широков, 1999), бузины красной (Диденко, Евстигнеев, 2002) как приспособление, направленное на продление жизни под пологом леса при значительном недостатке света. При уменьшении интенсивности освещения у подроста древесных растений с возрастом уменьшается доля фотосинтезирующих органов по отношению к доле нефотосинтезирующих (Цельникер, 1978). Поэтому расход веществ на дыхание особей постепенно начинает преобладать над фотосинтезом, и растения погибают. Таким образом, образование жизненной формы «деревце» на ранних стадиях онтогенеза (имматурной, виргинильной) можно рассматривать как механизм продления жизни видов под пологом леса (Диденко, Евстигнеев, 2002).

У кустарников основные скелетные оси возникают в зоне кущения из спящих почек над поверхностью почвы (аэроксильные), или в подстилке и под

землей (геоксильные) (Истомина, Богомолова, 1991). У аэроксильных кустарников выделяют вегетативно-неподвижные и вегетативно-подвижные формы. У вегетативно-неподвижных кустарников основные скелетные оси не сменяют друг друга в ходе онтогенеза и на них не образуются придаточные корни. Такая жизненная форма описана у жимолости лесной и бересклета бородавчатого в пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья (Широков, 1999), на вырубках и лесных полянах в разных условиях хвойно-широколиственного леса (Диденко, Евстигнеев, 2002).

Вегетативно-подвижный аэроксильный кустарник представляет собой систему парциальных корнеотпрысковых кустов, у которых сами парциальные образования могут состоять либо из одиночных стволиков (деревца), либо из кустов. Такая жизненная форма характерна для облепихи крушиновой (Сагалакова, Бардонова, 2011).

По мнению Е.Г. Диденко и О.И. Евстигнеева (2002), у бузины красной под пологом леса в хвойно-широколиственном лесу формируется жизненная форма диффузного аэроксильного кустарника, у которого один из стволиков полегает, укореняется и дает начало дочернему кусту на некотором расстоянии от материнского. Жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника образуется у жимолости лесной и бересклета бородавчатого в условиях слабого освещения нижних ярусов южнотаежных ельников (Широков, 1999). У этих видов в виргинильном онтогенетическом состоянии отмечено наиболее интенсивное вегетативное размножение, связанное с формированием элементов эпигенно-геоксильного куста. При этом сильно вытянувшиеся в длину центральные оси имматурных и виргинильных особей или нижние ветви виргинильных особей полегают, со временем погружаются в подстилку и укореняются. Молодые укоренившиеся дочерние особи развиваются по типу материнской, а в случае механического повреждения отделяются и ведут полностью самостоятельный образ жизни. По данным А.И. Широкова (1999), у жимолости лесной подобные процессы полегания и укоренения нижних ветвей в условиях исследуемых ценозов отмечены на всех этапах онтогенеза. Такое

полегание верхушечных и боковых ветвей происходит при низкой освещенности, которая вызывает ослабление работы камбия (Иорданская, Серебряков, 1954; Серебряков, 1962; Восточноевропейские..., 1994). При этом из спящих почек плагиотропных побегов развиваются молодые особи ювенильного типа (явление «омоложения»), которые формируют собственную корневую систему (Широков, 1999). Образование такой жизненной формы можно рассматривать как «попытку» растения найти в лесу подходящую освещенность для дальнейшего развития (Диденко, Евстигнеев, 2002).

У геоксильных кустарников, кроме этой жизненной формы, выделяют жизненную форму настоящего (по И.Г. Серебрякову, 1962) гипогеогенно-геоксильного кустарника. У гипогеогенно-геоксильных кустарников новые стволики возникают из подземнорасположенных спящих почек. Спящие почки могут располагаться на нижней части куста (компактная форма) или на верхушечных почках гипогеогенных корневищ – ксилоризомов (рыхлая длинноксилоризомная форма куста). Такая жизненная форма характерна для дрока красильного и ракитника русского (Гаврилова, 2009), барбариса обыкновенного (Жиленко, Сорокопудов, 2014)

Стланик – облигатно стелющаяся жизненная форма. К стланикам И.И. Истомина и Н.Н. Богомолова (1991) предлагают относить также и биоморфу «полустланик». Жизненная форма стланик формируется в крайне холодных условиях существования. Например, она характерна для северных кустарников: багульника стелющегося и ивы красноплодной (Мазуренко, 1984).

Для кустарников, как и для деревьев, характерна поливариантность развития. В разных условиях среды она изучена у жимолости камчатской, багульника болотного, багульника стелющегося, ивы красноплодной (Мазуренко, 1973, 1978 а, 1981, 1984). Например, по данным М.Т. Мазуренко (1973, 1978 а) при сильном затенении жимолость камчатская из ортотропного геоксильного кустарника превращается в стланик.

При анализе онтоморфогенеза видов лесных кустарников обнаружено несколько вариантов жизненных форм у каждого вида в разных экологических и

ценотических условиях (Истомина и др., 1987). Свидина кроваво-красная, бересклет бородавчатый, бересклет европейский, крушина ломкая, жимолость пушистая относятся к аэроксильным кустарникам, но одно из характерных биологических свойств этих видов – их пластичность и подвижность. В зависимости от экологических условий эти виды кустарников могут образовывать разные жизненные формы (Истомина и др., 1987; Широков, 1999).

По наблюдениям М.П. Ревякиной (1988), карагана древовидная в разных экологических условиях проявляет разные аспекты поливариантности развития: размерную, морфологическую, приводящую к образованию жизненных форм одноствольного и немногоствольного дерева, аэроксильного и геоксильного кустарника; динамическую, определяющую быстрые или медленные темпы развития вплоть до перехода в квазисенильное состояние.

Изучая онтогенез ракитника русского, М.Н. Гаврилова (2009) описала 2 типа поливариантности: морфологическую и размерную. Морфологическая поливариантность проявляется в формировании двух типов жизненных форм – моноцентрической и неявнополицентрической. У особей неявнополицентрической биоморфы полегают и укореняются побеги формирования. Размерная проливариантность проявляется в изменении высоты, диаметра кустов, размере листовых пластинок, числе цветков.

При изучении особенностей онтогенеза бузины красной в хвойно-широколиственных лесах обнаружены 3 жизненные формы: компактный аэроксильный кустарник, деревце, аэроксильный диффузный кустарник (Диденко, Евстигнеев, 2002).

Наиболее яркая черта поведения кустарников – морфологическая поливариантность, которая обеспечивает их нахождение в ценозе в самых различных экологических условиях (Восточноевропейские..., 1994). Неблагоприятные условия освещения под пологом леса способствуют выработке у кустарников различных адаптаций. К таким приспособлениям можно отнести: широкий спектр форм роста, высокую степень лабильности структуры, способность к вегетативному размножению и «омоложению» (Широков, 1999;

Диденко, Евстигнеев, 2002). Перечисленные механизмы позволяют кустарникам конкурировать с древесным ярусом.

1.2. Жизненные формы видов рода *Salix*, произрастающих на территории России

На территории России и стран СНГ по данным разных авторов произрастает: 120 видов (Скворцов, 1968), 130 видов (Анциферов, 1984; Гомошевич, Воробьева, 2005), 160 видов (Черепанов, 1996). Из них в европейской части России произрастает 40 видов, на Кавказе — 26, в Средней Азии — 43, Западной Сибири — 51, Восточной Сибири — 71, на Дальнем Востоке — 67 видов (Анциферов, 1984). Видовое разнообразие ив резко возрастает в зоне лесотундры и тундры, до самых крайних границ распространения растительности на севере Арктики, а также заметно увеличивается с запада на восток (Морозов, 1966; Анциферов, 1984). В пределах Северо-Востока России описан один из центров разнообразия этого рода (Хохряков, 1979). Широкое распространение видов ив коррелирует с разнообразием их жизненных форм (Мазуренко, 2010).

По литературным данным (Мазуренко, Хохряков, 1976, 1977; Дервиз-Соколова, 1982 а, б; Полозова, 1990; Беляева, 2006; Мазуренко, 2010; Гетманец, 2011) и ранее проведенным исследованиям (Недосеко, 1993 а, б, 1994) род *Salix* характеризуется широким набором жизненных форм, он включает: одноствольные, мало- или многоствольные деревья аэроксильного и геоксильного происхождения, аэроксильные и геоксильные кустарники, кустарнички, стланики, травянистые многолетники (рис. 4).

Анализ литературных данных показал, что только у 38% российских видов ив определены жизненные формы. Предложено несколько разных классификаций, которые не дают полного представления о биоморфологии видов в роде *Salix*.

Изучение жизненных форм европейских ив началось с работ F. Wimmer (Wimmer, 1866); он выделял три колена, характеризующихся разной формой

роста: подземные растения, кустарники и деревья. В 1868 году N.J. Andersson (Andersson,1868) впервые описал травянистую форму «*S. herbaceae*».

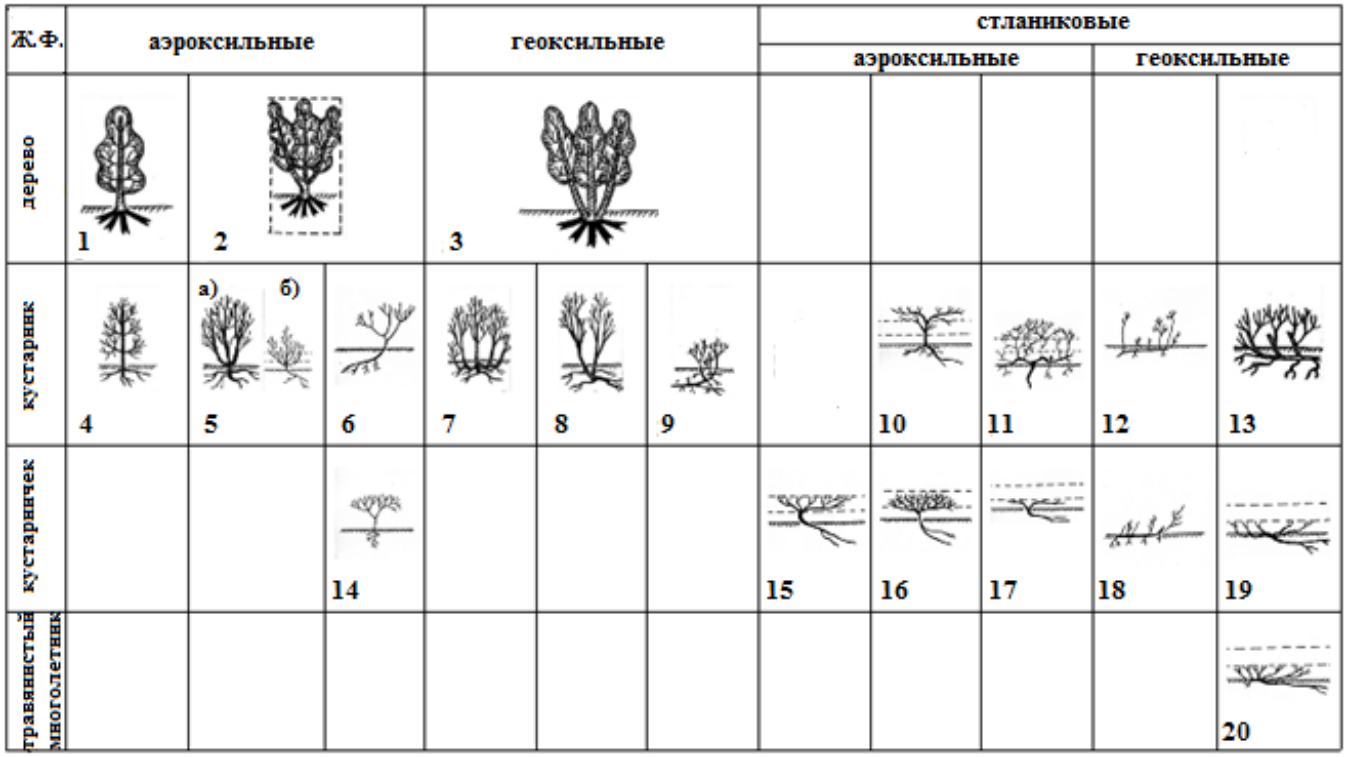


Рисунок 4 - Жизненные формы в роде *Salix*
по материалам Т.Г. Дервиз-Соколовой (1982), Т.Г. Полозовой (1990), И.А. Гетманец (2011), Недосеко (1993):

Условные обозначения: 1 – одноствольное дерево, 2 – мало- и многоствольные аэроксильные деревья, 3 – мало- и многоствольные геоксильные деревья, 4 – деревце, 5 – аэроксильный кустарник (а – высокий, б – низкий), 6 – компактный малоосный стержнекорневой аэроксильный кустарник, 7 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 8 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 9 – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, 10 – аэроксильный стланиковый кустарник, 11 – радиальный шпалерный кустарник с утолщенным ксилоподием, 12 – эпигеогенно-ксилоризомный факультативный полустланик, 13 – стланик, 14 – многоосный эпигеогенно-ксилоризомный кустарничек, 15 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с надземными ветвями, переходящими в древесные эпигеогенные корневища, 16 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с многочисленными надземными ветвями и подушковидной кроной, 17 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с короткими, скоро отмирающими надземными ветвями и с двумя-тремя толстыми древесными эпигеогенными ксилоризомами, 18 – стланиковый стержнекорневой эпигеогенно-ксилоризомный кустарничек, 19 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с одревесневающими гипогеогенными ксилоризомами, 20 – стержнекорневой травянистый многолетник с одревесневающими гипогеогенными корневищами

В России изучение ив началось с трудов E. R. Trautvetter (Trautvetter, 1878, 1879), посвященных северным кустарничковым ивам. В 1936 году М.И. Назаров опубликовал полную сводку по роду *Salix* во «Флоре СССР». Он выделил в роде три подрода: *Chamaetia, Caprisalix, Amerina*, учитывая при этом некоторые признаки жизненных форм. И.Р. Морозов (1950) выделяет у 21 вида ив три формы роста: деревья, кустарники и карликовые травянистые кустарнички. А.Л. Новиков (1965) у 15 видов ив выделил 3 жизненные формы: деревья, кустарники и древовидные кустарники (как переходную форму). Г.И. Анциферов (1984) на примере 22 видов ив Европейской части России выделил 4 жизненные формы: дерево, кустарник, деревце и распластанный кустарник.

А.К. Скворцов в монографии «Ивы СССР» (1968) наряду с признанными жизненными формами: дерево, кустарник и кустарничек, выделил особую категорию – деревце. По его мнению, высокоствольные деревья среди видов ив умеренных широт встречаются редко, а гораздо чаще встречается жизненная форма деревце или дерево-куст (Скворцов, 1968). У многих арктических видов ив стволики целиком погружены в субстрат, а на поверхности появляются укороченные побеги с немногочисленными листьями и сережками. У таких видов, как ива травянистая, ива полярная и др., развиваются настоящие столоны (подземные метаморфизированные побеги) с рудиментарными листьями в виде чешуек (Скворцов, 1968).

Весеннее половодье и связанные с ним условия влияют на характер роста прибрежных видов ив: у древесных видов рода *Salix* формируются жизненные формы стлаников, у которых стволы прижаты к субстрату. По данным Т.Г. Дервиз-Соколовой (1967), в зависимости от экологических условий внутри поймы стланиковые формы у *Salix viminalis* представлены тремя вариантами: собственно стланиками, у которых стволики полностью лежачие, стланиковыми кустарниками и многоствольными стланиковыми деревцами.

Стланиковая форма в условиях прирусловых валов образуется и у других видов ив (*S. euxina, S. alba, S. gmelinii*). Жизненная форма стланика характерна для ив, обитающих в поймах и на опушках сырых лесов, например, для *S. aurita,*

S. cinerea, *S. myrsinifolia* (Мазуренко, 1978 б). Такую жизненную форму кустовидного роста, у которой одна или несколько скелетных осей в центре куста ортотропные, а периферийные – восходящие или простертые на различном протяжении М.Т. Мазуренко (1978 б) называет полустлаником.

Многолетние исследования рода *Salix* Т.Г. Дервиз-Соколовой (1982 а, б) позволили ей дать разностороннюю характеристику жизненных форм и побеговых систем в роде. Так на примере 25 видов ив Арктики и Гипоарктики Северо-Востока России был прослежен морфогенез особей разных жизненных форм и описаны их структурные особенности. Она выделила 8 жизненных форм: 1 – высокий аэроксильный кустарник, 2 – низкий аэроксильный кустарник, 3 – аэроксильный стланиковый кустарник, 4 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с надземными ветвями, переходящими в древесные эпигеогенные корневища (ксилоризомы) с более или менее многочисленными придаточными корнями, 5 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с многочисленными надземными ветвями и подушковидной кроной, 6 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с короткими скоро отмирающими надземными ветвями и с 2-3 толстыми древесными эпигеогенными корневищами, 7 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с одревесневающими гипогеогенными корневищами (ксилоризомами), 8 – стержнекорневой травянистый многолетник с одревесневающими гипогеогенными корневищами.

Т.Г. Дервиз-Соколова (1982 а) показала, что жизненные формы ив Северо-Востока распределяются между 3-мя категориями: кустарниковые, кустарничковые с эпигеогенными и гипогеогенными корневищами; в популяциях кустарничковых видов с гипогеогенными корневищами наблюдается переход к жизненной форме травянистого многолетника. На примере ив Чукотки она отмечает не только полиморфность видов, но диморфность и полиморфность их популяций по этому признаку, при этом все жизненные формы внутри популяции могут обратимо трансформировать одна в другую: кустарники ↔ кустарнички ↔ многолетние травянистые растения (Дервиз-Соколова, 1982 б). Направление трансформации связано с условиями внешней среды. Трансформация жизненной

формы – конкретное проявление конвергентной дивергенции, которая, как было показано Н.Н. Цвелевым (1979), играет большую роль в эволюции организмов.

Большое внимание изучению жизненных форм ив уделяла М.Т. Мазуренко (1986). Она отмечает, что в условиях горных тундр у листопадных видов ив (*S. sphenophylla, S. myrtilloides, S. pulchra*) в ходе онтогенеза образуются стланиковые и стланичковые жизненные формы; у ив с неопадающей листвой (*S. berberifolia, S. erythrocarpa, S. tschuktschorum*) жизненные формы в виде деревца или кустарника трагакантового облика с прямостоячими побегами. С высотным продвижением в горы ветви таких кустарников становятся плагиотропными, укореняются и в результате образуются вегетативно-подвижные жизненные формы – подушковидные и куртинообразующие кустарники. По мнению М.Т. Мазуренко (1986), соматическая эволюция жизненной формы ив состоит в миниатюризации особей и формировании ксилоризомов, что связано с увеличением вегетативной подвижности от кустарников к кустарничкам.

По мнению М.Т. Мазуренко (2007), у большинства видов ив подрода *Chamaetia*, произрастающих на Северо-Востоке Азии, в условиях высокогорьев формируются жизненные формы стелющихся кустарничков. Среди них преобладают четыре жизненные формы: 1) подушковидные, не образующие ксилоризомов кустарнички (*S. myrsinites* L.); 2) плагиотропное карликовое деревце (*S. berberifolia* Pall.); 3) трагакантовые кусты *(S. khokhrjakovii* A. Skvortz., *S. tschuktschorum* A. Skvortz.); 4) подушковидные куртины, образующие многочисленные столоны *(S. eritrocarpa* Kom., *S. magadanense* Nedolusko, *S. rotundifolia* Trautv., *S. jurtzevii* A. Skvortz., *S. darpirensis* Jurtz. et Khokhr., *S. flabellinervis* Khokhr.*)*.

Исследования многих авторов (Александрова, 1977; Дервиз-Соколова, 1982; Полозова, 1990) показали, что на севере у ив формируются ксилоризомные стланиковые и шпалерные жизненные формы, которые образуются под действием сильных ветров, при большой сухости субстрата и малоснежности. В крайне сухих и малоснежных тундрах доминируют стелющиеся биоморфы (Александрова, 1977).

О.И. Недосеко (1993 а) на примере 3 бореальных видов (*S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. pentandra* L.) в разных экологических условиях описано 8 вариантов онтоморфогенеза, приводящих к формированию 5 жизненных форм: одноствольное дерево, мало- и многоствольное геоксильное дерево-«куст», многоствольное аэроксильное дерево-«куст», эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник. При формировании одно-, мало- и многоствольных жизненных форм деревьев как ведущий экологический фактор выступает световой режим; при образовании эпигеогенно-геоксильного и гипогеогенно-геоксильного кустарника *S. cinerea* – режим увлажнения и аэрация почв.

Обобщение проведенных разными авторами исследований расширило представление о разнообразии жизненных форм у древесных видов в целом, и конкретизировало признаки отличия между деревьями и кустарниками в общепринятом представлении. Такими признаками стали: 1) высота и 2) продолжительность жизни скелетных осей. При этом смена основных скелетных осей в ходе онтогенеза не является абсолютным отличительным признаком кустарников, так как у жизненной формы малоствольного гипогеогенно-геоксильного кустарника *S. cinerea* такой смены в ходе онтогенеза не происходит.

Е.Т. Валягина-Малютина (2004) для 32 видов Средней полосы России приводит их морфологическую и экологическую характеристику, а также ключи для определения видов. Выделенные ею жизненные формы относятся к 3 типам: деревьям, кустарникам и кустарничкам.

А.А. Афонин (2006), изучая изменчивость 13 видов ив, выделяет жизненные формы деревьев и кустарников, учитывая происхождение их скелетных осей: аэроксильное и геоксильное. У жизненных форм учитывается общая высота (в связи с чем выделяются деревья и кустарники высокие, средней величины и невысокие), а также отклонение стволов от вертикали (стволы незначительно и значительно отклоняющиеся от вертикали).

И.В. Беляева (2006) у 34 видов ив Урала выделяла жизненные формы: дерево (крупное или небольшое), кустарник (высокий, невысокий, низкий,

стелющийся) и кустарничек (стелющийся, карликовый), при этом учитывала форму кроны (распростертая, раскидистая, ажурная, округлая). Прижатый к земле утолщенный стволик стелющихся кустарничков автор называет каудексом, укореняющиеся части побегов – столонами.

На основе многолетних исследований 23 видов ив Южного Урала И.А. Гетманец (2011) выделила десять жизненных форм, среди которых впервые описан эпигеогенно-ксилоризомный факультативный полустланик. Такая жизненная форма формируется у *S. glauca* L. и *S. rosmarinifolia* L. при сильном затенении (с освещенностью на уровне почвы 3–4,5% от освещенности открытого места). По мнению автора, среди ив Южного Урала наиболее распространена жизненная форма кустарник. С учетом специфики субстрата И.А. Гетманец (2011) выделяет три экологические группы кустарников: флювиафиты, петрофиты и сфагнофилы.

Анализируя литературу можно заключить, что в арктических и гипоарктических районах Северо-Востока бывшего СССР среди ив наиболее часто встречается жизненная форма стланикового стержнекорневого кустарничка с надземными ветвями и древесными эпигеогенными корневищами (ксилоризомами) (Дервиз-Соколова, 1982 а, б); в условиях Колымского нагорья у ив подрода *Chamaetia* преобладают подушковидные жизненные формы (Мазуренко, 2007); среди ив Южного Урала наиболее часто встречается жизненная форма кустарник (Гетманец, 2011).

На основе литературных данных мы выделили параллельные ряды изменчивости жизненных форм у видов ив. Эти ряды включают одноствольные деревья, мало- и многоствольные деревья, полупростратные, стелющиеся, шпалерные, подушковидные, наземно-ползучие кустарники и кустарнички, травянистые многолетники. Наиболее разнообразны жизненные формы кустарников (см. рис. 4), среди которых есть аэроксильные и геоксильные, высокие и низкие, вегетативно-неподвижные и вегетативно-подвижные, ортотропные и плагиотропные. Всего на долю кустарников от общего числа изученных видов в роде *Salix* на территории России приходится 58%, на долю

деревьев – 17%, на долю кустарничков – 25 %. Широкий спектр жизненных форм в роде *Salix* есть результат высокой пластичности к ведущим факторам среды (освещение, затопление, степень аэрации и сухость субстрата).

Из представленного литературного обзора следует, что в настоящее время отсутствуют полные сведения о поливариантности развития бореальных видов ив, относящихся к двум экологическим группам – аллювиальным и неаллювиальным. В связи с этим возникла необходимость детализации классификации жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*.

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

2.1. Разнообразие побегов и их систем

Становление жизненных форм растений в ходе онтогенеза зависит, в первую очередь, от особенностей их побегов и побеговых систем. Именно побеги и побеговые системы, развивающиеся в процессе ветвления и нарастания, используются исследователями для построения архитектурных моделей и жизненных форм.

Для характеристики побегов высших растений разные исследователи пользовались разными структурными элементами. При описании деревьев и кустарников сезонного климата в качестве такого элемента чаще всего используют годичный побег. Годичный побег развивается из почки возобновления в течение одного вегетационного периода (Серебряков, 1952). Однако более универсальная единица ритма – элементарный побег (Грудзинская, 1960), который вырастает за один квант или цикл роста (в понимании Т.И. Серебряковой, 1971), или «побег ритма» (Сабинин, 1957) – производное одной верхушечной меристемы, достигающее нормальных размеров за один цикл роста, отделенный от других циклов остановками роста. Годичный побег при одном кванте роста совпадает с элементарным, а при нескольких – представляет собой систему элементарных побегов.

Так как верхушки побегов у симподиально нарастающих осей, как правило, рано отмирают, то в состав многолетних побеговых систем включают их оставшуюся часть, которую И.Г. Серебряков (1952, 1962) называет подиумом или иначе – неполным элементарным побегом, а М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков (1991) – элементарным блоком (бластоидом), Е.Л. Нухимовский (1969, 1997) – резидом. В качестве элементарных побегов выделяют «Ивановы побеги» и силлептические побеги (терм.: Spath, 1912). Они развиваются без периода покоя,

но силлептические побеги, в отличие от «Ивановых побегов», развиваются не из почки возобновления главной оси, а из нижележащих боковых при одновременном росте материнского побега. Пролептические (терм.: Spath, 1912) побеги отличаются от силлептических, главным образом, тем, что развиваются из почек, которые находились какое-то время в покоящемся состоянии.

Образование нескольких элементарных побегов за сезон, так называемые «Ивановы побеги», отмечают у некоторых кустарников и деревьев: дуба, кленов, ясеня, бука, сосны, ели и других видов (Spath, 1912; Серебряков, 1950; Гурский и др., 1953; Грудзинская, 1960 и др.). По мнению И.А. Грудзинской (1957, 1959), «Ивановы побеги», в отличие от пролептических, не вызывают образования ложных годичных колец, они лишь изменяют соотношение отдельных элементов древесины в пределах годичного кольца. Это не совсем верно, так как у некоторых видов, например дуба, образование «Ивановых побегов» вызывает формирование хорошо выраженного годичного кольца.

Пролептические побеги отличаются от силлептических, главным образом, тем, что развиваются из почек, находящихся некоторое время в состоянии покоя. Кроме того, пролептические побеги являются побегами ветвления, возникающими из пазушных боковых почек, а «Ивановы побеги» образуются из верхушечных (у моноподиально-нарастающих видов) или верхних боковых, или псевдотерминальных почек (у симподиально-нарастающих видов). Летние побеги липы (*Tilia cordata* L.), возникающие из сформированной псевдотерминальной почки и образующие симподиальную систему элементарных побегов в течение сезона, А.А. Чистякова (1978) рассматривает как «Ивановы побеги». Побеги повторного роста, возникающие моноподиально, представляют собой «скрытые Ивановы побеги», по терминологии H.L. Spath (1912).

Квантированность роста годичных побегов видов широколиственных деревьев некоторые авторы рассматривают как проявление былого ритма развития предковых форм прошлых геологических эпох (Timm, 1915; Серебряков, 1952; Грудзинская, 1959).

Обычно генеративные побеги рассматривают в контексте более широкого понятия – годичный побег (Серебряков, 1952; Troll, 1964). Но при формировании сильно разветвленного соцветия их можно рассматривать как побеги обогащения (Арсеньева, 1979; Путиванова, 2008). В.Н. Голубев (1973) называет генеративными побегами и монокарпические побеги, которые имеют разную цикличность развития. Кроме того, сразу опадающие после цветения и плодоношения генеративные побеги, как у видов рода *Salix*, иногда приравнивают к пазушным соцветиям (Кузнецова, 1991; Мазуренко, Хохряков, 1991), и по этим причинам, по мнению М.В. Костиной (2009), не рассматривают их в ранге единиц конструкции.

В современное определение генеративного побега М.В. Костина (2009) ввела критерий ритмологического развития: «Генеративный побег – единица конструкции или модуль, который развивается из почки возобновления за один квант роста и которая включает, помимо стебля, листьев и почек, еще и цветки». По мнению М.В. Костиной (2009), генеративные побеги необходимо рассматривать в составе побеговых систем, они образуются в результате силлептического ветвления (т.е. когда боковые побеги формируются с одновременным ростом материнского побега).

Побег, который живет несколько лет и состоит из нескольких приростов, называется многолетним или сложным (Голубев, 1973). Сложные побеги с резко различающимися приростами по длине междоузлий М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков (1977) называют гетерогенными, в отличие от гомогенных (сложных побегов с более или менее одинаковыми приростами).

За счет нарастания происходит рост ствола в высоту, а за счет ветвления и нарастания побегов создается крона (Roloff, 1986, 1989 а, б; Мазуренко, Хохряков, 1991). В результате ветвления формируются системы побегов (Серебряков, 1948). На основе литературных данных (Spath, 1912; Грудзинская, 1960; Михалевская, 1995, 2002 а, б; Михалевская, Костина, 1997) установлено, что многим видам древесных растений свойственно силлептическое ветвление вегетативных побегов. Исследования М.В. Костиной (2009) показали, что образование вегетативных

силлептических побегов происходит двумя путями: акропетально и базипетально. В первом случае происходит α-силлепсис, в результате которого силлептические побеги сначала возникают в нижней части материнского побега, при этом верхушечная меристема материнского побега сохраняет способность к моноподиальному нарастанию. Во втором случае происходит β-силлепсис, при этом рост материнского побега еще некоторое время продолжается за счет деятельности вставочных меристем (у *Prunus pensylvanica, Acer ginnala*).

Классификации вегетативных побегов основаны: на длине междоузлий (Любименко, 1900; Dode, 1905; Warming, 1918; Закржевский, Коровин, 1935; Серебряков, 1949; Голубев, 1959, 1973, 1974; Кудряшов, Барыкина, 1970; Нухимовский, 1971; Серебрякова, 1977; Maillette; 1982; Паутов, 1984 и др.); на выполняемых функциях (Нечаева, 1973); на направлении роста (Зайцев, 1959; Мастинская, 1971; Голубев, 1973; Серебрякова, 1977); на рядах сравнимых и взаимоисключающих признаков (Нухимовский, 1969; 1970, 1971, 1974 а, б; 1980); на длине междоузлий, возрасте элементов и наличии бокового ветвления (Бобровский, Бобровская, 1991).

Классификации генеративных побегов древесных растений основаны на степени их специализации (Серебряков, 1949); степени отмирания (Булыгин, 1965); на характере развития верхней части (Нухимовский, 1970); на сохранении или потере верхушечной меристемы способности к дальнейшему нарастанию после образования цветков (Костина, 2004; 2005; 2006; 2009).

Комплексная классификация побегов древесных растений предложена М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым (1976), она охватывает все разнообразие побегов древесных растений и включает 6 типов: 1 – первичные побеги, 2 – побеги ветвления, 3 – побеги формирования, 4 – побеги дополнения, 5 – скрытые побеги, 6 – эфемерные побеги. По мнению М.Т. Мазуренко (1986), жизненная форма растения зависит, прежде всего, от того, какую роль выполняют системы побегов, из которых она построена. У деревьев главная роль в течение всего онтогенеза принадлежит системе первичного побега, системы побега формирования

появляются только в конце онтогенеза как результат старения и, как и системы побегов дополнения, играют лишь дополнительную роль.

У геоксильных кустарников, которые имеют зону кущения на уровне почвы и ниже, главная роль при их становлении принадлежит побегу формирования. Собственно кустарниковая форма роста представляет собой совокупность систем побегов формирования в пространстве и смену этих систем во времени (Мазуренко, Хохряков, 1977).

Главная роль в формировании подземной структуры кустарников принадлежит ксилоризомам (термин предложен Т.Г. Дервиз-Соколовой, 1966). В начале роста они столоновидны. Это специализированные многолетние, одревесневающие побеги, возникающие из спящих почек, которые находятся на базальных частях подземно или надземно расположенных стволиков. Ксилоризомы – это побеги формирования. Также как и надземные побеги, они бывают гомогенными и гетерогенными.

В заключение этого параграфа мы приводим краткий обзор классификаций вегетативных и генеративных побегов рода *Salix*.

Классификацию вегетативных побегов, основанную на изменении формы и размеров почек по длине побегов у ив, предложил А.К.Скворцов (1968). По этой классификации побеги делятся на три типа: 1 тип «*alba*», 2 тип «*arctica*», 3 тип «*caprea*». 1 тип «*alba*» – по форме все почки на побеге одинаковы или их форма меняется незначительно. Генеративные и вегетативные почки по внешнему виду неотличимы, но наиболее крупные почки – с 3 по 7 от вершины побега. Этот тип в нашей флоре свойствен преимущественно поздноцветущим видам с вегетативно-генеративными побегами (например, *S. alba, S. euxina, S. pentandra).* 2 тип побегов – тип «*arctica*» – характеризуется тем, что самые верхние генеративные почки побега с 1 по 3 крупные и имеют одинаковую форму, а нижерасположенные вегетативные почки имеют более мелкие размеры. Этот тип свойствен главным образом арктическим видам. 3 тип побегов – тип «*caprea*» – имеет резко различные уже по внешнему виду, размерам, а часто и по форме генеративные и вегетативные почки. Генеративные почки находятся около верхушки побега, но

две самые верхние – вегетативные; кроме того вегетативные почки расположены в нижней части побега, а также по 1-2 вставлены между генеративными. Этот тип свойствен большинству раноцветущих видов лесной зоны (например, *S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. cinerea*).

Позднее Т.Г. Дервиз-Соколова (1974) на примере видов ив Чукотки выявила тесную связь типов годичных побегов с жизненными формами. Она выделила 3 типа вегетативных побегов: 1) тип «*alba*» характерен для аэроксильных кустарников; 2) тип «*arctica*» характерен для стланиковой формы роста; 3) тип «*caprea*» характерен для ив с жизненной формой кустарничка или травянистого многолетника. Выделенные варианты годичных вегетативных побегов отличаются числом междоузлий, размерами листьев и пазушных почек, наличием катафиллов и длиной отмирающей части побега (табл. 1).

Таблица 1 - Характерные признаки годичных вегетативных побегов ив по классификации Т.Г. Дервиз-Соколовой (1974)

Тип побега	Число узлов и листьев	Наличие катафиллов	Расположение наиболее крупных листьев на побеге	Число отмирающих метамеров верхушки	Расположение самых крупных пазушных почек на побеге
тип «*alba*»	10-15	Есть	В средней части побега	3-7	В средней части побега
тип «*arctica*»	5-8	Нет	В верхней части побега	2-3	В средней и верхней части побега
тип «*caprea*»	2-3 (5)	Есть	Все листья одинаковых размеров	1-2	Кроме самой нижней все почки одинаковых размеров

Наибольшее число отмирающих метамеров верхушки характерно для побегов первого типа. У них отмирающая верхушка побега содержит 3–7 зачаточных листьев в стадии готовности к явному росту, по терминологии Д.А. Сабинина (1963). Побеги второго типа не содержат катафиллов, отмирающая верхушка содержит 2–3 отмирающих зачаточных листа.

Третий тип годичного вегетативного побега Т.Г. Дервиз-Соколова (1974) называет неотеническим, так как он по своей морфологической структуре соответствует побегам кустарниковых ив на 3-5 году жизни (прегенеративный период), но в отличие от них, на неотенических побегах формируются пазушные генеративные почки.

Кроме годичных вегетативных побегов Т.Г. Дервиз-Соколовой (1974) было выделено также три типа генеративных побегов с олиственной нижней частью, но различной степенью развития пазушных почек. Так, у генеративных побегов 1 типа пазушные почки зачаточные, у 2 типа – крупные, в которых к концу лета заложены побеги с дифференцированными зачатками листьев, у 3 типа – полностью дифференцированные жизнеспособные. Связь типов генеративных побегов с жизненными формами менее четкая. Процесс сокращения числа листьев на вегетативных побегах в крайних условиях существования привел к увеличению числа листьев на генеративных побегах.

Корреляция во времени между развитием вегетативных и генеративных побегов у ив может быть разной. По этому признаку А.К. Скворцов (1968) выделил 4 типа генеративных побегов: 1) сережки ранние (amenta praecocia), 2) сережки почти ранние (amenta subpraecocia), 3) сережки одновременные (amenta coaetanea), 4) сережки поздние (amenta serotina). Эти типы соответствуют степени развития цветоносного побега, а также и типу почек; ранние сережки бывают сидячими или почти сидячими, с немногими катафиллами в основании, им соответствуют обычно почки 3 типа (тип «*caprea*»). Поздние сережки завершают собой более или менее развитый облиственный побег, им обычно соответствуют 1(тип «*alba*») или 2 (тип «*arctica*») типы почек.

Классификацию годичных побегов *S. nummularia*, основанную на таких признаках, как направление, продолжительность роста, длина годичного побега, число почек и листьев на нем, разработала О.Н. Минеева (1980). С учетом этих признаков побеги делятся на три группы:

1. Прямостоячий укороченный побег с 1-2 листьями, который растет непродолжительное время (14-17 дней).

2. Прямостоячий удлиненный побег до 3, 5 см, содержащий 2-5 листьев, который растет 24-26 дней.

3. Стелющийся побег до 9 см, который укореняется с помощью придаточных корней.

По мнению И.А. Гетманец (2011), первые две группы годичных побегов относятся к побегам ветвления, а третья группа относится к побегу формирования.

Классификация элементов кроны бореальных видов ив была разработана на примере *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* (Недосеко,1994). Эта классификация основана на трех признаках (Бобровская, Бобровский, 1991): на 1) длине междоузлий, 2) возрасте элементов, 3) наличии ветвления. При изучении побегов выяснилось, что в кронах этих видов присутствуют 8 основных вариантов побеговых элементов, среди которых преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (Недосеко, 1994).

М.В. Костина (2009) впервые разработала типологическую классификацию генеративных побегов древесных растений умеренной зоны, в том числе и у представителей рода *Salix* (на примере 14 видов). По мнению М.В. Костиной (2009), генеративные побеги ив относятся к крайне специализированным однолетним побегам, они не участвуют в формировании многолетней осевой системы. В зависимости от длины, наличия ветвления и олиственности среди генеративных побегов ив М.В. Костина (2012) выделяет 3 типа: 1) генеративные побеги длиной 2,5–4,5 см без листьев срединной формации (*S. caprea*); 2) генеративные побеги длиной до 8 см, содержащие листья срединной формации (*S. fragilis, S. pentandra*); 3) ветвящиеся олиственные генеративные побеги длиной от 6 до 35 см (*S. exigua* Nuttall., секция *Longifolia*). Из них М.В. Костиной у ив, распространенных на территории России выделено 2 типа сережек (1 и 2 типы).

Таким образом, анализируя работы по побеговой структуре видов ив, можно сказать, что они характеризуют только вегетативные (Скворцов, 1968, Минеева, 1980; Дервиз-Соколова, 1982; Полозова, 1990; Недосеко 1993 а) или только генеративные побеги (Скворцов, 1968; Дервиз-Соколова, 1974, Костина, 2009;

Гетманец, 2011). При этом генеративные побеги в составе побеговых систем представителей рода *Salix* рассматриваются как эфемерные, и им не придается никакого значения. Так как у некоторых бореальных видов ив двуэтапно-опадающие генеративные побеги и их нижняя вегетативная часть остается в составе генеративных модулей весь вегетативный сезон, а у *S. pentandra* вегетативно-генеративные побеги входят в состав кроны более продолжительное время (до весны), то по нашему мнению необходимо учитывать особенности соцветий и их встраивания в вегетативную сферу.

Все виды рода *Salix* – симподиальные деревья, кустарники и кустарнички, они обязательно и ежегодно (за исключением сеянцев 1–2 года) теряют верхушечную почку, которая может быть как генеративной, так и вегетативной; и постоянно возобновляются за счет боковых почек (Дервиз-Соколова, 1963; Скворцов, 1968). Акросимподиальный тип нарастания особей в роде *Salix* был изучен Т.Г. Дервиз-Соколовой (1963) на примере аркто-альпийских видов ив. Отшнуровывание отмерших верхушек побегов ив происходит в конце периода созревания семян: у высоких и низких кустарников отмирает от 30 до 46,7% верхних метамеров на побеге, у стланиковых кустарников – 37,5-40%, у травянистых многолетников – 50-66,6%. Симподиальное нарастание и связанный с ним вариант ветвления бореальных видов ив не изучено и требует уточнения.

2.2. Единицы конструкции древесных жизненных форм

По мнению М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова (1991), дерево в надземной сфере состоит из двух основных частей: ствола и кроны. Ствол – постоянная и важнейшая часть кроны, ее начало, выполняет функцию освоения воздушного пространства, механическую, проводящую, фотосинтезирующую и генеративную. По мере формирования кроны происходит отдаление от ствола части кроны, выполняющей ассимиляционно-генеративные функции, а также распространение механических функций от ствола к периферии. Генеративные побеги не всегда развиваются на периферии кроны. Они не столь остро нуждаются в свете и могут

развиваться и в глубине кроны, вплоть до самого ствола. Поэтому, по мнению М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова (1991), каулифлория не обязательно должна быть признаком примитивности, первичности (Corner, 1949), ею обладают и филогенетически наиболее молодые виды, относящиеся к семействам цезальпиниевых, мимозовых.

В литературных источниках нет единого подхода к определению понятия кроны. Так, по определению А.А. Федорова и др. (1962, 1979), крона – это сумма ветвей. По мнению М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова (1991, 2004), крона – неразрывное единство ствола и ветвей. Эти авторы считают, что крона состоит из ярусов, а ствол состоит из производных метамеров ярусов. По нашему мнению, крона – это совокупность ветвей различного порядка, отходящая от ствола. Это определение используется в данной работе для изучения структуры кроны ив.

Конструкцию кроны деревьев изучали многие авторы (Corner, 1949; Серебряков, 1962; Halle, Oldeman, 1970; Maillette, 1982; Runkel, Roloff, 1985; Klaus, 1986; Renphey, Powell, 1988; Bartak,1989; Lupke, 1989; Neuman, 1989; Barthelemy, 1991; Мазуренко, Хохряков, 1991; Fisher, 1992; Greenwood, 1995; Нухимовский, 1997; Barthelemy et al., 1997; Poetig, 2003; Barthlemy, Caraglio, 2007; Caraglio, Barthelemy, 2007;).

Крона дерева очень пластична, и важнейшей ее реакцией на изменение внешней среды является реитерация что, в частности, показано в работах A. Roloff (1989 а, б). Под этим явлением понимается процесс восстановления, дублирования всей архитектурной единицы или ее части за счет образования новых побегов, и наконец, системы ветвления в кроне, которое повторяется как типичное развитие кроны дерева (Oldeman, 1974). В основе реитерации лежат разные процессы. В частности, по данным М.В. Костиной (2015), у березы повислой реитерация происходит во время развития годичного побега, которое сопровождается силлептическим ветвлением; у клена ясенелистного реитерация происходит на основе пролептических побегов, образующихся из почек возобновления (Костина и др., 2016).

Изменение формы кроны древесных растений в ходе онтогенеза отмечали многие авторы (Чистякова, 1979; Недосеко, 1994; Антонова, Белова, 2009; Антонова, Фатьянова, 2009; Антонова, Шаровкина, 2012). При этом каждое онтогенетическое состояние характеризуется определенным набором побегов и побеговых систем, которые изменяют форму кроны растения.

Говоря о скелетных осях, некоторые авторы употребляют термин «ветвь» (Надежина, 1956), «скелетные оси» (Стешенко, 1956), «ростовые скелетные оси» (Барыкина, 1971), «скелетные ветви», «скелетные побеги», «скелетные сучья» (Шитт, 1952). М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков (1976) считают, что побег формирования становится скелетной осью, когда на нем развивается дочерняя генерация побегов формирования, то есть весь он не может стать скелетной осью, а лишь нижняя его часть до места, на котором образуются дочерние побеги формирования. Побег формирования может полностью стать скелетной осью, если он завершится верхушечной почкой (например, у смородины). М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков (1976) под скелетными осями понимают все многолетние ветви, а под главными скелетными осями – стволы, стволики и крупные сучья деревьев.

В представлении И.Г. Серебрякова (1964) у большинства кустарников в отличие от деревьев в ходе онтогенеза происходит смена основных скелетных осей. Однако в результате проведенных исследований А.А. Чистякова (1979) выявила, что в неблагоприятных экологических условиях у кустарников не происходит смены побеговых систем, и они образуют древовидную или стланиковую жизненную форму. В то же время многоствольные деревья, как и большинство кустарников, характеризуются сменой скелетных осей в ходе онтогенеза. При этом стволы деревьев имеют большие размеры и более долговечны, чем стволики кустарников (Крылов, 1984; Ревякина, 1988). Так, по данным М.П. Ревякиной (1988), жизненная форма аэроксильного кустарника у караганы древовидой (*Caragana arborescens* L.) совмещает признаки, характерные для кустарников – многоосность и для деревьев – большую длительность жизни осей и их постепенное нарастание с максимальной интенсивностью в третьем

десятилетии жизни. В то же время сменяющиеся поколения основных скелетных осей в ходе онтогенеза не являются отличительным признаком кустарников, так как у жизненной формы гипогеогенно-геоксильного кустарника и у жизненной формы деревце такой смены основных скелетных осей в ходе онтогенеза не происходит (Недосеко, 1993 а; 2014 а).

По мнению М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова (1977), скелетные оси кустарников, то есть их стволики, отличаются от скелетных осей (стволов) моноподиально-нарастающих деревьев не только меньшей продолжительностью жизни, но и более высокой степенью полимеризации побеговых систем. Если у моноподиально-нарастающих деревьев стволы образованы системой первичного побега, то стволики кустарников построены частями систем побегов формирования, то есть они не могут быть гомологами первых. Стволики кустарников – сложные стволики, похожие на стволы деревьев лишь внешне, поэтому они называются сложные или составные главные скелетные оси (Серебряков, 1962; Мазуренко, Хохряков, 1977). У симподиально-нарастающих деревьев, как и у кустарников, формируется сложная составная ось.

В литературе единицы конструкции тела растения называют структурно-биологическими (Гатцук, 1974, 1994, Gatsuk, 1975), метамерами (Шафранова, 1981), модулями (Prévost, 1967, 1978; Hallé, 1986; Савиных, 2000, 2004). Общие свойства этих единиц: физическая непрерывность, повторяемость в пространстве и во времени (Шафранова, Гатцук, 1994; Гетманец, 2008).

Модульная организация строения тела растений – предмет изучения сравнительно молодой науки – биоморфологии. Понятие «биоморфология» трактуется достаточно широко (Кирпотин, 1999; Жмылев и др., 2005), и на его основе выделено несколько направлений исследований. Н.А. Гашева (2012) определила направление, которое относится непосредственно к изучению структуры побеговых модулей и количественной оценке конструкции растения. Для обозначения этого направления она предложила термин – *морфоструктурная биоморфология* – структурно-морфологическое изучение системы побеговых модулей растения, то есть определение положения,

происхождения, соотношения модулей в побеговой системе и выяснение количественных закономерностей изменчивости размеров и формы ее элементов. Эти задачи впервые были поставлены в работах И.Г. Серебрякова (1949, 1952, 1955) и в дальнейшем были разработаны его последователями (Гатцук, 1974, 1994; Марфенин, 1993, 1999, 2008; Нотов, 1999, 2004, 2008; Савиных, 2000, 2002, 2008).

Терминология биоморфологии находится в стадии совершенствования, поэтому разные исследователи используют свой «язык», иногда применяя заимствованную терминологию без ссылок на автора, иногда один термин у разных авторов понимается различно и т.д. Для древесных растений крайне слабо разработана система терминов и понятий, характеризующих строение групп побегов и кроны в целом, разнобой терминологии часто создает большие трудности осмысления текста (Мазуренко, Хохряков, 2004; Антонова, Белова, 2009).

Отечественные авторы в своих работах до семидесятых годов XX-го века особенно часто использовали термин «метамер» (Первухина, 1970; Гатцук, 1974, 1994; Мазуренко, Хохряков, 1977; 1991; Шафранова, 1980, 1981, 1990; Хохряков, 1981; Хохряков, Мазуренко, 1991; Шафранова, Гатцук, 1994). В связи с введением понятия «модуль» (Prevost, 1967) в конце XX -го века активное развитие получило направление биоморфологии по изучению модульной организации растений. Итогом этого изучения стало учение об архитектурных моделях (Halle, Oldeman, 1970; Halle et al., 1978). С конца XX века в работах отечественных авторов чаще используется термин «модуль», поскольку это понятие кроме структурных особенностей включает ритмичность и периодичность образования структурных элементов тела растения. И.С. Антонова, Н.Г. Лагунова (1999) считают невозможным применение модуля к термину метамер по двум причинам: 1) метамер не имеет четких границ, так как проводящие пучки листового следа часто входят в стелу не в узле своего метамера, а через одно-два междоузлия; 2) лист и междоузлие являются частью одного побега, а почка – зачатком следующего. Поэтому, по мнению И.С. Антоновой и Н.Г. Лагуновой (1999), минимальной

единицей модульной организации тела цветкового растения, на которой основана иерархическая система структур его вегетативного тела, является побег. По нашему мнению, побег имеет метамерное (модульное строение), так как на его протяжении повторяются метамеры, имеющие одинаковую структуру: узел, от которого отходят лист и пазушная почка, а также нижележащее междоузлие; поэтому отделять пазушную почку из состава метамера нельзя.

Н.А. Гашева (2012) дает следующие определения понятий: метамер – элемент в конструкционной системе растения, подобный множеству других таких элементов, повторяющихся на протяжении тела растения (например, лист, междоузлие, почка); модуль – относительно обособленная система элементов, из множества которых построено тело растения (например, побег, многолетняя система побегов, прирост, фитомер). Данные определения не имеют качественных отличий, различаясь только степенью полимеризации структурных единиц (единица или система единиц), которые повторяются на протяжении тела растения.

В широком смысле термины «метамер» и «модуль» можно рассматривать как повторяющиеся элементы структуры растения разного уровня (Жмылев и др., 2005). Кроме того, они имеют генетически предопределенную последовательность заложения и строение. Элементарный модуль – элементарный метамер (термин: Барыкина и Гуленкова 1983) – часть побега, состоящая из листа с пазушной почкой и междоузлия. По нашему мнению понятия «модуль» и «метамер» – синонимы относительно наименьшей неделимой части тела растения, но если рассматривать более крупные побеговые структуры, то правильнее говорить о модулях (простых и сложных), имеющих метамерное строение.

Исследования Н.П. Савиных (1999; 2000; 2002 а, б; 2003, 2004) показали, что для характеристики жизненных форм наиболее значимы три типа модулей: элементарный, универсальный и основной. Элементарный модуль, элементарный метамер закладывается в течение одного пластохрона. Универсальный модуль – одноосный побег, состоящий из элементарных модулей. Основной модуль

состоит из универсальных (или их частей) и повторяется в конструкции генеративных особей. Совокупность основных модулей определяет тип жизненной формы. В связи с этим многолетнее растение можно считать мультимодульным (состоящим из нескольких основных модулей) (Поливариантность развития..., 2006). Основной модуль для многоствольных деревьев – крона (Антонова, Лагунова, 1999; Савиных, 2004; Антонова, Шаровкина, 2012), для одноствольного дерева – ветвь от ствола (Антонова, Лагунова, 1999), для кустарников – система побега формирования (Мазуренко, Хохряков, 1976). Последовательность заложения модулей и их строение генетически предопределены.

Модульную организацию древесных растений изучали многие авторы (Prevost, 1967; Смирнова, 1969, 1970; Голубев, 1973, 1974; Oldeman, 1974; Gatsuk, 1975; Гатцук,1974, 1994; Юрцев, 1976; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991, 2004; Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978; Шафранова, 1978, 1980, 1981, 1990, 1994; Gatsuk, Shafranova, 1985; Millet et al., 1998 Антонова, Азова, 1999; Антонова, Николаев, 2004; Савиных, 2004, 2008; Гетманец, 2006; 2009, 2011; Мазуренко, 2008; Костина, 2008; Шаровкина, 2013).

Система структурно-биологических единиц Л.Е. Гатцук (1974, 1994, Gatsuk, 1975) включает 12 модулей разных рангов: 1) элементарный метамер, состоящий из узла, листа, пазушной почки и междоузлия; 2) элементарный побег – возникает за один период видимого роста; 3) одноосный побег (моноподиальный побег); 4) многолетний моноподиальный одноосный побег; 5) система побегов оси одного видимого порядка; 6) система побегов регулярного роста; 7) укореняющаяся надземная часть основной скелетной оси; 8) первичный парциальный куст; 9) обособленный побеговый комплекс; 10) побеговая подсистема растительного организма – совокупность всех его побегов; 11) все части растительного организма (и побеговая, и корневая системы); 12) генета (термин D. Harper, 1977). Конструкция жизненных форм растений может быть собрана из целого числа этих модулей. Данная система дает возможность сравнения растений различных

жизненных форм и выявления общих черт их конструкции (Шафранова и др., 2009).

В работах некоторых авторов показано, что у большинства растений соцветия встраиваются в многолетнюю побеговую систему, определяя тем самым своеобразие конструкции. В связи с этим соцветия стали изучать как часть побеговой системы растения (Troll, 1964, 1969; Васильев с соавт., 1978; Кузнецова, 1991, 1992; Хохряков, 1994, 1995; Костина, 2009).

Роль и место генеративных побегов в общей конструкции кроны древесных покрытосеменных растений исследовала М.В. Костина (2009). В ее работах приведено описание крон с учетом строения генеративных побегов. На примере *Acer nigundo* и *Fraxinus pennsylvanica* выявлен половой диморфизм в строении кроны. Установлено, что кроны женских растений более разреженны и по сравнению с ними в кронах мужских растений развивается больше укороченных вегетативных побегов. По мнению М.В. Костиной (2009), гендерные отличия крон определяются продолжительностью развития и различием в строении генеративных побегов женских и мужских особей. Половой диморфизм кроны видов ив не изучен.

М.В. Костиной (2008, 2009) установлено, что виды разных систематических групп, характеризующиеся сходными генеративными побегами, имеют в структуре крон ряд общих признаков.

Учитывая ритмологический аспект формирования побегов М.В. Костина (2008) выделяет 3 уровня сложности модулей: 1) модули низшего уровня – вегетативные и генеративные побеги, формирующиеся из почек возобновления за один цикл роста; 2) модули второго уровня – модули, формирующиеся за один вегетативный период; 3) модули третьего уровня – многолетние системы побегов, которые делятся на два подуровня: а) многолетние системы побегов, формирующиеся из почек регулярного возобновления (каталепсис), б) многолетние побеговые системы, формирующиеся из спящих почек (гипнолепсис). По мнению М.В. Костиной (2008), на основе каталепсиса построена «архитектурная» модель, а на основе гипнолепсиса происходит

восстановление той или иной части «архитектурной» модели, отмирающей в результате старения или повреждений.

Модульную организацию ив секции *Incubaceae* исследовала И.А. Гетманец (1999). Она выделила метамеры четырех рангов: 1) элементарный метамер, состоящий из узла, пазушной почки, кроющего листа и нижележащего междоузлия; 2) годичный одноосный побег (побег нарастания); 3) многолетний многоосный побеговый комплекс, нижняя часть которого укореняется с помощью придаточных корней; 4) система многолетних многоосных побеговых комплексов, соединенных надземными и подземными ксилоризомами.

Структурная единица побегового тела кустарниковых и кустарничковых ив – годичный побег. И.А. Гетманец (1998; 2011) выделяет 6 видов годичного побега: главный побег, побег формирования, побег нарастания, побег ветвления, регенеративный побег, генеративный побег.

Дальнейшие исследования И.А. Гетманец (2006) на примере модельных экземпляров более 30 видов р. *Salix* позволилией выделить 2 типа модулей: 1) годичный одноосный побег (развивается из почки регулярного возобновления) и 2) комплекс сохраняющегося одноосного побега, который формируется в ходе акросимподиального нарастания одноосного побега за счет ветвления. В строении годичного одноосного побега выделяются зоны нарастания, генеративных почек и резервная. По мнению И.А. Гетманец (2006), зона нарастания годичного побега состоит из двух сближенных метамеров (длина междоузлия не более 0,5 см). Ежегодное одновременное развертывание двух почек сближенных узлов формирует трехосный побеговый комплекс (двулетнюю побеговую систему по И.С. Антоновой, 2004) – многолетнюю систему побега нарастания более высоких порядков, а в конечном итоге крону дерева, кустарника и кустарничка.

В пределах системы побега нарастания (комплекс сохраняющегося одноосного побега) И.А. Гетманец (2006) выделяет три временных разнофункциональных модуля – ритмологический, дополнительный и базовый. К ритмологическому модулю относится однолетний узкоспециализированный генеративный побег, возникающий на двулетней системе побега нарастания. Его

функция исключительно репродуктивная и связана с семенным воспроизведением. После цветения и плодоношения он полностью отмирает и не вносит изменений в многолетнюю конструкцию биоморф ив. Дополнительный модуль – побег дополнения (Мазуренко, Хохряков, 1977), развивается из спящих почек резервной зоны системы побега нарастания, покоящихся более 1 года, и дополняет крону. Он увеличивает ассимилирующую поверхность деревьев или кустарников. Базовый модуль определяет общий габитуальный облик биоморф. Это многолетний многоосный побеговый комплекс, базальная часть которого укореняется с помощью придаточных корней. Он представляет собой ствол или стволик, содержит большой запас спящих почек с длительным периодом покоя. Совокупность универсального и базового модулей в конечном итоге определяет тип биоморфы (Гетманец, 2006).

В своей работе И.А. Гетманец (2011) использует классификацию Н.П. Савиных (2000) и описывает у ив три типа модулей: элементарный, универсальный, основной. Элементарные модули входят в состав годичного побега и их совокупность образует универсальный модуль (годичный побег). По мнению И.А. Гетманец (2011), именно на основе универсального модуля нарастания у кустарниковых и кустарничковых жизненных форм ив формируется два универсальных модуля (трехосная система), а у жизненных форм деревьев ив кроме этого иногда формируется один универсальный модуль (двухосная система). Выделенные системы соответствуют системам типа «вилки» и «сучка», по Л.М. Шафрановой (1981), и обязательно входят в состав основного модуля.

В качестве основной структурной единицы ив И.А. Гетманец (1998, 2011) рассматривает двулетнюю побеговую систему, которая соответствует элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И.С. Антоновой (2006) в кроне деревьев. В состав двулетней побеговой системы (трехосной системы) входят побеги последнего года вегетации и побег предыдущего года. По нашему мнению, основной структурной единицей у ив правильнее считать трехлетнюю побеговую систему (ТПС), которая состоит из трехлетнего, двулетнего (одного или нескольких) и годичных побегов (Гашева, 2012; Недосеко, 2014 б, в; 2015 б,

2016 а, б; Недосеко, Викторов, 2016, 2017 а, б). В трехлетних побеговых модулях по сравнению с двулетними можно более подробно проанализировать дальнейшую судьбу побегов нарастания, так как конструктивные признаки определяются более долговечными осевыми органами растения (Мазуренко, Хохряков, 2004). По мнению Н.А. Гашевой (2012), трехлетнюю побеговую систему, как четырех- и пятилетние системы можно рассматривать как «типичную ветвь», характеризующую особь. Использование у ив более взрослых побеговых систем (4-, 5-летних) достаточно проблематично из-за выраженной ломкости ветвей. Поэтому ТПС – конструктивная единица, которая хорошо выделяется в кроне всех изученных видов и позволяет выявить многие особенности организации побеговых систем: особенности нарастания и ветвления, расположения вегетативных и генеративных побегов, последствия внутрипочечного ветвления, степень отмирания элементов побеговой системы и связанную с этим показателем динамику пробуждения спящих почек. Данное положение не идет в разрез с традиционным подходом, а дополняет его, т.к. по мнению И.С. Антоновой (2014), при градации элементов описания крон древесных растений необходимо учитывать подуровень эпсиона – результат многолетнего развития двулетних побеговых систем.

Учитывая это положение, в данной работе мы выделяем следующие модули: 1 метамер, 2 – одноосный побег, 3 – трехлетняя побеговая система (архитектурный модуль), 4 – ветвь от ствола, 5 – крона в целом.

2.3. Архитектурные модели древесных растений

В последнее время в морфологии растений усилилось изучение надземных и подземных органов древесных растений на основе концепции «архитектурных моделей», предложенной и развиваемой F. Halle с соавторами (Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975; Tomlinson, 1978). «Архитектурная модель» – результат деятельности верхушечной и интеркалярных меристем, пазушных почек и особенностей ветвления. У тропических древесных растений специфическое

выражение этой модели называется архитектурной единицей (Barthelemy, Caraglio, 2007). Архитектурная единица многократно повторяется в ходе онтогенеза кроны, благодаря генетической программе вида, в результате чего формируются все типы и системы побегов, свойственные виду. Различие между архитектурными единицами состоит в различном числе типов осей (Barthelemy, Caraglio, 2007), отличающихся строением и выполняемой функцией (структурные фотосинтетические и короткие репродуктивные). Изучение архитектурной единицы представляет собой очень трудоемкую задачу. Она подразумевает выявление всех категорий осей, образовавшихся в результате соподчиненного развития, их взаимного расположения, длительности существования, последовательности появления и отмирания. В основе формирования архитектурной единицы дерева лежит скелетная ось – ствол и последовательно образующиеся на нем боковые оси. Для того чтобы описать архитектурную единицу, надо выявить не только качественные, но и количественные характеристики осей, а также показать их развитие. Учитывая, что у деревьев ветвление может достигать 8–9 порядков, то полностью описать архитектурную единицу очень сложно. Поэтому для характеристики кроны изучают особенности формирования наиболее мощных скелетных осей: ствола и отходящих от него самых мощных ветвей. Именно эти признаки, по М.Т. Мазуренко (2008), определяют конструкцию дерева.

По F. Halle, R. Oldeman (1970), понятие «архитектурная модель» у древесных растений складывается из трех архитектурных признаков: 1) длительности функционирования меристемы, 2) ее универсальности и специализации, 3) характера нарастания систем побегов (моноподильный или симподиальный). Именно на основе этих признаков выделены две категории деревьев: неразветвленные и разветвленные.

Исходя из концепции «архитектурных моделей» (Halle, Oldeman,1970) и «моделей побегообразования» (Серебрякова, 1981), М.В. Буланая (1989) выделила у черемухи обыкновенной (*Padus racemosa*) две архитектурные модели, отличающиеся друг от друга направлением роста скелетных осей второго и

последующего порядков. В различных эколого-ценотических условиях габитус черемухи обыкновенной может сильно изменяться, но основная архитектурная модель сохраняется как наследственный и генетически обусловленный признак вида (Буланая, 1989).

Многие исследователи (Антонова, Азова, 1999; Федорова, 2003; Тимонин, 2007; Костина, 2009) отмечают, что применить концепцию архитектурных моделей, предложенную F. Halle с соавторами (Halle, Oldemann, 1970; Halle, 1975; Halle et al., 1978), к деревьям и кустарникам умеренной зоны невозможно. По мнению М.В. Костиной (2009), это связано с недостатками самой концепции, различиями в структуре и развитии древесных тропических растений и растений умеренной зоны. Авторы концепции архитектурных моделей с разных позиций подходят к описанию деревьев с малым и большим порядком ветвления. В частности, у сильноветвящихся деревьев, к которым относится большинство древесных растений умеренной зоны (архитектурные модели Rauh и Troll) при анализе строения осей видимых порядков ветвления не учитывают положение соцветий. Кроме того, в отличие от тропических деревьев, деревья умеренной зоны имеют длительный период сезонного покоя, благодаря чему в конструкции их побегового тела резко снижается доля участия силлептических и особенно пролептических побегов (Костина, 2009).

Исследования М.В. Костиной (2009) показали, что конструкция побегового тела древесных растений умеренной зоны обусловливается не только строением вегетативной сферы, но и строением и положением в кроне генеративных побегов. По нашему мнению, использование концепции «архитектурных моделей» применительно к древесным растениям умеренной зоны вполне возможно. Но при этом нужно учитывать, что данная концепция создавалась для деревьев, растущих в тропических условиях, и применительно к растениям умеренной зоны необходимо делать поправки на отклонения от оптимума. Мы опирались на работы F. Halle с соавторами (1978) и при создании архитектурных модулей в роде *Salix* использовали признаки, разработанные в концепции «архитектурных моделей»: способ нарастания осей и положение соцветий.

Генеративные побеги древесных растений умеренной зоны имеют разную степень участия в построении конструкции кроны. На основании этого признака М.В. Костина (2009) выделяет 5 архитектурных групп:

1. Архитектурные модели 1-й группы, в состав многолетней системы которых включены генеративные побеги (*Spiraea alba, S. japonica, Rosa rugosa*).

2. Архитектурные модели 2-й группы, в состав многолетней системы которых включены помимо вегетативных побегов и генеративные побеги симподиального типа (виды р. *Aralia, Catalpa*).

3. Архитектурные модели 3-й группы имеют виды, у которых генеративные побеги симподиального типа принимают существенное участие в формировании осей только 3 и последующих порядков ветвления (виды р. *Malus, Pyrus, Sorbus, Betula, Alnus, Weicela, Viburnum, Ribes, Berberis)*.

4. Архитектурные модели 4-й группы имеют виды с генеративными побегами моноподиального типа (виды р. *Quercus, Tilia, Frangula, Lonicera, Eonymus)*.

5. Архитектурные модели 5-й группы имеют виды, в составе многолетней системы которых генеративные побеги не принимают участия (виды р. *Prunus, Ulmus, Salix, Populus* и др.).

По мнению М.В. Костиной (2009), последние три группы архитектурных моделей характерны для большинства древесных растений умеренной зоны.

И.А. Гетманец (2011) исследовала ивы секции *Incubaceae* и проанализировала их сходство с «архитектурными моделями» тропических деревьев. По ее мнению, двулетний трехосный побеговый комплекс генетически предопределен и именно на его основе построена «архитектурная модель», которая наиболее близка к модели Leeuwenberg (Halle, 1975). Но эта «архитектурная модель» не подходит для бореальных видов ив по нескольким причинам (Недосеко, 2015 б; Недосеко, Викторов, 2016). 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 трехосных побеговых систем (в понимании И.А. Гетманец,

2011), а также четырехосных и более; 3) в имеющейся олиственной 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, архитектурный модуль бореальных видов ив основан на трехлетней побеговой системе и учитывает вариант ветвления, размер зоны отмирания вегетативных побегов, долговечность вегетативных частей генеративных побегов (Недосеко, 2015 б; 2016 а, б; Недосеко, Викторов, 2016, 2017 а, б). Это положение используется в данной работе для создания архитектурных модулей в роде *Salix*.

Трехлетние побеговые системы (ТПС) наиболее информативны в плане архитектоники (в них не так сильно выражено обламывание ветвей, чем в 4-летних и более взрослых), и в то же время в них, по сравнению с двулетними побеговыми системами, можно наблюдать сколько побегов нарастания входит в модульную конструкцию. Такая ветвь отражает «архитектурную модель» вида (Гашева, 2012). По нашему мнению ТПС – архитектурный модуль.

Методику структурного изучения побеговых модулей рода *Salix* предложила Н.А. Гашева (2012). В основе этой методики использован новый признак – совокупность элементов побега, которая выражается морфоструктурной формулой. Нужно отметить, что эта методика достаточно трудоемка, так как обозначения однолетних (AnSh), двулетних (PrSh), трехлетних (DerAx) и многолетних (GenAx) побегов достаточно сложны в написании. Кроме того, для полной характеристики побеговых модулей необходимо написание двух морфоструктурных формул: образца (отражает число и возраст побегов) и модуля (отражает положение одного из побегов на узле предыдущего модуля). Поэтому методика изучения структуры вегетативных модулей рода *Salix*, разработанная Н.А. Гашевой (2012), – электронная база «Морфоструктура» – достаточно трудоемка и может быть использована при анализе небольшого числа побеговых систем. Использовать данную методику при обработке нескольких сотен побегов и побеговых систем достаточно проблематично.

Кроме того, при изучении архитектоники видов *Salix* не исследованы гендерные отличия, хотя при изучении влияния экологических условий на их популяции такие отличия выявлены. Так, исследования популяций *S. cinerea* (Злобин, 2009) показали, что в оптимальных условиях преобладают женские особи (56,7%), а на сухих почвах увеличивается численность мужских особей – до 59,2%. По мнению Ю.А. Злобина (2009), мужские особи более адаптированы к произрастанию в неоптимальных условиях и обладают более низкой репродукцией, в связи с чем обладают структурами, отличными от женских особей.

С учетом вышеизложенного нами разработана новая методика. Она позволяет изучить архитектурные модули женских и мужских особей, их строение в зависимости от условий освещения внутри кроны. Разработанная автором методика применена в этой работе.

ГЛАВА III. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили многолетние исследования автора бореальных видов ив Нижегородской, Владимирской, Московской областей (Недосеко, 1993 а, б, в; 1994; 1997; 1999; 2000 а, б; 2001; 2005; 2007 а, б, в, г; 2008 а, б, в, г, д; 2009 а, б, в, г; 2010, 2012 а, б; 2014 а, б, в; 2015 а, б; 2016 а, б; Недосеко, Трифонова, 2008; Недосеко, Викторов, 2016, 2017 а, б). Наряду с собственными материалами по ивам (около 1000 образцов) просмотрены фонды ив кафедры ботаники Института биологии и химии МПГУ, ботанического сада и кафедры ботаники ННГУ им. Н.И. Лобачевского.

В работе представлены авторские рисунки для каждого изученного вида, взятые из монографий «Ивы Нижегородской области» (Недосеко, 2010), «Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы» (Недосеко, 2014 а), «Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*» (Недосеко, 2015 а).

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

Карты ареалов изученных видов ив построены по данным А.К. Скворцова (1968).

3.1. Характеристика физико-географических условий района исследования

Полевые исследования проводились в течение 1990-2017 г. на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей (рис. 5). Районы исследований относятся к Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразиатской таежной (хвойно-лесной) области и характеризуются умеренно-континентальным климатом (Растительность Европейской части СССР, 1980).

На территории Московской области полевые исследования проведены в Западной части Подмосковья (окрестности поселка Павловская Слобода, Истринский район). В соответствии со схемой физико-географического районирования Московской области (Атлас Московской области, 1976) к Западному Подмосковью относится часть территории, которую авторы этой схемы называют Верейско-Звенигородской наклонной равниной. В целом, преобладает волнисто-моренный рельеф с относительно слабым эррозионным расчленением поверхности (Леса Западного Подмосковья, 1982). Территория Западного Подмосковья целиком относится к подзоне широколиственно-хвойных лесов.



Рисунок 5 - Районы исследования
Условные обозначения: красной линией показана граница Московской, Владимирской и Нижегородской областей, точками – областные центры

Для умеренно-континентального климата Подмосковья характерно теплое лето и продолжительная холодная пасмурная зима с устойчивым снежным покровом. Среднеянварская температура -11°С, среднеиюльская +17,5°С. Наиболее холодный период – начало и вторая половина февраля. Западное Подмосковье относится к зоне достаточного увлажнения. Средняя годовая сумма осадков составляет 550-600 мм (Леса Западного Подмосковья, 1982). В году в

среднем наблюдается 173 дня с осадками (Никитин, 1961), из которых в виде дождя выпадает 2/3 осадков, причем наибольшее их количество приходится на теплое время года (апрель-сентябрь) с максимумом в июле. Для климата Московской области характерны возвраты холодов весной (иногда до 12 июня) и ранние морозы осенью. Сезон с положительными температурами в среднем длится 206-216 дней; безморозный период 120-140 дней (Агроклиматический справочник, 1967), продолжительность вегетационного периода 172 дня (Цепляев, 1961).

В Подмосковье преобладают дерново-подзолистые почвы различного механического состава, с невысоким естественным плодородием (БСЭ, Т.17). Общая «умеренность» климата Западного Подмосковья позволяет расти здесь значительному числу видов растений, в том числе и древесных – как хвойных, так и широколиственных (Быков, 1953; Леса Западного Подмосковья, 1982).

Владимирская область расположена в центре Европейской части России, в междуречье Волги и Оки. Граничит на западе и юго-западе с Московской областью, на востоке – с Нижегородской.

Во Владимирской области полевые исследования проводились на территории районов: Вязниковского (окресности пос. Никологоры, с. Сергиевы Горки), Гороховецкого (пойма р. Оки в окрестностях с. Алешунино, окрестности с. Фоминки), Гусь-Хрустального (окрестности п. Золотково, пойма р. Колпь около с. Купреево), Ковровского (пойма р. Клязьма в районе г. Ковров, окрестности с. Иваново, п. Крутово), Меленковского (пойма реки Оки около с. Горы, окрестности с. Войново, пойма реки Унжи около с. Данилово).

Рельеф области – равнинно-холмистый, представлен ледниковыми и карстовыми формами. Ледниковые формы рельефа представлены моренными холмами (они сложены песком, суглинками, галькой, гравием, валунами) и зандровыми песчаными равнинами (География Владимирской области, 2009). В местах распространения известняков представлены карстовые формы рельефа (ложбины, воронки, ряд озерных котловин). В связи с увеличивающейся хозяйственной деятельностью формируются антропогенные формы рельефа:

карьеры, котлованы, ямы, насыпи и др. (География Владимирской области, 2009).

Владимирская область расположена в подзоне смешанных, елово-широколиственных лесов. В области преобладают подзолистые и дерново-подзолистые почвы, которые занимают более 67% ее территории. Наиболее ценными являются богатые перегноем серые лесные почвы, занимающие 18% площади области. Из других почв представлены аллювиальные и болотные (География Владимирской области, 2009).

Владимирская область в Центральной России выделяется высокой лесистостью, леса занимают 55% ее территории.

Климат Владимирской области характеризуется теплым летом, мягкой зимой и ярко выраженными переходными сезонами. Среднеиюльская температура +18˚С, среднеянварская температура -11˚ С (на северо-западе области) и -12˚С (на юго-востоке). Среднегодовое количество осадков 610 мм, причем максимум осадков в виде дождя приходится на лето. Средняя продолжительность безморозного периода 151 день. Продолжительность периода со среднесуточной температурой ниже 0˚С – 137 дней.

Континентальность климата увеличивается с северо-запада на юго-восток, при этом климатические различия на территории области невелики. Погода в области, из-за того что она расположена на огромной открытой равнине, куда приходят разные воздушные массы, отличается неустойчивостью.

На территории Нижегородской области полевые исследования проводились в районах: Арзамасском (Пустынский заказник, окрестности г. Арзамаса, д. Балахониха, с. Кирилловка, д. Ковакса, с. Кожино, д. Марьевка, д. Меньшиково, д. Пиявочное, д. Поляна, с. Пошатово, д. Саблуково, д. Чуварлейка), Борском (окрестности д. Горелово), Вадском (окрестности с. Лопатино, с. Троицкое-1), Выксунском (окрестности п. Дружба), Дальнеконстантиновском (окрестности с. Криуша, Дзержинском (окрестности д. Пыра), Лысковском (прирусловые валы, пойма р. Волги в окрестностях д. Юркино), Пильненском (берега р. Пьяна в окрестностях с. Ожгибовка), Починковском (окрестности с. Починки, с. Ужовка,

долина р. Алатырь, пойма р. Арзинки и р. Рудни), Уренском (пойма реки Уста в окрестностях г. Урень).

Нижегородская область расположена в восточной половине средней полосы Европейской части России, которая представляет северо-западную часть Приволжской возвышенности, расположенную западнее реки Суры и называемую Мордовской возвышенностью (высотой 150-250 м над уровнем моря). Река Волга, пересекающая Нижегородскую область с запада на восток, делит ее на 2 части: Правобережье и Заволжье (БСЭ, т.7). Арзамасский, Вадский, Выксунский, Дальнеконстантиновский, Лысковский, Пильненский, Починковский районы относятся к Правобережью, а Борский и Уренский районы – к Заволжью. По сравнению с Московской и Владимирской областями, Нижегородская более вытянута в меридиональном направлении (более 400 км), что обуславливает нахождение на ее территории нескольких природных зон: южной тайги, смешанных и широколиственных лесов, лесостепи. Большая часть районов исследования Нижегородской области входит в лесостепную подзону степной зоны. Пустынский заказник расположен на стыке подзоны смешанных лесов с зоной дубрав в Арзамасском районе между с. Старая Пустынь и д. Меньшиково и находится в Сереже-Пьянском карстово-озерном районе (Баканина и др., 1991). Небольшие участки широколиственных лесов встречаются редко и только южнее от Оки и Волги. Южнее лесной зоны, расширяясь к востоку, протянулась полоса остепененных лугов и луговых степей, распространенных на выщелоченных и типичных черноземах (Починковский район).

Почвы преимущественно дерново-подзолистые, подзолистые, серые лесные. Леса занимают около 45% территории, причем на севере области (в зоне южной тайги) они занимают до 80% площади, а в южных районах (лесостепной зоне) – до 1%.

Рельеф волнистый с сильно развитой овражной сетью. Во многих местах, главным образом, по реке Сереже (Пустынский заказник) встречаются карстовые формы рельефа: воронки, провалы, пещеры, впадины карстовых озер и т.д.

Климат умеренно-континентальный. Средняя температура января -12°С, июля +19 °С. В среднем осадков выпадает около 500 мм в год, причем в северо-западных районах – около 650 мм, а в юго-восточных – 450 мм. Две трети всех осадков выпадает в виде дождя. С сентября по май в области преобладают южные и юго-западные ветры, а в летние месяцы — северо-западные. Вегетационный период 165-175 дней (Природа Горьковской области, 1974).

Из краткой характеристики районов исследования можно сделать вывод, что климат Нижегородской области в целом немного суше и теплее, чем Владимирской и Московской областей, так как районы исследования характеризуются меньшим среднегодовым количеством осадков, большей продолжительностью вегетационного периода в Нижегородской области. Районы исследований этих областей отличаются рельефом и относятся к разным растительным зонам. В Московской и Владимирской областях, в отличие от Нижегородской, встречаются моренные формы рельефа. Во Владимирской и Нижегородской областях, по сравнению с Московской, есть карстовые формы рельефа и хорошо выражена овражная сеть (особенно в Нижегородской области). Районы исследований Московской области целиком входят в подзону широколиственно-хвойных лесов, Владимирской – в подзону смешанных елово-широколиственных лесов, а Нижегородской – в зоны южной тайги, смешанных и широколиственных лесов, лесостепи.

3.2. Методы исследования

В полевых исследованиях использованы два метода: 1) метод «меченных кустов», 2) метод таксономической трансекты (по А.К. Скворцову, 1968). Метод меченных кустов основан на многократном (2–3- кратном) сборе материала в течение одного сезона с одного помеченного куста. При использовании метода таксономической трансекты необходимо выбрать местность, богатую ивами, на которой определить все особи подряд. Это позволит изучить экологические особенности видов, их изменчивость и отличия друг от друга. По мнению А.К.

Скворцова (1968), этот метод позволяет выявить амплитуду изменчивости целой популяции.

Для выделения и характеристики онтогенетических состояний видов ив использована классификация Т.А. Работнова (1950), дополненная А.А. Урановым (1975) и другими авторами. Определение онтогенетических состояний деревьев и кустарников проведено по методике, разработанной и апробированной многими авторами (Заугольнова, 1968; Вахрамеева, 1975; Чистякова, 1978; Полтинкина, 1985; Кутьина, 1987; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016 и др.) (табл. 2).

Таблица 2 - Периодизация онтогенеза деревьев и кустарников (по работам Л.Б. Заугольновой, 1968; А.А. Чистяковой, 1978; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016 и др.)

Онтогенетический период	Онтогенетическое состояние	Индекс
1. Латентный	(1) Семя	*se*
2. Прегенеративный	(2) Проросток	*p*
	(3) Ювенильное	*j*
	(4) Имматурное	*im*
	(5) Виргинильное	*v*
3. Генеративный	(6) Молодое	*g1*
	(7) Средневозрастное	*g2*
	(8) Старое	*g3*
4. Постгенеративный	(9) Сенильное	*s*

Среди имматурных и виргинильных растений у ив мы выделяем по 2 подгруппы: im-1– имматурные растения первой подгруппы, im-2 – имматурные растения второй подгруппы, v-1 – виргинильные растения первой подгруппы (молодые вегетативные), v-2 – виргинильные растения второй подгруппы (взрослые вегетативные).

Основные качественные и количественные признаки онтогенетических состояний: наличие или отсутствие семядолей, начало и порядок ветвления, общая высота, диаметр основания ствола, длина годичных приростов главной оси,

степень развития листьев и побеговых систем, начало и интенсивность цветения и плодоношения, форма кроны, наличие отмерших (сухих) ветвей в кроне, соотношение живых и мертвых осей, характер корневой системы.

На наш взгляд, качественным признаком может служить и индекс листовой пластинки, то есть отношение длины листовой пластинки к ее ширине.

Для изучения корневой системы молодые растения выкапывали целиком. У взрослых особей корневую систему изучали на модельных экземплярах методом Уивера – сухой раскопки траншеи (Рахтеенко, 1963). В настоящей работе использована классификация корневых систем П.К. Красильникова (1968), основанная на строении основного скелета корневой системы и особенности придаточных корней.

У каждой особи отмечали биометрические параметры, использующиеся при описании онтогенеза: 1) общую высоту; 2) высоту прикрепления кроны; 3) число крупных стволиков (для кустарников), парциальных образований (для деревьев-кустов); 4) диаметр ствола (для деревьев) или диаметр самых крупных стволиков (для кустарников); 5) порядок ветвления (главную ось растения считали за ось первого порядка); 6) длину годичных приростов главной оси; 7) диаметр кроны (общей) и диаметр крон отдельных скелетных осей (для кустарников) или отдельных парциальных образований (для деревьев-кустов); 8) длину и ширину листовой пластинки срединных листьев; 9) корневую систему и ее параметры: а) глубину проникновения, б) радиус.

У растений: от проростка до имматурного онтогенетического состояния включительно, диаметр ствола измеряли на уровне почвы, у остальных на высоте 1,3 м. Все параметры определяли на примере 6 модельных экземпляров для каждой жизненной формы (по 3 экземпляра нормальной и пониженной жизненности).

Для определения длины годичных приростов главной оси побеги изучали с четырех сторон кроны, а у деревьев и высоких кустарников еще и с различных ее частей (по 4 годичных побега с верхней, средней и нижней части кроны). Всего у деревьев и высоких кустарников изучено по 72 побега, у низких кустарников – по

24 побега в каждом онтогенетическом состоянии. Индекс листа определяли у 5-6-го по счету листа на побегах с четырех сторон кроны, а у деревьев и высоких кустарников еще и с различных ее частей (верхней, средней, нижней).

Помимо оценки онтогенетического состояния по вышеперечисленным признакам, у каждого модельного растения определялся абсолютный возраст. Абсолютный (календарный) возраст определяли на модельных экземплярах: 10 особях каждого онтогенетического состояния. У взрослых деревьев подсчитывали годичные кольца на спиле ствола или на кернах, взятых с помощью возрастного бурава.

Календарный возраст скелетных осей кустарника определяли, морфологически, по числу годичных приростов от вершины к основанию главной оси по почечным кольцам на месте опавших почечных чешуй, и анатомически – по числу годичных колец на срезе в основании оси (стволика). Для определения календарного возраста модельных растений делали срезы и окрашивали концентрированной соляной кислотой в сочетании с раствором флюроглюцина. С помощью лупы или бинокуляра (увеличение до 100 раз) определяли возраст, подсчитывая число годичных колец.

Так как ствол дерева образован системой первичного побега, а стволики кустарника построены частями систем побегов формирования, то их скелетные оси не являются гомологами (Мазуренко, Хохряков, 1977). Поэтому в работе мы называем стволы деревьев – скелетные оси, стволики кустарников – основные скелетные оси.

Для каждого исследуемого растения определено происхождение (семенное или вегетативное) и жизненность. При изучении онтогенеза деревьев и кустарников в основном выделяют, три уровня жизненности: нормальный, пониженный и низкий (сублетальный) (Воронцова и др., 1987; Чистякова, 1987). Пониженная жизненность понимается достаточно широко, включая низкую (сублетальную). В своей работе мы выделяем два уровня жизненности: нормальный и пониженный.

У изученных видов ив определяли всхожесть семян, проращивая их во влажной камере (чашках Петри) на влажной фильтровальной бумаге при температуре 17-20˚С. Через определенный промежуток времени (10-24 часа) подсчитывали число всходов и зарисовывали фазы прорастания.

Побеги и их образование изучали по методике И.Г. Серебрякова (1964). Для этого у особей каждого онтогенетического состояния (начиная с ювенильного до среднего генеративного включительно) выбирали по 2-4 модельных экземпляра. У всех растений побеги классифицировали и определяли следующие параметры: длину, возраст, длину прироста последнего года, диаметр. Детально изучено нарастание побеговых систем по годам с учетом ветвления (бокового, в том числе и силлептического).

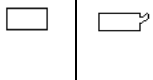
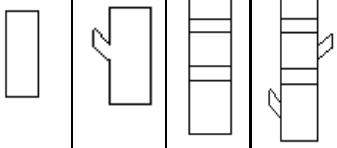
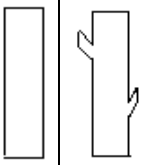
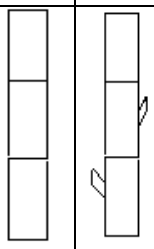
В основе классификации побегов и побеговых систем кроны видов ив использованы три признака: 1) длина междоузлий, составляющих побег, 2) возраст побега, 3) наличие ветвления (Бобровская, Бобровский, 1991).

По длине междоузлий выделено три типа побегов: 1) укороченный – состоит из междоузлий, длиной 1-3 мм (ширина междоузлий превышает их длину); 2) удлиненный – состоит из междоузлий, длиной 3-5 до 7 см (длина междоузлий превышает их ширину); 3) побег средней длины (промежуточный по Н.Е. Бобровской, М.В. Бобровскому, 1991) – состоит из укороченных и удлиненных междоузлий. Для упрощения обработки материала, короткими считались побеги, длина годичного прироста которых не более 3 см; к побегам средней длины относились побеги, если длина их годичного прироста не превышала 50 см; а к длинным побегам относились побеги, у которых длина годичного прироста превышала 50 см. По признаку наличия или отсутствия бокового ветвления было выделено две группы побегов: ветвящиеся и неветвящиеся. По возрасту побеги делились на две группы: однолетние и многолетние. С учетом трех названных признаков расчетное число возможных вариантов побегов и побеговых систем – 12 (табл. 3).

По разработанной ранее методике (Недосеко, 1994) у средневозрастных генеративных растений изучен качественный и количественный состав побегов и

побеговых систем в разных частях кроны. Для этого подробно зарисованы и исследованы модельные ветки кроны, в верхней, средней и нижней ее части. У особей низких кустарников, чья крона не делится на части, детально были зарисованы скелетные оси (стволики). Для каждой модельной ветки или скелетной оси подсчитано число побегов каждого варианта и определено их соотношение. Всего у каждого вида проанализировано более 1000 побегов.

Таблица 3 - Типы теоретически возможных вариантов побегов в кронах бореальных видов ив

Длина побега	Короткий				Средний				Длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
Схема побега												
Вариант	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12

Для изучения архитектурных модулей рода *Salix* разработана авторская методика изучения трехлетних побеговых систем (ТПС) молодых генеративных особей. При изучении крон ив разных видов, особи которых находятся в молодом генеративном онтогенетическом состоянии, использована следующая классификация модульных элементов: метамер, одноосный побег, трехлетняя побеговая система (ТПС), ветвь от ствола, крона в целом. При этом ТПС мы рассматриваем как архитектурный модуль.

Изучение трехлетних побеговых систем проведено отдельно у женских и мужских особей, что позволило выявить гендерные отличия в структурной организации их крон.

Трехлетние побеговые системы изучены на модельных ветвях из верхней, средней и нижней части кроны (части 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 трехлетних побеговых систем (трехлетних веток) в кроне. У веток детально изучен ход роста по годам, при этом зафиксировано число трехлетних, двулетних и однолетних побегов, их длина, занумерованы узлы, от которых они отходили и подсчитано общее число узлов на побеге. Определено отношение числа двулетних побегов к числу трехлетних, на основании чего выделены типы трехлетних побеговых систем, их процентное соотношение.

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

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

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.

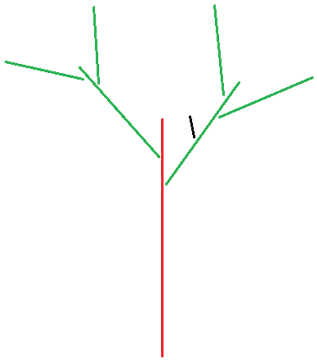
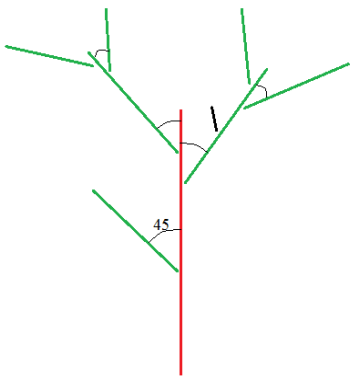
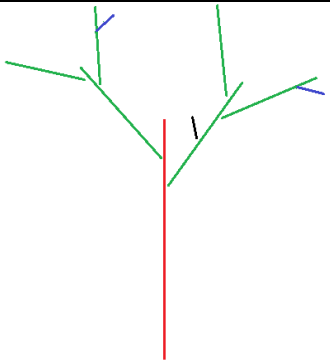
Побеги, развивающиеся из спящих почек, помещены в квадратные скобки, а силлептические – в фигурные скобки.

$$1(\frac{10}{10}):2(\frac{9,10}{10}):4(\frac{9\{1\}}{9};\frac{7\{1\},9,10}{10});\qquad 1(\frac{6}{6}):2(\frac{9\{1\},10}{10}):5(\left[\frac{6}{10}\right];\frac{9}{9};\frac{6,9,10}{10})$$

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. 4).

Таблица 4 - Примеры ТПС с различными побегами

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

Примечания: показаны: красной линией – длинные побеги, зеленой – побеги средней длины, черной – короткие побеги, силлептические побеги показаны синим цветом

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.

При использовании предложенной методики необходимо составить несколько таблиц: 1 – сводную таблицу, которая отражает качественное и количественное отношение типов и групп ТПС (для жизненных форм деревьев и высоких кустарников в составе верхних, средних и нижних модельных ветвей) женских и мужских особей; 2 – частные таблицы, где для каждого типа ТПС обозначены группы и варианты ТПС. Тип ТПС (архитектурный модуль) показывает соотношение числа двулетних побегов к числу трехлетних. Например, 1:1, 1:2, 1:3 и т.д. Группа ТПС учитывает не только соотношение числа двулетних побегов к числу трехлетних, но и число побегов последнего года вегетации к числу двулетних. При этом каждый тип ТПС может содержать несколько групп ТПС. Например, тип ТПС 1:1 может содержать следующие группы: 1:1:1, 1:1:2, 1:1:3, 1:1:4.

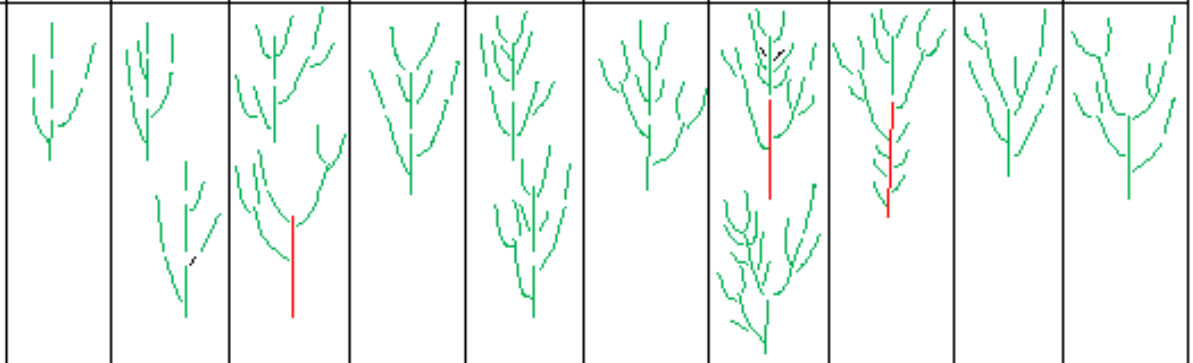
Вариант ТПС кроме этого учитывает силлептические побеги и побеги, развивающиеся из спящих почек, т.е. каждая группа ТПС может содержать несколько вариантов ТПС. Вариант ТПС хорошо виден на схеме побегорасположения, показанной в частных таблицах (табл. 5).

Именно в частных таблицах для каждого варианта ТПС указываются номера формул, которые затем оформляются в отдельной таблице. При этом формулы побегорасположения делятся на две подгруппы: 1 подгруппа – двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов трехлетних; 2 подгруппа, в которых двулетние побеги развиваются из более нижних узлов трехлетних побегов (табл. 6).

С позиций физиономического подхода соцветия ив – сережки. Этот термин широко используется во флористических работах. С позиций типологического подхода сережки ив – открытая брактеозная кисть. В ее нижней части есть

вегетативный участок («ножка») разной длины, различно олиственная. Листья в области соцветия могут быть мелкие, только чешуевидные (катафиллы) или еще и крупные зеленые (листья срединной формации).

Таблица 5 - Варианты ТПС ивы пепельной жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в типах 1:3 и 1:4

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

Примечания: 1) ОСО – основная скелетная ось; 2) в скобках показаны номера формул побегообразования; 3) показаны: красной линией – длинные побеги, зеленой – побеги средней длины, черной – короткие побеги

Таблица 6 - Примеры оформления подгрупп ТПС

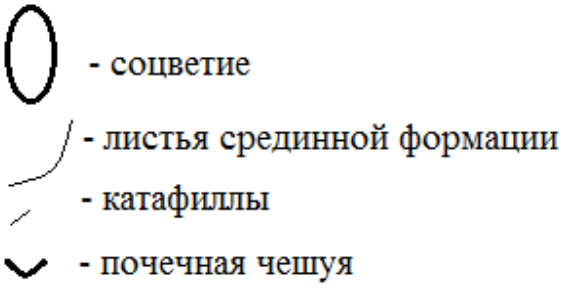
Группа ТПС	пол	№	Формула побегообразования	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:1	Жен.	1	$1(\frac{18}{19}):1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11})$	
		2	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10})$	
		3		$(\frac{17}{17}):1(\frac{13}{15}):1(\frac{12}{12})$
		4		$1(\frac{17}{18}):1(\frac{12}{18}):1(\frac{7}{7})$

С учетом этих признаков мы выделяем у ив генеративные (специализированные) и вегетативно-генеративные побеги. Сравнение понятий в строении цветоносных побегов ив с позиций физиономического и типологического подходов, принятых в работе, показаны в таблице 7.

Таблица 7 - Структура цветоносных побегов ив с позиций физиономического и типологического подходов

Подход		Характеристика цветоносных побегов		
Физиономический	Название	Сидячие сережки	Сережки с олиственной ножкой средней длины	Сережки с удлиненной олиственной ножкой
	состав	1) почечная чешуя 2) неолиственная ножка 3) сережка	1) почечная чешуя 2) олиственная ножка средней длины 3) сережка	1) почечная чешуя 2) удлиненная олиственная ножка 3) сережка
Типологический	название	Генеративный побег	Вегетативно-генеративный побег	
	состав	1) почечная чешуя 2) катафиллы на укороченной нижней части 3) соцветие (открытая кисть)	1) почечная чешуя 2) катафиллы и листья срединной форации на нижней части средней длины 3) соцветие (открытая кисть)	1) почечная чешуя 2) катафиллы и листья срединной формации на удлиненной нижней части 3) соцветие (открытая кисть)
	схема			

Условные обозначения:



Генеративные побеги начинаются почечными чешуями и завершаются сережкой с укороченной нижней частью, содержащей катафиллы (например, *S.*

acutifolia, *S. caprea* и др.). У вегетативно-генеративных побегов кроме этих структур (чешуй и катафиллов) есть более развитая «ножка», содержащая не только катафиллы, но и листья срединной формации (*S. alba*, *S. triandra* и др.).

Цветоносные побеги изученных видов опадают неодинаково. Еще А.К. Скворцов (1968) отмечал у *S. rosmarinifolia* двуэтапно-опадающие сережки, когда после цветения мужских сережек и плодоношения женских опадает само соцветие, а нижняя олиственная часть остается в составе побеговой системы до осени. В связи с этим у изученных видов ив нами выделено три типа цветоносных побегов: 1) одноэтапно опадающие (после цветения мужских и плодоношения женских особей цветоносные побеги опадают полностью, не оставляя олиственных нижних частей), 2) двуэтапно опадающие, 3) условно неопадающие (у женских особей *S. pentandra* вегетативно-генеративные побеги остаются до весны).

В исследованиях такого типа целесообразно использовать морфологический и фитоценотический подход к счетным элементам или единицам (Ценопопуляции…, 1976, 1988). У простых индивидов (одноствольное дерево) особь соответствует физически целостному организму и совпадает с фитоценотической счетной единицей – центром воздействия на среду, или генетой (термин Harper, 1977). У сложных индивидов (мало- и многоствольные деревья-кусты) особь состоит из нескольких центров воздействия на среду («сгустков» биомассы) – фитоценотических единиц, или рамет (термин Harper, 1977).

Оценка связи между показателями различных архитектурных типов ТПС жизненных форм ив проведена с использованием программного обеспечения и «PAST» (O. Hammer et al., 2001). Графическое отображение проведенной обработки представлено в работе в виде гистограмм.

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

3.3. Объекты исследования: биолого-морфологическая характеристика, ареалы, фитоценотическая и экологическая приуроченность

Объекты исследования – бореальные виды ив. Представления о филогенетических связях рода *Salix* до настоящего времени противоречивы. А.К. Скворцов (1968) разделил ивы Евразии на три подрода: *Salix, Chamaetia* Dumort. Nasarov и *Vetrix* Dumort. G.W. Argus (1997), кроме этих подродов, выделил еще два: *Longifoliae* (Andersson) Argus, включив в него одноименную секцию; а также подрод *Protitea*, включив в него секции *Humboldtianae* и *Floridanae*. H. Ohashi (2001) разделил ивы Японии на 6 подродов: *Pleuradenia* Kimura, *Chosenia* (Nakai) H. Ohashi, *Protitea* Kimura, *Chamaetia, Salix, Vetrix*. J.H. Chen с соавторами (2008), основываясь на результатах кладистического анализа, разделил род *Salix* на три подрода: *Chosenia, Salix, Vetrix*. В дальнейшем, на основе анализа трех маркеров хлоропластной ДНК он детализировал свою классификацию рода, выделив четвертый подрод *Triandrae*. При этом в подрод *Salix* не вошли секции *Triandrae* и *Urbanianae*; в подрод *Chosenia* вошла секция *Urbanianae*; в подрод *Vetrix* вошли виды подрода *Chamaetia* и *Vetrix* (Chen et al., 2010).

В настоящей работе мы используем классификацию рода *Salix*, предложенную А.К. Скворцовым (1968, 1999). Название видов приведено в соответствии с принципом приоритета МКБН; латинские названия сверены с данными международного сайта International Plant Names Index; название секций представлено в соответствии с A. K. Skvortsov (1999). В 2008 году И. Беляевой и А. Сенниковым был проведен критический анализ ив, по результатам которого *S. dasyclados* Wimm. возвращено приоритетное название, в связи с чем она была переименована в *S. gmelini* Pall. (Beljaeva, Sennikov, 2008). По мнению И.В. Беляевой (2009), все европейские особи ивы ломкой представляют собой гибриды с *S. alba*, в связи с чем *S. fragilis* переименована в *S. euxina* I.V. Belyaeva.

Нами исследовано 16 видов из 17 встречающихся на территории изученных районов. К подроду *Salix* относятся 4 вида из 3 секций: *S. pentandra* L. – из секции *Pentandra* (Borrer) C.K. Schneid., *S. triandra* L. из секции *Amygdalinae* Koch., *S. euxina* I.V. Belyaeva и *S. alba* L. из секции *Salix*. К подроду *Vetrix* относятся 11 видов из 7 секций: *S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd. из секции *Vetrix* Dumort., *S. myrsinifolia* Salisb. из секции *Nigricantes* A. Kern., *S.*

viminalis L., *S. gmelinii* Pall. из секции *Vimen* Dumort. , *S. lapponum* L. из секции *Villosae* Rouy., *S. acutifolia* Willd. из секции *Daphnella* Ser. ex Duby, *S. rosmarinifolia* L.из секции *Incubaceae* A. Kern., *S. vinogradovii* A. Scvorts. из секции *Helix* Dumort.. К подроду *Chamaetia* - 1вид *S. myrtilloides* L. (секция *Myrtilloides* Koehne). 17 вид - *S. phylicifolia* L. встречается только в северных областях средней полосы, нуждается в охране (Валягина-Малютина, 2004); в районах исследования нами встречены единичные экземпляры этого вида, что не позволило провести его детальное биоморфологическое исследование.

Ивы сформировались в начале третичного периода (Криштофович, 1941; 1957; Graham, 1964; Скворцов, 1968; Ильинская, 2006; Павлюткин, 2002), в условиях бессезонного климата. Первичные условия обитания жизненных форм ив – поймы рек (Скворцов, 1968; Афонин, 2006; Мазуренко, 2010; Гетманец, 2011). Исходной жизненной формой для рода *Salix* многие исследователи считают жизненную форму дерева, которая характерна для пойменных видов ив, наиболее близких к тополям (Скворцов, 1968; Дервиз-Соколова, 1971; Мазуренко, 2010).

В начале третичного периода на Земле тропические и субтропические леса развивались в условиях умеренного климата с малоконтрастными сезонами (Толмачев, Юрцев, 1970) от Средней Азии до Арктики (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Но уже в первой половине третичного периода началось похолодание климата, что вызвало процесс ксерофитизации и смены вечнозеленой тропической флоры на листопадную флору умеренных широт (тургайскую флору), формирование которой началось на северо-востоке России и в Сибири. По данным Б.И. Павлюткина (2002), заметный компонент тургайских флор лесных сообществ составляли ивы – *S. akitaensis* Huzioka et Uemura, *S. vimenoides* Cheleb., *S. cf. hokkaidoensis* Tanai et Suzuki, *S. beikovskajae* Pavlyutkin sp. nov., *S. exgr. integra* Goepp. Вначале леса тургайской флоры были теплолюбивыми и влажными, но прогрессирующее похолодание обусловило появление таежного ландшафта и одновременно безлесных пространств и травянистых болот. Болота как элемент ландшафта окончательно сформировались в конце третичного периода, когда похолодание климата привело к исчезновению древесного яруса и

господству мхов, вечнозеленых кустарничков и влаголюбивого разнотравья (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Параллельно с развитием тундрового ландшафта на юге России формировался высокогорный альпийский ландшафт (Кавказ, Тянь-Шань, Алтай). В связи с появлением ландшафтной зональности и сменой фитоценотических условий к концу третичного периода, дальнейшая эволюция ив протекала в 3 экологических зонах: поймах рек и переувлажненных внепойменных участках умеренных широт, в высокогорьях и приледниковых тундрах (Афонин, 2006; Мазуренко, 2010; Гетманец, 2011). Образовались аркто-монтанная, болотная, пойменная и лесная группы ив. В конце плиоцена в Европейской части России обитали современные виды ив (Баранов, 1950; Дорофеев, Межвилк, 1956; Никитин, 1957).

Виды рода *Salix* отличаются по времени возникновения, по приуроченности к разным условиям климата и субстрата. Так, виды подрода *Salix* самые древние, они существовали уже в среднем мелу (Криштофович, 1957; Graham, 1964).

Виды подрода *Vetrix* сформировались позднее – в первой половине третичного периода в составе теплоумеренной «арктотретичной» флоры, но в связи с резким похолоданием севера Евразии во второй половине третичного периода область их распространения резко сократилась и они (только наиболее теплолюбивые) отступили на юго-восток Азии. Другая же часть видов бореальных секций (холодовыносливая), ранее сформированная в условиях средних и верхних поясов гор, стала осваивать более холодные зоны и распространилась по всей Голарктике (Скворцов, 1968). Бореальные группы подрода *Vetrix* – относительно новые.

Большинство представителей подрода *Salix* – аллювиальные деревья, произрастающие в основном в умеренной зоне. Для них характерно примитивное строение прицветных чешуй и цветков. В состав подрода *Salix* входят очень высокие деревья (*S. alba, S. euxina* – высотой до 25-30 м) или кустарники средней величины (*S. triandra* – высотой до 5-8,5 м). Самый крупный и сложный подрод в роде *Salix* – это подрод *Vetrix*, в составе которого встречаются высокие кустарники (*S. acutifolia, S. gmelinii* – высотой до 7-10 м) или деревья средней

величины (*S. caprea* – высотой до 17,5 м). По мнению А.К. Скворцова (1968), подрод *Chamaetia* значительно ближе к *Vetrix*, чем к *Salix*.

Все виды *Salix* – двудомные раздельнополые растения, но иногда среди них встречаются однодомные и даже обоеполые особи (Linne, 1763; Velenovsky, 1904; Rainio, 1926; Fischer, 1928; Малютина, 1973 а, б, 1974).

У всех ив мелкие семена без эндосперма, в которых зародыш, содержащий хлоропласты, покрыт тонкой семенной кожурой (Morton, 1957; Никишин, 1958; Скворцов, 1968; Валягина-Малютина, 2004). Семена большинства видов ив в благоприятных условиях прорастают в течение нескольких суток, а при их отсутствии быстро погибают (Ситникова, 1950; Буч, 1957, 1960, 1961; Николаева и др, 1985; Maroder et al., 2000; Karrenberg, Suter, 2003). При понижении температуры хранения и при увеличении влажности срок жизни семян ив продлевается (Янишевский, Первухина, 1941; Попцов, Буч, 1957, 1960, 1961; Горобец, 1973; Juntilla, 1976; Андриянова, 2007). Оптимальная температура длительного хранения семян ив – 18˚С (Андриянова, 2007).

В природных условиях семена *S. pentandra* созревают поздно осенью и могут перезимовывать благодаря обособлению во всех клетках протоплазмы (Ситникова, 1950), а семена некоторых арктических и альпийских видов могут долго сохранять жизнеспособность (Скворцов, 1968; Горобец, 1973; Juntilla, 1976; Young, Young, 1992).

Все виды рода *Salix* – симподиальные деревья или кустарники, они постоянно возобновляются за счет боковых почек, так как их верхушечная почка, которая может быть как вегетативной, так и генеративной, ежегодно отмирает (Дервиз-Соколова, 1963; Скворцов, 1968). У изученных бореальных видов ив верхние метамеры побега отмирают в конце вегетативного сезона, при этом их число зависит от типа жизненной формы. Так, у деревьев и высоких кустарников отмирает 1-2 верхних метамера, у кустарников средней величины – до 4, у низких кустарников – до половины метамеров побега.

Виды ив часто гибридизируют между собой, но между многими парами видов достоверных гибридов еще не было найдено. Внутри подрода *Salix*

известно 4 гибрида, внутри подрода *Vetrix* к настоящему времени известно 13 гибридов (Валягина-Малютина, 2004; Папченков, 2007). Ранее считалось, что гибридов между видами подрода *Salix* и двумя другими подродами не существует. Достоверно описывался только один гибрид – *S. triandra x S. viminalis* (Скворцов, 1968). К настоящему времени кроме этого гибрида известны еще 9 гибридов между видами подрода *Salix* и *Vetrix* (Валягина-Малютина, 2004; Папченков, 2007). В районах исследования нами часто встречались гибриды ив, в том числе и не указанные до сих пор в литературе. Например, гибриды *S. acutifolia* Willd. *x S. rosmarinifolia* L. (Недосеко, 2014 а; 2015 а).

Исследования последних лет доказали, что среди представителей рода *Salix* широко распространен апомиксис (Jkeno, 1922; Угольникова, Кашин, 2013). У.В. Угольникова, С.А. Кашин (2013) доказали наличие апомиксиса у *S. acutifolia, S. caprea, S. cinerea, S. triandra, S. vinogradovii, S. rosmarinifolia, S. fragilis, S. caspica*. У особей *S. alba* и *S. dasyclados* апомиксис не обнаружен. В районах исследований нами также были встречены апомиктичные виды. Среди них *S. lapponum, S. myrtilloides*. В некоторых местообитаниях у этих видов встречались только женские особи, и после цветения у них завязывались плоды (коробочки) с семенами.

В литературе указывается перистое жилкование листьев ив. Более точно его следует называть перисто-петлевидное (иногда не явно выраженное), так как каждая из боковых жилок соединяется с вышерасположенной соседней жилкой через серию последовательно уменьшающихся петель. Такой тип жилкования встречался уже у неогеновых видов *Salix* (Павлюткин, 2002; Ильинская, Климова, 2006).

Еще А.К. Скворцов (1968) указывал на неправильность суждения о ивах как исключительно гигрофильных растениях, и работы многих авторов доказывают их большую засухоустойчивость (Сукачев, 1952; Савельева, 1976; Усманов, 1973; Кулагин, 2003).

Биолого-морфологическая характеристика изученных видов ив

Подробное биолого-морфологическое описание изученных видов ив описано нами в монографиях «Ивы Нижегородской области» (Недосеко, 2010), «Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы» (Недосеко, 2014 а), «Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*» (Недосеко, 2015 а). Несмотря на большое сходство в морфологическом строении, бореальные виды ив имеют четкие отличительные особенности (рис. 6-21). Изученные виды ив отличаются не только жизненными формами (глава 4, 5), но и по срокам цветения, а также по особенностям вегетативной и генеративной сфер (табл.3.1.-3.5. – в Приложении).

По срокам цветения исследованные ивы разделены на четыре группы: 1) цветут до распускания листьев в апреле (*S. acutifolia, S. caprea, S. gmelinii*); 2) цветут до распускания листьев или одновременно с ними в апреле-мае (*S. aurita, S. cinerea, S. lapponum, S. rosmarinifolia, S. viminalis, S. vinogradovii*); 3) цветут одновременно с распусканием листьев в мае (*S. alba, S. euxina, S. myrsinifolia, S. myrtilloides, S. starkeana, S. triandra*); 4) цветут после распускания листьев в конце мая-июня (*S. pentandra*).

Вегетативные побеги ив отличаются цветом перидермы, луба, морфологией побегов, листьев и почек, наличием валиков на древесине. Среди изученных видов только у *S. triandra* гладкая корка, отслаивающаяся пластинками неправильной формы; у *S.acutifolia* и *S. vinogradovii* ярко-желтый или ярко-лимонный цвет луба; годичные побеги *S. triandra, S. euxina* ломкие в сочленениях. Цвет побегов у разных видов тоже отличается. Побеги *S. acutifolia* покрыты сизым легко стирающимся налетом, а побеги *S. pentandra* блестящие, будто лакированные. Характерный признак некоторых видов ив – угол отхождения побегов: этот показатель самый большой у *S. euxina* и *S. starkeana* (60-90˚), а самый маленький – у *S. rosmarinifolia* (15-25˚) (табл. 3.1. – в Приложении).

Валики и рубцы на древесине есть у 5 видов – *S. cinerea, S. myrsinifolia, S. aurita, S. starkeana, S. gmelinii* (табл. 3.1. – в Приложении).

Характерные признаки отличия побегов разных видов – наличие и форма прилистников, цвет, форма, опушение листовой пластинки и ее край (табл. 3.2. – в Приложении).

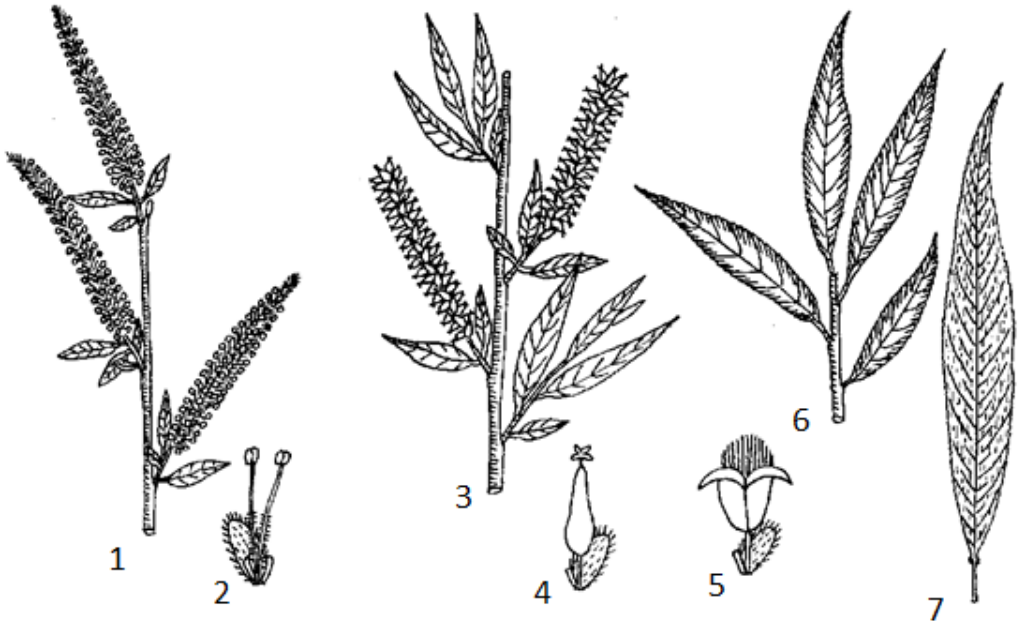


Рисунок 6 - *Salix alba*
1 – побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок; 5 – коробочка; 6 – побег с листьями; 7 – лист

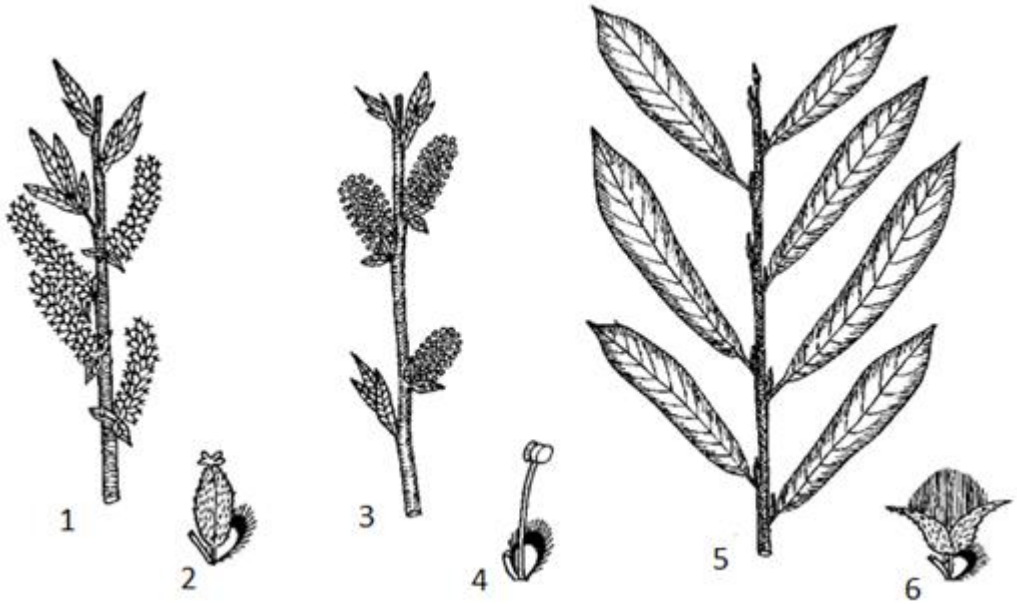


Рисунок 7 - *Salix vinogradovii*
1 – побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок; 3 – побег с тычиночными генеративными побегами; 4 – тычиночный цветок; 5 – побег с листьями; 6 – коробочка

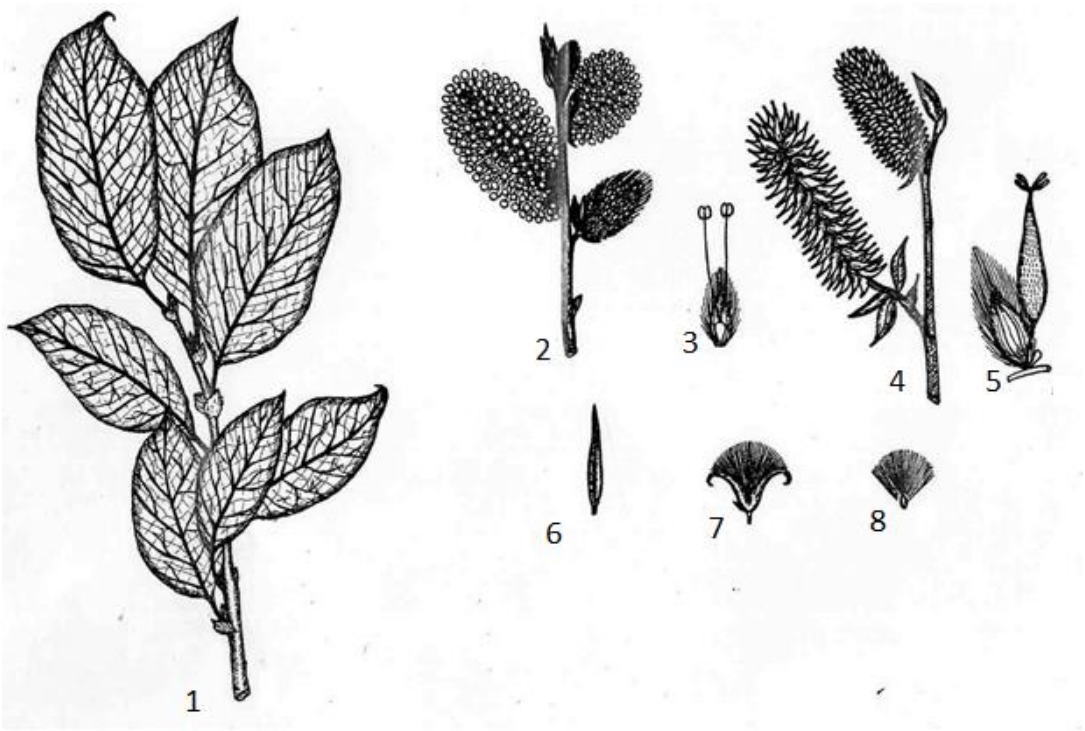


Рисунок 8 - *Salix caprea*

1 – побег с листьями; 2 – побег с тычиночными генеративными побегами; 3 – тычиночный цветок; 4 – побег с пестичными генеративными побегами; 5 – пестичный цветок; 6 – нераскрывшаяся коробочка; 7 – раскрывшаяся коробочка; 8 – семя

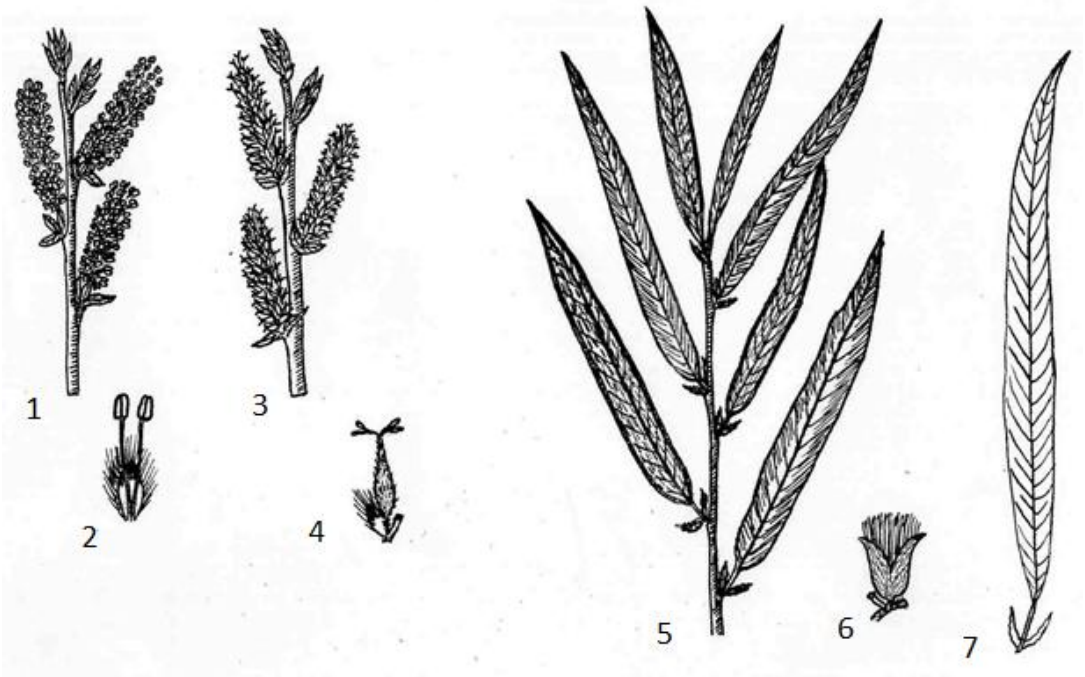


Рисунок 9 - *Salix viminalis*

1 – побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок; 5 – побег с листьями; 6 – коробочка с семенами; 7 – лист

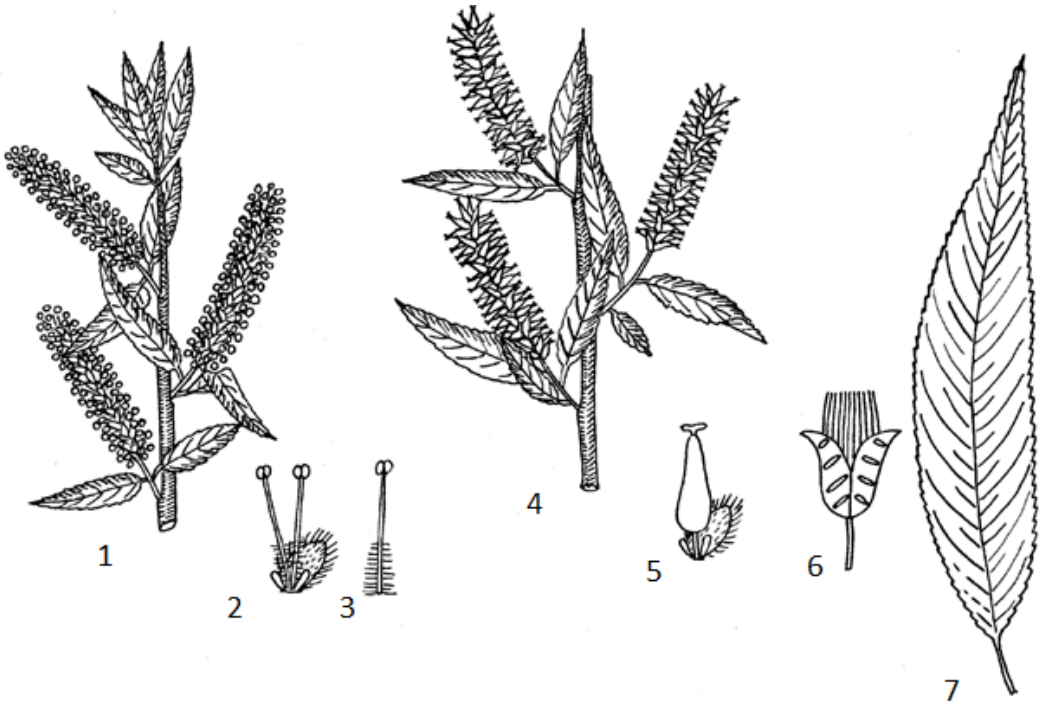


Рисунок 10 - *Salix euxina*
1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – тычинка; 4 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 5 – пестичный цветок; 6 – раскрывшаяся коробочка; 7 – лист

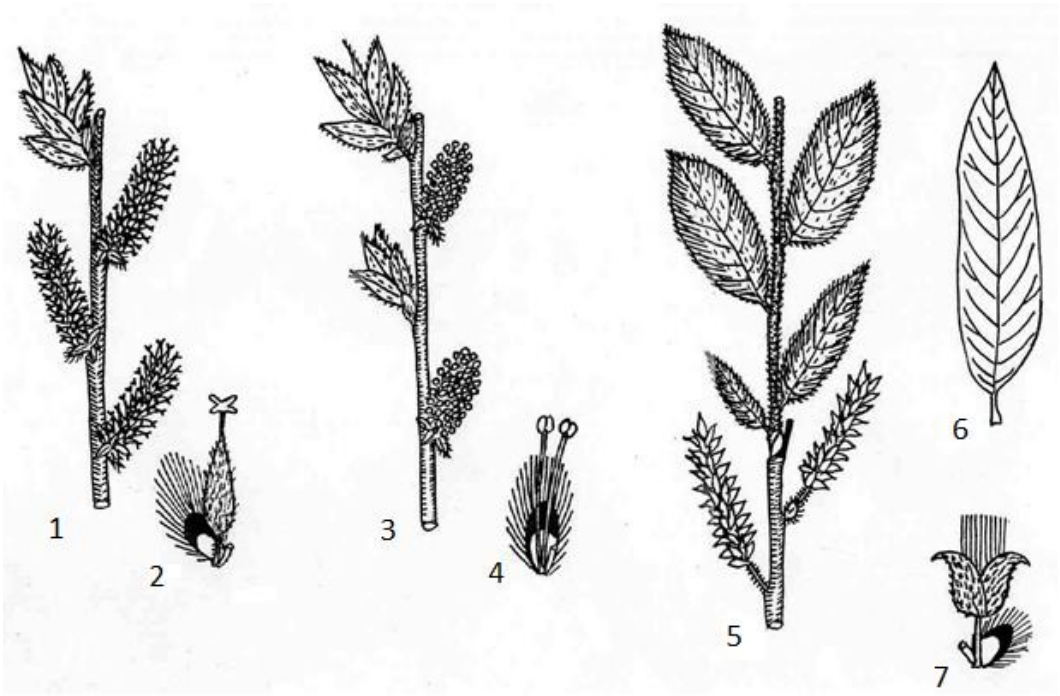


Рисунок 11 - *Salix lapponum*:
1 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок; 3 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 4 – тычиночный цветок; 5 – двулетний побег; 6 – лист; 7 – зрелая коробочка

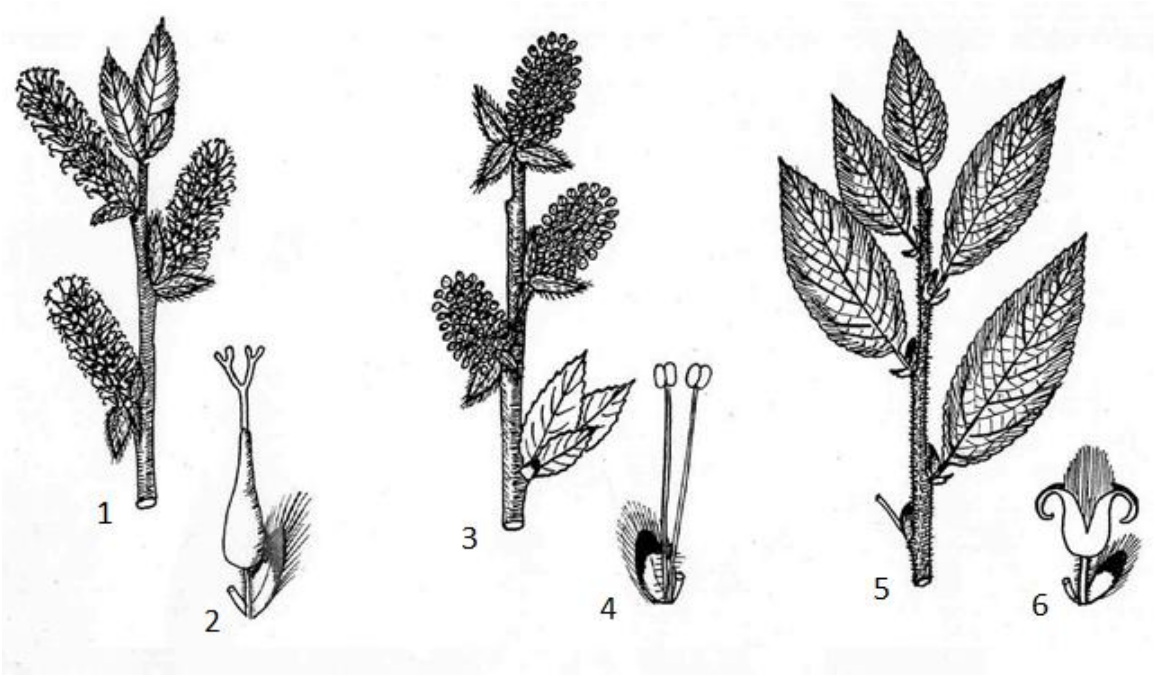


Рисунок 12 - *Salix myrsinifolia*
1 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок; 3 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 4 – тычиночный цветок; 5 – вегетативный побег; 6 – созревшая коробочка

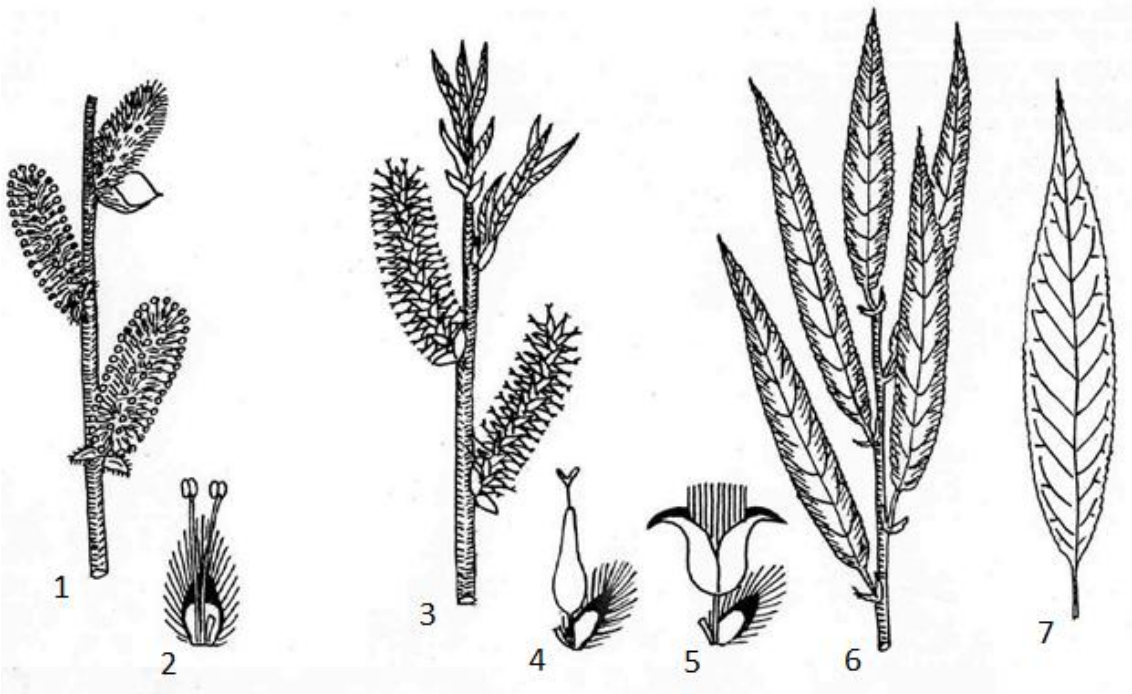


Рисунок 13 - *Salix acutifolia*
1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок; 5 – созревшая коробочка; 6 – вегетативный побег; 7 – лист

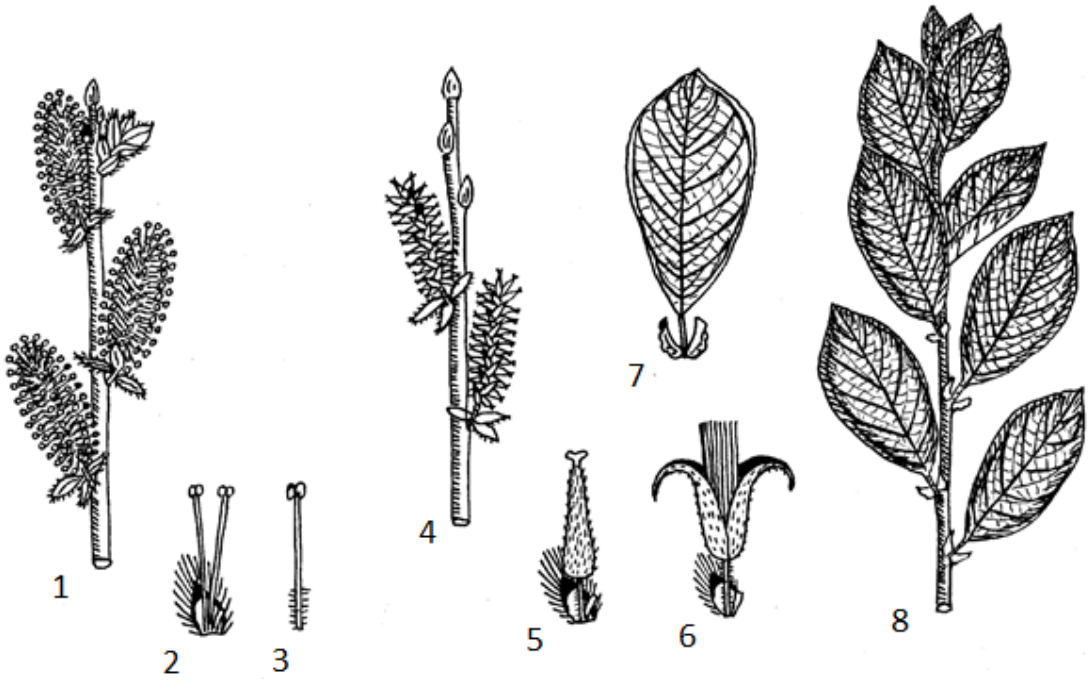


Рисунок 14 - *Salix cinerea*

1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – тычинка; 4 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 5 – пестичный цветок; 6 – раскрывшаяся коробочка; 7 – лист; 8 – вегетативный побег



Рисунок 15 - *Salix pentandra*

1 – вегетативный побег; 2 – пестичный генеративный побег; 3 – пестичный цветок; 4 – тычиночный генеративный побег; 5 – тычиночный цветок

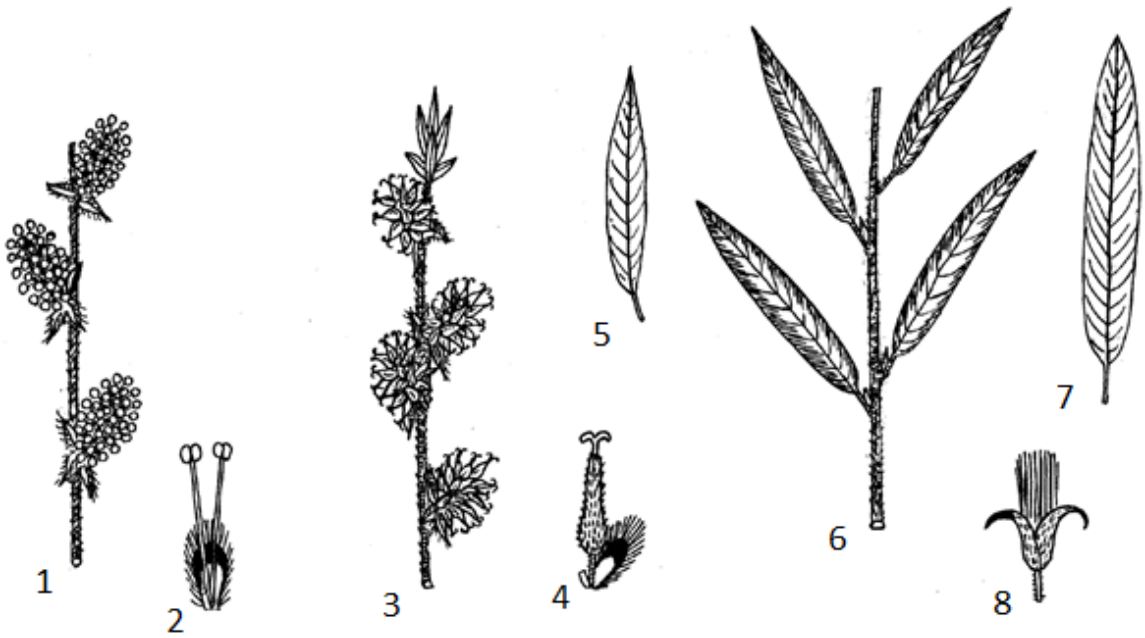


Рисунок 16 - *Salix rosmarinifolia*
1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок; 5,7 – листья; 6 – вегетативный побег; 8 – раскрывшаяся коробочка

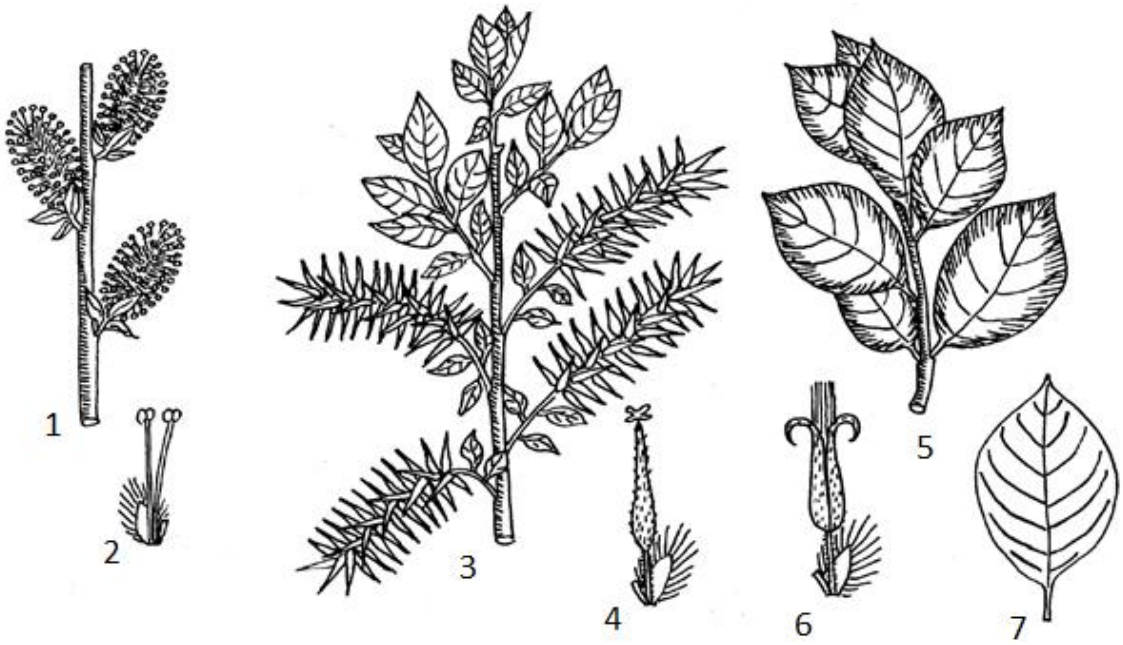


Рисунок 17 - *Salix starkeana*
1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок; 5 – вегетативный побег; 6 – коробочка с семенами; 7 – лист

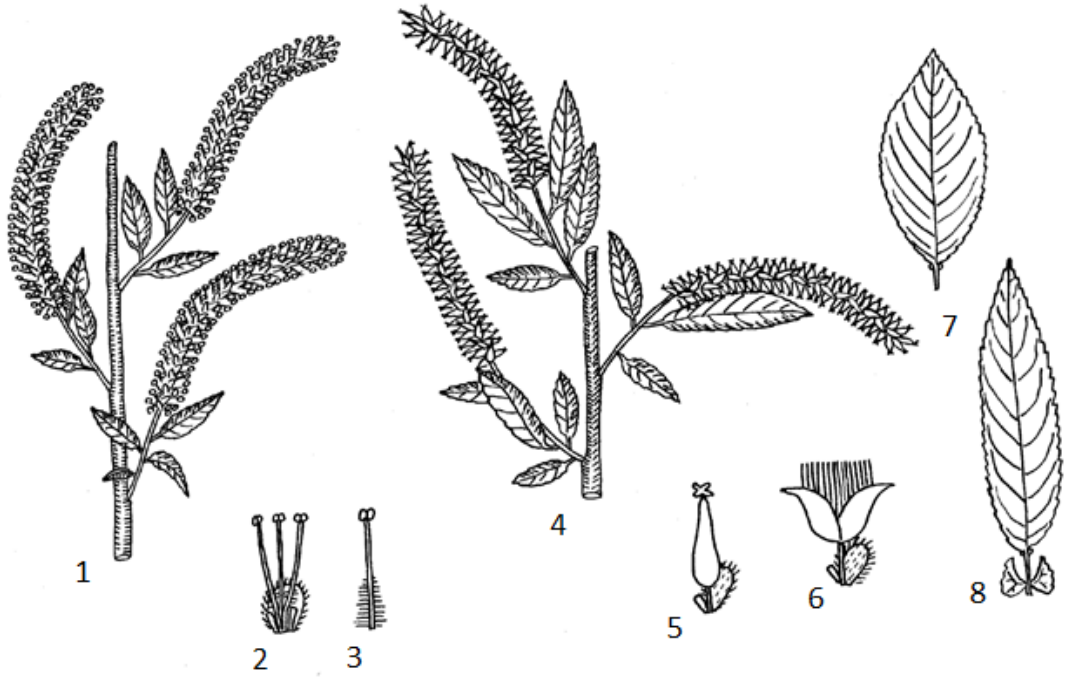


Рисунок 18 - *Salix triandra*
1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – тычинка; 4 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 5 – пестичный цветок; 6 – раскрывшаяся коробочка; 7-8 – листья

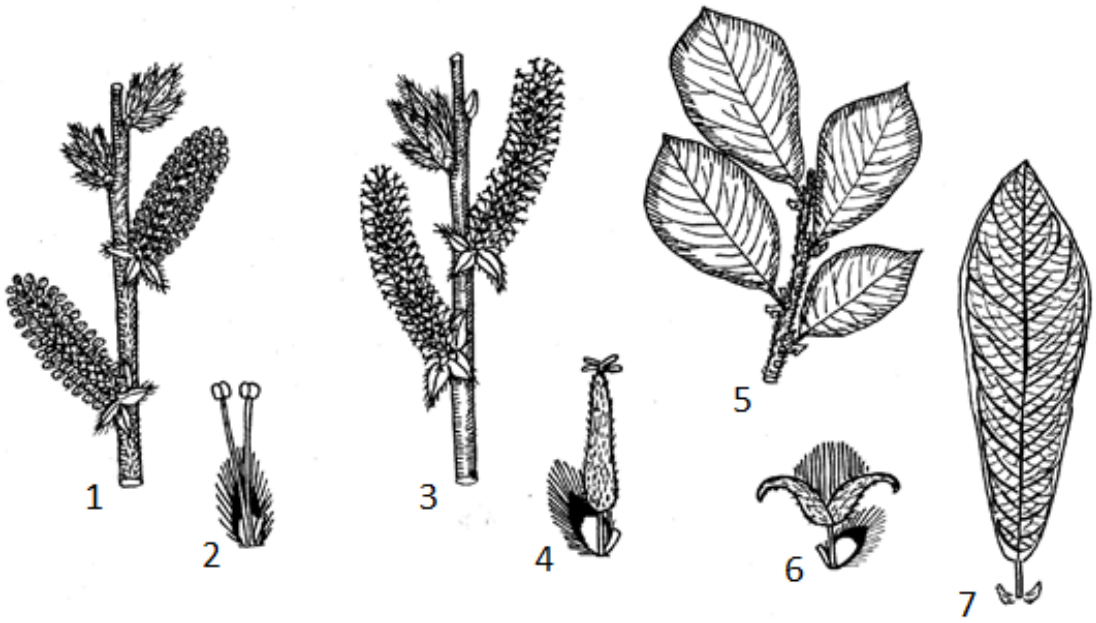


Рисунок 19 - *Salix aurita*
1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами, 2 – тычиночный цветок; 3 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок; 5 – вегетативный побег; 6 – раскрывшаяся коробочка; 7 – лист

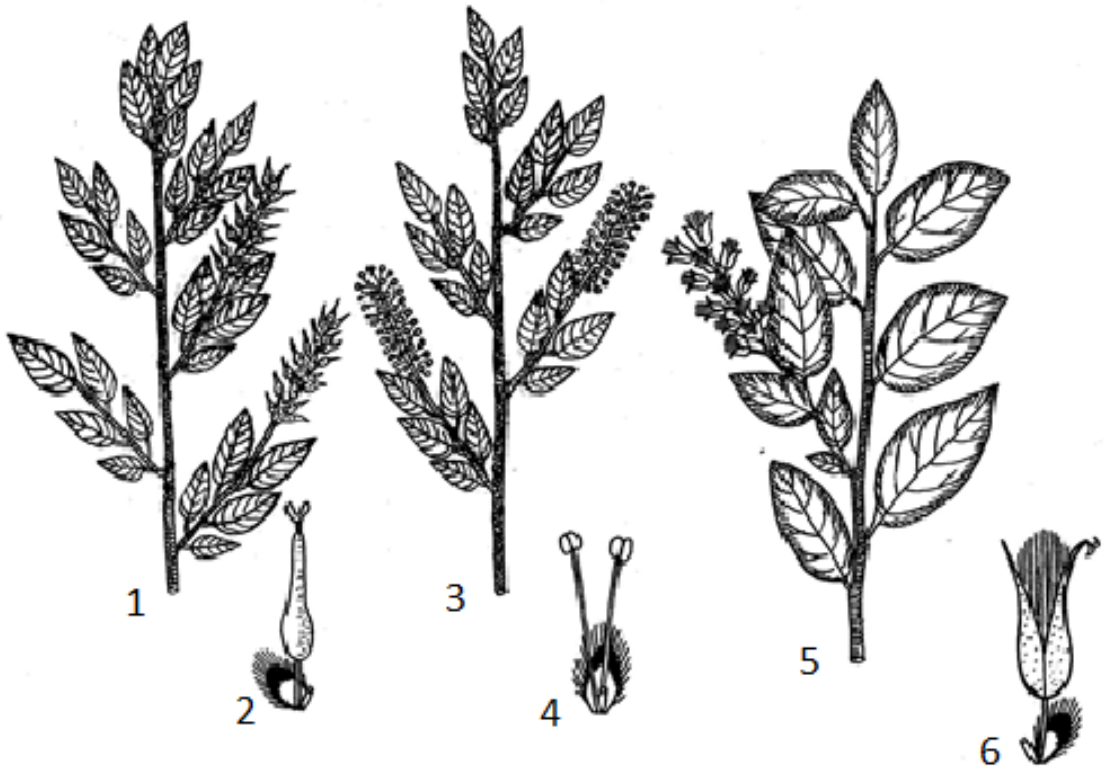


Рисунок 20 - *Salix myrtilloides*

1 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок; 3 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 4 – тычиночный цветок; 5 – побег с созревшими коробочками; 6 – раскрывшаяся коробочка

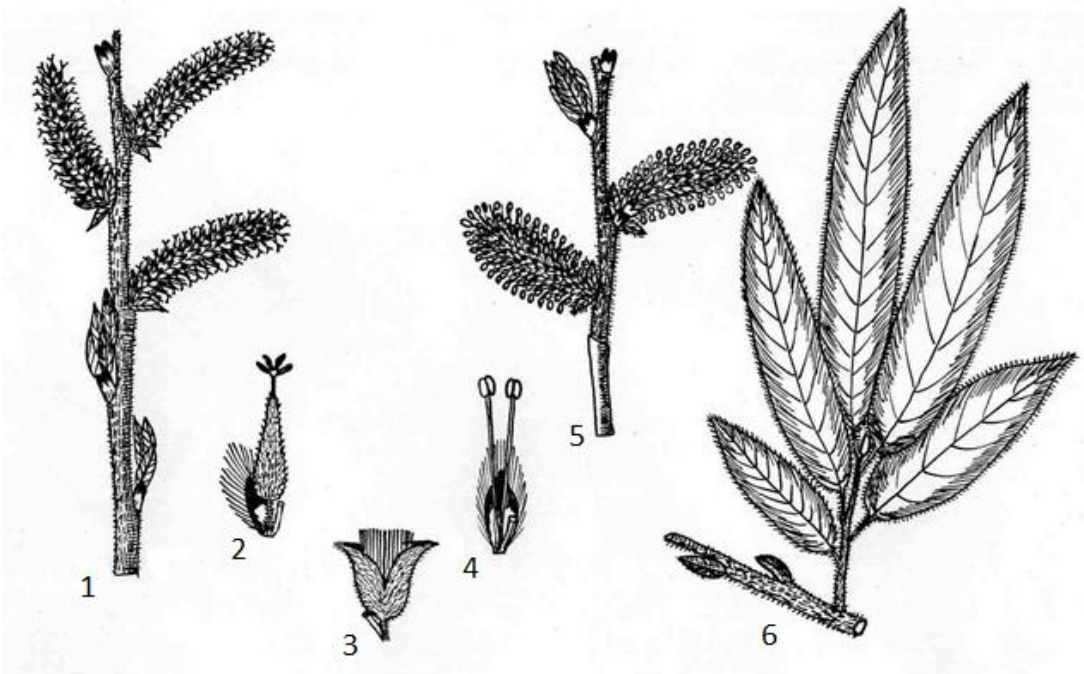


Рисунок 21 - *Salix gmelinii*

1 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок; 3 – коробочка с семенами; 4 – тычиночный цветок; 5 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 6 – вегетативный побег

У 13 изученных видов есть прилистники, раноопадающие или сохраняющиеся до осени. Форма прилистников различна. Например, у *S. aurita* прилистники крупные, почковидные или серповидные, напоминающие уши, сохраняющиеся до осени, что отразилось на видовом названии. У 3 изученных видов прилистников нет (*S. lapponum, S. myrtilloides, S. vinogradovii*). Черешок листа у *S. alba, S. pentandra, S. triandra* (подрод *Salix*), в отличие от других видов подрода *Vetrix*, с железками.

Все многообразие форм листовой пластинки у видов ив сводится к двум типам: 1) овальная, при которой длина не превышает ширину более чем в 4 раза, 2) удлиненная, при которой длина превышает ширину более чем в 5 раз. Овальная форма листа характерна для 9 видов: *S. caprea, S. cinerea, S. myrsinifolia, S. aurita, S. starkeana, S. pentandra, S. triandra, S. lapponum, S. myrtilloides*; удлиненная характерна для 7 видов: *S. euxina, S. alba, S. viminalis, S. gmelinii, S. acutifolia, S. rosmarinifolia, S. vinogradovii*. Важная особенность листовой пластинки – расположение ее наибольшей ширины относительно середины пластинки. У трех видов *S. vinogradovii, S. aurita, S. cinerea* наибольшая ширина находится выше середины листовой пластинки. У одного вида *S. viminalis* листья с завернутыми краями, у *S. myrsinifolia* и *S. rosmarinifolia* листья чернеют при сушке.

Листья бореальных видов ив отличаются не только формой, но и характерным цветом (табл. 3.2. – в Приложении). Обычно у ив верхняя и нижняя стороны листовой пластинки резко отличаются по цвету, но у некоторых видов отличий почти нет. Листья *S. myrsinifolia* сверху слегка блестящие, зеленые, снизу бледно-зеленые или сизые, бело-точечные, но почти всегда с зеленой верхушкой. У ивы трехтычинковой по морфологии листа встречается две формы: первая форма concolor с листьями, снизу зелеными, лишь более бледными, чем сверху и вторая форма discolor с листьями, снизу покрытыми сизым налетом (Маевский, 1964). Систематического значения эти формы не имеют. Наличие воскового налета на нижней стороне листа *S. triandra* позволяет считать форму двуцветную более ксероморфной в сравнении с формой одноцветной (Кулагин, 2003).

Видовой признак листа – его опушение. Опушение листа может быть различным: шелковистым у *S. alba, S. rosmarinifolia, S. viminalis*; курчаво-волосистым у *S. aurita, S. cinerea*; войлочным у *S. caprea, S. gmelinii, S. lapponum* (табл. 3.2. – в Приложении).

У большинства видов вегетативные побеги относятся к типу «*caprea*» (по классификации А.К. Скворцова, 1968), т.е. их генеративные и вегетативные почки резко отличаются по внешнему виду и размерам, генеративные расположены ближе к вершине побега. У четырех видов *S. alba, S. euxina, S. pentandra, S. triandra* вегетативные побеги относятся к типу «*alba*», т. е. форма всех почек на побеге одинакова или меняется очень постепенно.

Самые крупные почки у раннецветущих видов – *S. gmelinii, S. acutifolia, S. caprea;* самые мелкие – у *S. myrtilloides, S. rosmarinifolia, S. starkeana* (табл. 3.3 – в Приложении).

В генеративной сфере ивы отличаются морфологией соцветий и цветков (табл. 3.4. и 3.5. – в Приложении).

У большинства видов (9 видов из 16) есть почти сидячие генеративные побеги с нижней частью 1–4 мм; 5 видов имеют генеративные побеги с нижней частью средней длины (5–15 мм) *S. triandra, S. euxina, S. alba, S. myrsinifolia, S. starkeana*; 2 вида *S. myrtilloides, S. pentandra* имеют генеративные побеги с длинной нижней частью (15–40 мм). При этом нижняя часть различно олиственна: у сидячих генеративных побегов в основании находится 2–3 чешуевидных листочка; у генеративных побегов с ножкой средней длины имеются зеленые листочки; у генеративных побегов с длинной ножкой листочки более крупные и в большем числе (табл. 3.4. – в Приложении).

Нужно отметить несоответствие описания и рисунков генеративных побегов *S. myrtilloides* в литературных источниках (Губанов и др., 2003; Валягина-Малютина, 2004; Бакка, 2005). Так, в иллюстрированном определителе растений Средней России (Губанов и др., 2003), в Красной Книге Нижегородской области (Бакка, 2005) изображены сидячие генеративные побеги на голых двулетних побегах, М.Т. Валягина-Малютина (2004) не приводит рисунков цветущих побегов

S. myrtilloides, а только олиственный побег с созревшими коробочками. В ходе проведенных исследований выяснилось, что у женских и мужских генеративных побегов ивы черниковидной длинные прямостоячие олиственные нижние части (фото 1, 2 – в Приложении).

Форма и размеры генеративных побегов изученных видов ив различны (табл. 3.4. – в Приложении). Самые крупные генеративные побеги 50–80 см – у *S. triandra, S. euxina, S. alba, S. viminalis, S. gmelinii*; самые мелкие – 15–20 см у *S. aurita, S. rosmarinifolia*. Цвет генеративных побегов обусловлен окраской завязей и пыльников. Почти у всех видов мужские соцветия желтого цвета, а женские соцветия – зеленоватого. Исключения составляют женские соцветия *S. myrtilloides* с пурпурной или фиолетовой завязью; мужские соцветия *S. vinogradovii* и *S. rosmarinifolia* с пурпуровыми пыльниками.

Цветки ив мелкие, невзрачные, без околоцветника, выходят из пазух прицветных чешуй. Вместо околоцветника развиваются нектарники. У большинства видов по одному нектарнику в женских и мужских цветках. Но у *S. triandra, S. euxina, S. alba* в мужских цветках 2 нектарника, а в женских 1; у *S. pentandra* в женских цветках один адаксиальный нектарник; а в мужских цветках обычно один абаксиальный нектарник и два небольших, одинаковых адаксиальных (табл. 3.5. – в Приложении). По мнению некоторых авторов (Sugaya, 1960; Скворцов, 1968), это наиболее примитивный признак, показывающий, что адаксиальные нектарники гомологичны паре профиллов; абаксиальный нектарник в таком случае приходится рассматривать как следующий филлом на оси цветка.

В строении цветков различно число тычинок и опушение тычиночных нитей, длина ножки завязи, ее форма и опушение (табл. 3.5. – в Приложении). У большинства видов тычинок две, но у двух видов подрода *Salix* тычинок больше: у *S. triandra* – три, а у *S. pentandra* – 5 и более. Многотычиночность по А.К. Скворцову (1968) – это примитивный признак для рода *Salix*.

У большинства видов ив тычиночные нити свободные, но у *S. vinogradovii* они срастаются. У 9 видов ив тычиночные нити голые (*S. acutifolia, S. caprea, S. gmelinii, S. lapponum, S. myrtilloides, S. rosmarinifolia, S. starkeana, S. viminalis, S.*

vinogradovii); у 4 видов они опушены только в нижней части (*S. alba, S. cinerea, S.euxina, S. myrsinifolia)*; у 3 видов опушены до половины длины (*S. aurita, S. pentandra, S. triandra)*.

Длина ножки завязи у ив бывает очень короткой (меньше длины нектарника *S. alba, S. lapponum, S. viminalis*), короткой (соответствует длине нектарника *S. acutifolia, S. gmelinii, S. pentandra, S. vinogradovii*), средней длины (в 2 раза превышает длину нектарника *S.cinerea, S. euxina, S. myrsinifolia, S. triandra*), длинной (в 3-4 раза превышает длину нектарника *S. aurita, S. caprea, S. myrtilloides, S. rosmarinifolia, S. starkeana*).

У 9 видов рыльце двулопастное (*S. acutifolia, S. aurita, S. cinerea, S. myrsinifolia, S. myrtilloides, S. pentandra, S. rosmarinifolia, S. viminalis, S. vinogradovii)*; у 7 видов рыльце имеет 4 лопасти (*S. alba, S. caprea, S. euxina, S. gmelinii, S. lapponum, S. starkeana, S. triandra*).

У 13 видов форма завязи узко- или яйцевидно-коническая; у *S. vinogradovii* – овально-яйцевидная, у *S. myrsinifolia* – конусовидная, у *S. gmelinii* – кеглевидно-суженная (табл. 3.5. – в Приложении).

Таким образом, несмотря на большое сходство в морфологическом строении, у бореальных видов ив есть четкие отличительные особенности. Для более точного определения видов необходимо анализировать комплекс дополнительных признаков, включающий тип коры, цвет луба, наличие рубцов на древесине, окраску годичных побегов, угол отхождения боковых побегов от главного, наличие нижней части у генеративных побегов, число тычинок в мужских цветках, число лопастей рыльца в женских и т.д.

Бореальные виды ив широко используются. Древесина *S. alba, S. caprea, S. cinerea, S. euxina, S. gmelini, S. myrsinifolia, S. pentandra* идет на мелкие хозяйственные нужды. Листья и ветки *S. aurita, S. caprea, S. gmelinii, S. myrsinifolia, S. rosmarinifolia, S. starkeana* идут на корм скоту. Хорошо размножаются стеблевыми черенками *S. acutifolia, S. aurita, S. euxina, S. gmelinii, S. myrsinifolia, S. pentandra, S. triandra, S. viminalis, S. vinogradovii*. Используется для

облесения прудов и водоемов, закрепления берегов рек *S. acutifolia, S. gmelinii, S. rosmarinifolia*, в защитном лесоразведении *S. triandra, S. viminalis, S. vinogradovii*.

Кора *S. alba, S. aurita, S. caprea, S. cinerea, S. myrsinifolia, S. rosmarinifolia, S. triandra, S. viminalis*, содержащая танниды (12-21%), используется для дубления. Кора *S. alba, S. acutifolia, S. euxina, S. triandra* содержит салицин. Отваром коры некоторых видов красят ткани: в желтый цвет (*S. triandra*), в черный цвет *(S. caprea)*, в красновато-коричневый цвет *(S. alba)*. Древесина *S. alba, S. caprea, S. cinerea, S. euxina, S. pentandra* используется как топливо. Из луба *S. alba* изготовляют веревки и канаты. Побеги *S. acutifolia, S. rosmarinifolia, S. triandra, S. viminalis, S. vinogradovii* используют как материал для всевозможных изящных плетений. Медоносы – *S. alba, S. aurita, S. caprea, S. cinerea, S. euxina, S. gmelinii, S. myrsinifolia, S. pentandra, S. triandra*.

Декоративны и используются в зеленом строительстве для озеленения водоемов и прудов *S. alba, S. acutifolia, S. caprea, S. euxina, S. lapponum, S. myrsinifolia, S. pentandra, S. viminali, S. vinogradovii.* Нуждаются в охране *S. aurita, S. lapponum, S. myrtilloides, S. rosmarinifolia*.

Ареалы, фитоценотическая и экологическая приуроченность видов ив

По распространению ив в Старом Свете А.К. Скворцов (1968) разделил их ареалы на 11 типов. По его классификации у 15 изученных ив бореальный тип ареала (европейский и евразиатский), у одного вида – *S. euxina* – кавказско-малоазиатский тип ареала. Виды европейского и евразиатского бореального типов делят на следующие элементы: европейско-западносибирский (*S. pentandra, S. cinerea, S. mirsinifolia, S. aurita, S. lapponum, S. starkeana*), евразиатский бореальный (*S. rosmarinifolia, S. gmelinii, S. viminalis, S. caprea, S. myrtilloides*), бореально-средиземноморский (*S. alba, S. triandra*), сарматский (*S. acutifolia*), атлантический и среднеевропейский (*S. vinogradovii*).

У S. euxina кавказско-малоазиатский тип ареала (рис. 22), она очень широко распространена в Европе по берегам рек и других водоемов, по сырым ложбинам, у канав, дорог.

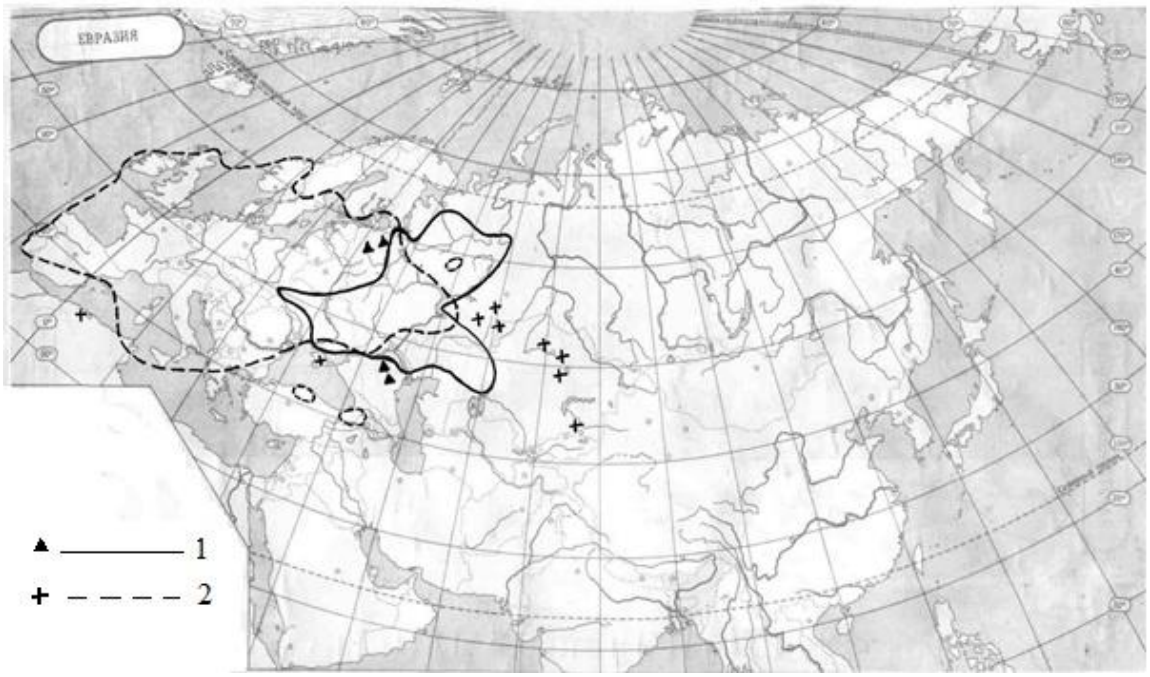


Рисунок 22 - Ареалы *S. acutifolia* Willd.(1), *S. euxina* I.V. Belyaeva (2) по А.К. Скворцову (1968)

Ее ареал включает почти всю западную Европу, кроме южной Испании, юга Балканского полуострова, а также большую часть Феноскандии. В России область сплошного распространения *S. euxina* проходит по линии: Карельский перешеек – Нижний Новгород – Саратов – Ростов-на-Дону – низовья Днепра и Днестра (рис. 22). Вне этой линии – только отдельные местонахождения или небольшие очаги. В Карпатах и Альпах она достигает высоты 800-1100 м (Скворцов, 1968).

К европейско-западносибирскому элементу европейского и евразиатского бореального типа ареала относятся *S. pentandra, S. cinerea, S. mirsinifolia, S. aurita, S. lapponum, S. starkeana*.

У *S. pentandra* обширный ареал в холодно-умеренных районах Евразии и Америки (рис. 23). Западная граница проходит на Алтае. В Средней и Западной Европе она встречается преимущественно в горах: в Альпах до 2000 м (а на Итальянской стороне – даже до 2400 м); во Французском центральном массиве до 1400 м; в Судетах и Карпатах до 1000-1200 м; на Урале и Алтае – почти до верхнего предела леса (Скворцов, 1968). Она растет по низинным болотам и в горах, на влажных лугах, по берегам ручьев, озер (Шиманюк, 1964). На протяжении большей части ареала наиболее характерные местообитания *S.*

pentandra – это осоково-вейниковые лесные болота или переходные зоны вокруг сфагновых болот (Скворцов, 1968).

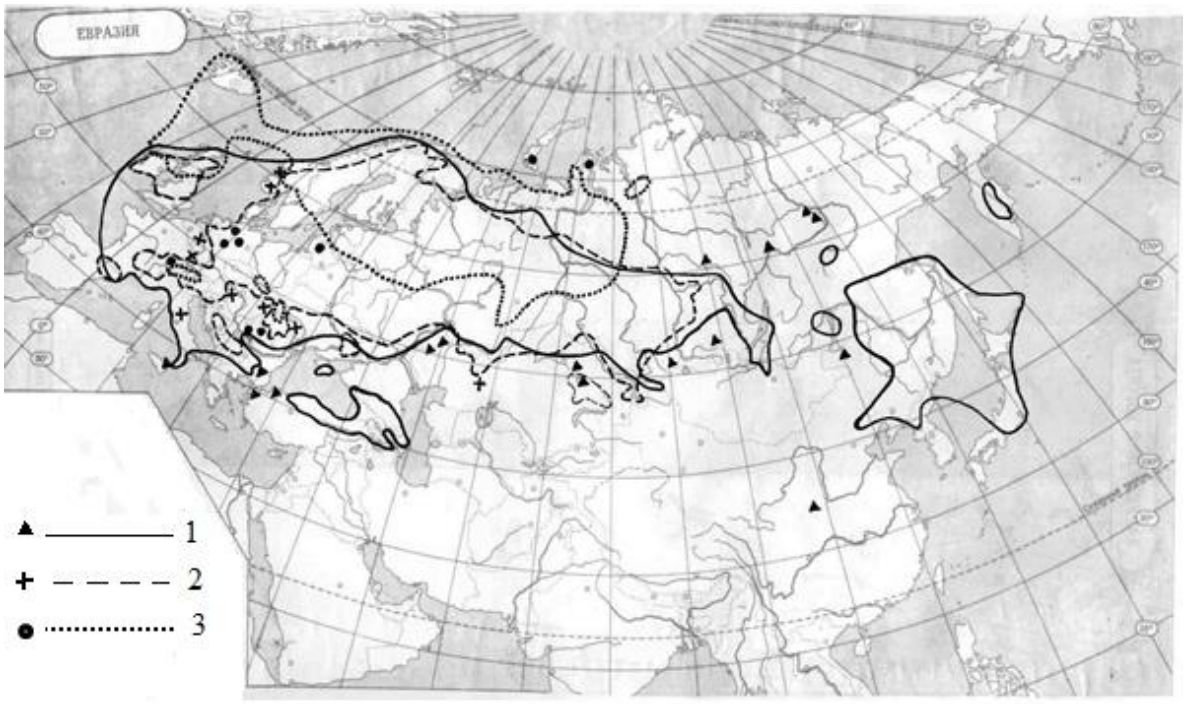


Рисунок 23 - Ареалы *S. caprea* L.(1), *S. pentandra* L. (2), *S. phylicifolia* L. (3) по А.К. Скворцову (1968)

По данным А.К. Скворцова (1968) у *S. cinerea* обширный ареал в Евразии, он включает Юго-Восточную Англию, Восточную Францию, почти всю Италию, Балканский полуостров, всю Среднюю Европу, Южную Скандинавию, почти половину территории России (рис. 24). На территории России *S. cinerea* встречается к югу до берегов Черного моря, до подножия Кавказа, до дельты Волги и почти до устья Урала, до Аральского моря, нижней и средней Сыр-Дарьи. Заходит также к верхнему пределу леса в горах (максимальная отметка в Альпах и Карпатах – 1100 м) (Скворцов, 1968).

S. cinerea часто встречается по эвтрофным болотам, илистым берегам различных стоячих или слабопроточных водоемов, сплавинам, сырым ложбинам, сырым смешанным лесам и пойменным лугам. В местах достаточного увлажнения ива пепельная также часто встречается на различных вторичных

местообитаниях: рытвинам, насыпям, по канавам. По данным А.К. Скворцова (1968) она предпочитает эвтрофный, минерализованный субстрат.

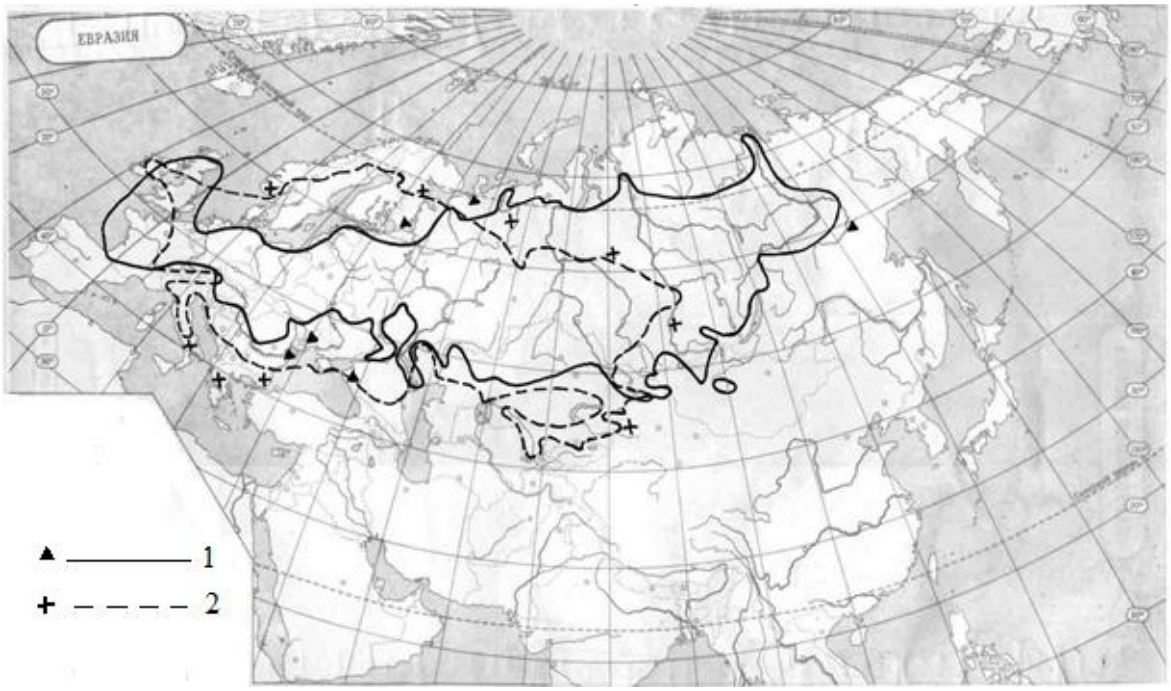


Рисунок 24 - Ареалы *S. viminalis* L. (1), *S. cinerea* L.(2) по А.К. Скворцову (1968)

Ареал *S. myrsinifolia* включает северную часть Британских островов, всю Скандинавию; рассеянно она встречается в Дании, Германии, Западной Польше, в европейской части России, на Урале, в некоторых районах Западной Сибири (рис. 25). Южная граница ее ареала в России проходит по линии Курск–Тамбов–Ульяновск, на Урале граница она спускается до Орска.

Северная граница ее ареала идет от Ханты-Мансийска до бассейна Конды, до северной луки Печоры; до южной части п-ва Канин; на Кольском полуострове встречается почти всюду. Восточная граница проходит по р. Оби на севере и по р. Уралу на юге (Скворцов, 1968, 1999). В Альпах до 2400 м, в Шотландии до 750 м, в северной Норвегии до 900 м, в Хибинах до 400 м, на Приполярном Урале до 600 м, на Южном Урале до 800 м (Скворцов, 1968). *S. myrsinifolia* встречается на окраинах эвтрофных и мезотрофных болот, на разнообразных вторичных послелесных местообитаниях: вырубках, полянах, опушках, на усадьбах, вдоль

дорог. К реакции субстрата малотребовательна, однако особо кислых и бедных грунтов избегает. Предпочитает хорошо увлажненные почвы (Скворцов. 1968).

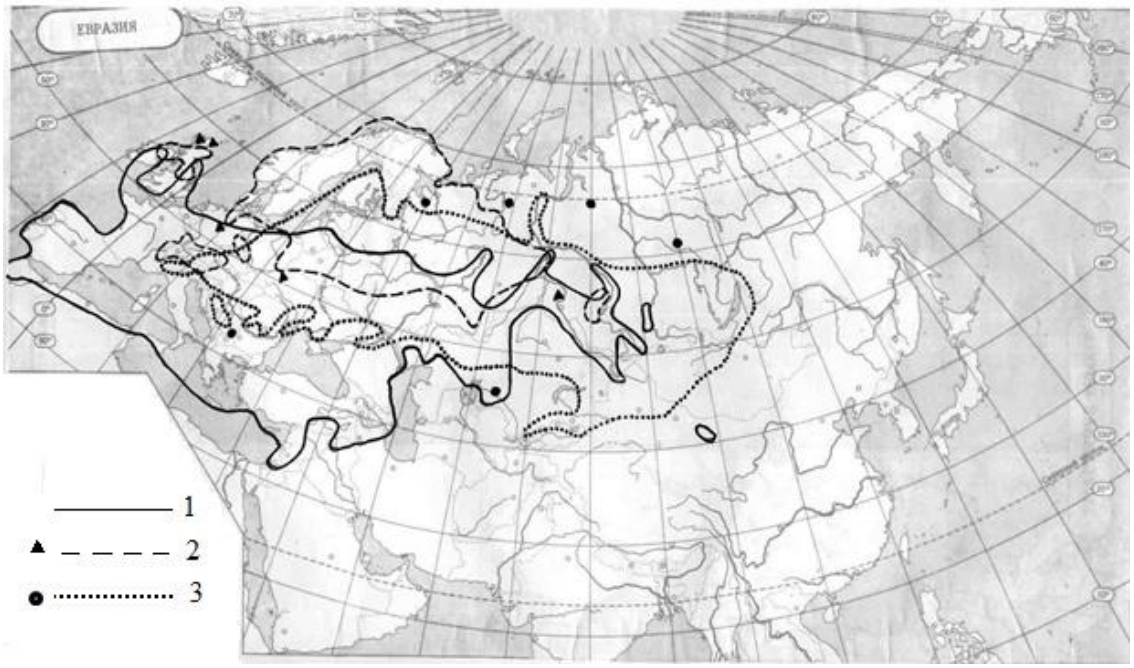


Рисунок 25 - Ареалы *S. alba* L. (1), *S. myrsinifolia* L. (2), *S. rosmarinifolia* L. (3) по А.К. Скворцову (1968)

Ареал *S. aurita* занимает большую часть Средней и Северной Европы (рис. 26). В России встречается к северу до Кандалакшского залива, Архангельска, средней Мезени; к востоку до Предуралья в бассейнах Вычегды и Камы. Единичные местонахождения на Урале от Денежкина Камня до Кыштыма; за Уралом – в бассейне Конды. В Шотландии до 750 м, во Французском центральном массиве – до 1750 м, в Альпах до 1100 м, в Карпатах до 1600 м (Скворцов, 1968). *S. aurita* произрастает на мезотрофных окраинах болот, в светлых березовых лесах; в увлажненных вторичных местообитаниях, на кислых, бедных почвах.

Сплошной ареал *S. lapponum* занимает почти всю Скандинавию, лесную зону и лесотундру Европейской части России, Урала и Западной Сибири; рассеянные местонахождения отмечены в зоне лесостепи (рис. 27). Поднимается в горы: на Северном Урале – до 300 м, в Хибинах – до 500 м, в Норвегии – до 1100 м (Скворцов, 1968). Кроме этого основного ареала целый ряд фрагментов в горах

Европы: в восточных Пиренеях – до 2400 м, Французском центральном массиве – до 1750 м, Судетах – до 1500 м, Западной Болгарии – до 2500 м (Скворцов, 1968). *S. lapponum* предпочитает эвтрофные и переходные болота, сырые и заболоченные луга и лесные прогалины, заболоченные леса.

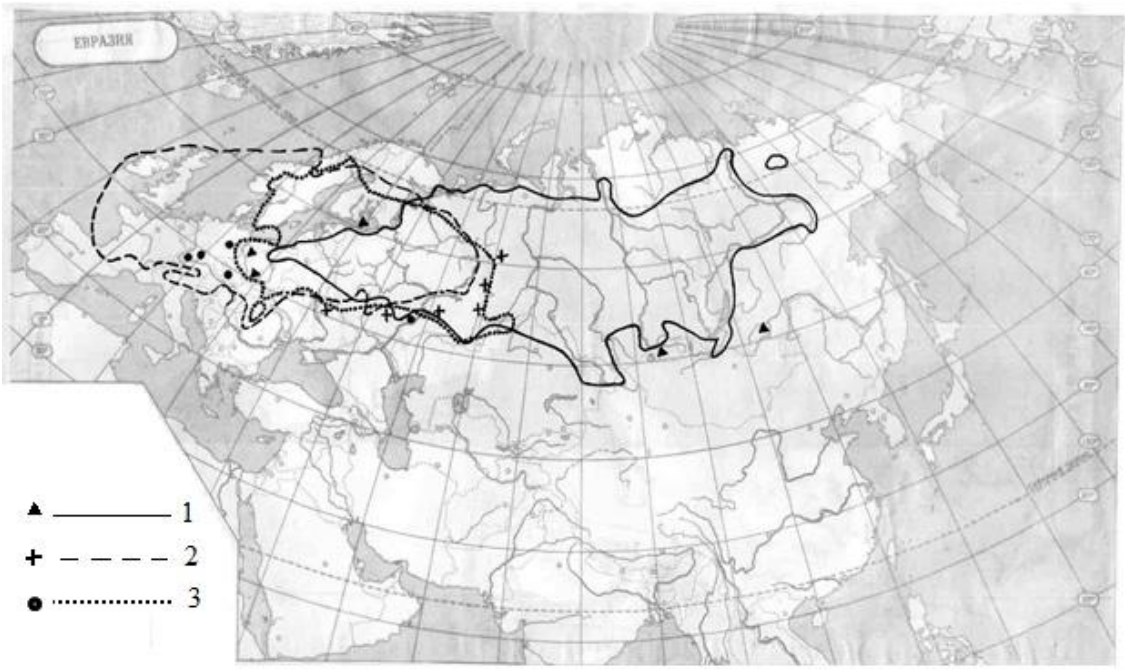


Рисунок 26 - Ареалы *S. gmelinii* Pall.(1), *S. aurita* L. (2), *S. starkeana* Willd. (3) по А.К. Скворцову (1968)

Ареал *S. starkeana* включает Швецию, южную Финляндию, Европейскую часть России (рис. 26). В России встречается в бассейне Сухоны, Вычегды, Камы и Белой; к югу – до севера Саратовской области, Воронежа, Харькова, Киева, Бердичева, Львова. Рассеянно встречается в восточной Польше и в Судетах; единично в Словакии и Германии (Скворцов, 1968). *S. starkeana* предпочитает светлые леса (сосняки, березняки), опушки, вырубки и гари, у дорог обычно вместе с *S. aurita, S. myrsinifolia*.

К евразиатскому бореальному элементу европейского и евразиатского бореального типа ареала относят *S. rosmarinifolia, S. gmelinii, S. viminalis, S. caprea, S. myrtilloides.*

Ареал *S. rosmarinifolia* включает северную Италию, Югославию, Венгрию, Румынию, Чехословакию, восточные районы Германии, Польшу, Финляндию, часть России (рис. 25).

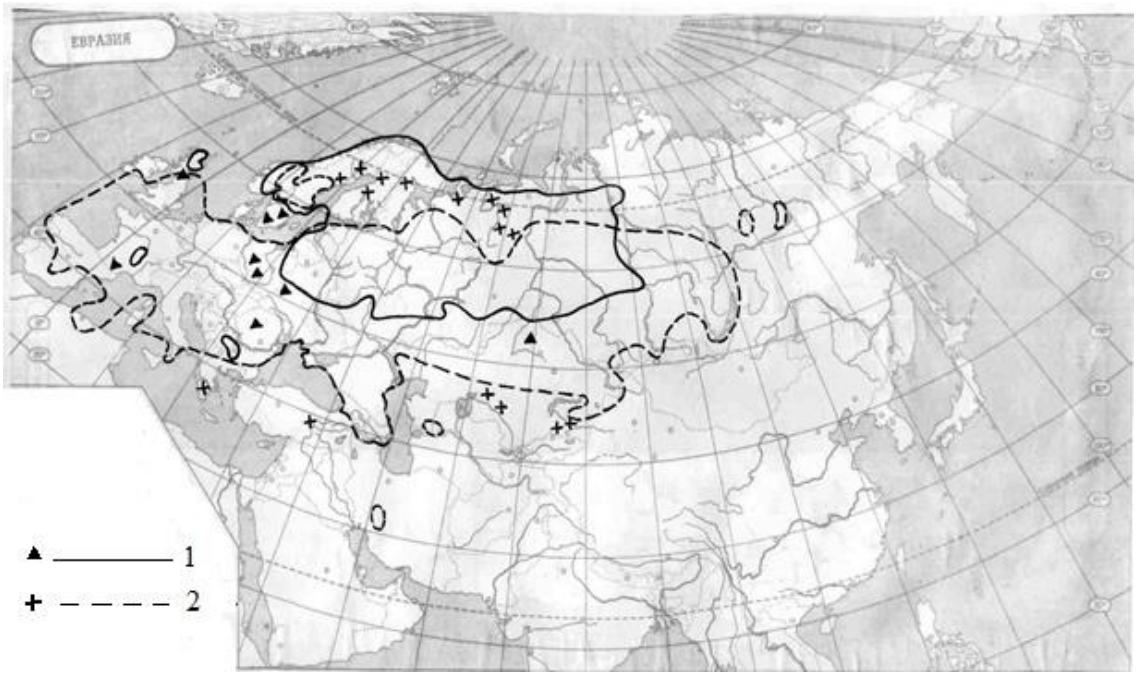


Рисунок 27 - Ареалы *S. lapponum* L. (1), *S. triandra* L.(2) по А.К. Скворцову (1968)

В России северная граница ареала идет через южную Карелию, Архангельск, Среднюю Печору, пересекает Урал. Восточная граница проходит между Байкалом и Читой. Южная граница пересекает Балхаш и идет по северному краю казахстанских пустынь, затем южнее Волгограда к Ростову, по Черноморскому побережью доходит до устья Дуная (Скворцов, 1968). Поднимается в горы: в Югославии, Болгарии, Румынии до 1000 м, в Польше до 900 м; в Восточных Саянах до 900 м, в Туве до 1200 м, на Алтае до 1700 м; в Заилийском хребте до 2500 м, в Терскее и узле Хан-Тенгри до 3600 м (Скворцов, 1968). *S. rosmarinifolia* встречается на торфянистых лугах, эвтрофных и переходных болотах (Скворцов. 1968).

Ареал *S. gmelinii* в общем сходен с ареалом *S. viminalis*, включает Европу, Европейскую часть России, Урал, Западную Сибирь. Однако есть отличия: на запад за пределы Европейской части России выходит только небольшим выступом в северо-восточную Польшу и единичными местообитаниями в

Силезии и Брандербурге (рис. 26). К югу доходит только до северных пределов Белоруссии и северной части черноземной полосы. Северная граница близка к границе *S. viminalis* и примерно совпадает с полосой лесотундры, по долинам рек иногда встречается и в тундре. На востоке ареал *S. gmelinii* простирается до Верхоянска, низовьев Маи и Юдомы, до р. Шилки. Южная граница идет от Кяхты, огибает Восточные Саяны, заходит в Туву, затем снова огибает Алтай (не заходя в него, в отличие от *S.viminalis*) и от Зайсана идет вдоль Иртыша, на Ишим, Курган, Орск и Ульяновск. *S. gmelinii* произрастает в долинах рек и ручьев: как у живого русла, так и на различных подходящих местах в пойме.

Границы ареала *S.viminalis* в Западной Европе захватывают большую часть Англии и юго-восточной Ирландии; большую часть Франции (кроме юго-востока); Бельгию, Голландию, Германию, восточную половину Австрии, Словению, значительную часть Венгрии и Румынии, Чехословакии, Польши (рис. 24). Ива корзиночная поднимается в горы: в Карпатах до 900 м, на Южном и Среднем Урале до 600 м, на Алтае до 1500 м – 1800 м (Скворцов, 1968). *S. viminalis* встречается по берегам рек, преимущественно на свежем наносе, песчаном или галечном, у живого русла. В старых частях поймы постепенно заменяется другими видами. На песчаной почве в районах достаточного увлажнения нередко также по рытвинам, канавам и т.п.

Ива козья *S. caprea* имеет обширный евроазиатский ареал. По данным А.К. Скворцова (1968) ареал *S. caprea* простирается по всей Европе от Северной Испании, южной Италии, Албании, Македонии до крайнего Севера Скандинавии, (рис. 23). В Восточной Европе к югу до линии Кишинев–Запорожье–Ростов–Волгоград–Оренбург; на север – до южного Канина и северной луки реки Печеры. В Азии южный предел – от Орска через Баян-Аул к подножию Алтая. Северный предел ареала захватывает южные Курилы, весь Сахалин, Шантарские острова, Зею и Шилку, далее идет через Баргузинск, нижнее течение Ангары, водоразделы Обь–Таз, Обь–Пур, Обь–Надым. Северные островные местообитания *S. caprea* находятся на верхнем Алдане и на Камчатке, а также рассеянные местонахождения по Лене от Мухтун до Сангара. Далеко оторванные к югу

местонахождения есть севернее Пекина и в хребте Циньлиншань. По данным А.К. Скворцова (1968) *S. caprea* встречается также у верхнего предела леса в горах (максимальная отметка в Малой Азии – 2700 м). *S. caprea* встречается в лесах, на разнообразных вторичных послелесных местообитаниях: вырубках опушках, у дорог и т. п. Сильно увлажненных и тем более заболоченных почв избегает.

Ареал *S. myrtilloides* захватывает южную часть тундры, лесотундру, лесную зону и северную часть степной зоны Евразии (рис. 28).

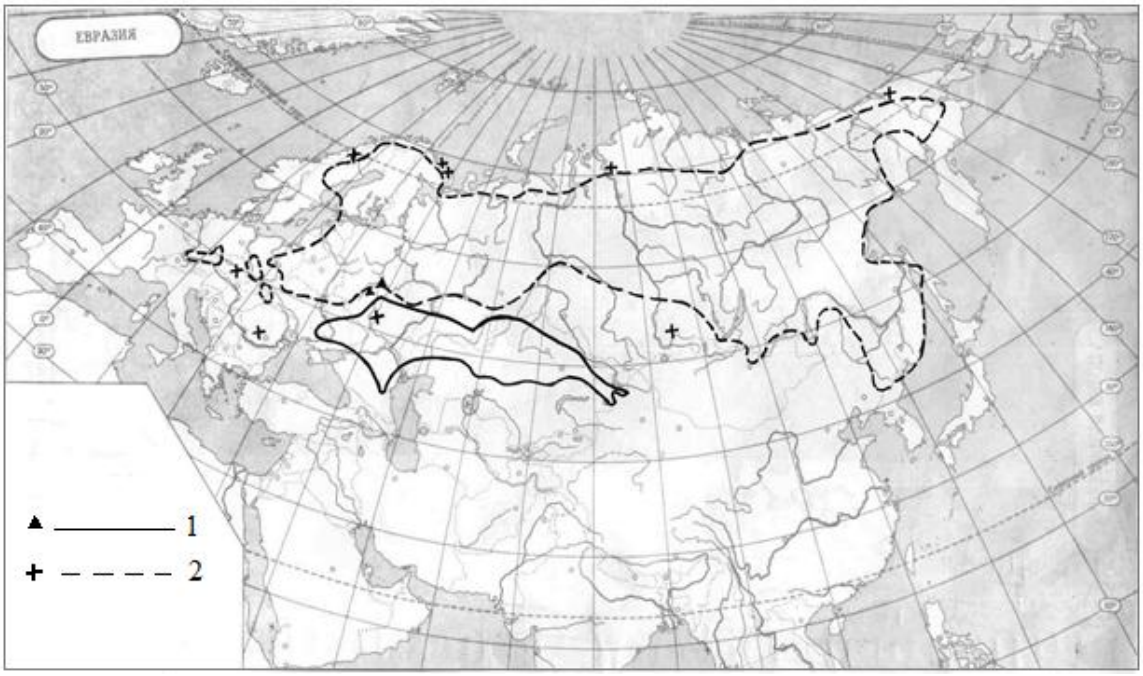


Рисунок 28 - Ареалы *S. vinogradovii* A. Skvorts. (1), *S. myrtilloides* L. (2) по А.К. Скворцову (1968)

Встречается в горах: в Татрах до 900 м, на Северном Урале до 800 м, на Полярном Урале до 300 м, в Становом нагорье до 1100 м (Скворцов, 1968). *S. myrtilloides* предпочитает мезотрофные болота, осоково-кустарниковые и вейниковые переходные зоны по краям сфагновых болот, сырые луга, ерники, сырые и заболоченные сосняки и лиственничники; реже выходит на чистые сфагновые болота, так же редко в горных тундрах.

К бореально-средиземноморскому элементу европейского и евразиатского бореального типа ареала относят *S. alba , S. triandra*.

Ареал *S. alba* включает восточную Англию; Францию; Пиренейский полуостров; приморскую полосу Алжира, горы Марокко, всю Среднюю и Южную Европу; крупные острова Средиземного моря; Малую Азию; Кавказ (рис. 25). Изолированный фрагмент на Енисее в районе Минусинска. В Альпах – до 900-1000 м, в Карпатах – до 700-800 м; в Пиренеях, на Кавказе, в Малой Азии до 1900 м; в Марокко до 2400 м; на Урале и на Алтае не выше 600 м (Скворцов, 1968).

S. alba встречается по берегам и долинам рек на песчаном и особенно песчано-илистом наносе; у северного предела ареала только по более крупным рекам, на юге, особенно в степной зоне, нередко даже у самых маленьких ручьев.

Ареал *S. triandra* включает в себя большую часть Испании; небольшой фрагмент в Алжире; Францию, Англию, Южную Ирландию, Италию, все страны Средней Европы и Балканского полуострова (кроме Греции, где отсутствует или очень редка). Островной ареал в средней Швеции и южной Норвегии и отдельные местонахождения в Финляндии у Ботанического залива. Встречается почти по всей Европейской части России (кроме Карелии и лесотундры), на Кавказе, в Малой Азии, северном Иране; изолированные фрагменты в Копет-Даге, в южном Иране и в восточном Афганистане (рис. 27). *S. triandra* встречается от низменности до среднего горного пояса: в Пиренеях до 1700 м, в Альпах – до 1600 м, в Карпатах – до 1200 м, на Большом Кавказе – до 1300-1500 м, на Малом Кавказе – до 2100 м, на Урале, в Тянь-Шане, на Алтае, в Саянах и далее к востоку – только до подножия гор. *S. triandra* встречается по берегам ручьев или в поймах; реже на вторичных местообитаниях – по канавам, рытвинам (Скворцов, 1968).

К сарматскому элементу европейского и евразиатского бореального типа ареала отнесен *S. acutifolia* (рис. 22).

Ареал *S. acutifolia* охватывает южное побережье Онежского озера; бассейн верхнего и среднего течения Северной Двины; Среднюю Мезень; верхнюю Печеру, бассейн почти всей Волги, включая Каму, Вятку и Оку, средний и нижний Дон, Донец и другие реки Приазовья; нижний и средний Днепр с притоками, Западный Буг в пределах Польши (Скворцов, 1968). *S. acutifolia* растет только по открытым незадерненным пескам, поэтому в лесной зоне встречается

почти исключительно в долинах сравнительно крупных рек; в степной зоне встречается и по внедолинным песчаным массивам, в том числе и по бугристым пескам (Скворцов. 1968).

К атлантическому и среднеевропейскому элементу европейского и евразиатского бореального типа ареала отнесен *S. vinogradovii.*

Ареал *S. vinogradovii* захватывает лесостепь и степь Европейской части России, Южный Урал, лесостепь и степь Западной Сибири и северного Казахстана. По данным А.К. Скворцова (1968) имеется несколько изолированных точек на Оке в Калужской и Московской областях (рис. 28). *S. vinogradovii* произрастает по берегам рек и долинным лугам лесостепных и степных районов.

При анализе ареалов наших видов ив можно выделить ряд ботанико-географических рубежей. Например, *S. acutifolia, S. cinerea, S. viminalis*, хотя иногда и подходят вплотную к подножию Кавказа, на него не поднимаются и к югу не переходят. *S. pentandra, S. alba, S. viminalis, S. caprea, S. acutifolia* не идут на юг далее северного Приаралья. Около Енисея находятся восточные пределы ареалов *S. pentandra, S. lapponum, S. cinerea*. Форпостам европейско-западносибирской флоры за Енисеем в Енисейском кряже соответствуют здесь *S. pentandra, S. cinerea*, а в Минусинской котловине – *S. alba, S. cinerea*.

Анализируя ареалы исследуемых видов, мы приходим к заключению, что по площади на территории Восточной Европы ареалы исследуемых видов делятся на 3 группы: 1) с большими ареалами (*S. myrtilloides, S. caprea, S. viminalis, S. triandra*), 2) с малыми ареалами (*S. vinogradovii, S. acutifolia*),3) с ареалами средних размеров (оставшиеся виды). При этом, у *S. caprea* ареал разорванный (дизъюнктивный внутриконтинентальный), у остальных видов помимо сплошных ареалов есть изолированные очаги местообитаний: у *S. starkeana, S. cinerea, S. vinogradovii, S. aurita, S. acutifolia* за пределами ареалов имеются отдельные местонахождения (форпосты); у *S. pentandra, S. euxina, S. gmelinii, S. viminalis, S. lapponum, S. rosmarinifolia, S. myrsinifolia, S. myrtilloides, S. alba, S. triandra* помимо форпостов за пределами ареалов имеются и эксклавы (удаленные фрагменты).

12 изученных видов встречаются у верхней границы леса в горах (для *S. starkeana, S. gmelinii, S. acutifolia, S. vinogradovii* в литературе данных не приводится): По высотному признаку (нахождение на различной высоте в горах) ивы делятся на 3 группы: 1) с максимальными значениями высоты (например, *S. rosmarinifolia* – до 3600 м на горном узле Хан-Тенгри), 2) со средними значениями высоты (*S. caprea* – до 2700 м в Малой Азии, *S. lapponum* – до 2500 м в Западной Болгарии, *S. alba* – 2400 м в Марокко, *S. pentandra* – 2400 м в Альпах), 3) с минимальными значениями высоты (*S. cinerea* – 1100 м в Альпах и Карпатах, у *S. myrtilloides* – 1100 м в Становом нагорье, *S. euxina* – 1100 м в Карпатах и Альпах).

Территория, на которой мы проводили исследования, является центром ареала для 7 видов (*S. starkeana, S. caprea, S. cinerea, S. triandra, S. pentandra, S. rosmarinifolia, S. viminalis)*; границей для 2 видов (северной для *S.vinogradovii*, восточной для *S. euxina*); периферией ареала для 7 видов (*S. acutifolia, S. aurita, S. alba, S. myrtilloides, S. myrsinifolia, S. gmelinii, S. lapponum*).

По фитоценотической и экологической приуроченности виды ив также отличаются друг от друга: 7 видов – *S. euxina, S. gmelinii, S. viminalis, S. acutifolia, S. vinogradovii, S. alba, S. triandra* – аллювиальные (Скворцов, 1968). По берегам и долинам рек на песчаном и песчано-илистом наносе любят поселяться *S. euxina, S. alba, S.viminalis* (также и на галечном). В долинах рек и ручьев, реже на вторичных местообитаниях – по канавам, рытвинам поселяются *S. triandra, S. gmelinii.* В лесостепных и степных районах сходные местообитания занимают *S. vinogradovii, S. acutifolia*. *S. vinogradovii* встречается по берегам рек и долинным лугам, а *S. acutifolia* – по открытым незадерненным пескам в долинах крупных рек (Скворцов, 1968).

Остальные виды – неаллювиальные, то есть могут селиться на разнообразном субстрате, в том числе на глинистом, торфяном или покрытом мхами, песчаном; они менее требовательны к аэрации субстрата и часто мирятся с застойным увлажнением или же вообще довольствуются умеренным увлажнением обычных лесных или луговых почв. Среди болотных видов нужно отметить, что *S. pentandra* предпочитает осоково-вейниковые лесные болота,

поймы рек, или же места выхода грунтовых вод; *S. myrtilloides* предпочитает мезотрофные болота, осоково-кустарниковые и вейниковые переходные зоны по краям сфагновых болот, сырые луга, ерники, сырые и заболоченные сосняки и лиственничники. Реже *S. myrtilloides* выходит на чистые сфагновые болота, однако особо кислых и бедных грунтов избегает. Предпочитает хорошо, но не переувлажненные почвы (Скворцов, 1968). *S. cinerea* также произрастает по болотам, берегам водоемов в зонах достаточного увлажнения. В стоячих и малопроточных водоемах молодые особи *S. cinerea* встречены нами на плавающих отмерших стволах древесных растений (фото 3 – в Приложении).

По торфянистым лугам и кустарникам, в условиях эвтрофных и переходных болот, при достаточном, но малопроточном увлажнении встречаются *S. rosmarinifolia* и *S. lapponum*, а *S. rosmarinifolia* также на боровых песках. *S. aurita* и *S. myrsinifolia* произрастают на окраинах эвтрофных и мезотрофных болот, в светлых лесах и сырых низинах; в различных увлажненных местообитаниях. *S. aurita* произрастает на кислых и бедных почвах, а *S. myrsinifolia* к реакции субстрата малотребовательна (Скворцов, 1968).

Светолюбие – общее свойство семейства ивовых. Однако некоторые ивы способны выносить небольшое затенение и расти в лесах. Наиболее «лесными» из изученных видов являются *S. caprea* и *S. starkeana*; они могут расти даже среди сомкнутого древостоя, лишь бы их крона не была целиком в плотной тени других деревьев. *S. caprea* и *S. starkeana* избегают увлажненных и тем более заболоченных почв (Скворцов, 1968).

Ивы принадлежат к видам реактивного типа стратегии (Недосеко, 1993) и очень распространены в разнообразных вторичных местообитаниях, создаваемых деятельностью человека. Большинство изученных видов повсюду легко заселяют различные рытвины, карьеры, насыпи, запущенные поля. Наиболее обычны на вторичных антропогенных местообитаниях в изученных нами районах *S. caprea, S. myrsinifolia, S. cinerea, S. triandra, S. gmelinii* (Недосеко, 2010, 2014 а, 2015 а).

ГЛАВА IV. ОНТОГЕНЕЗ АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX*

Онтогенез этой группы изучен у 7 видов, из них 2 вида деревьев (*S. alba и S. euxina*) и 5 видов кустарников (*S. triandra, S. vinogradovii, S. acutifolia, S. viminalis, S. gmelinii*).

4.1. Онтогенез особей *S. alba* L. и *S. euxina* I.V. Belyaeva жизненных форм: одноствольное дерево, мало- и многоствольные деревья, факультативный стланик

В ходе наших исследований выявлено, что во взрослом состоянии *S. alba и S. euxina* могут формировать четыре жизненные формы: одноствольное дерево, мало- и многоствольное дерево-куст (Недосеко, 2009 а, б, 2010, 2014 а, 2015 а) и факультативный стланик (Недосеко, 2012 а, 2010, 2014 а, 2015 а); причем особи ив перечисленных жизненных форм обитают в разных экологических условиях.

Онтогенез особей *S. alba*: жизненная форма одноствольное дерево

Материал собран в различных вторичных местообитаниях: вдоль дорог, на полях вдали от речного русла, на сухих почвах. Выделены и описаны 4 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный (рис. 35, табл. 4.1. – в Приложении).

Латентный период. *S. alba* цветет в первой половине мая одновременно с распусканием листьев, на 1-2 дня позднее *S. euxina*. Начало рассеивания семян – в начале июня. Семена мелкие, в среднем 1,0-1,2 мм длиной, в числе 6-10, располагающиеся по 3-5 на дне каждой створки (Валягина-Малютина, 2004). При проращивании семян *S. alba* на влажной фильтровальной бумаге ее всхожесть составляет 84,2%.

Проростки (р) появляются в июне, прорастание семян – надземное. Семя, попадая на влажный, открытый субстрат, очень быстро набухает, его тонкая

кожура моментально пропитывается водой и разрывается, при этом немного выдвигается очень короткий бурый гипокотиль с почти плоским, чуть расширенным нижним концом – валиком. Гипокотиль через 24 часа равен по длине семядолям (1-1,5 мм). Через 8 часов на валике образуется густой венец радиально расходящихся в стороны волосков. Этими волосками проросток прочно прикрепляется к субстрату, приобретает устойчивость и поглощает воду. Гипокотильные волоски многочисленные, сильно развитые, способны так прочно уцепиться за субстрат, что их трудно оторвать, не повредив. Гипокотильные волоски отмирают через 10-12 дней.

Почти в это же время семядоли выходят из семенной кожуры, развертываются и начинают фотосинтезировать. Семядоли ярко-зеленые, эллиптической формы, иногда с красноватыми точками на нижней стороне: длина семядолей 2-2,5 мм, ширина1-1,4 мм (рис. 29).

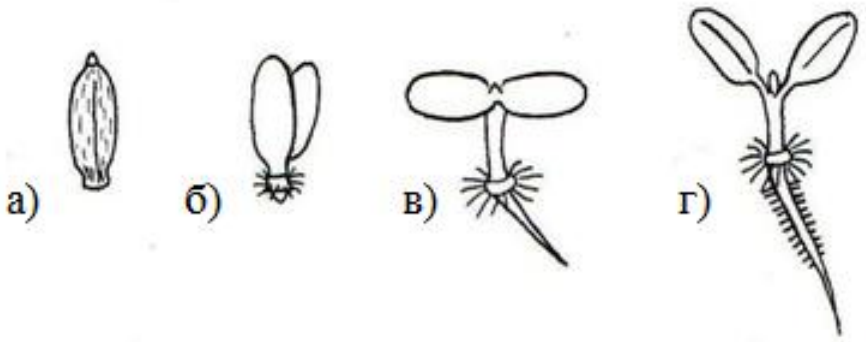


Рисунок 29 - Фазы прорастания семени и развития проростка *S. alba* при t=20°С:

а) через 9 часов после начала замачивания, б) через 24 часа,
в) через 48 часов, г) через 72 часа

В опытах с проращиванием семян мы установили, что у 9% проростков *S. alba*, было 3 семядоли (трикотилия). У проростков ив, как и у некоторых представителей семейства зонтичных, бобовых, крестоцветных и др., это связано с расщеплением одной семядоли (Янчевский, 1904; Васильченко, 1936). Через 24 часа после начала проращивания семян начинает расти главный корень, который через 48 часов равен длине семядолей (2 мм).

Главный корень у ивы белой растет довольно быстро, на нем появляются корневые волоски, они выполняют всасывающую и закрепляющую функцию. Это связано с приуроченностью к прирусловым пескам, которые в период диссеминации увлажнены водами весенних паводков, продолжающихся около 2 месяцев. В этот период отмечены колебания воды в прибрежной части реки, ее временные подъемы и спады. Эти временные подъемы и спады воды увлекают за собой семена ивы белой и даже проростки, поэтому для нее очень важно быстро укорениться и удержаться в субстрате.

Через 110 часов после начала прорастания на главном корне появляются боковые корни, а рост главного корня приостанавливается. По мере укрепления корневой системы проростка трогается в рост и почечка, образуя первое стеблевое междоузлие – эпикотиль, а за ним ювенильные листья. Семядоли расположены супротивно, эллипсовидной формы, длина достигает 10 мм, ширина 1,5 мм. Семядоли с обеих сторон бледно-зеленые, слабоопушенные, с железисто-зубчатым краем. Следующие за семядолями листья (2-3) ланцетной формы, их длина достигает 15 мм, они опушены, края листьев мелко-железистые. При временном затоплении водой или засыпании влажным песком у проростков образуются придаточные корни.

К осени проростки *S. alba* вырастают до 12-22 см, при диаметре стебля 1-1,7 мм, у них формируется до 11 листьев, глубина проникновения корневой системы – 6-9 см. Семядоли опадают после первого месяца вегетации или остаются на стебле до осени.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j) начинается с момента опадения семядолей и длится обычно до 6 лет (у особей пониженной жизненности). Ювенильные растения не ветвятся (рис. 30). Листья ювенильного типа отличаются от взрослых размерами и округлой формой. Длина листовых пластинок 4,5-6,1см, ширина 0,9-1,3 см. У ювенильных растений хорошо развит главный корень, растущий вертикально. На гипокотиле образуются придаточные корни, они втягивают базальную часть растения в почву, корневая система становится комбинированной и состоит из системы главного корня и

придаточных корней. Корневая система проникает в почву не глубже 15 см (табл. 4.1. – в Приложении).

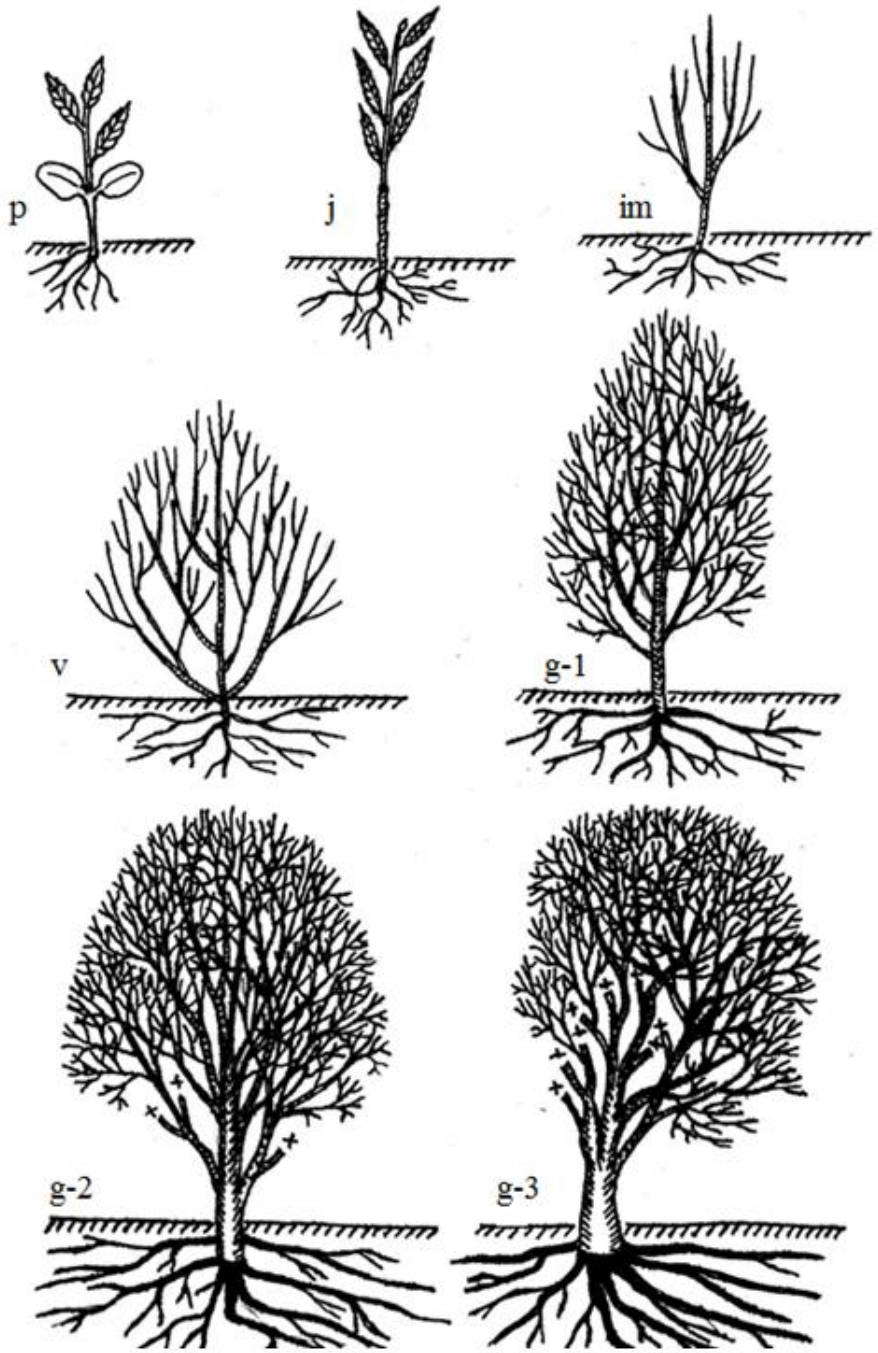


Рисунок 30 - Схема онтогенеза *S. alba*: жизненная форма – одноствольное дерево

Особи ивы белой нормальной жизненности задерживаются в ювенильном онтогенетическом состоянии не более четырех лет, нарастают моноподиально и

достигают высоты 0,24-0,45 м. Длина годичных приростов побегов нарастания составляет 12-18,2 см.

В менее подходящих условиях формируются растения пониженной жизненности, которые дольше сохраняют ювенильный облик. Продолжительность их жизни до 6 лет, высота до 0,3 м, длина годичных приростов побегов нарастания у таких особей значительно меньше, чем у особей нормальной жизненности и составляет 8,5-13,5 см. Особенность растений пониженной жизненности – симподиальное нарастание.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Переход в эту группу определяется появлением боковых осей и увеличением порядка ветвления, то есть началом образования кроны. Листья имматурных растений, по сравнению с листьями ювенильных растений, уже по ширине, они приобретают удлиненную форму. В корневой системе усиленный рост придаточных корней тормозит развитие главного и боковых (фото 4 - в Приложении). Эта группа растений по интенсивности прироста, числу порядков ветвления, форме листьев, степени сформированности кроны подразделяется на 2 подгруппы (табл. 4.1. – в Приложении).

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) медленно растут в высоту, мало разветвлены; порядок ветвления обычно 2-3. Индекс листовой пластинки 6,18-6,0.

У растений нормальной жизненности главная ось обгоняет в росте боковые оси, и крона приобретает удлиненно-пирамидальную форму. Такие растения могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 6 лет, и достигают высоты 2 м. Листовые пластинки ланцетной формы: длинна их 5,5-5,7 см, ширина – 0,9 см. Длина годичных приростов побегов нарастания по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием увеличивается до 18-42,5 см, корневая система углубляется до 30,25 см.

У особей пониженной жизненности средняя длина годичных приростов побегов нарастания меньше, и равна 24 см, крона ассиметричная, щитковидной

формы. Такие растения могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 8 лет, достигая высоты до 1,4 м. Корневая система проникает на глубину до 30 см.

У имматурных растений 2-ой подгруппы (im-2) сравнительно большие приросты в высоту, порядок ветвления – 3-4. Листовые пластинки по форме приближаются к взрослым. Индекс листа 6,33-6,18. Корневая система кистекорневого типа. Особи нормальной жизненности при благоприятных условиях могут находиться в этом состоянии до 8 лет, достигая высоты 4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 30,5-68,9 см, глубина проникновения корневой системы – до 65 см.

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 7 до 12 лет, их высота до 3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 20,8-44,8 см, корневая система проникает на глубину до 50 см.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Виргинильные растения – небольшие удлиненно-пирамидальные, узкокронные деревца со сформированной кроной (рис. 30). Листья типичной для взрослого растения ланцетной формы: длина 5,2-9,1 см, ширина 0,8-1,3 см. Корневая система поверхностная, в основном представлена радиально расположенными боковыми и придаточными корнями, главный корень остановился в росте.

Виргинильные растения 1-ой подгруппы (v-1): порядок ветвления – 4-5; крона разветвлена незначительно, начинается низко, с высоты 0,5 см. Корка на стволе отсутствует. У растений нормальной жизненности лидерная ось одна, нарастание акросимподиальное. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. alba* находятся с 8 до 12 лет, их высота до 12,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 52,4-82 см, корневая система проникает на глубину до 60-100 см (табл. 4.1. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности имеют одну-две составные лидерные оси с большими участками отмерших побегов, формирование осей мезо-симподиальное. Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 10 до 15 лет, достигая высоты 10 м. Длина

годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 41-63 см, корневая система проникает на глубину до 90 см.

Виргинильные растения 2-ой подгруппы (v-2): крона более сильно разветвлена, чем в предыдущем состоянии, порядок ветвления 5-6. Основание ствола покрыто коркой с резкими трещинками до высоты 60 см.

Деревья нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 10 до 15 лет, их высота достигает 15,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 63,8-115 см, корневая система проникает на глубину до 150 см.

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 15 до 20 лет, их высота достигает 10,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания 47,3-82 см, корневая система проникает на глубину до 110 см (табл. 4.1. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Крона хорошо разветвлена, островершинная, широкоовальная, занимает больше половины высоты дерева, порядок ветвления – 6-8 (рис. 30). Нижняя часть ствола покрыта коркой с продольными трещинами. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. alba* впервые цветут и плодоносят. Генеративных побегов мало, они сосредоточены в верхней части кроны. Годичные приросты становятся меньше, чем в виргинильном онтогенетическом состоянии. У всех модельных деревьев в корневой системе преобладают горизонтально расположенные придаточные корни.

В этом онтогенетическом состоянии деревья нормальной жизненности находятся с 15 до 30 лет, их высота достигает 18,5 м, при диаметре кроны 5,5-8,5 м. Листья взрослого типа ланцетной или ланцетно-линейной формы: 6,7-9,1 см длиной и 0,8-1,3 см шириной. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается по сравнению с предшествующим онтогенетическим состоянием до 35,8-57,5 см, корневая система проникает на глубину до 220 см (табл. 4.1. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 2 до 4 лет, их высота достигает 15,5 м, при диаметре кроны 3,8-6,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 20,3-42,5 см, корневая система проникает на глубину только до 170 см (табл. 4.1. – в Приложении).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Крона туповершинная, широкоовальная с небольшим числом отмерших побегов (рис. 30). Порядок ветвления – 7-8-9. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания меньше, чем в предыдущем состоянии. Отмирание мелких ветвей кроны стимулирует пробуждение спящих почек в основании ствола. Порослевые побеги живут до 15 лет, после их отмирания сохраняются базальные участки со спящими почками. Ствол почти до половины длины покрывает темно-бурая растрескивающаяся корка. Цветение деревьев регулярное, обильное. Корневая система сравнительно глубокая, с хорошо развитыми поверхностными придаточными корнями.

Деревья нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 30 до 60 лет, их высота достигает 25,5 м, диаметр кроны 7,1-12,5 м.; длина листовых пластинок 6,7-8,3 см, ширина – 0,8-1,0 см.

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 35 до 60 лет, их высота 19 м, диаметр кроны 5,0-8,0 м. Длина годичных приростов 15,5-27,8 см, корневая система проникает на глубину до 270 см (табл. 4.1. – в Приложении).

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). У таких деревьев крона округлая, в ней постепенно отмирают крупные скелетные ветви, взамен из спящих почек таких ветвей формируется вторичная крона (фото 5 – в Приложении), практически в прежних размерах. Главная ось не выделяется, по высоте ее достигли 2-4 ближайшие из верхних боковых ветвей. Корка развита почти на всем протяжении ствола, на отмерших участках она уже отпадает. Процессы отмирания затрагивают и корневую систему. Корневая система самая

большая по диаметру, но по характеру размещения остается поверхностной. Часть ее крупных скелетных корней отмирает.

Деревья нормальной жизненности выше, чем деревья пониженной жизненности, диаметр их кроны больше. Листовые пластинки 6,7-9,1 см длиной и 0,8-1,3 см шириной. Длина годичных приростов побегов нарастания меньше, чем у деревьев нормальной жизненности (табл. 4.1. – в Приложении).

Сенильное онтогенетическое состояние (s). У сенильных деревьев первичная крона полностью отмерла, иногда сохраняется усохшая или сломленная верхушка, вторичная крона низко расположена (фото 6 – в Приложении). Листья сенильных особей полувзрослого типа; длина их 9,1-10,3см, ширина 1,3-1,4 см с 12-13 парами боковых жилок. Корневая система почти полностью мертвая. Продолжительность пребывания в этом периоде до 10 лет.

Онтогенез особей *S. euxina*: жизненная форма - одноствольное дерево

Онтогенез жизненной формы одноствольное дерево *S. euxina* был описан у особей, которые растут на вторичных местообитаниях вдали от пойм, на более сухих, чем пойменные, почвах: вдоль дорог, на полях.

У одноствольной жизненной формы этого вида в онтогенезе выделено 4 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный.

Латентный период. Растение зацветает в начале мая. Начало рассеивания семян – начало июня. Семена до 1,5 мм длиной расположены по 3 в каждой створке (Валягина-Малютина, 2004).

Проростки. Семя, попадая на влажный субстрат, очень быстро набухает, его тонкая кожура разрывается, при этом выдвигается короткий гипокотиль, заканчивающийся валиком (рис. 31).

Через 12 часов на валике образуется венец из волосков, за счет которых проросток плотно прикрепляется к субстрату и поглощает воду. В это же время гипокотиль равен по длине семядолям (1,2 мм). Через 54 часа после начала замачивания семян у проростка начинает расти главный корень, особенно быстро в первые три дня. Одновременно начинается ветвление главного корня: на нем

появляются боковые корни. С их появлением рост главного корня останавливается. Через 110 часов начинает расти эпикотиль и разворачиваться почка. Первые два листа супротивные, широкоэллиптические, до 5 мм длиной и 2,5 мм шириной, почти сидячие, сверху ярко-зеленые, снизу бледнее, с 3 зубчиками по краю, голые. Последующие листья продолговато-эллиптические, железисто-зубчатые.

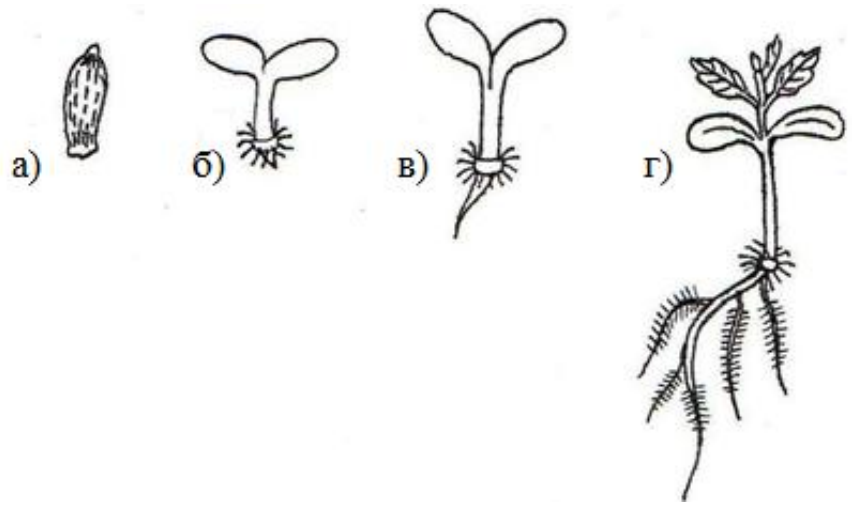


Рисунок 31 - Фазы прорастания семени и развития проростка *S. euxina* при t=20°С: а) через 8 часов после начала замачивания, б) через30 часов, в) через 74 часа, г) через 160 часов

К концу вегетационного периода высота проростков достигает 19,5 см, диаметр стебля 1-2,5 мм, число листьев может достигнуть 12 штук, а корневая система проникает на глубину до 5-10 см. Семядоли могут опадать в первый месяц вегетации, но иногда остаются на побеге до конца вегетационного сезона. После опадения семядолей растения переходят в ювенильное онтогенетическое состояние.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Ювенильные растения – неветвящиеся особи, находящиеся в этом состоянии 2 до 6 лет, их высота 0,15-0,35 м (рис. 32).

Листья ювенильного типа, отличаются от взрослых меньшими размерами и более округлой формой: длина листовых пластинок 4,4-6,4 см, ширина 1,2-1,8 см с 6 парами боковых жилок. У них хорошо развита система главного корня,

который растет вертикально или косо вниз. Благодаря контрактильной деятельности гипокотиля, его базальная часть и приросты первых лет втягиваются в почву.

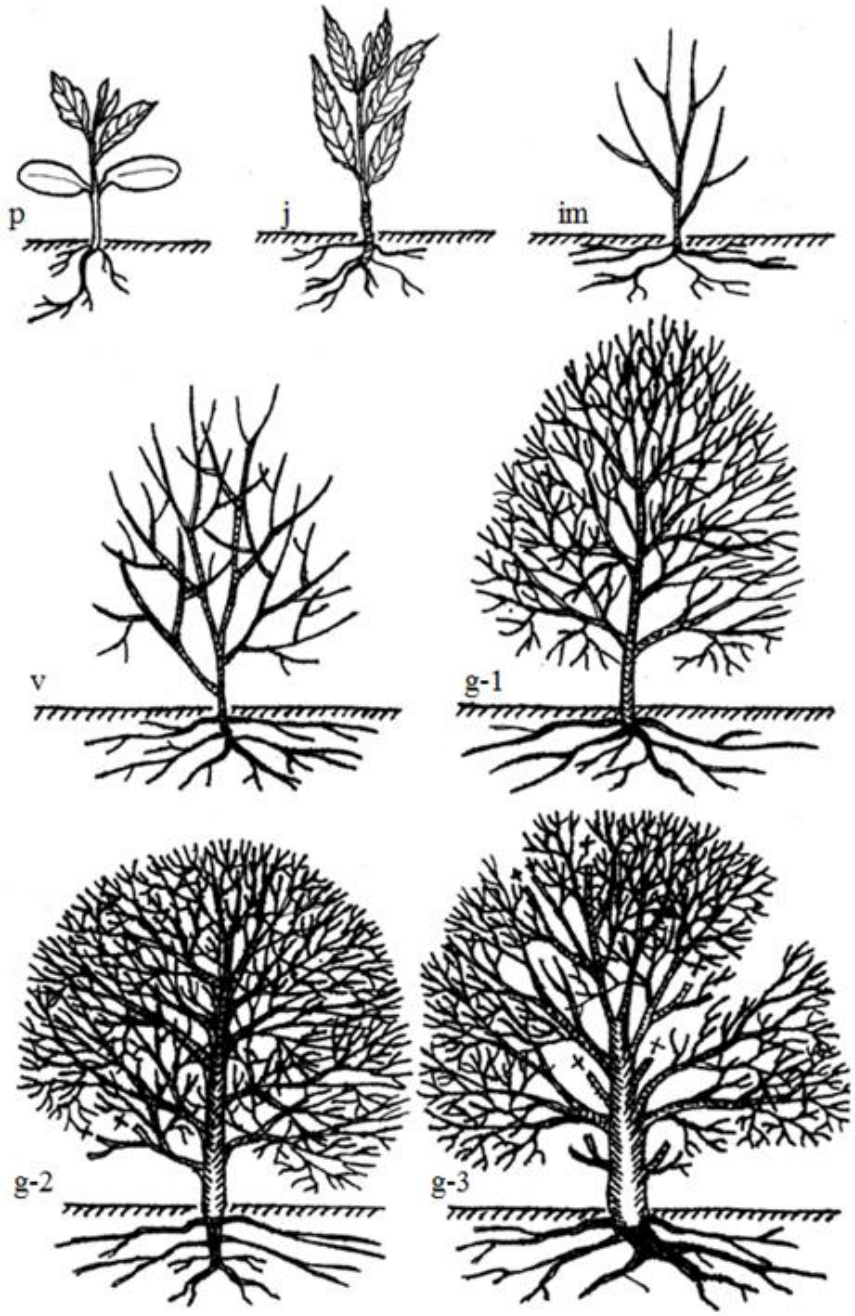


Рисунок 32 - Схема онтогенеза особей *S. euxina* жизненной формы одноствольное дерево

На подземной части образуются придаточные корни. Корневая система становится комбинированной: она включает главный, боковые и придаточные

корни. Глубина ее проникновения в почву небольшая (до 15 см) (табл. 4.2. – в Приложении).

Длительность жизни особей *S. euxina* нормальной жизненности – не более четырех лет, они нарастают моноподиально и достигают высоты 0,2-0,35 м. Длина годичных приростов составляет 12-17,5 см.

В неоптимальных условиях формируются растения пониженной жизненности, которые сохраняют ювенильный облик до 6 лет, достигая высоты до 0,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания у таких особей значительно меньше чем у особей нормальной жизненности, и составляет 8,5-13,5 см. Основная особенность растений пониженной жизненности по сравнению с нормальной – симподиальное нарастание.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). У имматурных растений развиваются боковые оси и увеличивается порядок ветвления: начинает формироваться крона. Листья имматурных растений по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием уже по ширине, более удлиненной формы. В корневой системе усиленный рост придаточных корней тормозит развитие главного и боковых.

Эту группа растений по интенсивности прироста, числу порядков ветвления, форме листьев, степени сформированности кроны целесообразно подразделить на 2 подгруппы (табл. 4.2. – в Приложении).

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) медленно растут в высоту, мало разветвлены по сравнению с имматурными растениями 2-ой подгруппы, порядок ветвления обычно – 2-3. Длина листовых пластинок 4,4-5,4 см, а ширина 1,1-1,4 см. Индекс листовой пластинки 4,0-3,85.

У растений нормальной жизненности главная ось обгоняет в росте боковые оси и крона приобретает удлиненно-пирамидальную форму. Такие растения могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 6 лет, достигая высоты до 1,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания, по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием, увеличивается до 16-32,5 см, корневая система поверхностная, углубляется до 50 см.

У особей пониженной жизненности средняя длина годичных приростов побегов нарастания меньше, и равна 19 см, крона ассиметричная. Такие растения могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 8 лет, достигая высоты до 1,4 м. Корневая система проникает на глубину до 30 см.

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2): приросты в высоту больше, чем в предыдущей подгруппе, порядок ветвления 3-4 порядка. Листовые пластинки по форме приближаются к взрослым: их длина 5,4-8,5 см, ширина 1,4-2,0 см с 13-14 парами боковых жилок. Индекс листа 4,45-4,0. Корневая система кистекорневого типа.

Особи нормальной жизненности при благоприятных условиях могут жить в этом состоянии до 8 лет, их высота достигает 3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 25,5-48,9 см, корневая система проникает на глубину до 60 см.

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом состоянии до 12 лет, их высота до 2,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 17,8-34,8 см, корневая система проникает на глубину до 50 см.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Виргинильные растения – небольшие растения с узкой кроной (рис. 32). Листья типичные для взрослого растения, их форма ланцетная: длина 8,5-10,0 см, ширина 1,8-2,0 см. Корневая система поверхностная, в ней преобладают горизонтально расположенные придаточные корни.

Виргинильные растения 1-ой подгруппы (v-1): порядок ветвления – 4-5, крона начинается с высоты 0,35-0,5 см, корка отсутствует.

У растений нормальной жизненности одна лидерная ось, нарастание акросимподиальное. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. euxina* находятся с 8-12 лет, достигая высоты до 5,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 32,4-62 см, корневая система проникает на глубину до 100 см (табл. 4.2. – в Приложении).

У особей пониженной жизненности одна-две составные лидерные оси с большими отмершими участками побегов, то есть формирование осей

осуществляется мезо-симподиально. Особи пониженной жизненности живут в этом состоянии с 10 до 15 лет, достигая высоты 4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 21-43 см, корневая система проникает на глубину до 90 см.

У **виргинильных растений 2-ой подгруппы (v-2)** крона более разветвлена, чем в предшествующем состоянии, их порядок ветвления – 5-6, они быстрее растут в высоту. Листовые пластинки 8,5-10,0 см длиной и 1,8 см шириной с 13-15 парами боковых жилок. Основание ствола покрыто коркой с резкими трещинками до высоты 60 см.

Деревья нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 10 до 15 лет, их высота достигает 7,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 43,8-65 см, корневая система проникает на глубину до 150 см (табл. 4.2. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 15 до 20 лет, достигая высоты до 5,3 м. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания 27,3-52 см, корневая система проникает на глубину до 100 см (табл. 4.2. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). У таких деревьев островершинная, широкоовальная, хорошо разветвленная крона. Порядок ветвления 6-7-8. Нижняя часть ствола покрыта коркой с продольными трещинами. Крона занимает больше половины высоты дерева. В этом онтогенетическом состоянии *S. euxina* впервые начинает цвести и плодоносить. Генеративных побегов мало, они расположены в верхней части кроны. Годичные приросты меньше, чем у виргинильных особей. У всех модельных деревьев в корневой системе преобладали горизонтально расположенные придаточные корни.

В этом онтогенетическом состоянии деревья нормальной жизненности живут с 15 до 35 лет, высота их 13,5 м, при диаметре кроны 5,5-8,5 м; листья взрослого типа, ланцетной или ланцетно-линейной формы: их длина 10,0-12,5 см, ширина 1,8-2,0 см, у них 14-16 пар боковых жилок. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания по сравнению с предыдущим онтогенетическим

состоянием уменьшается до 47 см, корневая система проникает на глубину до 200 см (табл. 4.2. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 20 до 40 лет, достигая высоты 11,5 м, при диаметре кроны 6,0-11,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 20,3-42,5 см, корневая система проникает на глубину до 150 см (табл. 4.2. – в Приложении).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). У таких растений туповершинная, широкоовальная крона с небольшим количеством отмерших побегов (фото 7 – в Приложении). Порядок ветвления 7-8-9. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается. Отмирание мелких ветвей кроны способствует пробуждению спящих почек, расположенных в основании ствола. Порослевые побеги живут недолго – до 15 лет, но отмирают не полностью, сохраняя базальные участки со спящими почками на них. Ствол почти до половины длины покрывает темно-бурая растрескивающаяся корка. Цветение деревьев регулярное, обильное. Корневая система сравнительно глубокая, с хорошо развитыми придаточными поверхностными корнями.

Деревья нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 30 до 60 лет, их высота достигает 20,5 м, при диаметре кроны 15-22,5 м. Листовые пластинки 11,2-12,0 см длиной, 1,7-1,9 см шириной с 15-17 парами боковых жилок.

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 35 до 60 лет, их высота достигает 17 м, при диаметре кроны 11,0-16,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 15,5-25,8 см, корневая система проникает на глубину до 250 см (табл. 4.2. – в Приложении).

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Такие растения характеризуются округлой кроной, в которой происходит отмирание крупных скелетных ветвей, взамен из спящих участков таких ветвей формируется вторичная крона (рис. 32). Образование вторичной кроны способствует сохранению ее почти в прежних размерах. Главная ось не выделяется, ее достигли

по высоте 2-4 ближайшие из верхних боковых. Корка почти на всем протяжении ствола, на отмерших его участках может отсутствовать. В этом онтогенетическом состоянии процессы отмирания затрагивают и корневую систему. Корневая система самая большая по диаметру, но по характеру размещения остается поверхностной. Часть ее крупных скелетных корней отмирает.

Деревья нормальной жизненности по сравнению с особями пониженной жизненности выше и имеют крону большего диаметра. Листовые пластинки 11,5-13,2 см длиной и 1,9-2,3 см шириной с 15-17 парами боковых жилок. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается.

Особи пониженной жизненности имеют длину годичных приростов побегов нарастания 9-18,5 см.

Сенильный период (s). Сенильные деревья содержат полностью отмершую первичную крону, усохшую или сломленную верхушку, низко расположенную живую часть вторичной кроны, не плодоносят. Иногда в природе встречаются сенильные особи *S. euxina* с полуотмершим, развалившимся, лежащим на земле стволом, от которого отходят побеги вторичной кроны (фото 8 – в Приложении). Листья сенильных особей полувзрослого типа: 9,1-10,3 см длиной и 1,3-1,4 см шириной с 12-13 парами боковых жилок. Корневая система почти полностью мертвая. Продолжительность пребывания в этом возрастном периоде до 10-15 лет.

Онтогенез особей *S. alba* и *S. euxina*: жизненные формы мало- и многоствольные деревья

Жизненные формы малоствольное и многоствольное дерево *S. alba* и *S. euxina* произрастают по берегам водоемов, в поймах рек (фото 9, 10 – в Приложении). Мало- и многоствольные деревья по происхождению могут быть двух типов: аэроксильные и геоксильные. Деревья обоих типов встречаются в пределах одного растительного сообщества, но деревья аэроксильного происхождения чаще растут на разреженных участках подобных ценозов с более сухими почвами (Недосеко, 2009 а, 2010, 2012 а, 2014 а).

Жизненные формы одноствольное, малоствольное и многоствольное дерево отличаются не только количественными признаками (числом стволов и их основными характеристиками), но и качественными (способом формирования главной оси).

В зависимости от происхождения скелетных осей малоствольные и многоствольные деревья относятся к аэроксильному или геоксильному типам. При общем сходстве начальных этапов онтогенеза, различия наступают в имматурном или виргинильном онтогенетическом состоянии. У мало- и многоствольной жизненной формы геоксильного происхождения новые скелетные оси образуются из подземно расположенных спящих почек, а у аэроксильного дерева – из надземно расположенных почек.

Онтогенез особей *S. alba* и *S. euxina*: жизненная форма - факультативный стланик

У аллювиальных видов ив, произрастающих около русла крупных рек, подвергающихся ежегодно воздействию весенних вод, формируется вынужденная жизненная форма – факультативный стланик (рис. 33), у которого стволы почти целиком лежат на субстрате (Дервиз-Соколова, 1967).

Данная жизненная форма формируется в условиях прирусловых валов крупных рек (р. Волга в окрестностях д. Юркино Лысковского района Нижегородской области) у *S. euxina, S. alba* (фото 11, 12– в Приложении). У этих видов (*S. euxina, S. alba*), диаметр лежащих стволов достигает 25 см. Склоны прирусловых валов характеризуются близким заложением грунтовых вод и почти полным отсутствием растительности, кроме того, на 2 месяца во время половодья они бывают затоплены полыми водами. Поэтому и лежачие и приподнимающиеся над поверхностью песка стволы имеют горизонтальное расположение, которое обусловлено течением воды.

Созревшие в середине июня семена попадают на влажный песчано-илистый субстрат около кромки воды. В этих условиях семена быстро прорастают и формируют главный корень до 5-7 см длиной. Примерно через месяц рост

главного корня прекращается и на гипокотиле начинают развиваться придаточные корни, которые быстро нарастают в длину и втягивают проросток в субстрат.

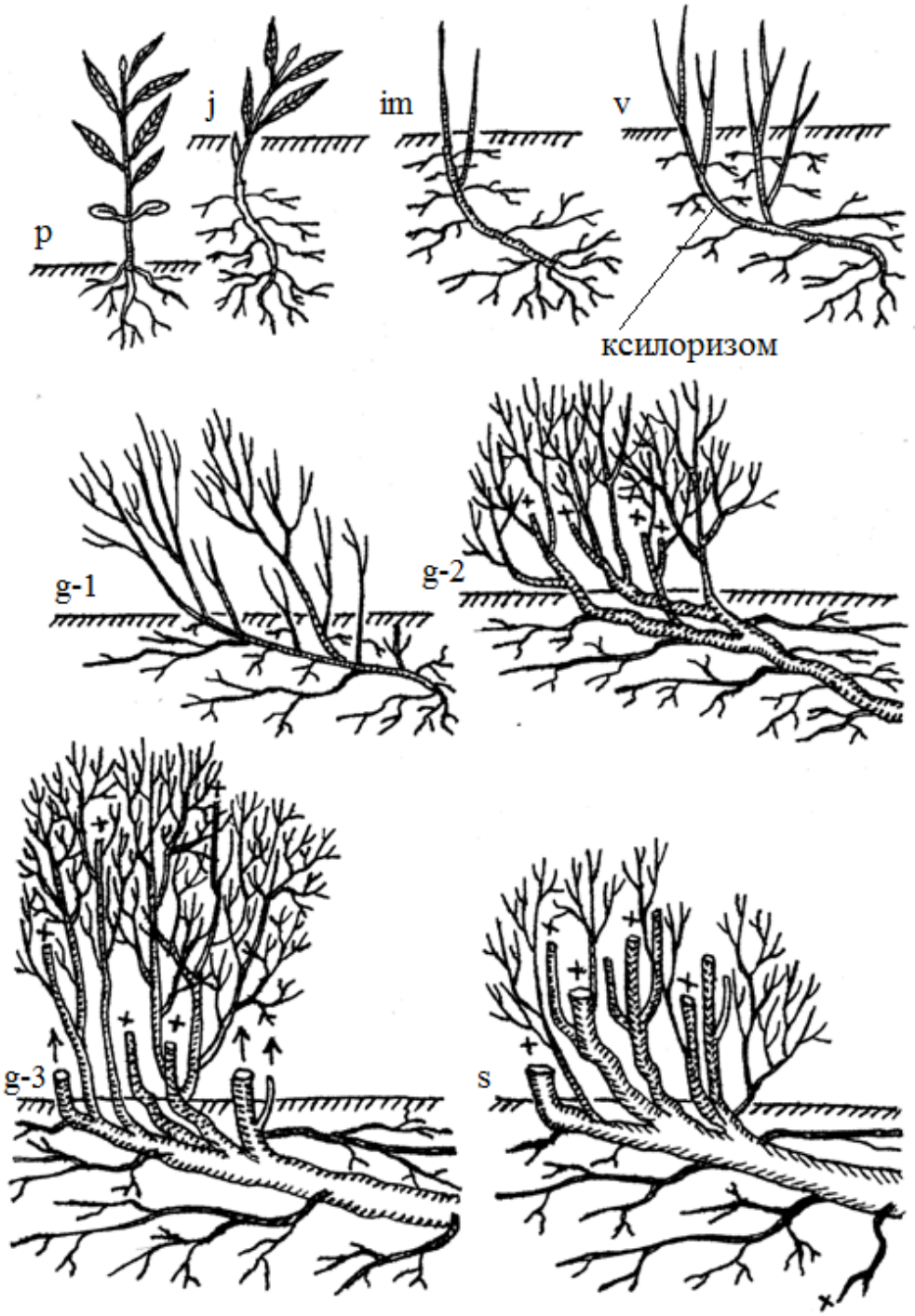


Рисунок 33 - Схема онтогенеза особей *S. alba* жизненной формы факультативный стланик
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Двух- пятилетние растения ежегодно подвергаются воздействию не только воды, но и песка, который она приносит. Из пазушных почек погребенных

скелетных осей развиваются желтоватые побеги с удлиненными междоузлиями и редуцированными листьями (однолетние ксилоризомы по Т.Г. Дервиз-Соколовой, 1966). У вышедших на поверхность побегов междоузлия укорачиваются, а листья приобретают нормальные размеры и форму. Для таких побегов характерно раннее ветвление (до 2-3 порядков). На будущий год базальная часть основной скелетной оси вместе с боковыми ветвями, будет вновь полегать и засыпаться песком, образуя ксилоризом, а над поверхностью субстрата остаются только верхушки побегов. Таким образом начинает формироваться стелющаяся жизненная форма – факультативный стланик.

Большинство особей данной жизненной формы образовались вегетативно. Это удалось выяснить при раскопках: у таких растений вегетативные побеги, расположенные надземно, отходят от одной укоренившейся «материнской» ветви, погруженной в песок (фото 12 – в Приложении). Их корневая система с придаточными корнями на укоренившихся стволах и ветках (по П.К. Красильникову, 1968).

Во время половодья скелетные оси бывают затоплены водой до высоты 1,5 м, поэтому летом на них можно наблюдать сухую растительность, различные ветки и мусор (фото 13 – в Приложении). Во время паводка на подводных участках стволов *S.alba* и *S. euxina* формируются придаточные корни, которые выполняют дыхательную функцию. Такие корни вместе с остатками сухой растительности тоже можно видеть летом (фото 14 – в Приложении). В песке на базальных участках боковых ветвей, отходящих от ствола, образуются длинные придаточные корни, которые расходятся в разные стороны до 4,5 м. Они выполняют роль распорок, и благодаря им растение закрепляется в подвижном песке. Длительность роста скелетных осей небольшая – до 30 лет, при этом диаметр их ствола до 25 см. Когда скелетные оси отмирают, то новые побеги образуются из спящих почек базальных участков стволов.

Нами были детально изучены особи *S. alba* данной жизненной формы, находящиеся в трех онтогенетических состояниях.

Виргинильное онтогенетическое состояние. Особи достигают высоты до 1,7 м, состоят из 10-12 скелетных осей, диаметром 1-1,8 см. Скелетные оси отходят от лежачего подземного стебля, диаметром 4 см. Скелетные оси имеют порядок ветвления 3-4. Крона расположена на высоте 6-17 см, диаметр кроны скелетных осей до 60 см, общий диаметр кроны 1,65 м. Длина годичного прироста побега нарастания 18-20 см. Листья ланцетной формы: 5,2-5,4 см длиной и 1,2-1,3 см шириной с 9 парами боковых жилок. Индекс листовой пластинки 4,3-4,15. Глубина проникновения корневой системы до 25 см, средняя длина придаточных корней 25 см, а самых длинных до 2 м.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние. Такие растения достигают высоты до 2,4 м, состоят из 12 скелетных осей, диаметром до 2,5 см с порядком ветвления 5-6. Крона диаметром до 85 см расположена на высоте 60 см. Длина годичного прироста побега нарастания 59 см. Индекс листовой пластинки немного увеличивается до 4,76-4,28. Листья 6,0-6,2 см длиной и 1,3-1,4 см шириной с 9-10 парами боковых жилок. Корневая система проникает на глубину до 35 см, самые длинные придаточные корни достигают длины до 2,5 м.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние. Такие растения вырастают до 3,5 м, содержат до 6 скелетных осей, диаметром 3,5-5,5 см с порядком ветвления 6-7. Общий диаметр кроны до 2,0 м, диаметр крон основных скелетных осей до 1 м. Длина годичного прироста побега нарастания 20-30 см. Индекс листовой пластинки 6,58. Листья удлиненно-ланцетной формы с 12-13 парами боковых жилок: их длина до 12,5 см, ширина – до 1,9 см.

Таким образом, вследствие поливариантности развития, в ходе онтогенеза у аллювиальных видов *S. alba и S. euxina* во взрослом состоянии формируются 4 жизненные формы: одноствольное дерево, малоствольное и многоствольное деревья, жизненная форма факультативный стланик. Выделенные жизненные формы приурочены к разным экологическим условиям.

Жизненные формы: одноствольное, малоствольное и многоствольное деревья отличаются способом формирования главной оси, числом скелетных осей и их основными характеристиками. В зависимости от происхождения скелетных

осей мало- и многоствольные деревья могут быть аэроксильные или геоксильные. Начальные этапы онтогенеза у этих жизненных форм протекают одинаково, различия появляются в имматурном или виргинильном онтогенетическом состоянии. У жизненной формы геоксильное мало- или многоствольное дерево новые скелетные оси образуются подземно, а у аэроксильных деревьев – из надземно расположенных спящих почек.

Выделенные жизненные формы произрастают в разных местообитаниях. Одноствольная жизненная форма *S. alba и S. euxina* формируется в отдалении от поймы, на возвышенных сухих местообитаниях. Особи жизненной формы малоствольное или многоствольное дерево геоксильного происхождения произрастают по берегам различных водоемов и в условиях пойм, но многоствольные жизненные формы аэроксильного происхождения тяготеют к более разреженным местообитаниям, для которых характерна меньшая сомкнутость крон. Таким образом, мы приходим к выводу, что жизненная форма аэроксильное многоствольное дерево более светолюбива, чем геоксильное, то есть улучшение освещенности инициирует процесс «кущения».

Жизненная форма факультативный стланик характеризуется вынужденным стланиковым ростом и формируется только в паводковых условиях около русла крупных рек.

4.2. Онтогенез особей *S. triandra* L. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник, стланик

По литературным данным жизненная форма ивы трехтычинковой определяется как кустарник высотой до 5 м или небольшое дерево до 6-8 м (Скворцов, 1968; Валягина-Малютина, 2004). Нами установлено, что во взрослом состоянии *S. triandra* может иметь жизненные формы: аэроксильный вегетативно-неподвижный кустарник, эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники, а также жизненную форму стланик.

Полевой материал был собран в течение 2008-2011 г на территории Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) на днище оврагов (садоводство № 3 г. Арзамаса); 2) на пойменных лугах (окрестности д. Марьевка Арзамасского района); 3) по берегам реки Теша (окрестности г. Арзамаса); 4) по берегам реки Рудня (окрестности с. Починки Починковского района); 5) в пойме р. Волги (окрестности д. Юркино Лысковского района); 6) на территории садоводства №10 г. Арзамаса (возвышенный сухой участок вдоль дороги вместе с ивой козьей, ивой корзиночной).

Онтогенез *S. triandra*: жизненная форма - эпигеогенно-геоксильный кустарник

Онтогенез изучен на модельных экземплярах, которые растут при отсутствии верхнего яруса древесной растительности на пойменных лугах (местообитание № 2), по берегам рек (местообитание № 3, 4).

Латентный период. *S. triandra* из долинных видов ив зацветает последней, поэтому диссеминация происходит, когда условия в пойме бывают менее благоприятные для прорастания ив (май-июнь). Семена мелкие, 0,5-0,8 мм длиной, многочисленные по 30-40, располагающиеся на плацентах без особого порядка (Валягина-Малютина, 2004).

Семена созревают в конце мая и рассеиваются до середины июня. При проращивании семян *S. triandra* на влажной фильтровальной бумаге проростки появляются через 10 часов, на второй день проращивания их всхожесть равна 82,5% (рис. 34).

Проростки (р) появляются в июне, имеют длинночерешковые округло-эллиптические семядоли длиной до 1-1,2 мм и шириной до 0,7-0,8 мм. Цвет семядолей желто-зеленый, с красными пятнышками по краю. Первые два листочка супротивные, продолговатой формы, 1-3 мм длиной и до 0,5-0,7 мм шириной, с обеих сторон бледно-зеленые и голые, цельно-крайние или с 2-4 железистыми зубчиками. Последующие листочки очередные, до 4-6 мм длиной и 2 мм шириной, с немногочисленными железками по краю. Стебель зеленовато-

буроватого цвета, обычно голый, вначале прямостоячий, а затем полегающий. Главный корень развивается из зародышевого корешка и растет довольно быстро первые 3-5 дней. Это связано с биологической приуроченностью этого вида к прирусловым пескам, которые в период их диссеминации подвергаются влиянию весенних паводков. Паводковый период продолжается около 2 месяцев. В этот период наблюдаются колебания воды в прибрежной части реки, ее временные подъемы и спады, связанные очень часто и с дождевыми осадками. Эти временные подъемы и спады воды увлекают за собой не только семена *S. triandra*, но и проростки, поэтому для нее очень важно быстро укорениться и удержаться в субстрате. Главный корень быстро растет, на нем появляются корневые волоски, которые выполняют всасывающую и заякоривающую функцию. Одновременно главный корень ветвится, и на нем появляются боковые корни 2-3 порядка, с их появлением рост в длину главного корня замедляется.

По мере укрепления подземной части проростка и поступления новых питательных веществ из воздуха и почвы, трогается в рост и почечка, образуя первое междоузлие – эпикотиль и ювенильные листья. Первые два листочка супротивные (рис. 34).

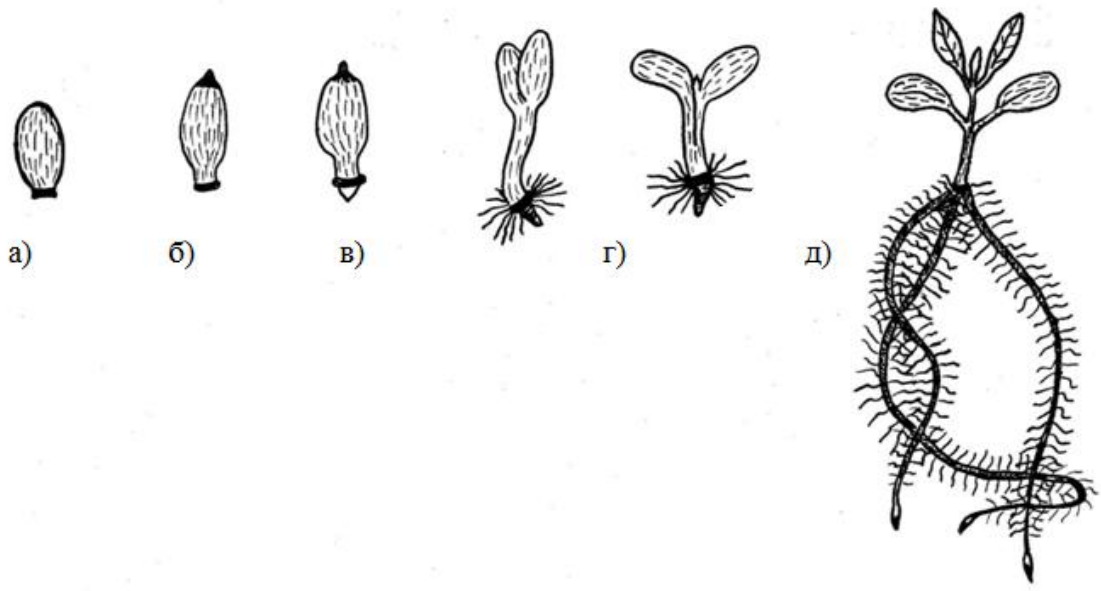


Рисунок 34 - Фазы прорастания семян *S. triandra* при t=20°С:
а) внешнее строение семени; б) через 10 часов после начала проращивания; в) через 20 часов; г) через 48 часов; д) всходы на 10 день после проращивания

V. Csapody (Csapody, 1968) у этого вида наблюдала очередное расположение первых листьев. Первые два листочка продолговатой формы, 1-3 мм длиной и до 0,5-0,7 мм шириной, с обеих сторон бледно-зеленые и голые, цельнокрайние или с 2-4 железистыми зубчиками. Последующие листочки очередные, до 4-6 мм длиной и 2-2,5 мм шириной, с немногочисленными железками по краю. Стебель зеленовато-бурого цвета, голый, вначале прямой, затем полегающий.

К этому времени уменьшается влажность почвы, верхние слои песка сильно прогреваются и иссушаются, появляется масса травяной прибрежной растительности – основных соперников для молодых всходов ивы. Поэтому появившиеся всходы *S. triandra* начинают полегать, как бы расплываться по субстрату. Вместе со стеблем полегают на песке и листья, под которыми создается влажная среда, так необходимая в этот период молодым растениям. Кроме того, распластанные по песку проростки меньше подвергаются иссушающему действию ветра.

К осени проростки *S. triandra* достигают длины до 1,5-9,5 см, содержат от 3 до 12 листьев, их корневая система проникает на глубину до 7-8 см, диаметр стебля 1-1,4 мм.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Побеги ювенильных растений не ветвятся, высотой от 0,05 до 0,3 м (рис 35). Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, а особи пониженной жизненности – симподиально. Листья овально-удлиненной формы, короткочерешковые, без прилистников: 2,4-3,5 см длиной и 0,6-1,0 см шириной с 5-6 парами боковых жилок. У j- растений главный корень растет косо вниз, хорошо развит и проникает на глубину до 8 см. Образующиеся на гипокотиле придаточные корни втягивают базальную часть растения в субстрат. Корневая система становится комбинированной: включает главный, боковые и придаточные корни (табл. 4.3. – в Приложении).

Имматурное онтогенетическое состояние (im) характеризуется началом кущения (рис. 35). Основные скелетные оси образуются из спящих почек нижней части растения, расположенной надземно.

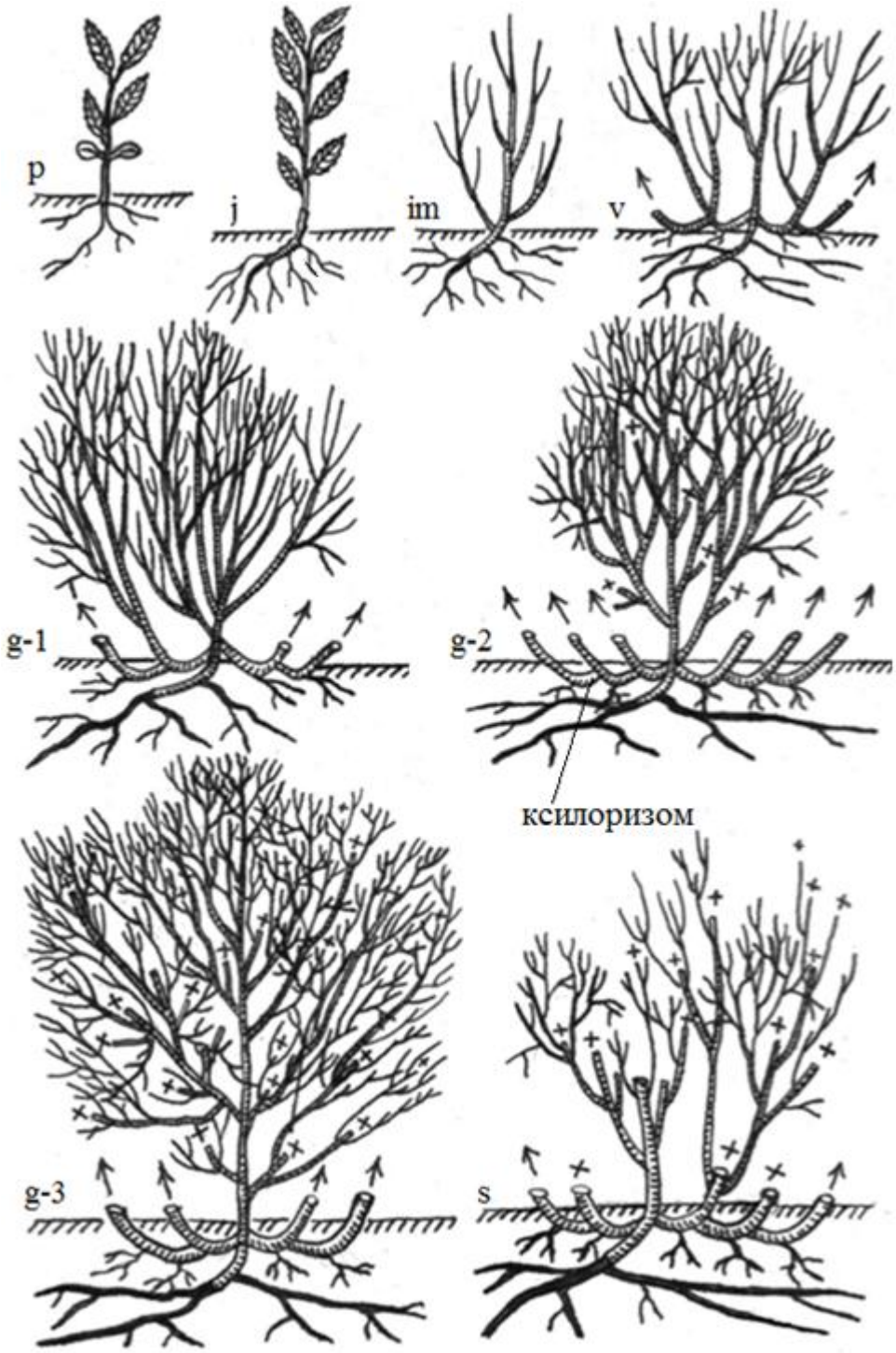


Рисунок 35 - Схема онтогенеза особей *S. triandra* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Такие особи имеют 5-10 скелетных осей с порядком ветвления 2-4, диаметр куста 0,1-0,45 м. В корневой системе формируются боковые скелетные и

придаточные корни, которые растут горизонтально. Корневая система становится поверхностной. К концу этого онтогенетического состояния основные скелетные оси (стволики) куста *S. triandra* саблевидно изгибаются в основании и втягиваются в подстилку с помощью придаточных корней. Так образуется эпигеогенно-геоксильный компактный куст.

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) находятся в этом онтогенетическом состоянии с 2 до 5 лет, вырастают до 0,2-0,5 м, с диаметром общей кроны 0,1-0,25 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,03-0,1 м. Листовые пластинки 2,6-3,5 см длиной и 0,6-0,9 см шириной с 7-8 парами боковых жилок.

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) находятся в этом онтогенетическом состоянии с 3 до 7 лет, достигая при этом высоты 0,4-0,9 м, с диаметром общей кроны до 0,45 м, диаметр крон основных скелетных осей 0,08-0,35 м. Листовые пластинки длиной 4,4-5,6 см, шириной 0,9-1,2 см с 8-9 парами боковых жилок.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Виргинильные растения находятся в этом онтогенетическом состоянии с 5 до 10 лет, вырастая до 0,5-2,2 м, имеют листья взрослого типа ланцетовидной формы: 4,4-6,5 см длиной и 0,9-1,2 см шириной с 10-12 парами боковых жилок. Продолжается ветвление в базальных частях осей 2-3 порядка, так как укоренение основных скелетных осей в имматурном возрастном состоянии приводит к раскрытию спящих почек, расположенных по длине укорененных побегов. Побеги формирования, образующиеся из спящих почек, усиленно растут, саблевидно изгибаются, полегают и укореняются. Из спящих почек этих побегов тоже образуются новые скелетные оси. Подобный процесс развития скелетных осей и последующего их незначительного полегания и укоренения повторяется неоднократно в онтогенезе *S. triandra*. По мере полегания скелетных осей, на них образуются придаточные корни, ветвящиеся и растущие горизонтально. Так формируется типичный эпигеогенно-геоксильный кустарник *S. triandra*. Корневая система –

комбинированная с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках (по П.К. Красильникову, 1968).

Кусты имеют от 25 до 50 основных скелетных осей с порядком ветвления 4-6, при этом диаметр куста 0,7-1,8 м. Виргинильные растения по степени разветвленности и средним значениям длин годичных приростов побегов нарастания подразделяются на 2 подгруппы – v-1 и v-2 (табл. 4.3. – в Приложении).

Листовые пластинки особей, находящихся в v-1 онтогенетическом состоянии, 4,4-6,3 см длиной и 0,9-1,2 см шириной с 11-12 парами боковых жилок. Листовые пластинки особей, находящихся в v-2 онтогенетическом состоянии, имеют длину 6,3-6,5 см и ширину 1,2 см.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Молодые генеративные особи находятся в этом онтогенетическом состоянии с 8 до 18 лет, достигая при этом высоты 1,5-3,65 м. Они имеют 50-95 основных скелетных осей с диаметром в основании 2,4-6,5 см и порядком ветвления побегов 6-7 (рис. 34); при этом диаметр куста 2,0-3,2 м. Такие особи цветут нерегулярно и необильно.

По характеру размещения корневая система остается поверхностной. Листовые пластинки длинно-эллиптической формы: 6,3-6,6 см длиной и 1,2 см шириной с 13-14 парами боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. triandra* находятся с 10 до 18 лет (табл. 4.3. – в Приложении).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Такие растения обильно плодоносят, имеют сравнительно небольшие приросты, содержат более 100 основных скелетных осей диаметром 4,5-8,4 см и порядком ветвления побегов 7-8 (рис 35), диаметр куста 3,2-7,5 м. Листовые пластинки ланцетовидной или длинно-эллиптической формы: 5,2-6,3 см длиной и 1,1-1,2 см шириной с 13-14 парами боковых жилок. Растения этого онтогенетического состояния характеризуются максимальным плодоношением, но процессы новообразования осей замедляются. По характеру размещения корневая система остается поверхностной. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. triandra* находятся с 15 до 24 лет.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения находятся в этом онтогенетическом состоянии с 20 до 27 лет, они имеют до 135 основных скелетных осей диаметром до 11 см и порядком ветвления 8-9. Листовые пластинки 6,6 см длиной и 1,3 см шириной с 13-14 парами боковых жилок. По отношению к материнским осям дочерние обычно располагаются радиально. К концу этого онтогенетического состояния отмирание материнской оси и последующих скелетных осей приводит к тому, что срединная часть куста становится пустой, а живые оси концентрируются по периферии, образуя подобие «лысого куста» (термин И.Г. Серебрякова с соавторами, 1954). Диаметр таких кустов достигает 10 м. Процессы отмирания затрагивают и корневую систему, в которой живыми к концу этого онтогенетического состояния остаются только придаточные корни на эпигеогенных корневищах.

Сенильный период (s). Сенильные эпигеогенно-геоксильные кусты *S. triandra* разделяются на систему сенильных партикул. Каждая партикула представляет собой несколько ослабленных осей с остатками эпигеогенных корневищ и корней. Листья полувзрослого типа. Растения находятся в этом онтогенетическом состоянии до 5 лет.

Онтогенез особей *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник

Онтогенез данной жизненной формы был изучен на особях *S. triandra*, произрастающих на днище влажных оврагов (местообитание № 1), в пойме рек (местообитания №4, №5).

Первые этапы онтогенеза (проросток, ювенильное онтогенетическое состояние) проходят так же, как и у эпигеогенно-геоксильного кустарника. Основные различия проявляются в im- и v-онтогенетических состояниях. Помимо особей семенного происхождения у данной жизненной формы встречаются и особи вегетативного происхождения (рис. 36). Вегетативное размножение *S. triandra* связано с легким обламыванием побегов и обусловлено их последующим укоренением во влажном субстрате.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Имматурные растения имеют сравнительно небольшие размеры (0,2-0,9 м) и небольшой порядок ветвления (2-4) (рис. 37). В этом онтогенетическом состоянии из спящих почек ксилоризома развиваются побеги, дающие начало основным скелетным осям гипогеогенно-геоксильного кустарника, которые, в свою очередь, (в имматурном или виргинильном онтогенетических состояниях) также могут ветвиться в своей базальной части.

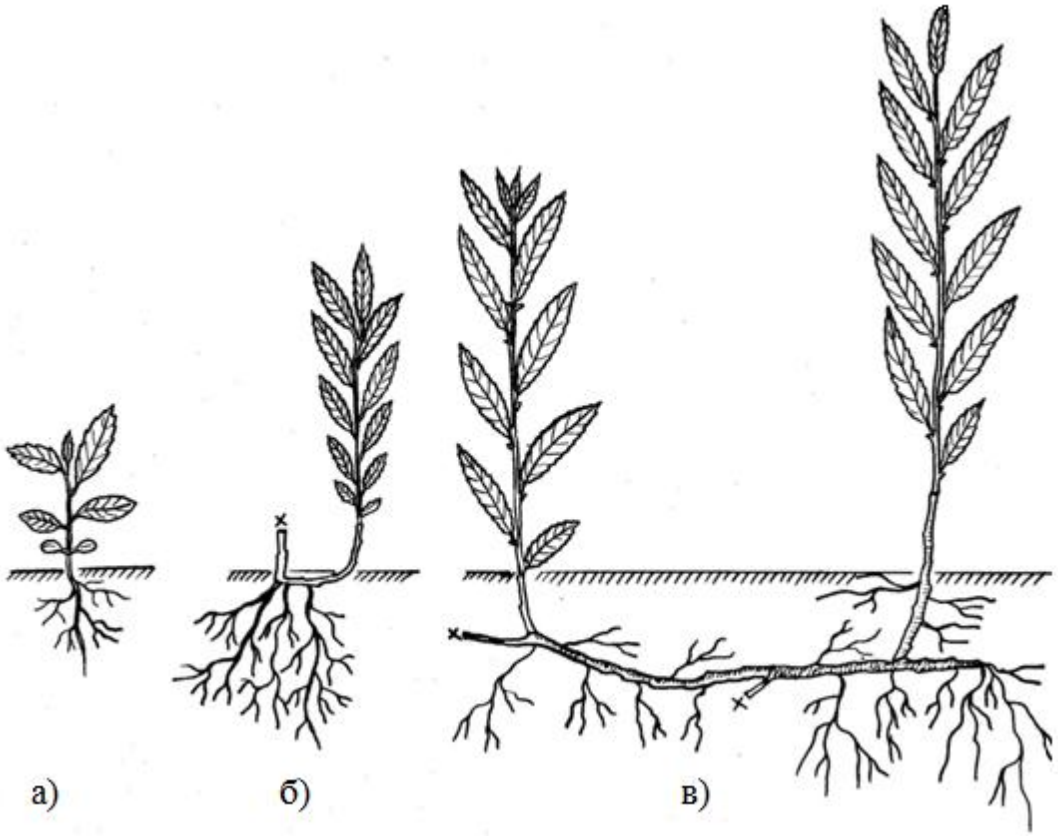


Рисунок 36 - Первые этапы развития *S. triandra*:
а) проросток, б) трехлетнее растение жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник, находящееся в im-1 онтогенетическом состоянии пониженной жизненности (семенное происхождение); в) четырехлетнее растение жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник, находящееся в im-1 онтогенетическом состоянии нормальной жизненности (вегетативное происхождение)

Развитие спящих почек у таких растений начинается в толще песка. Подземные побеги этиолированные. У надземных побегов междоузлия становятся более короткими и развиваются нормальные листья. На подземно расположенных участках побегов образуются придаточные корни, причем они направлены в

противоположные стороны, что поддерживает и укрепляет побеги в более или менее подвижном песчаном или илистом субстрате. Обычно число осей, возникших в этом онтогенетическом состоянии, не превышает 2-4, их диаметр в основании 0,25-1,25 см.

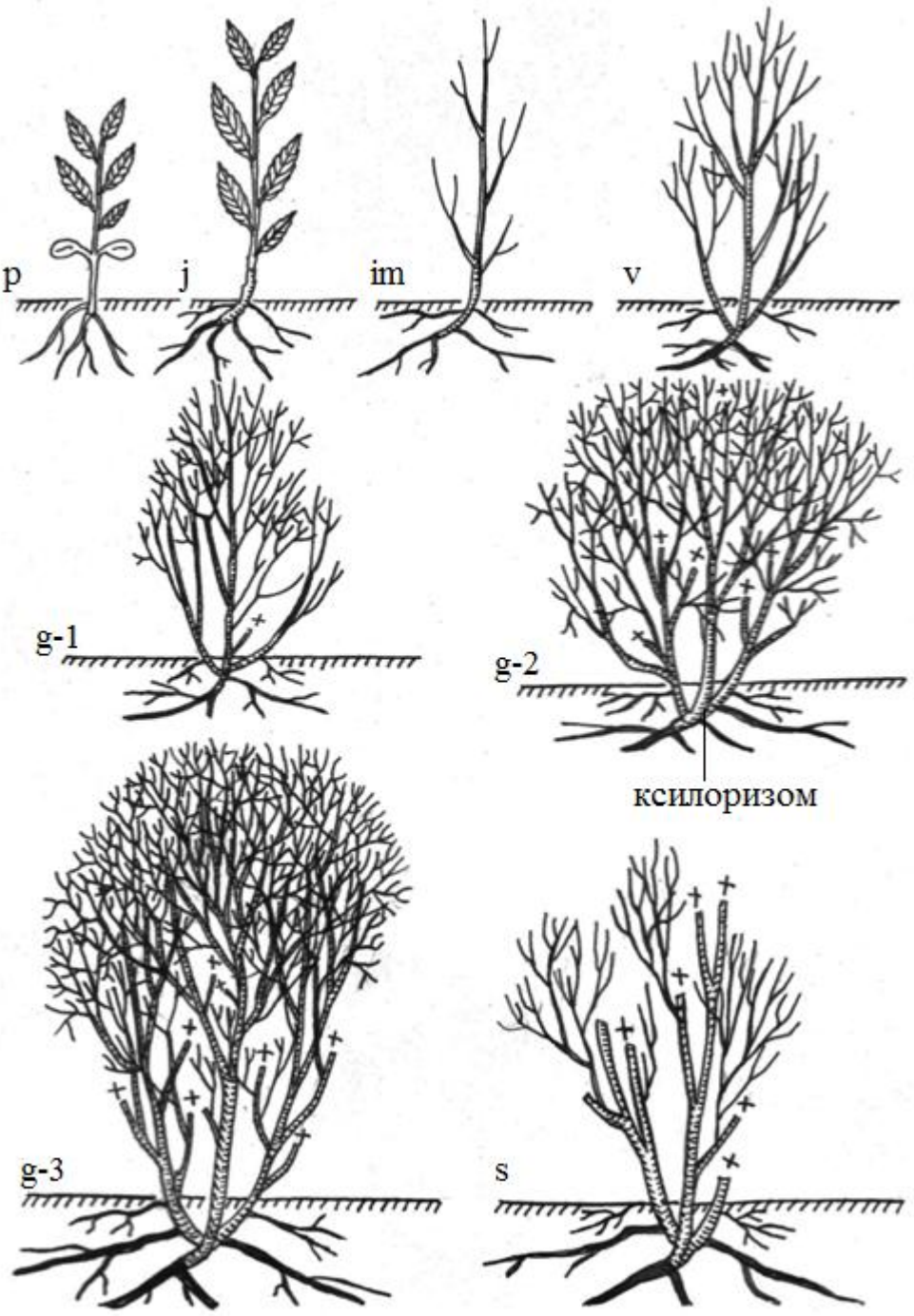


Рисунок 37 - Схема онтогенеза особей *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник

Условные обозначения: крестиками показаны – отмершие побеги

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) – небольшие (0,2-0,5 м) маловетвящиеся растения, имеющие 2-3 порядка ветвления, с листьями полувзрослого типа, овально-удлиненной формы. Листовые пластинки 6,8 см длиной и 1,6-1,7 см шириной с 7-8 парами боковых жилок. В корневой системе боковые и придаточные корни по размерам меньше главного.

Растения нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе с 2 до 4 лет, достигая высоты до 0,5 м (рис. 37). Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 12-20,0 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы увеличиваются (табл. 4.4. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 5 лет, достигая высоты 0,4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 10-17,5 см. По сравнению с растениями нормальной жизненности, такие особи характеризуются меньшими значениями по всем параметрам (табл. 4.4. – в Приложении).

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) имеют 3-4 порядка ветвления побегов. Листья удлиненно-ланцетной формы: 6,7-6,8 см длиной и 1,4-1,6 см шириной с 9 парами боковых жилок. В корневой системе усиливается рост боковых и придаточных корней. К концу этого онтогенетического состояния главный корень отмирает, увеличивается средняя длина годичных побегов главной оси. По сравнению с предыдущей подгруппой, среднее значение индекса листа увеличивается (табл. 4.4. – в Приложении).

Растения нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 5 лет, достигают высоты 0,5-0,9 м, с диаметром общей кроны 0,45 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,1-0,35. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 17-30 см, увеличиваются по значениям и все остальные параметры (табл. 4.4. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 7 лет, достигая высоты до 0,7 м, с диаметром общей кроны до 0,3 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,08-0,25 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 14-17,8 см. Глубина

проникновения и радиус корневой системы продолжают увеличиваться (табл. 4.4. – в Приложении).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Такие растения содержат листья взрослого типа, ланцетовидной формы. Среднее значение индекса листовой пластинки (5,2) увеличивается. В этом онтогенетическом состоянии кусты *S. triandra* содержат от 2 до 6 основных скелетных осей, ветвление которых достигает 4-6 порядков. Диаметр осей у основания 1,2-4,0 см. В корневой системе главный корень не выделяется, а хорошо развиты придаточные корни, которые расположены на подземных частях скелетных осей и ксилоризоме и растут как горизонтально, так и вертикально. Корневая система – комбинированная с придаточными корнями на побегах, полностью или частично погружающихся в почву (по П.К. Красильникову, 1968).

Виргинильные растения 1-ой подруппы (v-1) имеют 4-5 порядков ветвления, сравнительно большие приросты в высоту. Диаметр основных скелетных осей увеличивается до 1,2-2,5 см. Листья 6,6-6,7 см длиной и 1,3-1,4 см шириной с 11-12 парами боковых жилок.

Растения нормальной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 7 лет, достигая высоты 2 м, с диаметром общей кроны 1,2 м, при диаметре крон стволиков 0,35-0,8 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 25-57 см. Увеличивается также глубина проникновения и радиус корневой системы (табл. 4.4. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 8 лет, достигая высоты 0,7-1,4 м. Диаметр общей кроны 0,95 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,25-0,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 17-42 см. Растения этой жизненности по всем показателям имеют меньше значения по сравнению с особями нормальной жизненности (табл. 4.4. – в Приложении).

Виргинильные растения 2-ой подгруппы (v-2) имеют основные скелетные оси диаметром у основания 2,0-4,0 см, с порядком ветвления 5-6. Листовые пластинки 6,3-7,3 см длиной и 1,2-1,3 см шириной с 11-13 парами

боковых жилок. Среднее значение индекса листовой пластинки (5,4) увеличивается.

Растения нормальной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 9 лет, достигая высоты до 3,0 м, с диаметром общей кроны до 1,7 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,8-1,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 42-80 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы также увеличиваются (табл. 4.4. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 10 лет, достигая высоты 2,2 м, с диаметром общей кроны 1,4 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,6-0,9 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 35-62 см (табл. 4.4. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Такие растения содержат 2-6 основных скелетных оси, диаметром в основании 3,4-8,5 см с порядком ветвления 6-7 (рис. 37). Листовые пластинки 7,2-7,3 см длиной и 1,3 см шириной с 13 парами боковых жилок. Среднее значение индекса листа (5,55) по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием почти не меняется.

В этом онтогенетическом состоянии наиболее интенсивно идут процессы роста. Особи цветут и плодоносят нерегулярно. У всех модельных экземпляров корневая система поверхностная, главный корень не выражен. Корневая система – комбинированная с придаточными корнями на побегах, полностью или частично погружающихся в почву (по П.К. Красильникову, 1968).

Растения нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 18 лет, достигая высоты 3,0-5,65 м, с диаметром общей кроны 3,2 м, при диаметре крон стволиков 1,2-2,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 30-65см (табл. 4.4. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 16 лет, достигая высоты 2,2-4,5 м, с диаметром общей кроны до 2,5

м, при диаметре крон стволиков 0,9-1,65 м. Длина годичных приростов побегов нарастания меньше, чем у растений нормальной жизненности и равна 20-55 см.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2) – обильно плодоносящие кустарники, с хорошо сформированной тупо-вершинной кроной, сравнительно небольшими приростами в высоту (рис. 37). Листовые пластинки длиной 6,3-7,2см шириной 1,2-1,3см с 13 парами боковых жилок. Среднее значение индекса листа (5,35) почти такое же, что и в предыдущем онтогенетическом состоянии. Диаметр осей у основания увеличивается до 6,5-12,5 см (фото 15 – в Приложении), порядок ветвления 7-8. Средневозрастные генеративные кусты *S. triandra* характеризуются максимальным плодоношением. У всех модельных экземпляров не выражен главный корень, по характеру размещения корневая система остается поверхностной. К концу этого онтогенетического состояния часть крупных скелетных корней отмирает.

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 25 лет, достигая высоты до 5,5-7,0 м, с диаметром общей кроны 4,5 м, при диаметре крон стволиков 2,5-3,55 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 22-38 см.

Особи пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии примерно до такого же возраста, что и растения нормальной жизненности (табл. 4.4. – в Приложении), но при этом имеют меньшие размеры. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 15-29,5 см.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения обильно плодоносящие в начале и незначительно плодоносящие к концу онтогенетического состояния. Диаметр стволиков у основания максимальный и составляет 10,5-14,0 см. Порядок ветвления 8-9, но к концу этого онтогенетического состояния усыхают побеги последних порядков, в связи с чем порядок ветвления уменьшается до 5-6-7. Среднее значение индекса листа (5,0) уменьшается. Листовые пластинки 5,2-6,3 см длиной и 1,1-1,2 см шириной с 13 парами боковых жилок. Начинается усыхание крупных скелетных ветвей и верхушек, из спящих почек базальных участков ветвей и стволов формируется

вторичная крона. Процессы отмирания затрагивают и корневую систему, к концу состояния живыми остаются только придаточные корни, расположенные на подземных побегах. Старые генеративные особи *S. triandra* характеризуются максимальными размерами (табл. 4.4. – в Приложении).

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 30 лет, достигая максимальной высоты до 8,5 м, с диаметром общей кроны 5,5 м, при диаметре крон стволиков 3,5-4,35 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 13,5-16 см.

Особи пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 25 лет, достигая высоты 7,2 м, с диаметром общей кроны 4,7 м, при диаметре крон стволиков 2,5-3,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 9-12 см.

Сенильный период (s). Сенильные особи *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник не часто встречаются в сообществах, так как их гибель наступает раньше в связи с поражением стволов гнилью. Сенильные особи состоят из остатков отмерших почти до основания основных скелетных осей и системы возникших из спящих почек базальной части растения порослевых побегов. Высота их не превышает 1,0-1,3 м. Листья овальной формы, полувзрослого типа, 4,8 см длиной и 1,1 см шириной. Нами была обнаружена и исследована в природе только одна сенильная особь ивы трехтычинковой данной жизненной формы. Расщепления на сенильные партикулы у нее не наблюдалось.

Онтогенез особей *S. triandra* жизненной формы аэроксильный кустарник

Онтогенез данной жизненной формы был изучен на особях *S. triandra*, произрастающих вдали от речного русла, на более сухих субстратах при наличии бокового затенения (местообитание № 6). Взрослые особи ивы трехтычинковой жизненной формы аэроксильный кустарник содержат до 4 стволиков, зона кущения которых находится выше уровня почвы (рис. 38; фото 16 – в Приложении).

Первые этапы онтогенеза (проросток, ювенильное онтогенетическое состояние) проходят так же, как и у эпигеогенно-геоксильного и гипогеогенно-геоксильного кустарников, но в подземной сфере не формируется корневище. Основные различия проявляются в im- и v- онтогенетических состояниях.

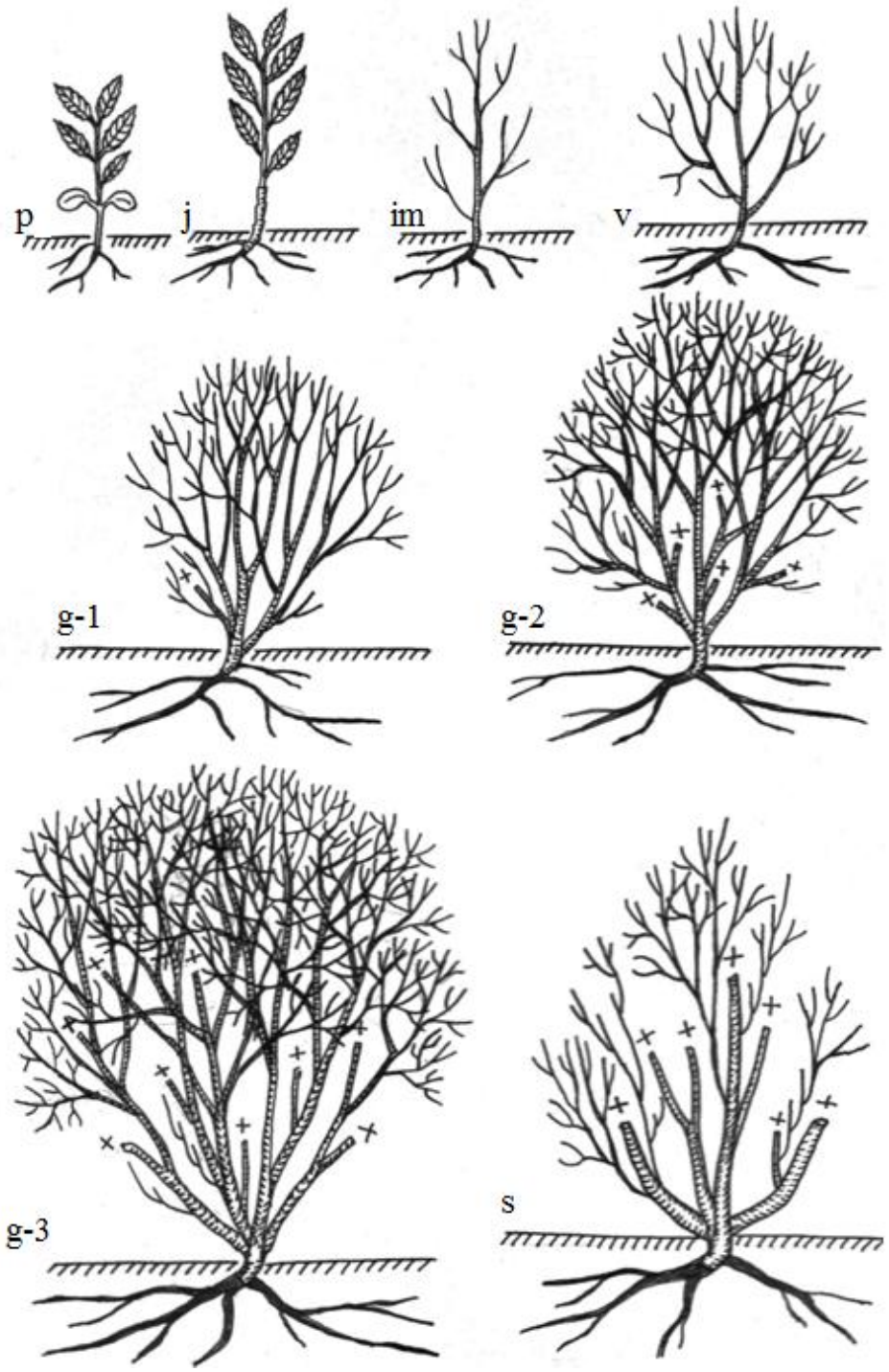


Рисунок 38 - Схема онтогенеза особей *S. triandra* жизненной формы аэроксильный кустарник
Условные обозначения: показаны крестиками – отмершие побеги

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Имматурные растения сравнительно небольших размеров (0,2-0,9 м) и небольшим порядком ветвления (2-4). В этом онтогенетическом состоянии из спящих почек стволика развиваются побеги, дающие начало основным скелетным осям аэроксильного кустарника, то есть в этом онтогенетическом состоянии особи ивы трехтычинковой переходят в фазу кущения. Обычно число осей, возникших в этом онтогенетическом состоянии, не превышает 2, их диаметр в основании 0,25-1,25 см.

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) – небольшие (0,2-0,5 м) растения, имеют 2-3 порядка ветвления, с листьями полувзрослого типа, овально-удлиненной формы. Листовые пластинки длиной до 4,8-5,6 см и шириной до 1,1-1,2 см, содержат 7-8 пар боковых жилок.

В корневой системе выражен главный корень. Корневая система – поверхностно-стержнево-якорная (по П.К. Красильникову, 1968).

Растения нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе с 2 до 4 лет, достигая высоты до 0,5 м (рис. 38). Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 11-18 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы увеличиваются (табл. 4.5. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 5 лет, достигая высоты 0,4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 9-16 см. По сравнению с растениями нормальной жизненности, такие особи характеризуются меньшими значениями по всем параметрам (табл. 4.5. – в Приложении).

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) достигают высоты 0,45-0,9 м, с диаметром общей кроны до 0,3 м, при диаметре крон стволиков 0,08-0,25 м.

Особи нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе с 3 до 5 лет, достигая высоты 0,5-0,9 м, с диаметром общей кроны 0,3 м, при диаметре крон стволиков 0,1-0,25 м.

Особи пониженной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе с 3 до 7 лет, достигая высоты 0,45-0,6 м, с диаметром общей кроны до 0,25 м, при диаметре крон стволиков 0,008-0,15 м.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Растения с ланцетовидными листьями взрослого типа. Среднее значение индекса листовой пластинки (5,17) увеличивается. В этом онтогенетическом состоянии кусты *S. triandra* имеют от 2 до 4 стволика, ветвление которых достигает 4-6 порядков. Диаметр осей у основания 1,2-3,0 см. В корневой системе не выражен главный корень, а хорошо выделяются вертикально и горизонтально растущие придаточные корни, расположенные на подземных частях скелетных осей и ксилоризоме.

Виргинильные растения 1-ой подруппы (v-1) с 4-5 порядками ветвления, сравнительно большими приростами в высоту. Диаметр стволиков у основания увеличивается до 1,2-2,4 см. Листовые пластинки длиной до 5,6-6,3 см и шириной до 1,2 см с 11-12 парами боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии происходит окончательное становление жизненной формы аэроксильный вегетативно-неподвижный кустарник.

Растения нормальной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 8 лет, достигая высоты до 1,25 м, с диаметром общей кроны 0,8 м, при диаметре крон стволиков 0,25-0,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 25-50 см. Увеличивается так же глубина проникновения и радиус корневой системы (табл. 4.5. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 8 лет, достигая высоты 0,5-0,9 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 17-38 см. Растения этой жизненности по всем показателям имеют меньше значения по сравнению с особями нормальной жизненности (табл. 4.5. – в Приложении).

Виргинильные растения 2-ой подгруппы (v-2) со стволиками диаметром у основания 1,6-3,0 см, с порядком ветвления 5-6. Листовые пластинки длиной до 5,2-6,6 см и шириной до 0,9-1,3 см с 11-13 парами боковых жилок. Среднее значение индекса листа (5,35) увеличивается.

Особи нормальной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 9 лет, достигая высоты до 1,15-2,2 м, с общим диаметром кроны 1,7

м, при диаметре крон стволиков 0,6-1,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 32-67 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы так же увеличиваются (табл. 4.5. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 10 лет, достигая высоты 0,7-1,5 м, с общим диаметром кроны 1,1 м, при диаметре крон стволиков 0,5-0,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 21-52 см (табл. 4.5. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Такие растения состоят из 2-4 основных скелетных осей, диаметром в основании 2,4-6,0 см и порядком ветвления 6-7 (рис. 38). Листовые пластинки длиной до 4,7-5,2 см и шириной до 0,8-0,9 см с 13 парами боковых жилок. Среднее значение индекса листа (5,76) по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием почти не меняется.

В этом онтогенетическом состоянии наиболее интенсивно идут процессы роста. Цветение и плодоношение нерегулярное. У всех модельных экземпляров не выражен главный корень, по характеру размещения корневая система остается поверхностной. В целом, корневая система такого же типа, что и у виргинильных растений, но отличается большим количеством придаточных корней, большей толщиной ксилоризома.

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 14 лет, достигая высоты при этом 2,0-3,5 м, с общим диаметром кроны 3 м, при диаметре крон стволиков до 1-2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 20-45 см (табл. 4.5. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 16 лет, достигая высоты 1,5-2,5 м, с общим диаметром кроны 2 м, при диаметре крон стволиков 0,7-1,65 м. Длина годичных приростов побегов нарастания меньше, чем у растений нормальной жизненности и равна 14-35 см.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Такие растения – обильно плодоносящие кустарники, с хорошо сформированной тупо-вершинной кроной, сравнительно небольшими приростами в высоту (рис. 38,

фото 16 – в Приложении). Листовые пластинки до 5,2-6,3 см длины и до 0,9-1,2 см ширины, содержат до 13 пар боковых жилок. Среднее значение индекса листа (5,45) почти такое же, что и в предыдущем онтогенетическом состоянии. Диаметр осей у основания увеличивается до 4,5-8,0 см, порядок ветвления 7-8. Средневозрастные генеративные кусты *S. triandra* характеризуются максимальным плодоношением. У всех модельных экземпляров не выражен главный корень, по характеру размещения корневая система остается поверхностной. К концу этого онтогенетического состояния часть крупных скелетных корней отмирает.

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 19 лет, достигая высоты до 3,5-4,5 м, с диаметром общей кроны 3,7 м, при диаметре крон стволиков 2-3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 15-28 см.

Особи пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии примерно до такого же возраста, что и растения нормальной жизненности (табл. 4.5. – в Приложении), но при этом имеют меньшие размеры. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 13-19 см.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения вначале онтогенетического состояния плодоносят обильно, а к концу – незначительно. Диаметр стволиков у основания максимальный и составляет 5,5-9,5 см. Порядок ветвления побегов в начале онтогенетического состояния 8-9, но к концу уменьшается до 5-6-7 в связи с усыханием побегов последнего порядка. Среднее значение индекса листа (5,18) уменьшается. Листовые пластинки длиной до 5,2-5,6 см и шириной до 0,9-1,2 см, содержат 13 пар боковых жилок. Усыхание крупных скелетных осей приводит к формированию вторичной кроны, которая образуется из спящих почек базальных участков ветвей и стволов. Процессы отмирания затрагивают и корневую систему. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. triandra* характеризуются максимальными размерами (табл. 4.5. – в Приложении).

Растения нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 23 лет, достигая максимальной высоты до 4,5-5,0 м, общий диаметр кроны 4,5 м, при диаметре крон стволиков 2,8-3,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 11,5-15,5 см.

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 23 лет, достигая высоты 3,5-4,2 м, общий диаметр кроны 4,0 м, при диаметре крон стволиков 1,9-3,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 9-10,5 см.

Сенильный период (s). Сенильная особь *S. triandra* жизненной формы аэроксильный кустарник встречена один раз. Сенильная особь представлена отмершими почти до основания основными скелетными осями и системой возникших из спящих почек базальной части растения порослевых побегов. Высота их не превышает 1,0-1,3 м. Листья овальные, полувзрослого типа: длиной до 4,8 см и шириной до 1,1 см.

Таким образом, при формировании жизненной формы аэроксильный кустарник *S. triandra* образование стволиков происходит в имматурном или виргинильном онтогенетическом состоянии из надземнорасположенных спящих почек базальной части растения. В дальнейшем, кущение всех основных скелетных осей происходит из спящих почек, расположенных на базальных частях боковых осей 2-го и последующих порядков; таким образом, образование стволиков – надземное.

Онтогенез *S. triandra* жизненной формы аэроксильный кустарник на качественном уровне проходит так же как и у аэроксильных вегетативно-неподвижных кустарников – бересклета бородавчатого, бересклета европейского, жимолости лесной, крушины ломкой, свидины кроваво-красной, бузины красной и черной (Восточноевропейские…, 1994). У *S. triandra* и перечисленных видов самый интенсивный рост происходит в первые 10 лет жизни оси. В последующие годы прирост резко сокращается, а ось быстро отмирает.

Стланниковая форма роста *S. triandra*

Стланиковая жизненная форма *S. triandra* формируется в условиях прирусловых валов крупных рек. Эта жизненная форма была встречена на прирусловых валах реки Волга в окрестностях с. Юркино Лысковского района Нижегородской области (фото 17 – в Приложении). Данная жизненная форма в литературе описана на примере флювиофитов – растений речных пойм, связанных с паводками (Мазуренко, 2001). К ним относятся высокие аллювиальные виды кустарников *S. viminalis, S. triandra* (Мазуренко, 1999, 2008; Гетманец, 2010). На качественном уровне формирование данной жизненной формы протекает так же как и жизненной формы факультативный стланик *S. alba* и *S. euxina*, отличия проявляются только в количественных показателях онтогенеза.

Нами подробно описана жизненная форма стланика *S. triandra*, находящаяся в вегетативном онтогенетическом состоянии. Такие особи достигают высоты до 1,7 м, содержат до 13 скелетных осей, диаметром 1,1-1,6 см, порядок ветвления которых 4-5. Скелетные оси отходят от подземного стебля, диаметром 3 см. Общий диаметр кроны до 2,5 м, при диаметре крон стволиков до 45-55 см. Крона расположена на высоте до 25 см. Длина годичного прироста побега нарастания 27-40 см. Листья овально-ланцетной формы: длиной до 7,0-7,3 см и шириной до 1,9-2,0 см, содержат 12-13 пар боковых жилок. Индекс листовой пластинки 3,68-3,65. Глубина проникновения корневой системы до 25 см, длина самых длинных придаточных корней до 2 м. Корневая система поверхностная (по П.К. Красильникову, 1968).

Стланниковая жизненная форма *S. triandra* отличается от описанной ранее подобной жизненной формы аллювиальных видов деревьев *S. euxina, S. alba* тем, что надземные стволики живут 5-10 (до 20) лет, диаметр погребенных стволов до 5 см, т. е. в отличие от деревьев диаметр подземных стволов меньше в 5 раз, а продолжительность жизни надземных стволиков меньше в 3-5 раз (Недосеко, 2012 а).

Таким образом, в результате поливариантности развития у *S. triandra* во взрослом состоянии формируются жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник, жизненная форма аэроксильный кустарник

и стланиковая жизненная форма. Жизненные формы геоксильного кустарника образуются в результате развития побегов формирования из спящих почек базальной части имматурных или виргинильных растений: у эпигеогенно-геоксильного – надземно, у гипогеогенно-геоксильного – подземно.

Выделенные жизненные формы *S. triandra* экологически различны. Особи жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник чаще встречаются при отсутствии верхнего яруса древесной растительности в условиях пойменных лугов и по берегам водоемов. Особи *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник произрастают по днищам влажных оврагов при наличии верхнего яруса древесной растительности. Таким образом, особи жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник встречаются на более разреженных или открытых участках ценозов, они более светолюбивы, чем особи жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник, то есть улучшение освещенности инициирует процесс «кущения».

В отличие от геоксильных кустарников, особи *S. triandra* жизненной формы аэроксильный кустарник произрастают в более сухих местообитаниях, вдали от водоемов при наличии бокового затенения соседней растительностью.

Особи стланиковой жизненной формы растут на прирусловых валах крупных рек и испытывают ежегодное затопление полыми водами. Поэтому все скелетные оси ежегодно несколько полегают в направлении тока воды, заносятся песком и укореняются. От скелетных осей развивается обильная поросль из мощно развитых прямостоячих побегов.

4.3.Онтогенез особей *S. vinogradovii* A. Scvorts. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник

Для ивы Виноградова сравнительно недавно были описаны признаки отличия от ивы пурпурной (*S. purpurea* L.) А.К. Скворцовым (1966). Он первый указал на то, что северная граница ареала ивы Виноградова простирается намного южнее, чем это раньше указывалось без достаточных доказательств для ивы

пурпурной. Отдельные местообитания *S. vinogradovii* встречаются выше северной границы распространения, например в Московской области – в нескольких изолированных точках на Оке (Губанов и др., 2003), в настоящее время она занесена в Красную книгу Московской области. В определителе растений Горьковской области (Аверкиев, 1985) *S. vinogradovii* совсем не указывается, хотя указания на отдельные местонахождения в пределах Нижегородской области (Чкаловский район, юг Нижегородской области) приводятся в работах некоторых авторов (Валягина-Малютина, 2004; Губанов и др., 2003). В связи с этим автор предприняла попытки уточнить распространение ивы Виноградова в пределах юга Нижегородской области.

Полевой материал собран в течение 2006-2011 г. в Починковском и Арзамасском районах Нижегородской области. Ива Виноградова растет на долинных лугах р. Теши около с. Чуварлейка и с. Кожино, в окрестностях д. Марьевка, д. Поляна Арзамасского района, в долине реки Алатырь (окрестности с. Ужовка), в долине р. Арзинка Починковского района – это ее новые местообитания в пределах Нижегородской области, не указанные ранее (Недосеко, 2009 г).

Сбор материала проведен: 1) на заболоченном лугу вдоль русла р. Теши (окрестности С. Чуварлейка Арзамасского района); 2) на заболоченном участке канавы, находящейся около лесополосы, идущей вдоль шоссейной дороги (окрестности с. Кожино Арзамасского района; 3) на возвышенном берегу пруда д. Поляна Арзамасского района; 4) в долине реки Арзинка Починковского района; 5) в долине реки Алатырь (окрестности с. Ужовка), 6) на обочине дороги (окрестности д. Марьевка Арзамасского района).

По литературным данным жизненная форма *S. vinogradovii* определяется как средней величины кустарник высотой 1-2,5 м (Скворцов, 1968) или 3-4 м (Валягина-Малютина, 2004). В процессе исследований нами установлено, что в зрелом состоянии *S. vinogradovii* может формировать жизненные формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, высотой до 6,5 м и аэроксильный кустарник до 8 м. Аэроксильные кустарники встречаются на более сухих почвах при

наличии верхушечного и бокового затенения (местообитания № 3, 6), а особи жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник встречаются на открытых участках заливных лугов, канав, в долинах рек (местообитания № 1, 2, 4, 5), характеризующихся небольшой сомкнутостью крон соседних кустов.

Онтогенез особей *S. vinogradovii*: жизненная форма - эпигеогенно-геоксильный кустарник

Онтогенез данной жизненной формы описан на особях, которые произрастают на открытых заболоченных участках заливных лугов, канав, в долинах рек (местообитания № 1, 2, 4, 5) (характеризующейся небольшой сомкнутостью крон).

Латентный период. Семян в коробочке не более шести, они располагающихся по три в каждой створке (Валягина-Малютина, 2004). Семена созревают в конце мая – начале июня и рассеиваются до середины июня. При проращивании семян *Salix vinogradovii* на влажной фильтровальной бумаге, проростки появились через 12 часов, и на второй день проращивания всхожесть была равна 86,5% (рис.39).

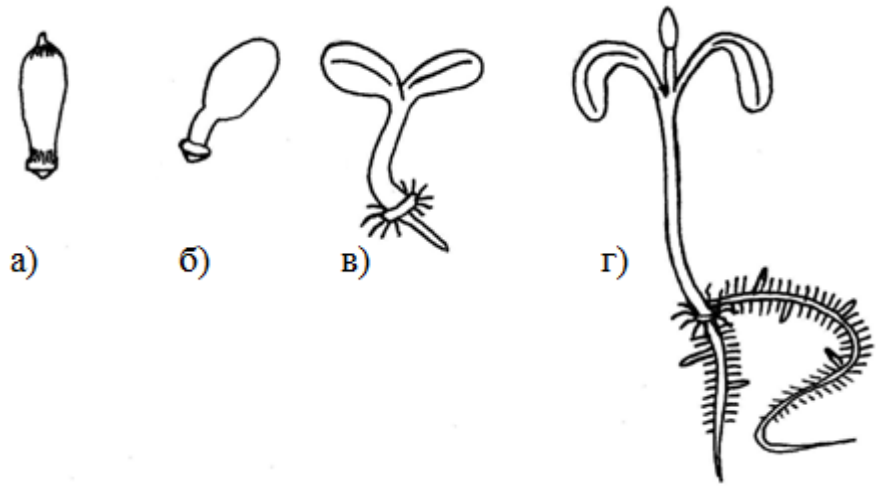


Рисунок 39 - Фазы прорастания семян *S. vinogradovii* при t=20°C:
а) внешнее строение семени; б) через 24 часа после начала проращивания; в) через 48 часов; г) через 19 суток

Проростки (p) появляются в июне на свободных от растительности увлажненных местообитаниях. Главный корень довольно быстро растет первые 3-5 дней. Затем образуются боковые корни на главном и придаточные корни на гипокотиле, с их появлением рост в длину главного корня замедляется.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Побеги ювенильных растений не ветвятся, высотой от 0,07 до 0,35 м (рис. 40).

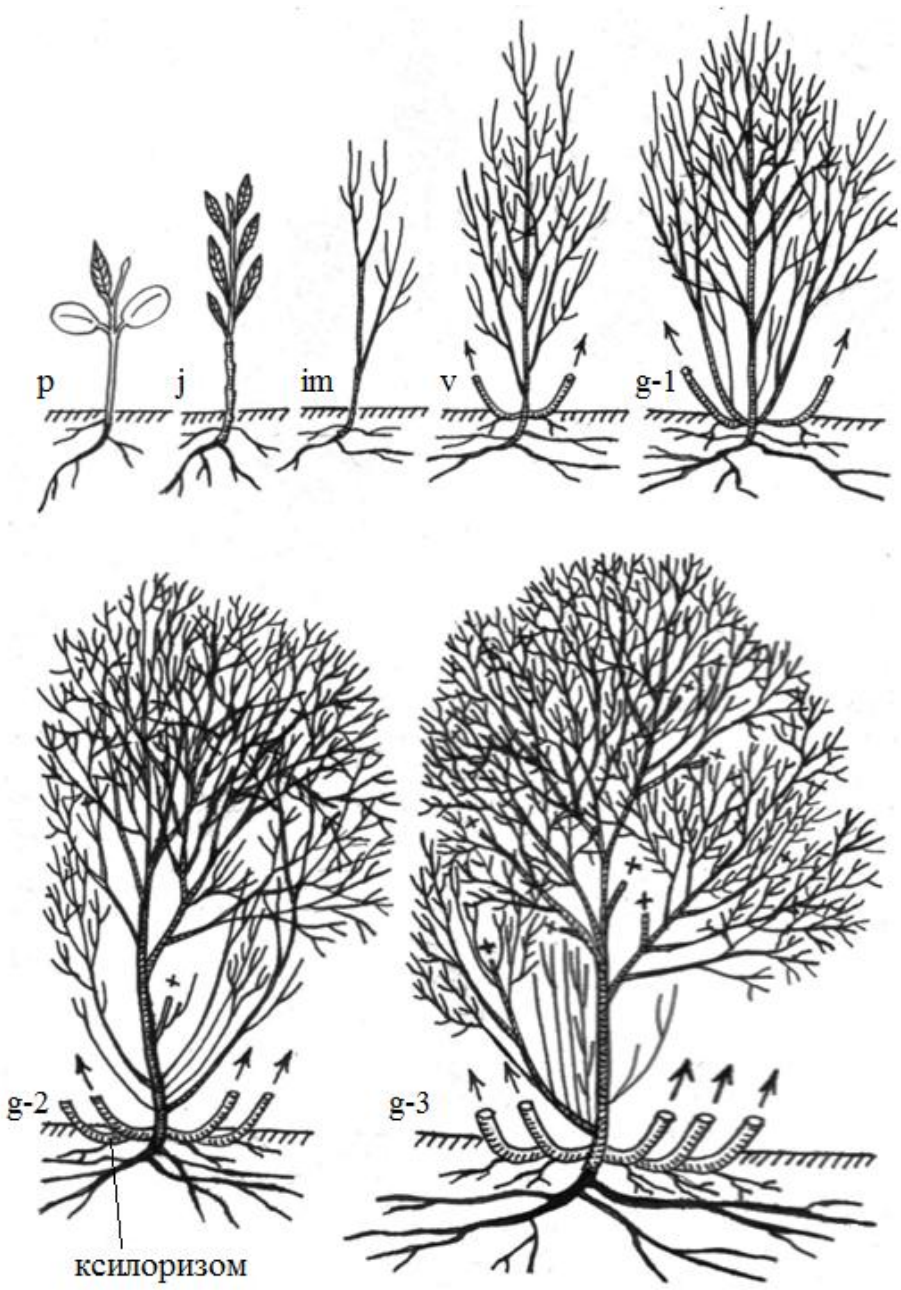


Рисунок 40 - Схема онтогенеза особей *S. vinogradovii* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

У особей нормальной жизненности нарастание моноподиальное, у особей пониженной жизненности – симподиальное. Листья ланцетные, короткочерешковые, без прилистников: длиной до 4,9 см и шириной до 1,0 см, содержат 6-8 пар боковых жилок. У ювенильных растений хорошо развит косо растущий вниз главный корень, а на гипокотиле образуются придаточные корни, которые втягивают его базальную часть в почву. Корневая система образована главным, боковыми и придаточными корнями. Глубина проникновения корней в почву небольшая – до 10 см.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Из надземно расположенных спящих почек образуются новые оси возобновления (рис. 40). Имматурные особи содержат до 3 стволиков с порядком ветвления 2-4, диаметр общей кроны куста 0,1-0,45 м.

В корневой системе появляются боковые скелетные и придаточные корни, растущие горизонтально. Корневая система становится поверхностной. К концу этого онтогенетического состояния стволики саблевидно изгибаются и втягиваются в подстилку с помощью придаточных корней. Таким образом, формируется компактный куст.

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) находятся в этом онтогенетическом состоянии с 2 до 5 лет, вырастая до 0,25-0,5 м, диаметр общей кроны до 0,15 м, при диаметре крон стволиков 0,03-0,1 м. Листовые пластинки длиной до 4,9-5,0, шириной до 0,8-1,0 см, содержат 6-8 пар боковых жилок.

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) находятся в этом онтогенетическом состоянии с 3 до 7 лет, вырастая до 0,45-1,1 м, общий диаметр кроны до 0,35 м, при диаметре крон стволиков 0,08-0,25 м. Листовые пластинки длиной 5,0-5,2 см, шириной 0,8-1,2 см с 8-10 парами боковых жилок.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Растения находятся в этом онтогенетическом состоянии с 5 до 10 лет, вырастая до 0,7 -2,3 м, их листья взрослого типа обратноланцетные: длиной до 4,9-5,2, шириной до 0,8-1,4 см, содержат 8-10 пар боковых жилок. Из спящих почек укорененных ранее побегов образуются побеги формирования, которые характеризуются усиленным ростом.

В дальнейшем они саблевидно изгибаются и укореняются (фото 18 – в Приложении). Корневая система комбинированная с придаточными корнями на укореняющихся стволах (по П.К. Красильникову, 1968).

Из спящих почек этих побегов тоже возникают скелетные оси нового поколения. Аналогичный процесс развития основных скелетных осей и дальнейшего их небольшого полегания (вызванного саблевидным изгибанием оси) и укоренения повторяется несколько раз в онтогенезе *S. vinogradovii* и таким образом формируется эпигеогенно-геоксильный кустарник. У виргинильных кустов от 5 до 30 стволиков, их порядок ветвления 4-6, обший диаметр куста 0,7-2,8 м. Особи v-1 онтогенетического состояния характеризуются листовыми пластинками длиной 5,0-5,2 см и шириной 0,8-1,2 см, содержат 8-10 пар боковых жилок. Длина листовых пластинок v-2 особей - 4,9-5,0 см и ширина – 0,8-1,4 см.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Возраст таких растений – 8-18 лет, высота 1,8-3,65 м, число стволиков 30-50, диаметр их основания – 2,4-5,5 см, порядок ветвления 6-7; общий диаметр куста 3,0-4,5 м (рис. 41).

Такие особи цветут и плодоносят необильно и нерегулярно. Корневая система поверхностная, такого же типа, что и в предыдущем онтогенетическом состоянии. Листья обратно-ланцетной формы: длина 3,5-5,0 см и ширина до 0,9-1,2 см, содержат 10-11 пар боковых жилок.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Такие особи обильно плодоносят, у них небольшие приросты в высоту, в составе куста около 60 стволиков диаметром 4,0-6,5 см; порядок их ветвления 7-8 (рис. 40), диаметр куста 3,2-6,5 м. Листовые пластинки обратно-ланцетной формы: длина 3,6-4,4 см и ширина 0,8-1,0 см, число пар боковых жилок 12-14. Растения отличаются максимальным плодоношением, процессы образования осей замедлены. Корневая система – поверхностная, комбинированная с придаточными корнями на укореняющихся стволах (по П.К. Красильникову, 1968). В этом онтогенетическом состоянии особи *S. vinogradovii* живут с 15 до 24 лет, вырастая до 2,8-5,5 м, общий диаметр кроны до 6,5 м, диаметр крон стволиков 0,8-1,5 м.

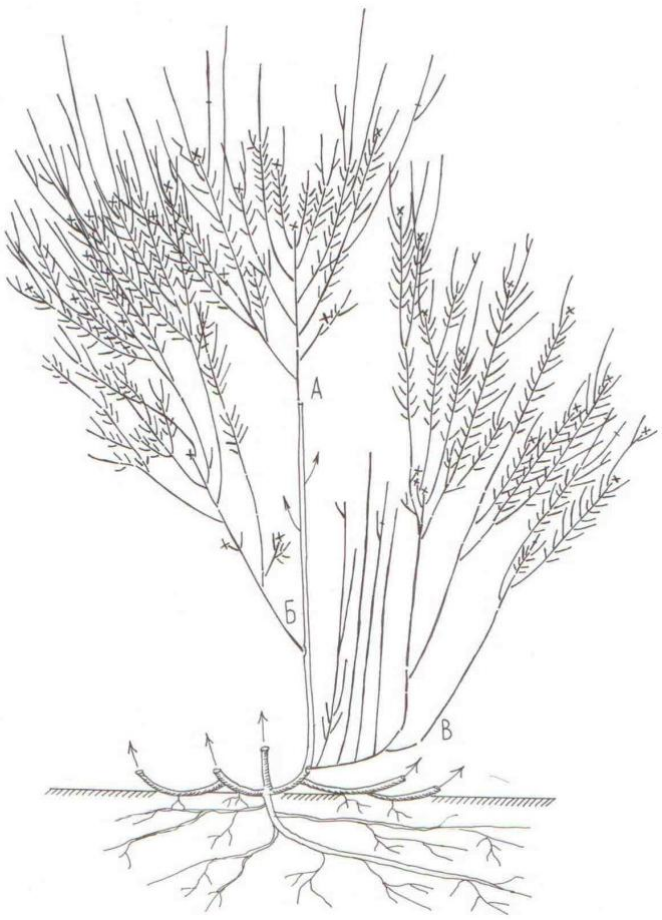


Рисунок 41 - Особь *S. vinogradovii* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в g-1 онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения живут в этом состоянии с 20 до 27 лет, у них до 80 стволиков, диаметром до 8 см, порядок ветвления 8-9 (табл. 4.6. – в Приложении). Листовые пластинки длиной до 4,9-5,2см и шириной до 1,0-1,1 см, содержат до13-14 пар боковых жилок. Дочерние стволики, по отношению к материнскому, обычно расположены радиально. К концу этого онтогенетического состояния отмирание материнской оси и некоторых дочерних стволиков приводит к тому, что центр куста становится пустым, а живые стволики расположены по периферии. Диаметр таких «лысых» кустов достигает 8,5 м. В корневой системе живыми остаются только придаточные корни, расположенные на эпигеогенных ксилоризомах.

Сенильный период (s). Кусты *S. vinogradovii* распадаются на несколько сенильных партикул, которые состоят из ослабленных стволиков с участками эпигеогенных ксилоризомов и придаточных корней. Листья полувзрослого типа. Растения находятся в этом онтогенетическом состоянии до 5 лет. Таким образом, эпигеогенно-геоксильный кустарник *S. vinogradovii* представляет собой систему сменяющих друг друга стволиков с системой придаточных стеблевых корней, которые живут до 27 лет и достигают высоты 6,5 м.

Онтогенез особей *S. vinogradovii* жизненной формы аэроксильный кустарник

Онтогенез изучен на модельных экземплярах, которые растут на более сухих почвах, чем растения жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, при наличии верхушечного и бокового затенения (местообитания № 3, 6).

Взрослые особи *S. vinogradovii* данной жизненной формы вырастают до 8,0 м и имеют до 46 стволиков диаметром до 11 см (фото 19 – в Приложении).

Первые этапы онтогенеза (проросток, ювенильное онтогенетическое состояние) проходят одинаково с растениями жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, но в подземной сфере не формируется ксилоризом. Основные различия проявляются в im- и v- онтогенетических состояниях (рис.42).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Имматурные растения небольшой высоты (0,25-1,5 м), порядок ветвления (2-4). Из спящих почек основной скелетной оси, расположенных надземно, развиваются побеги, дающие начало основным скелетным осям аэроксильного кустарника. Обычно число осей, возникших в этом онтогенетическом состоянии, не превышает 2, их диаметр в основании 0,3-1,7 см.

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) – небольшие маловетвящиеся растения порядка ветвления – 2-3, с листьями полувзрослого типа. Листовые пластинки ланцетные: длиной до 5,1-6,6 см и шириной до 0,9-1,2 см, содержат 8 пар боковых жилок. В корневой системе боковые и придаточные корни, как правило, по размерам уступают главному.

Растения нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе с 2 до 4 лет, вырастая до 0,8 м (рис. 42), общий диаметр кроны до 0,3 м, диаметр крон стволиков 0,15-0,25 м. Длина годичных приростов главной оси 19-32 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы 8-12 см (табл. 4.7. – в Приложении).

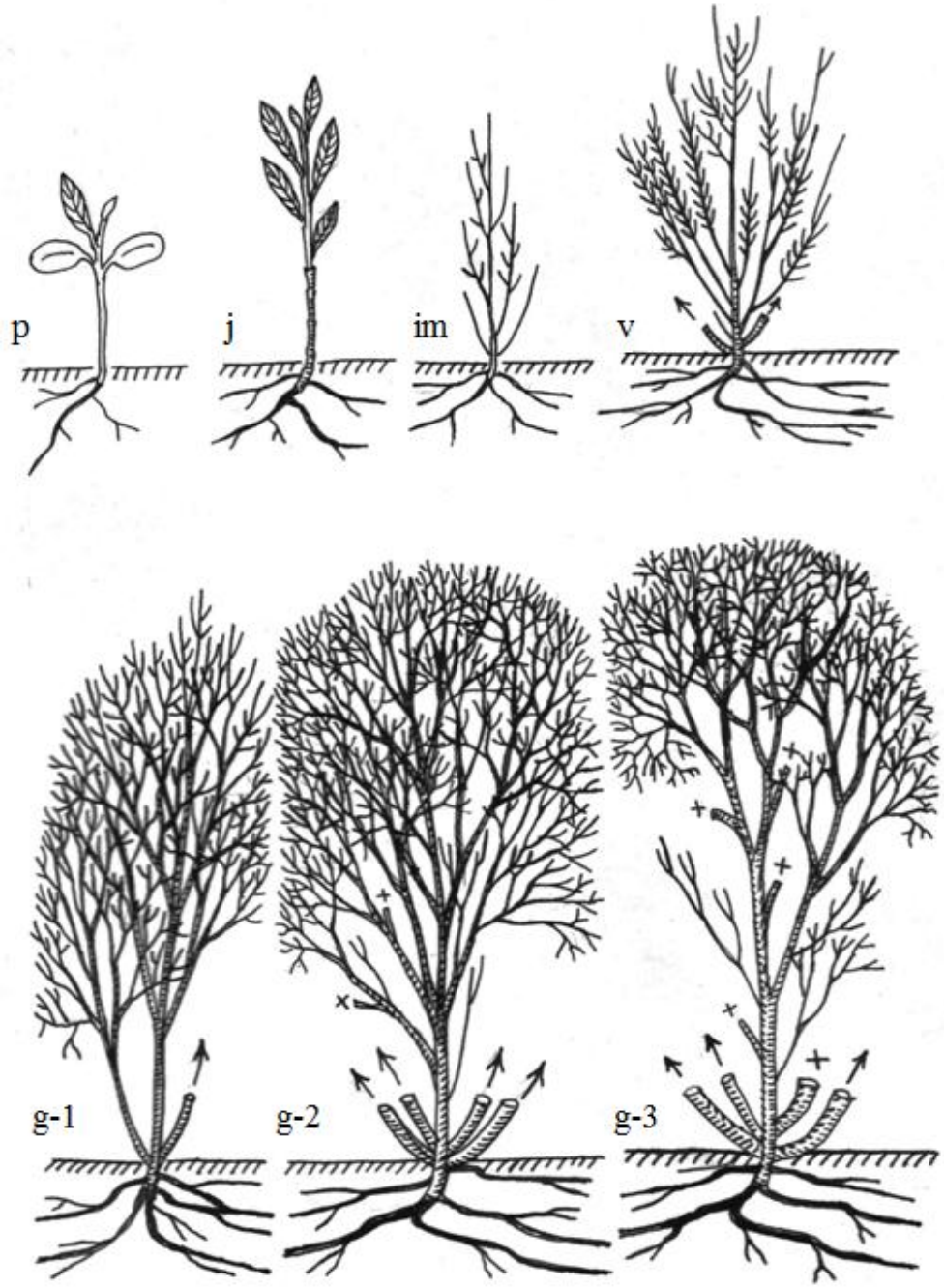


Рисунок 42 - Схема онтогенеза особей *S. vinogradovii* жизненной формы аэроксильный кустарник

Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Растения пониженной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 5 лет, вырастая до 0,55 м, общий диаметр кроны – 0,25 м, диаметр крон стволиков 0,1-0,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 12-19,5 см. По сравнению с растениями нормальной жизненности, такие особи характеризуются меньшими значениями по всем параметрам (табл. 4.7. – в Приложении).

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) могут находиться в этой возрастной подгруппе с 3 до 7 лет, достигая высоты 0,5-1,5 м, диаметр общей кроны до 0,9 м, при диаметре крон стволиков – 0,2-0,5 м.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v).У таких растений листья взрослого типа, ланцетной или обратноланцетной формы. Среднее значение индекса листа (5,54) увеличивается по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием. Число стволиков – 6-10, ветвление – 4-6-го порядка. Диаметр осей у основания 1,5-3,5 см. В корневой системе хорошо выделяются вертикально и горизонтально растущие придаточные корни. Корневая система поверхностная, комбинированная.

Виргинильные растения 1-ой подруппы (v-1): порядок ветавления 4-5, по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием увеличиваются приросты в высоту, диаметр стволиков у основания (1,5-2,7 см). Листовые пластинки длиной до 4,6-7,7 см и шириной до 0,8-1,2 см, содержат до 11-12 пар боковых жилок. Растения нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 8 лет, вырастая до 1,75 м. Длина годичных приростов побегов нарастания до 35-65 см. Увеличивается также и глубина проникновения и радиус корневой системы (табл. 4.7. – в Приложении). Особи пониженной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 8 лет, вырастая до 0,98-1,45 м. Длина годичных приростов побегов нарастания достигает 27,8-48,5 см. Значения всех показателей у особей пониженной жизненности меньше, чем у особей нормальной жизненности (табл. 4.7. – в Приложении).

Виргинильные растения 2-ой подгруппы (v-2) содержат стволики диаметром 2,2-3,5 см, их порядок ветвления 5-6. Листья длиной до 5,1-7,7 см и

шириной до 0,9-1,2 см с 12-13 парами боковых жилок. Среднее значение индекса листа (5,7) увеличивается.

Особи нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 12 лет, вырастая до 1,75-2,5 м (рис. 43), диаметр общей кроны до 2,2 м, при диаметре крон стволиков 0,8-1,15 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 42-76 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы так же увеличиваются (табл. 4.7. – в приложении).

Растения пониженной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 10 лет, вырастая до 1,3-2,1 м, диаметр общей кроны до 1,7 м, при диаметре крон стволиков 0,6-0,9 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 35-52 см (табл. 4.7. – в Приложении).



Рисунок 43 - *S. vinogradovii* жизненной формы аэроксильный кустарник, находящаяся в v-2 онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения состоят из 6-15 стволиков, диаметром 3,0-6,5 см и порядком ветвления 6-7 (рис. 42). Листовые пластинки длиной 7,7-8,4 см и шириной до 1,2-1,3 см, содержат до 13 пар боковых жилок. Среднее значение индекса листа (6,43) по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием почти не меняется.

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 19 лет, вырастая до 2,3-4,2 м, общий диаметр кроны до 3,8 м, при диаметре крон стволиков 1,1-2,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания равна 32-55 см (табл. 4.7. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 18 лет, вырастают до 1,9-3,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания у них меньше, чем у растений нормальной жизненности и равна 28-38 см.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения обильно плодоносят, у них хорошо сформированна туповершинная крона, они характеризуются небольшими годичными приростами (рис. 42, фото 19 – в Приложении). Листовые пластинки: длиной 5,1-5,7 см шириной 0,9 см с 13 парами боковых жилок. Диаметр стволиков увеличивается до 5,2-8,5 см, порядок ветвления 7-8-9.

У всех модельных особей не выражен главный корень, по характеру размещения корневая система остается поверхностной. К концу этого онтогенетического состояния часть крупных скелетных корней отмирает.

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 25 лет, вырастая до 4,0-6,5 м, диаметр общей кроны до 5,0 м, при диаметре крон стволиков 2,1-3,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 24-32 см (табл. 4.7. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 20 лет, вырастая до 3,4-5,5 м, диаметр общей кроны до 4,7 м, при диаметре крон стволиков 1,6-2,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 18-26см.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения обильно плодоносят в начале и незначительно в конце онтогенетического состояния. Диаметр стволиков максимальный и равен 6,5-11,0 см. Порядок ветвления 9-10-11, но к концу этого онтогенетического состояния усыхают побеги последних порядков, в связи с чем, порядок ветвления уменьшается до 5-6-7. Среднее значение индекса листа (5,21) уменьшается. Листовые пластинки длиной до 4,3-5,1 см и шириной до 0,7-0,9 см, содержат до 13 пар боковых жилок. В связи с усыханием крупных скелетных ветвей кроны из спящих почек нижних участков ветвей и стволов образуется вторичная крона (рис. 42). Процессы отмирания затрагивают и корневую систему. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. vinogradovii* характеризуются максимальными размерами (табл. 4.7. – в Приложении).

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 27 лет, вырастая до 6,5-8,0 м, диаметр общей кроны до 6,5 м, при диаметре крон стволиков до 3,0-4,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 10,5-16 см.

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 25 лет, вырастая до 4,7-6,5 м, диаметр общей кроны до 5,2 м, при диаметре крон стволиков 2,3-3,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 8-12,7 см.

Сенильный период (s). Сенильные особи *S. vinogradovii* жизненной формы аэроксильный кустарник не были встречены ни разу.

Таким образом, при формировании жизненной формы аэроксильный кустарник *S. vinogradovii* развитие стволиков происходит в имматурном или виргинильном онтогенетическом состоянии из надземнорасположенных спящих почек стволиков. В последующих онтогенетических состояниях кущение продолжается за счет формирования основных скелетных осей из спящих почек, расположенных на базальных частях боковых осей 2-го и последующих порядков; таким образом, образование новых скелетных осей при формировании данной жизненной формы – надземное. Онтогенез *S. vinogradovii* жизненной формы

аэроксильный кустарник на качественном уровне проходит также как и у аэроксильных вегетативно-неподвижных кустарников – бересклета бородавчатого, бересклета европейского, жимолости лесной, крушины ломкой, свидины кроваво-красной, бузины красной и черной (Восточноевропейские…, 1994) и изученной ранее ивы трехтычинковой.

Как и у рассмотренных ранее видов, в онтогенезе *S. vinogradovii* проявляется поливариантность развития, что приводит к формированию во взрослом состоянии двух жизненных форм: эпигеогенно-геоксильного и аэроксильного кустарника.

Онтогенез особей жизненных форм эпигеогенно-геоксильного и аэроксильного кустарника на первых этапах проходит одинаково, отличия наступают в имматурном или виргинильном онтогенетических состояния. Морфологически эпигеогенно-геоксильный куст *S. vinogradovii* представляет собой систему сменяющих друг друга большого числа стволиков (до 80) с длительностью жизни до 27 лет и высотой до 6,5 м, образующих каждый раз свою систему придаточных стеблеродных корней. У аэроксильного куста основные скелетные оси при такой же продолжительности жизни достигают высоты до 8 м и не образуют свою систему придаточных корней.

Выделенные жизненные формы *S. vinogradovii* имеют экологическую приуроченность. Если особи жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник произрастают на открытых участках заливных лугов, в долинах рек, то особи жизненной формы аэроксильный кустарник – на более сухих почвах при наличии бокового и верхушечного затенения.

4.4. Онтогенез особей *S. acutifolia* Willd. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, аэроксильный кустарник, деревце, стланик

Полевой материал был собран в течение 2006-2011 г. в Починковском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) в пойме р. Уста Уренского района; 2) в пойме р.

Волга Лысковского района; 3) по берегам вдоль речного русла р. Волга в окрестности д. Юркино Лысковского района; 4) по берегам р. Пьяна Пильнинского района; 5) по берегам р. Уста Уренского района; 6) в долине р. Алатырь Починковского района; 7) на улицах г. Арзамаса (около дома по ул. Нижегородской, вдоль дороги по ул. Солнечной, по ул. Революции).

По литературным данным жизненная форма *S. acutifolia* определяется как кустарник высотой 6 м (Скворцов, 1968) или до 10 м (Валягина-Малютина, 2004). В процессе исследований установлено, что во взрослом состоянии ива остролистная может иметь жизненные формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, высотой до 6,5 м, аэроксильный кустарник, высотой до 10 м, деревце и стланик.

Особи *S. acutifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник встречаются на возвышенных участках пойм рек, в долинах рек на более сухих участках при наличии верхушечного и бокового затенения (местообитания № 1, 2, 6), а особи жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник встречаются по берегам, вдоль русла рек (местообитания № 3, 4, 5). Особи жизненной формы деревце произрастают вдали от русла рек, в пределах населенных пунктов около домов, дорог на сухих почвах, часто глинистых, щебнистых (местообитание № 7). Стланниковая жизненная форма встречается в условиях прирусловых валов крупных рек (местообитание № 3).

Онтогенез особей *S. acutifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Онтогенез данной жизненной формы был изучен на модельных экземплярах, произрастающих по берегам, вдоль русла рек (местообитания № 3, 4, 5).

Латентный период. *S. acutifolia* из видов ив зацветает первой и начинает рассеивать семена с середины мая сразу же вслед за освобождением долины от весеннего паводка. Семена крупные до 2 мм длиной, располагающиеся по 3 в каждой створке (Валягина-Малютина, 2004), созревают в середине мая и рассеиваются до конца мая.

При проращивании семян *S. acutifolia* проростки появились через 10 часов, и на второй день проращивания всхожесть была равна 84,5%.

Проростки (р) появляются в июне, встречаются на свободных от растительности увлажненных местообитаниях (рис. 44). После разрыва полупрозрачной семенной кожуры, на поверхность выходят семядоли и короткий красноватый гипокотиль. На кончике гипокотиля находится красноватый валик, в центре которого выступает конус нарастания зародышевого корня. В дальнейшем на валике образуются тонкие волоски, которые закрепляют проросток к субстрату (рис. 44). Затем гипокотиль выпрямляется и начинает усиленно расти, через 72 часа от начала проращивания семян он достигает длины 4-5 мм, а через 120 часов – 8 мм. Главный корень развивается через 28 часов после начала проращивания и через 48 часов покрывается корневыми волосками.

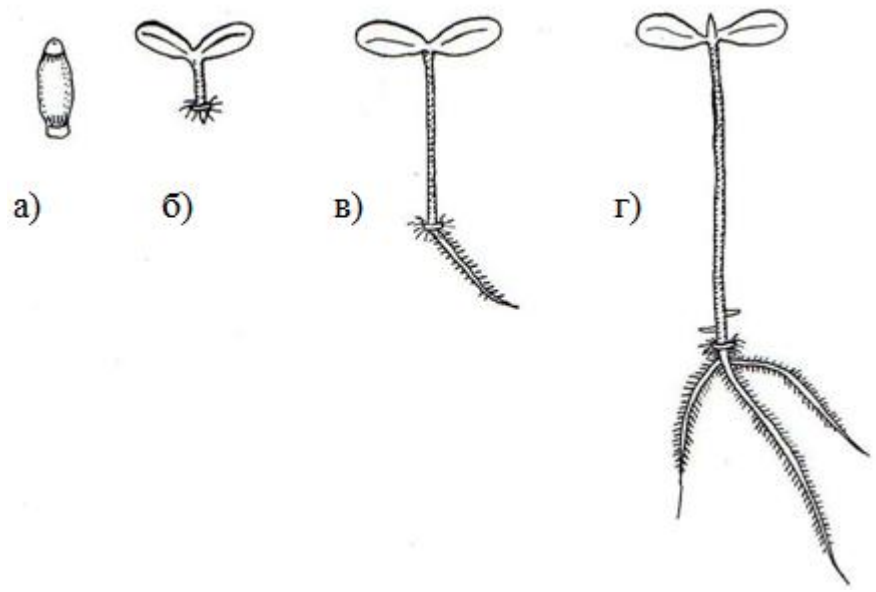


Рисунок 44 - Фазы прорастания *S. acutifolia* при t=20°C:
а) внешнее строение семени; б) через 20 часов после начала проращивания; в) через 62 часа после начала проращивания; г) через 110 часов после начала проращивания

Главный корень у *S. acutifolia* растет довольно быстро и в первые 3-5 дней в 3-5 раз превышает надземную часть. Благодаря этому проростки могут выдерживать заливание водой и под водой сохраняют жизнеспособность (Nilson, 1928). Иногда семена начинают прорастать, еще плавая на воде, но затем сразу же

опускаются на дно, выбрасывают венец волосков и укрепляются в субстрате. Главный корень быстро растет, на нем появляются корневые волоски, которые выполняют всасывающую и заякоривающую функцию проростка. Через 72 часа после начала проращивания длина главного корня равна 2,5 мм. Затем (через 84 часа) образуются боковые корни на главном и придаточные корни (через 110 часов) на гипокотиле, с их появлением рост в длину главного корня замедляется.

Месячные проростки достигают высоты 2,5 см, глубина проникновения корневой системы – до 2,5 см, она включает корни второго и третьего порядка. Семядоли сверху зеленые, снизу красноватые, имеют длину до 2,5 мм. Выше семядолей появляется эпикотиль длиной до 3 мм и первый ювенильный лист длиной до 2 мм. Первые листья продолговатой или ланцетовидной формы длиной от 6 до 10 мм и до 2-4 мм шириной, с зубчиками по краю.

К осени проростки *S. acutifolia* достигают 17,5 см высоты, содержат до 11 листьев, корневая система проникает на глубину до 21-27 см, диаметр стебля 1,6-2 мм (фото 20 – в Приложении). Листья таких растений ланцетной формы: длиной 4,4-5,0 см и шириной до 0,9-1,0 см. Индекс листовой пластинки 5,0-4,88.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Побеги ювенильных растений не ветвятся, высотой от 0,07 до 0,35 м (рис 45, фото 20 – в Приложении). Особи нормальной жизненности характеризуются моноподиальным нарастанием, а пониженной жизненности – симподиальным. Листья ланцетной формы, короткочерешковые, без прилистников: длиной до 5,2-5,5 см и шириной до 0,8-0,9 см, содержат до 9-10 пар боковых жилок. Хорошо развит главный корень, растущий косо вниз. На гипокотиле образуются придаточные корни, которые втягивают базальную часть растения в почву. Корневая система состоит из главного, боковых и придаточных корней. Глубина ее проникновения в почву небольшая – до 12 см (табл. 4.8. – в Приложении).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Новые оси возобновления образуются из надземно расположенных спящих почек в базальной части растения (рис. 45). Всего образуется 2-3 основных скелетных осей с порядком ветвления 2-4, общий диаметр куста до 1,5 м.

В корневой системе появляются боковые скелетные и придаточные корни, растущие горизонтально и достигающие длины до 75 см. Такие корни можно сравнить с растяжками, благодаря им растения закрепляются в подвижном песчаном субстрате. Корневая система поверхностная.

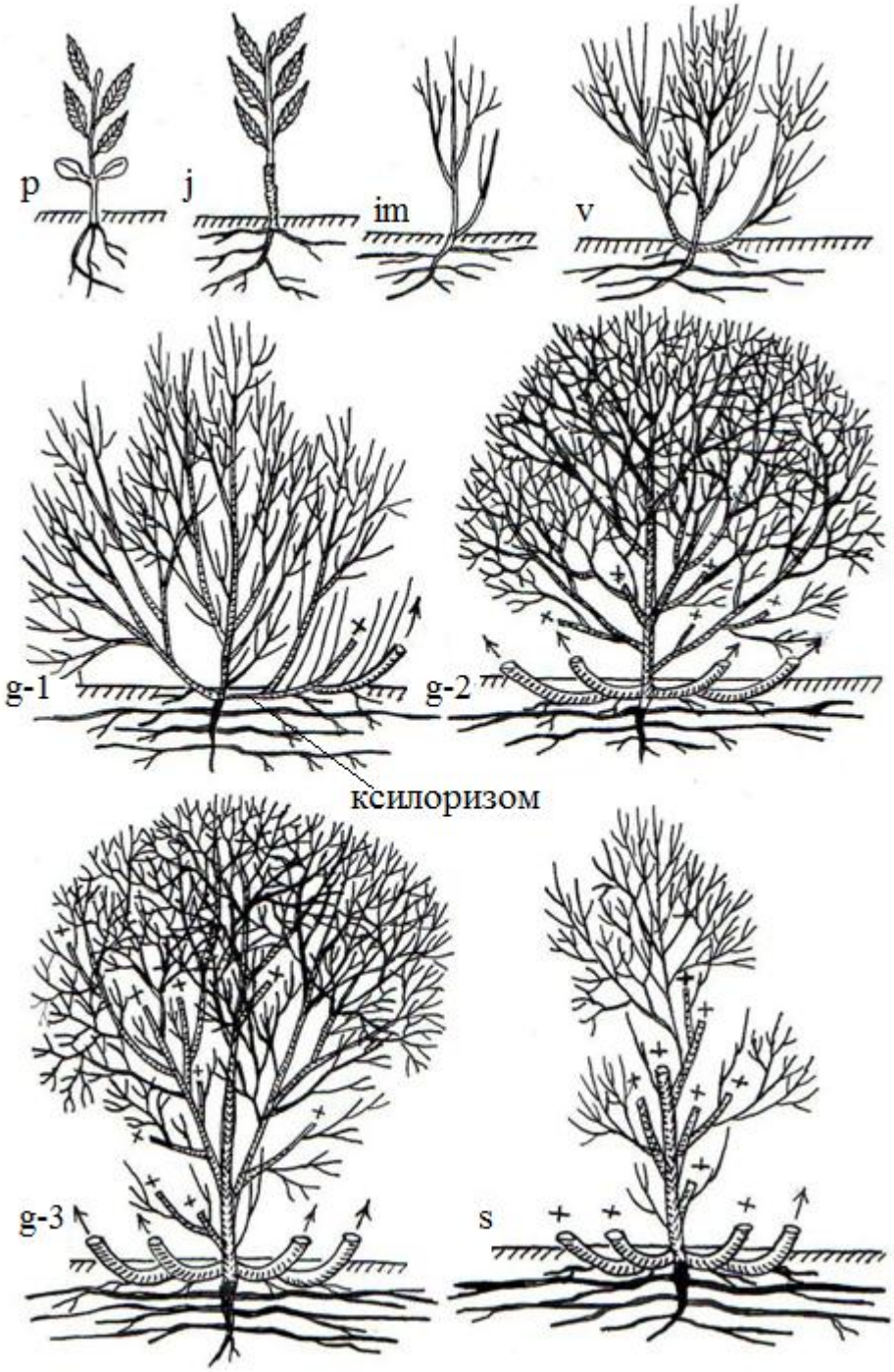


Рисунок 45 - Схема онтогенеза особей *S. acutifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

К концу этого онтогенетического состояния стволики саблевидно изгибаются в основании и втягиваются в подстилку, благодаря контрактильной деятельности придаточных корней.

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) находятся в этом онтогенетическом состоянии с 2 до 5 лет, вырастая до 0,25-0,6 м, общий диаметр кроны до 0,9 м, при диаметре крон стволиков до 0,03-0,1 м.

Листовые пластинки длиной до 6,4-6,6 см и шириной до 0,9-1,0 см, содержат до11-13 пар боковых жилок.

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) находятся в этом онтогенетическом состоянии с 3 до 7 лет, вырастая до 0,45-1,1 м, общий диаметр кроны до 1,5 м, при диаметре крон стволиков до 0,08-0,3 м. Листовые пластинки длиной 6,7-7,9 см, шириной 1,2 см, содержат 12-14 пар боковых жилок.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Растения в этом онтогенетическом состоянии находятся с 5 до 10 лет, вырастая до 0,7-2,8 м, имеют листья взрослого типа ланцетные или узколанцетные, длиной до 6,7-9,4 см и шириной до 1,2-1,8 см, содержат до 13-15 пар боковых жилок. В базальных частях стволиков 2-3 порядка из спящих почек развиваются побеги формирования, которые усиленно растут, саблевидно изгибаются, полегают и укореняются. Похожий процесс развития основных скелетных осей и последующего их укоренения в базальной части может несколько раз повторяться в онтогенезе ивы остролистной.

Виргинильные особи содержат от 3 до 10 стволиков с порядком ветвления 4-6, при этом диаметр куста 2,0-4,5 м.

Листовые пластинки особей, находящихся в v-1 онтогенетическом состоянии длиной 6,7-7,7 см и шириной до 1,2-1,5 см, содержат до 13-15 пар боковых жилок. Листовые пластинки особей, находящихся в v-2 онтогенетическом состоянии, имеют длину 7,7-9,4 см и ширину 1,5-1,8 см.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 8 до 18 лет, вырастая до 1,8-4,5 м, содержат до 18 стволиков диаметром 2,5-8,5 см и порядком ветвления 6-7; при

этом диаметр куста может достигать 3,5-5,5 м (рис. 44). Такие особи цветут и плодоносят нерегулярно и необильно. Корневая система поверхностная, комбинированная с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках (по П.К. Красильникову, 1968). Листья узколанцетные, длиной до 7,5-7,7 см и шириной до 1,2-1,5 см, содержат до 14-15 пар боковых жилок.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения обильно плодоносят, имеют небольшие приросты в высоту, содержат около 25 стволиков диаметром 7,0-14,0 см и порядком ветвления 7-8, общий диаметр куста 5,0-8,5 м (фото 21 – в Приложении). Листовые пластинки, длиной до 6,7-7,6 см и шириной до 1,2-1,5 см, содержат до14-16 пар боковых жилок. Корневая система остается поверхностной. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. acutifolia* находятся с 15 до 24 лет.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 20 до 27 лет, они имеют до 36 стволиков, диаметром до 11,5-18,0 см и порядком ветвления 8-9 (фото 22 – в Приложении). Листовые пластинки длиной до 6,7-7,9 см и шириной до 1,2 см, содержат до 14-16 пар боковых жилок. К концу этого онтогенетического состояния материнская ось и последующие основные скелетные оси отмирают, а это приводит к тому, что центральная часть куста становится «лысой», а живые оси располагаются по радиусу. Диаметр таких кустов достигает 10,5 м.

Сенильный период (s). Сенильные эпигеогенно-геоксильные кусты *S. acutifolia* распадаются на сенильные партикулы, которые представляют собой ослабленные стволики с остатками эпигеогенных ксилоризомов и придаточных корней. Листья полувзрослого типа: длиной до 6,8-7,6 см и шириной до 1,2-1,3 см. Особи находятся в этом онтогенетическом состоянии до 5 лет.

Таким образом, эпигеогенно-геоксильный кустарник ивы остролистной представляет собой систему сменяющих друг друга основных скелетных осей с продолжительностью жизни до 30 лет и достигающих высоты 7,5 м, образующих свою систему придаточных стеблородных корней.

Онтогенез особей *S. acutifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник

Онтогенез особей *S. acutifolia* этой жизненной формы изучен на модельных экземплярах, которые произрастают на высоких участках пойм рек, в долинах рек, на более сухих почвах, иногда при наличии верхушечного и бокового затенения (местообитания № 1, 2, 6). Взрослые особи *S. acutifolia* данной жизненной формы вырастают до 10,0 м и имеют до 26 стволиков диаметром до 25 см.

Первые этапы онтогенеза (проросток, ювенильное онтогенетическое состояние) протекают так же, как и у особей жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник (рис. 45, 46). Основные отличия проявляются в im- и v-онтогенетических состояниях.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Растения вырастают до 0,25-1,5 м, содержат 2-4 порядка ветвления. Из спящих почек базальной части оси образуются побеги формирования, которые формируют основные скелетные оси аэроксильного кустарника. Обычно число осей, возникших в этом онтогенетическом состоянии, не превышает 2, их диаметр в основании 0,3-1,7 см.

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) – небольшие (0,25-0,8 м) маловетвящиеся растения, имеющие 2-3 порядка ветвления, с листьями полувзрослого типа, ланцетной формы. Листовые пластинки длиной до 6,6-7,4 см и шириной до 0,9 -1,0 см, содержат 10-13 пар боковых жилок. В корневой системе хорошо развиты боковые и придаточные корни.

Растения нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе с 2 до 4 лет, вырастая до 0,8 м (рис. 46), диаметр общей кроны 0,3 м, при диаметре крон стволиков 0,1-0,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 19-32 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы увеличиваются (табл. 4.9. – в Приложении). Растения пониженной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 5 лет, вырастая до 0,55 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 12-19,5 см. По сравнению с растениями нормальной жизненности такие особи характеризуются меньшими значениями по всем параметрам (табл. 4.9. – в Приложении).

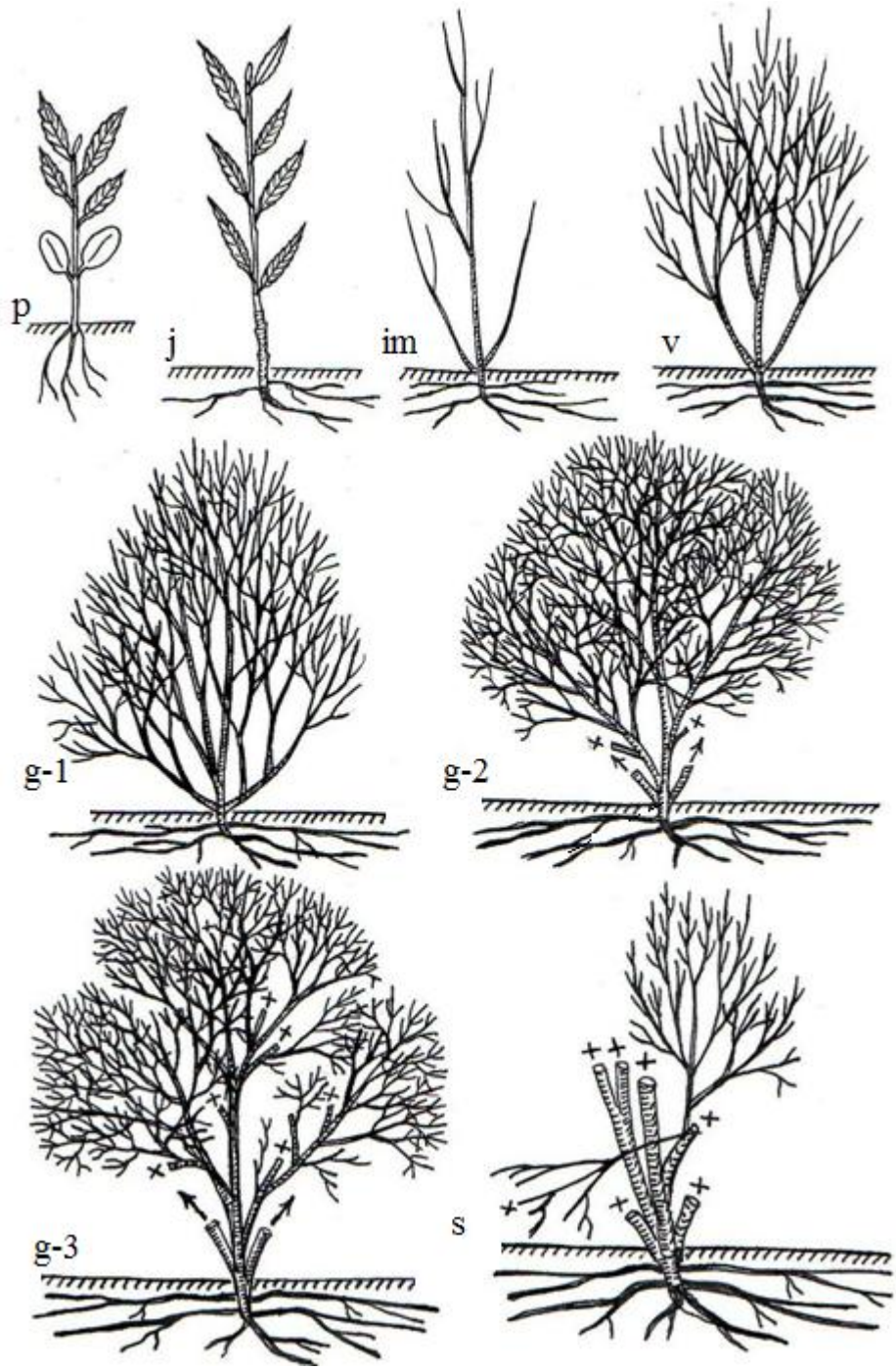


Рисунок 46 - Схема онтогенеза особей *S. acutifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2). Особи нормальной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе с 4 до 6 лет, вырастая до 1,35 м, диаметр общей кроны до 0,9 м, при диаметре крон стволиков 0,15-0,3 м.

Особи пониженной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе с 3 до 7 лет, вырастая до 1,1 м, диаметр общей кроны 0,5 м, при диаметре крон стволиков 0,1-0,2 м.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Растения с листьями взрослого типа, ланцетной или узколанцетной формы. Среднее значение индекса листовой пластинки (6,91) увеличивается. В этом онтогенетическом состоянии кусты ивы остролистной имеют от 2 до 5 стволиков, ветвление которых достигает 4-6 порядков. Диаметр осей у основания 1,5-4,0 см. В корневой системе не выделяется главный корень, а хорошо развиты придаточные корни. Корневая система комбинированная, поверхностная.

Виргинильные растения 1-ой подруппы (v-1) со сравнительно большими приростами в высоту и 4-5 порядками ветвления. Диаметр стволиков у основания увеличивается до 1,5-2,7 см. Листовые пластинки длиной до 7,3-9,0 см и шириной до 1,0-1,3см, содержат до13-15 пар боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии происходит окончательное становление жизненной формы аэроксильный вегетативно-неподвижный кустарник.

Особи нормальной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 9 лет, достигая высоты до 1,75 м, диаметр общей кроны 1,3 м, при диаметре крон стволиков 0,3-0,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 38-75 см. Увеличивается также глубина проникновения и радиус корневой системы (табл. 4.9. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 8 лет, достигая высоты 1,45 м, диаметр общей кроны 1 м, при диаметре крон стволиков 0,2-0,45 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 27,8-50,5 см.

У **виргинильных растений 2-ой подгруппы (v-2)** основные скелетные оси диаметром у основания 2,2-4,0 см, с порядком ветвления 5-6. Листовые пластинки длиной до 9,0-9,7 см и шириной до 1,3-1,5 см, содержат до14-16 пар боковых жилок. Среднее значение индекса листа (6,7) примерно такое же, как и в v-1 онтогенетическом состоянии (7,12). Особи нормальной жизненности могут

находиться в этой возрастной подгруппе до 12 лет, вырастая до 1,75-2,8 м (рис. 45), диаметр общей кроны до 2 м, при диаметре крон стволиков 0,6-1,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 50-120 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы также увеличиваются (табл. 4.9. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе до 10 лет, вырастая до 1,3-2,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания, по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием, увеличивается до 35-65 см (табл. 4.9. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения с 6-12 стволиками, диаметром в основании 3,0-11,5 см и порядком ветвления 6-7 (рис. 46). Листовые пластинки длиной до 8,6-9,7 см и шириной до 1,3-1,5 см, содержат до 14-16 пар боковых жилок. Среднее значение индекса листа (6,5) по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием почти не меняется.

В этом онтогенетическом состоянии наиболее интенсивно идут процессы роста. Цветение и плодоношение нерегулярное. У всех модельных экземпляров не выражен главный корень, по характеру размещения корневая система остается поверхностной. В целом, корневая система такого же типа, что и у виргинильных растений, но отличается большим числом придаточных корней.

Особи нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 19 лет, вырастая до 2,8-5,0 м, диаметр общей кроны до 4,2 м, при диаметре крон стволиков 1,0-1,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания равна 35-73 см (табл. 4.9. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 18 лет, достигая высоты 1,9-3,7 м, диаметр общей кроны до 3 м, при диаметре крон стволиков 0,9-1,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания меньше, чем у растений нормальной жизненности и равна 28-45 см.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения обильно плодоносят, имеют хорошо сформированную тупо-вершинную крону, сравнительно небольшие годичные приросты (рис. 46). Листовые

пластинки длиной 6,6-8,9 см, шириной 1,1-1,4 см, содержат до 14-16 пар боковых жилок. Среднее значение индекса листа (6,17) по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием уменьшается. Диаметр осей у основания увеличивается до 6,2-18,5 см, порядок ветвления 7-8-9. Средневозрастные генеративные кусты ивы остролистной характеризуются максимальным плодоношением. У всех модельных экземпляров корневая система поверхностная. К концу этого онтогенетического состояния некоторые крупные скелетные корни отмирают.

Особи нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 25 лет, вырастая до 5,0-8,0 м, диаметр общей кроны до 6,2 м, при диаметре крон стволиков 1,5-2,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 28-47 см.

Особи пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии примерно до 20 лет, вырастая до 3,4-6,5 м, диаметр общей кроны до 5 м, при диаметре крон стволиков до 1,2-2,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 18-35 см.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения обладают самыми крупными размерами, их высота достигает до 10 м. Такие особи могут содержать до 25 стволиков, диаметром до 13,5-25,0 см. Порядок ветвления 8-9. Среднее значение индекса листа (5,75) уменьшается. Листовые пластинки длиной до 6,6-8,0 см и шириной до 1,1-1,4 см, содержат до 14-16 пар боковых жилок. В кроне происходит усыхание крупных ветвей, взамен из спящих почек на оставшихся живых базальных участках ветвей формируется вторичная крона (рис. 45). Процессы отмирания затрагивают и корневую систему.

Особи нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 27 лет, вырастая до 7,0-10,0 м, диаметр общей кроны до 8,5 м, при диаметре крон стволиков 2,5-3,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 17-32см.

Особи пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 25 лет, вырастая до 4,7-7,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 10-22,7 см.

Сенильный период (s) (фото 23 – в Приложении). Сенильные особи ивы остролистной жизненной формы аэроксильный кустарник могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 5 лет, у таких особей отмирают некоторые скелетные оси, первичная крона усыхает, на более низкой высоте из порослевых побегов развивается вторичная крона.

Таким образом, при формировании аэроксильного кустарника *S. acutifolia* формирование основных скелетных осей происходит в имматурном или виргинильном онтогенетических состояниях из спящих почек надземной базальной части скелетной оси. Далее кущение происходит за счет образования основных скелетных осей из спящих почек, расположенных на базальных частях боковых осей 2-го и последующих порядков; таким образом, образование новых стволиков при формировании данной жизненной формы – надземное. Онтогенез *S. acutifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник на качественном уровне протекает также, как и у аэроксильных кустарников – бересклета бородавчатого, бересклета европейского, жимолости лесной, крушины ломкой, свидины кроваво-красной, бузины красной и черной (Восточноевропейские…, 1994) и изученных ранее ивы трехтычинковой, ивы Виноградова.

Жизненная форма деревце *S. acutifolia*

Жизненная форма деревце была встречена вдали от русла рек, на территории населенных пунктов около домов, дорог на сухих почвах, часто глинистых, щебнистых (местообитание № 7). Эту иву рассаживают около домов как декоративную, ведь она одна из первых зацветает в средней полосе европейской части России, а также ее веточки в больших количествах срезаются на Вербное воскресенье Великого Поста. Так как ива остролистная – аллювиальный вид, то ее излюбленные места произрастания связаны с речным аллювием, где встречается характерная для нее жизненная форма эпигеогенно-

геоксильного кустарника. На территории населенных пунктов в указанных местообитаниях почвы сухие, часто глинистые, щебнистые, и в связи с этим у ивы остролистной развивается жизненная форма деревце. Особи *S. acutifolia* данной жизненной формы вырастают до 5 м, диаметр ствола до 10 см, порядок ветвления побегов 8-9, диаметр кроны до 2,7 м. В районах исследования были встречены особи *S. acutifolia,* находящиеся только в генеративном онтогенетическом состоянии.

Жизненная форма стланик *S. acutifolia*

Данная жизненная форма *S. acutifolia* была встречена в условиях прирусловых валов р. Волга (окрестности с. Юркино Лысковского района Нижегородской области) (фото 24 – в Приложении).

Нами подробно описаны особи данной жизненной формы, находящиеся в имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях.

Имматурное онтогенетическое состояние. Имматурная особь *S. acutifolia* жизненной формы стланик вырастает до 1 м 25 см. От ствола диаметром 3 см, находящемся в толще песка, отходят 11 скелетных осей, диаметром 0,8 см и порядком ветвления 3. На подземных участках скелетных осей имеются тонкие придаточные корни длиной до 50 см. Диаметр общей кроны 1 м, при диаметре крон основных скелетных осей до 0,32 м. Крона начинается на высоте 8 см, длина годичного прироста побегов нарастания 28-39 см. Листья ланцетовидной формы: длиной до 7,0-7,5 см и шириной до 1,5-1,7 см, содержат до13-14 пар боковых жилок. Глубина залегания подземного стебля 20 см, от него отходят шнуровидные придаточные корни, диаметром до 1 см и длиной до 3 м.

Виргинильное онтогенетическое состояние (фото 25 – в Приложении). Высота особи 1,75 м. От подземного ствола, диаметром 4 см отходят 17 основных скелетных осей, диаметром 1-1,7 см с порядком ветвления 5. Диаметр общей кроны 3 м, при диаметре крон основных скелетных осей до 0,5 м. Высота прикрепления кроны 10-15 см. Длина годичного прироста побега нарастания 38-56 см. Листья ланцетной формы: длиной до 7 см и шириной до 1,3 см, содержат до

14 пар боковых жилок. Глубина проникновения корневой системы до 50 см, длина придаточных корней до 4 м. Корневая система поверхностная, комбинированная.

Таким образом, как и у рассмотренных ранее видов, в онтогенезе *S. acutifolia* проявляется поливариантность развития, что приводит к формированию в зрелом состоянии четырех жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный и аэроксильный кустарники, деревце и стланик. Описанные жизненные формы *S. acutifolia* характеризуются экологической приуроченностью. Особи ивы остролистной жизненной формы аэроксильный кустарник произрастают на высоких участках пойм рек, в долинах на более сухих субстратах при наличии верхушечного и бокового затенения, а особи жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник произрастают вдоль русла рек и берегам водоемов. Жизненная форма деревце встречается вдали от русла рек, в пределах населенных пунктов, около домов, дорог на сухих почвах, часто глинистых, щебнистых. Стланиковая жизненная форма встречается на прирусловых валах крупных рек.

Онтогенез особей жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и аэроксильный кустарник на первых этапах проходит одинаково, различия наступают в имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях. Морфологически эпигеогенно-геоксильный куст состоит из системы сменяющих друг друга основных скелетных осей (до 36) с длительностью жизни до 30 лет и высотой до 7,5 м, которые образуют каждый раз свою систему придаточных стеблеродных корней. В то время как у аэроксильного куста основные скелетные оси (до 25) при такой же продолжительности жизни достигают высоты до 10 м и не образуют свою систему придаточных корней.

В течение всего онтогенеза у особей *S. acutifolia* жизненной формы деревце развивается только одна основная скелетная ось, а у особей жизненной формы стланик основная скелетная ось полегает и погребается песком, и от нее отходят недолгоживущие надземные скелетные оси, вырастающие на небольшую высоту.

4.5.Онтогенез особей *S. viminalis* L. жизненной формы: аэроксильный кустарник, стланик

Полевой материал был собран в течение 2006-2011 г. в Починковском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) в пойме р. Уста Уренского района, 2) в пойме р. Волга Лысковского района 3) по береговым валам вдоль речного русла р. Волга в окрестности д. Юркино Лысковского района; 4) по берегам р. Пьяна Пильнинского района; 5) по берегам р. Уста Уренского района, 6) в долине р. Алатырь Починковского района.

Жизненная форма *S. viminalis* определяется как высокий кустарник или дерево до 8 м высотой (Валягина-Малютина, 2004). В процессе исследований нами установлено, что во взрослом состоянии ива корзиночная образует жизненные формы аэроксильный кустарник высотой до 7 м, а также стланик.

Особи *S. viminalis* жизненной формы аэроксильный кустарник встречаются на высоких участках пойм рек, в долинах, а также по канавам при наличии верхушечного и бокового затенения (местообитания № 1, 2, 4, 5, 6), а особи жизненной формы стланик произрастают на береговых валах крупных рек вдоль русла (местообитание № 3).

Онтогенез особей *S. viminalis* жизненной формы аэроксильный кустарник

Онтогенез особей данной жизненной формы был изучен на модельных экземплярах, произрастающих на высоких участках пойм рек, в долинах, а также по канавам при наличии верхушечного и бокового затенения (местообитания № 1, 2, 4, 5, 6).

В ходе онтогенеза особей *S. viminalis* семенного происхождения жизненной формы аэроксильный кустарник выделены 4 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный.

Латентный период. Семена *S. viminalis* крупные до 2 мм длиной, расположены по три в каждой створке коробочки (Валягина-Малютина, 2004). Семена созревают в середине мая и рассеиваются до конца мая. При проращивании семян на влажной фильтровальной бумаге семена *S. viminalis*

проросли через 10 часов, и на второй день проращивания всхожесть была равна 84,5%.

Проростки (р) начинают появляться в июне на свободных от растительности влажных местообитаниях. После разрыва полупрозрачной семенной кожуры, на поверхность выходят семядоли и короткий красноватый гипокотиль. На кончике гипокотиля находится красноватый валик, в центре которого выступает конус нарастания зародышевого корня. В дальнейшем на валике образуются тонкие волоски, которые прикрепляют проросток к субстрату (рис. 47). Затем гипокотиль выпрямляется, и начинает усиленно расти, через 72 часа от начала проращивания семян, он достигает длины 4-5 мм, а через 120 часов – 8 мм. Главный корень развивается из зародышевого корешка через 28 часов после начала проращивания и через 48 часов покрывается корневыми волосками.

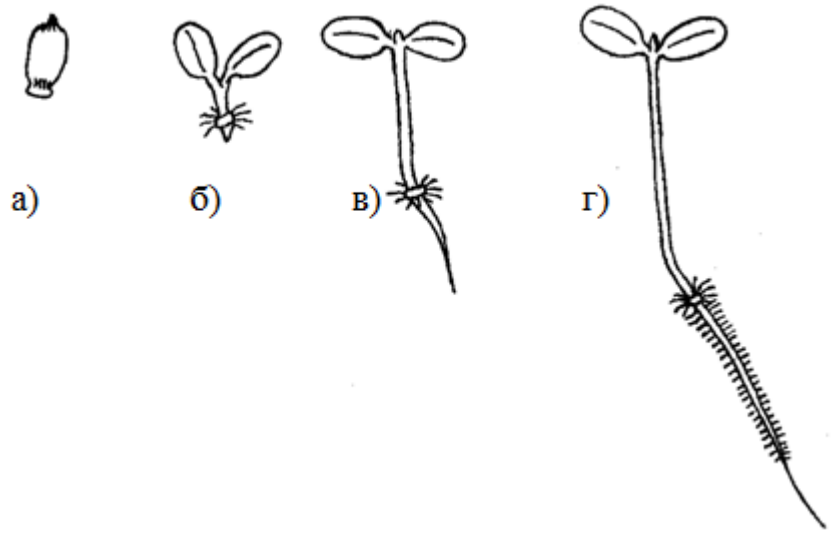


Рисунок 47 - Фазы прорастания семян *S. viminalis* при t=20°С:
а) внешнее строение семени; б) через 24 часа после начала замачивания; в) через 55 часов; г) через 104 часа

Главный корень растет довольно быстро первые 3-5 дней, через 72 часа после начала проращивания его длина равна 2,5 мм. Затем (через 84 часа) образуются боковые корни на главном и придаточные корни (через 110 часов) на гипокотиле, с их появлением рост главного корня замедляется. Месячные проростки достигают высоты 2,5 см, глубина проникновения корневой системы –

до 2,5 см, она включает корни второго и третьего порядка. Семядоли сверху зеленые, снизу красноватые имеют длину до 2,5 мм. Выше семядолей появляется эпикотиль длиной до 3 мм и первый ювенильный лист длиной до 2 мм. Первые листья продолговатой или ланцетовидной формы длиной от 6 до 10 мм и шириной до 2-4 мм, с зубчиками по краю. К осени проростки ивы корзиночной могут вырастать до 15 см, содержать до 15 листьев, корневая система проникает на глубину до 11 см. Листья таких растений яйцевидно-ланцетной формы: длиной до 2,7-3,5 см и шириной до 0,9-1,1 см, содержат до 6-7 пар боковых жилок (фото 26 – в Приложении).

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Растения не ветвятся, вырастают от 0,07 до 0,35 м (рис. 48). Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, а пониженной – симподиально. Листья линейно-ланцетные, короткочерешковые, без прилистников: длиной до 3,0-4,6 см и шириной до 0,6-0,8 см, содержат до 7-8 пар боковых жилок.

У ювенильных растений развит главный корень, растущий косо вниз. На гипокотиле образуются придаточные корни, которые благодаря своей контрактильной деятельности втягивают базальную часть растения в субстрат. Корневая система комбинированная: содержит главный, боковые и придаточные корни. Глубина ее проникновения в почву небольшая – до 12 см.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Переход в эту группу связан с появлением боковых осей и увеличением порядка ветвления. Формирование будущих стволиков кустарника происходит из спящих почек базальной части растения, расположенной надземно. На основных скелетных осях 1 порядка в дальнейшем образуются оси 3-4 порядка (из спящих почек, расположенных на базальных частях осей предыдущих порядков). Таким образом, к концу этого онтогенетического состояния особи ивы корзиночной переходят в фазу кущения, формируя первичный вегетативно-неподвижный аэроксильный куст. Спящие почки трогаются в рост относительно рано, даже при отсутствии каких-либо повреждений. Они долго остаются жизнеспособными. Листья имматурных растений имеют длину 6,7-9,8 см и ширину 0,9-1,8 см.

Эта группа растений по интенсивности прироста, числу порядков ветвления, форме листьев, степени сформированности кроны подразделяется на две подгруппы (табл. 4.10. – в Приложении).

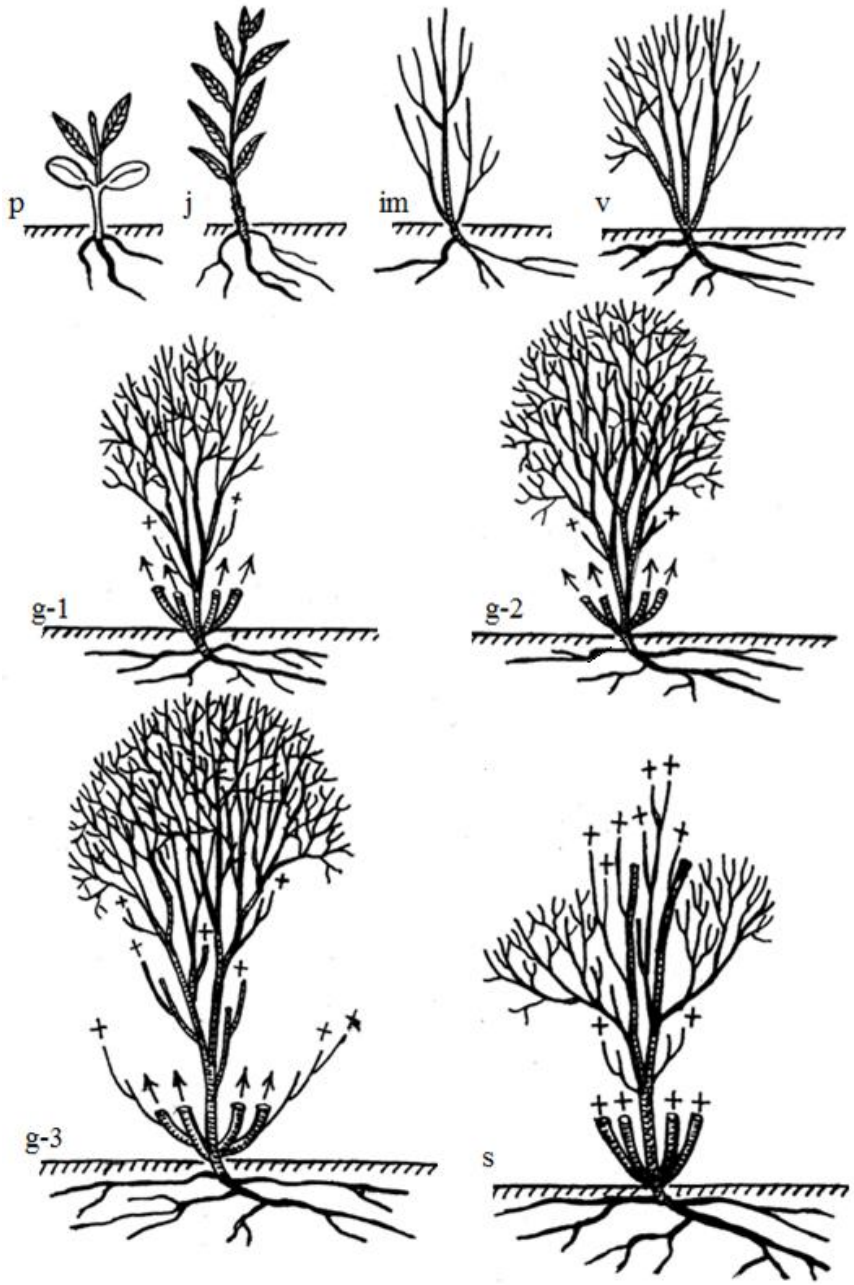


Рисунок 48 - Схема онтогенеза особей *S. viminalis* жизненной формы аэроксильный кустарник
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Имматурные растения 1-ой подгруппы медленно растут в высоту, мало разветвлены по сравнению с имматурными особями 2-ой подгруппы. Боковые оси

2-го порядка в числе 10-15 образуются из спящих почек базальной части растения. Индекс листа 5,58-5,44.

У растений нормальной жизненности главная ось обгоняет в росте боковые, и крона приобретает к концу этого онтогенетического состояния удлиненно-округлую форму. Растения нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 2 до 4 лет, вырастая до 0,5-0,95 м, диаметр кроны куста до 0,6 м, при диаметре кроны стволиков 0,25-0,45 м. Листья узколанцетные, длиной до 9,8 см и шириной до 1,8 см. Длина годичных приростов побегов нарастания 26-38 см, корневая система углубляется до 12 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 3 до 5 лет, вырастая до 0,35-0,65 м, диаметр кроны куста до 0,5 м при диаметре крон стволиков 0,2-0,4 м. Листья узколанцетной формы. Длина годичных приростов побегов нарастания 19-29,5 см, глубина проникновения корневой системы до 8 см.

Имматурные растений 2-ой подгруппы (im-2) характеризуются сравнительно большими приростами в высоту, у них 15-20 основных скелетных осей с 3-4 порядками ветвления. Листья по форме приближаются к взрослым, индекс листа увеличивается до 7,44-6,1.

Особи нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 4 до 6 лет, вырастая 0,9-1,4 м, с диаметром кроны 1 м при диаметре крон стволиков 0,35-0,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 31-45 см, глубина проникновения корневой системы 17 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 5 до 7 лет, достигая высоты 0,65-1,1 м. Диаметр кроны 0,8 м, при диаметре крон стволиков 0,3-0,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 27-36,5 см, глубина проникновения корневой системы 15 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Небольшие растения с 4-10 основными скелетными осями, имеющими 4-6 порядков ветвления (рис. 48). В этом онтогенетическом состоянии наблюдается еще большее «кущение» за счет формирования основных скелетных осей из спящих почек, расположенных на базальных частях стволиков. Листья линейно-ланцетной формы: длиной до 6,4-14,5 см и шириной до 0,8-1,6 см. К концу этого онтогенетического состояния основные скелетные оси начинают выравниваться с главной осью: имеют незначительные отличия по высоте и порядку ветвления. Корневая система – поверхностная.

Виргинильные растения 1-ой подгруппы (v-1). Хорошо выделяются основные скелетные оси в числе 20-30. Кроны каждого стволика начинаются с высоты 0,3-0,65 м. Порядок ветвления основных скелетных осей 4-5. Индекс листовой пластинки увеличивается до 8,0-7,44.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 6 до 8 лет, вырастая до 1,5-2,0 м, с диаметром кроны 1,7 м, при диаметре крон стволиков 0,5-0,65 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 42-71см, глубина проникновения корневой системы 25 см.

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 7до 9 лет, вырастая до 1,1-1,7м, с диаметром кроны 1,0 м, при диаметре крон стволиков 0,4-0,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 25,8-48,5 см, глубина проникновения корневой системы 20 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Виргинильные растения 2-ой подгруппы (v-2) более разветвленны, у них 25-38 стволиков, они быстрее растут в высоту по сравнению с растениями предыдущей возрастной подгруппы. Индекс листовой пластинки увеличивается до 9,05-7,6.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 8 до 12 лет, вырастают до 2,0-2,8 м, с диаметром общей кроны 2,0 м, при диаметре крон стволиков 0,6-0,85 м. Длина годичных приростов побегов

нарастания увеличивается до 60-83 см, глубина проникновения корневой системы 40 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 9 до 14 лет, вырастая до 1,6-2,4 м, с диаметром общей кроны до 1,5 м, при диаметре крон стволиков 0,5-0,75 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 45-60 см, глубина проникновения корневой системы 30 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). У таких растений 30-50 стволиков, общая крона диаметром 2,0-3,5 м. Кроны основных скелетных осей имеют диаметр 0,7-1,2 м, порядок ветвления 6-7-8. Крона занимает больше половины высоты стволиков (рис. 48). Начинаются процессы «очищения» нижней части стволиков от боковых ветвей. В этом онтогенетическом состоянии особи ивы корзиночной впервые цветут и плодоносят. Генеративные побеги располагаются в малом числе в верхней части крон. Годичные приросты побегов нарастания становятся меньше, чем у виргинильных растений. У всех модельных особей не выражен главный корень, а имеется количество горизонтально расположенных придаточных корней. Индекс листовой пластинки увеличивается, при этом листья достигают длины 13,0-14,2 см и ширины 1,5 см.

В этом онтогенетическом состоянии растения нормальной жизненности находятся с 10 до 18 лет, вырастают до 2,8-4,5 м, с диаметром общей кроны 3,5 м, при диаметре крон стволиков 0,85-1,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 37-48 см, глубина проникновения корневой системы 50 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 11 до 20 лет, вырастая до 2,2-3,9 м, с диаметром общей кроны 2,0 м при диаметре крон стволиков 0,7-1,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 28-42 см, глубина проникновения корневой системы 45 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2) характеризуются тупо-вершинной широкоовальной общей кроной (рис. 48)

диаметром 2,5-4,5 м, с небольшим числом отмерших побегов. Число стволиков 40-60. Отдельные стволики имеют диаметр крон 0,8-1,5 м, порядок ветвления 7-8-9. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается. Цветение и плодоношение обильное и регулярное. Корневая система сравнительно глубокая. Индекс листовой пластинки по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием уменьшается, при этом листья достигают длины 13,6-15,6 см и ширины 2,0 см.

В этом онтогенетическом состоянии растения нормальной жизненности находятся с 15 до 23 лет, вырастая до 4-6 м, с диаметром общей кроны до 4,5 м, при диаметре крон стволиков 1,0-1,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 15-33 см, глубина проникновения корневой системы 65 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 16 до 23 лет, вырастая до 3,5-5,0 м, с диаметром общей кроны до 2,5 м, при диаметре крон стволиков 0,8-1,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 12-25 см, глубина проникновения корневой системы 50 см.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения обладают раскидистой общей кроной (рис. 48), диаметром 5,0-6,0 м. Число стволиков 60-80, диаметр их крон 1,0-1,7 м. В кроне отмирают крупные скелетные ветви, взамен из спящих почек базальных участков таких ветвей формируется вторичная крона. Растения обладают обильным плодоношением в начале этого онтогенетического состояния, а в конце – начительным. К концу этого онтогенетического состояния процессы отмирания захватывают и корневую систему. Корневая система самая большая по диаметру, но по характеру размещения остается поверхностной. Часть ее крупных скелетных корней тоже отмирает. Индекс листовой пластинки по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием уменьшается, при этом листья имеют длину 6,5-7,2 см и ширину 0,9-1,4 см.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 22 до 27 лет, вырастая до 5,5-7,0 м, с диаметром общей кроны до 6,0 м, при диаметре крон стволиков 1,2-1,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 8-12 см, глубина проникновения корневой системы 80 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 22 до 25 лет, вырастая до 5,0-6,2 м, с общим диаметром кроны до 5,0 м при диаметре крон основных скелетных осей 1,0-1,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 6-9,7 см, глубина проникновения корневой системы 65 см (табл. 4.10. – в Приложении).

Сенильный период (s). У сенильных особей листья полувзрослого типа: 4,9-6,4 см длиной и 0,9-1,3 см шириной. Корневая система почти полностью мертвая. Один или несколько стволиков сенильной особи могут полностью усохнуть, а оставшиеся стволики имеют полностью усохшую или сломленную верхушку, низко расположенную часть вторичной кроны. Такие особи не плодоносят. Продолжительность пребывания в этом онтогенетическом состоянии около 5 лет.

Морфологически аэроксильный куст *S. viminalis* представляет собой систему сменяющих друг друга скелетных осей (до 80) с длительностью жизни до 30 лет и высотой до 7,0 м. При формировании аэроксильного кустарника *S. viminalis* образование основных скелетных осей происходит в имматурном или виргинильном онтогенетическом состоянии из спящих почек базальной части растения, расположенной надземно. Далее кущение продолжается за счет формирования основных скелетных осей из спящих почек, расположенных на базальных частях боковых осей 2-го и последующих порядков; таким образом, образование новых скелетных осей при формировании данной жизненной формы – надземное. Онтогенез *S. viminalis* жизненной формы аэроксильный кустарник на качественном уровне проходит так же как и у аэроксильных кустарников – бересклета бородавчатого, бересклета европейского, жимолости лесной, крушины ломкой, свидины кроваво-красной, бузины красной и черной

(Восточноевропейские…, 1994) и изученных ранее ивы трехтычинковой, ивы Виноградова, ивы остролистной.

Стланиковая жизненная форма *S. viminalis*

Данная жизненная форма была встречена на прирусловых валах реки Волга в окрестностях с. Юркино Лысковского района Нижегородской области (местообитание №3) (фото 27 – в Приложении).

Созревшие семена *S. viminalis* прорастают около кромки воды. У проростков хорошо развита система главного корня до 7 см длиной. Через месяц после начала прорастания главный корень прекращает рост, и на гипокотиле развиваются придаточные корни, которые способствуют втягиванию проростка в субстрат и через месяц обгоняют главный корень по длине. К концу вегетационного сезона корневая система может углубляться до 22 см (фото 28 – в Приложении). В последующие годы имматурные растения засыпаются приносимым паводком песком. У таких растений из пазушных почек погребенных осей начинают развиваться побеги желтоватого цвета с удлиненными междоузлиями и редуцированными листьями. При выходе на поверхность у таких побегов междоузлия становятся короче и появляются нормально развитые листья, а из пазушных почек развиваются побеги второго и третьего порядков. Таким образом образуется раннее ветвление. Полегание и засыпание нижней части таких растений под действием полых вод происходит ежегодно. Над поверхностью песка оказываются только верхушки побегов. Так формируется жизненная форма стланик. При раскапывании таких особей оказалось, что многие из них имеют вегетативное происхождение, и их дочерние стволики отходят от материнской погребенной ветви (фото 29 – в Приложении). У всех особей стланиковой жизненной формы (семенного и вегетативного происхождения) стволики ежегодно полегают по направлению тока воды, засыпаются песком и укореняются. На границе отхождения боковых ветвей (скелетных осей) от ствола (основной скелетной оси) развиваются шнуровидные придаточные корни, которые расходятся в разные стороны и удерживают растение в подвижном песке. Продолжительность жизни стволиков небольшая – до 10-15 лет, диаметр их ствола

до 3-5 см. При отмирании скелетных осей, на их базальных участках (на границе грунта и выхода стволиков) из спящих почек развиваются новые побеги формирования, которые образуют новые скелетные оси.

Нами была подробно изучена стланиковая жизненная форма *S. viminalis*, находящаяся в трех онтогенетических состояниях.

Имматурное онтогенетическое состояние. Особи, находящиеся в этом онтогенетическом состоянии, достигают высоты 20-50 см, состоят из 5-6 осей, их диаметр 0,5-0,7 см, а порядок ветвления 1-2. Диаметр общей кроны 35 см, диаметр крон скелетных осей до 7-15 см. Высота прикрепления кроны 5-15 см. Длина годичного прироста побега нарастания 12-18 см. Листовые пластинки удлиненно-ланцетные: длиной до 4,0-4,7 см и шириной до 0,8-0,9 см, содержат 9-10 пар боковых жилок. Индекс листовой пластинки 5,8-4,44. Корневая система поверхностная, комбинированная проникает на глубину 15 см, длина придаточных корней до 1 м.

Виргинильное онтогенетическое состояние. Такие растения вырастают до 1,1 м, содержат до 5 скелетных осей, диаметром до 1,2 см с порядком ветвления 3-4. Диаметр общей кроны до 1,7 м, диаметр крон стволиков 35-50 см. Высота прикрепления кроны 10-20 см. Длина годичного прироста побега нарастания 32-59 см. Индекс листовой пластинки 7,69-7,4. Листовые пластинки длиной 10,0-11,1 и шириной 1,3-1,5, содержат 18 пар боковых жилок. Корневая система проникает на глубину до 25 см, радиус распространения придаточных корней до 1,5 м.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние. Такие особи вырастают до 2,3 м, содержат до 10 стволиков, диаметром до 2 см и порядком ветвления 5-6. Высота прикрепления кроны 80 см. Диаметр общей кроны до 2,5 м при диаметре крон скелетных осей до 50 см. Длина годичного прироста побега нарастания 20-45 см. Листовые пластинки длиной до 8,9-9,0 см и шириной до 0,9-1,0 см, содержат до 22 пар боковых жилок. Индекс листовой пластинки 9,88-9,0. Корневая система проникает на глубину до 35 см, радиус распространения придаточных корней до 2,5 м.

Стланиковая жизненная форма *S. viminalis* формируется и развивается так же, как и подобная жизненная форма у описанных ранее алювиальных видов кустарников *S. triandra, S. acutifolia* и деревьев *S. euxina, S. alba*. Эта жизненная форма у аллювиальных кустарников *S. viminalis* и *S. triandra* отличается от жизненной формы стланика аллювиальных видов деревьев *S. euxina, S. alba* тем, что продолжительность жизни надземных осей меньше в 3-5 раз, а диаметр подземных стволиков меньше в 5 раз, чем у деревьев (Недосеко, 2012 а).

Таким образом, как и у рассмотренных ранее видов, в онтогенезе *S. viminalis* проявляется поливариантность развития, что приводит к формированию во взрослом состоянии двух жизненных форм: аэроксильного кустарника и жизненной формы стланика. Выделенные жизненные формы *S. viminalis* формируются в разных экологических условиях. Особи ивы корзиночной жизненной формы аэроксильный кустарник встречаются на возвышенных участках пойм рек, в долинах рек, а также по канавам при наличии верхушечного и бокового затенения. Стланиковая жизненная форма встречается исключительно в условиях прирусловых валов крупных рек.

4.6. Онтогенез особей *S. gmelinii* Pall. жизненных форм: аэроксильный кустарник, одноствольное дерево

Полевой материал был собран в течение 2006-2011 г. в Починковском, Пильнинском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) в пойме р. Уста Уренского района; 2) в пойме р. Волга Лысковского района; 3) по берегам вдоль речного русла р. Волга в окрестности д. Юркино Лысковского района; 4) по берегам р. Пьяна Пильнинского района; 5) по берегам р. Уста Уренского района; 6) в долине р. Алатырь Починковского района; 7) в пойме р. Шамка г. Арзамаса; 8) на опушке соснового леса близ реки Теша Арзамасского района (окрестности турбазы «Сосновая роща»); 9) вдоль дороги на д. Меньшиково Арзамасского района; 10) территория садоводства № 24 (окрестности с. Кирилловка Арзамасского района).

По литературным данным жизненная форма *S. gmelinii* определяется как дерево или высокий кустарник до 5-8 (Скворцов, 1968) или до 9 м высотой (Валягина-Малютина, 2004). В процессе исследований нами выявлено, что во взрослом состоянии *S. gmelinii* может формировать жизненные формы аэроксильный кустарник, высотой до 7 м, а также одноствольное дерево, высотой до 8 м. Растения *S. gmelinii* жизненной формы аэроксильный кустарник встречаются по берегам водоемов в поймах и долинах рек, а также по сырым канавам при наличии верхушечного и бокового затенения (местообитания № 1-9). *S. gmelinii* жизненной формы одноствольное дерево встречается вдали от речных пойм, в более сухих местообитаниях (местообитание № 10).

Онтогенез особей *S. gmelinii* жизненной формы аэроксильный кустарник

Онтогенез описан на модельных экземплярах, которые произрастают по берегам водоемов, в поймах и долинах рек, а также по сырым канавам при наличии верхушечного и бокового затенения (местообитания № 1-9).

В ходе онтогенеза особей *S. gmelinii* семенного происхождения жизненной формы аэроксильный кустарник выделены 4 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный.

Латентный период. Семена созревают до середины мая, их размеры до 1,5 мм, расположены по 6-8 в каждой створке коробочки (Валягина-Малютина, 2004). При проращивании семян на влажной фильтровальной бумаге проростки появились через 19 часов, и на второй день проращивания всхожесть была равна 82,5% .

Проростки (р). После разрыва полупрозрачной семенной кожуры на поверхность выходят семядоли и короткий красноватый гипокотиль. На кончике гипокотиля находится красноватый валик, в центре которого выступает конус нарастания зародышевого корня (рис. 49). В дальнейшем на валике образуется венчик из тонких волосков, при помощи которых проросток прикрепляется к субстрату. После этого гипокотиль выпрямляется и начинает усиленно расти, через 62 часа от начала проращивания семян он достигает длины 4 мм, а через 110

часов – 6 мм. Главный корень развивается из зародышевого корешка через 18 часов после начала проращивания и через 48 часов покрывается корневыми волосками. Главный корень растет довольно быстро первые 3-5 дней, через 62 часа после начала проращивания его длина равна 4,5 мм. Затем (через 84 часа) образуются боковые корни на главном и придаточные корни (через 110часов) на гипокотиле, с их появлением рост главного корня замедляется.

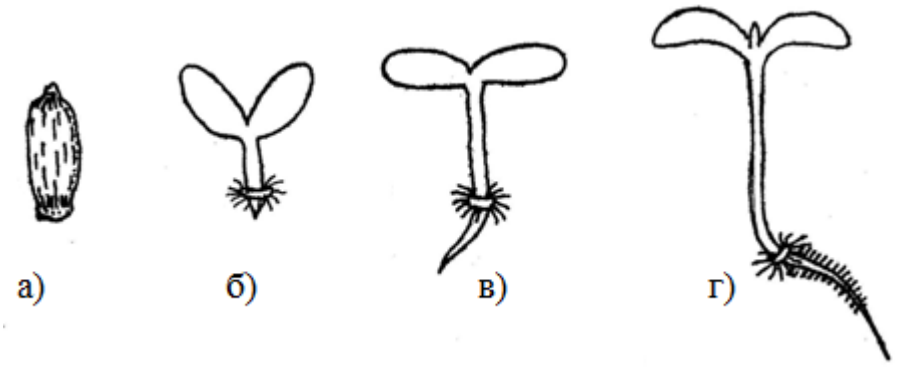


Рисунок 49 - Фазы прорастания семян *S. gmelinii* при t=20°С:
а) внешнее строение семени; б) через 18 часов после начала проращивания; в) через 48 часов; г) через 110 часов

Месячные проростки достигают высоты 2,5 см, глубина проникновения корневой системы – до 2,5 см, она включает корни второго и третьего порядка. Семядоли широкоэллиптические до 3 мм длиной и 2 мм шириной, сверху темно-зеленые с хорошо заметными красными точками, снизу красноватые. Выше семядолей появляется эпикотиль длиной до 3 мм и первый ювенильный лист длиной до 2 мм. Первые листья продолговатой или ланцетовидной формы длиной от 6 до 10 мм и до 2-4 мм шириной, с зубчиками по краю, появляются на 19 сутки после начала проращивания. К осени проросток вырастает до 25 см, содержит до 17 листьев, корневая система проникает на глубину до 11 см.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Побеги таких растений не ветвятся, достигают высоты от 0,07 до 0,35 м (рис. 50).

Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, а пониженной – симподиально. Листья ланцетные, короткочерешковые: длиной до 5,2-5,5 см и шириной до 0,8-0,9 см, содержат 9-10 пар боковых жилок.

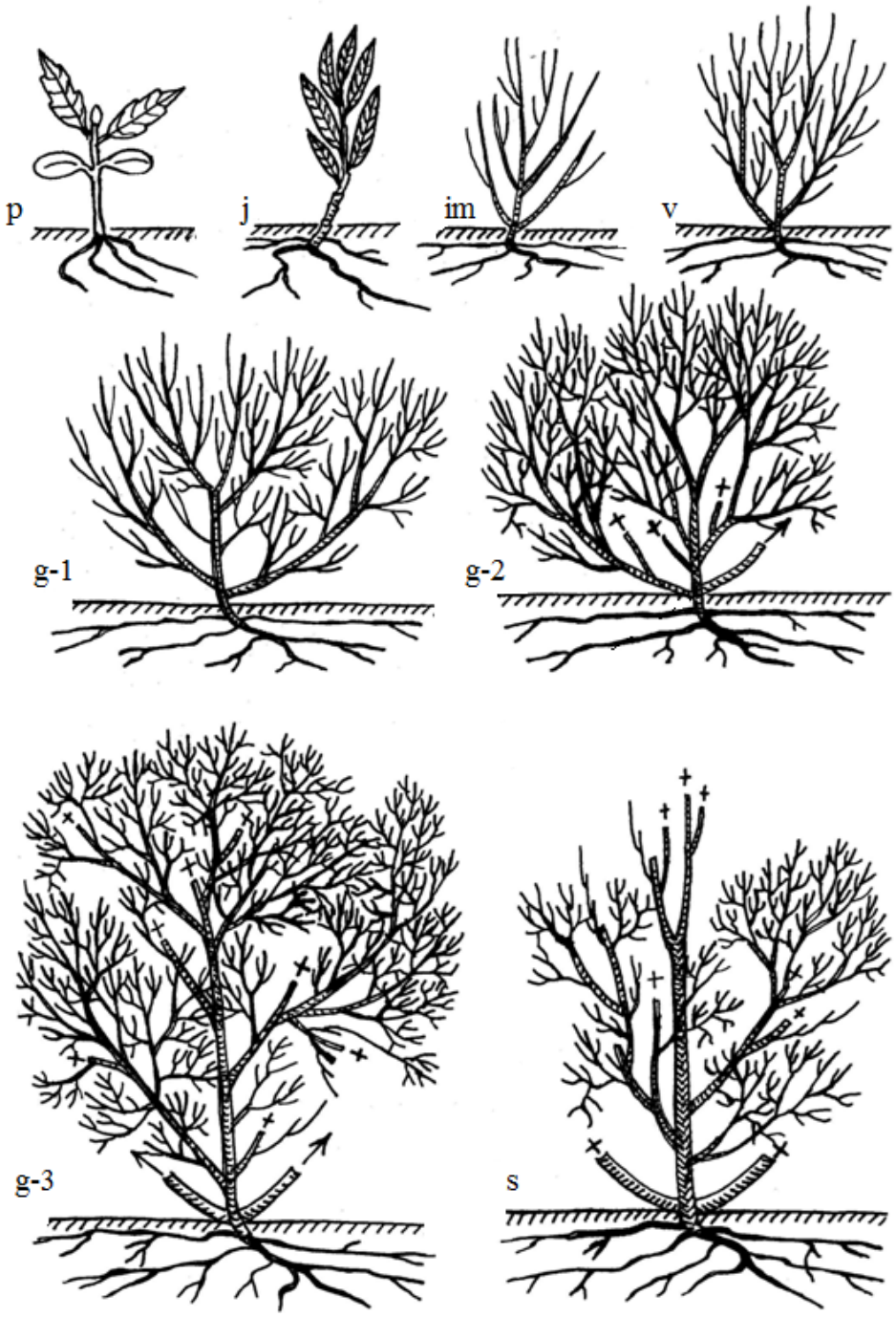


Рисунок 50 - Схема онтогенеза особей *S. gmelinii* жизненной формы аэроксильный кустарник
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Главный корень растет косо вниз. Образующиеся на гипокотиле придаточные корни втягивают базальную часть ювенильных растений в почву. Таким образом, корневая система комбинированная: состоит из главного, боковых и придаточных корней. Глубина ее проникновения в почву небольшая – до 12 см (табл. 4.11. – в Приложении).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Переход в эту группу связан с появлением боковых осей и увеличением порядка ветвления. Образование стволиков кустарника происходит из спящих почек базальной части растения, расположенной надземно. На основных скелетных осях 1 порядка в дальнейшем образуются оси 3-4 порядка (из спящих почек, расположенных на нижних частях осей предыдущих порядков). Таким образом, к концу этого онтогенетического состояния особи *S. gmelinii* переходят в фазу кущения, формируя первичный аэроксильный куст.

Листья имматурных растений в отличие от взрослых меньше по размерам. Эта группа растений по интенсивности прироста, числу порядков ветвления, форме листьев, степени сформированности кроны подразделяется на две подгруппы (табл. 4.11. – в Приложении).

Имматурные растения 1-ой подгруппы медленно растут в высоту, мало разветвлены по сравнению с имматурными особями 2-ой подгруппы. Боковые оси 2-го порядка в числе 5-7 образуются из спящих почек нижней части растения. Индекс листовой пластинки 5,48-5,2.

У растений нормальной жизненности главная ось обгоняет в росте боковые, и крона приобретает к концу этого онтогенетического состояния удлиненно-округлую форму.

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 2 до 4 лет, вырастая до 0,8-1,3 м, с диаметром общей кроны до 1,5 м. Листья узко-ланцетные: длиной до 10,4-13,3 см и шириной до 2,0-2,5 см. Длина годичных приростов побегов нарастания 30-42 см, корневая система проникает на глубину до 12 см.

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 3 до 5 лет, вырастая до 0,55-0,95 м. Крона таких растений несимметричная, имеет диаметр около 1,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания 19-29,5 см, корневая система поверхностная, проникает на глубину до 8 см.

Имматурные растений 2-ой подгруппы (im-2) характеризуются сравнительно большими приростами в высоту, 3-4 порядками ветвления. Число стволиков до 5-10. Листья по форме приближаются к взрослым. По сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием индекс листовой пластинки уменьшается.

Растения нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 4 до 6 лет, вырастая до 1,3-1,7 м, с диаметром общей кроны до 2,2 м, при диаметре крон стволиков 0,6-0,85 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 35-51 см, корневая система проникает на глубину до 17 см (табл. 4.11. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 5 до 7 лет, достигая высоты 0,8-1,5 м. Диаметр общей кроны до 1,8 м, при диаметре крон стволиков до 0,5-0,65 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 27-38,5 см, корневая система проникает на глубину до 15 см (табл. 4.11. – в Приложении).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v) – небольшие растения с 20-30 основными скелетными осями, имеющими 4-6 порядков ветвления (рис. 50). В этом онтогенетическом состоянии наблюдается еще большее «кущение» за счет формирования основных скелетных осей из спящих почек, которые находятся на базальных частях стволиков. Листья линейно-ланцетные: длиной до 12,0-13,6 см и шириной до 3,0 см. К концу этого онтогенетического состояния основные скелетные оси начинают выравниваться с главной осью: имеют незначительные отличия по высоте и порядку ветвления.

Виргинильные растения 1-ой подгруппы (v-1). Хорошо выделяются основные скелетные оси в числе 15-20. Кроны каждого стволика начинаются с высоты 0,65-1,0 м. Порядок ветвления основных скелетных осей 4-5-6.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности могут находиться с 6 до 8 лет, вырастая до 1,5-2,2 м, с общим диаметром кроны до 3,5 м, при диаметре крон стволиков до 0,8-1,15 м. Длина годичных приростов побегов

нарастания увеличивается до 40-68 см, корневая система проникает на глубину до 25 см.

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 7 до 9 лет, вырастая до 1,2-1,9 м, с общим диаметром кроны до 2,5 м, при диаметре крон стволиков до 0,6-0,95 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 25,8-48,5 см, корневая система проникает на глубину до 20 см.

Виргинильные растения 2-ой подгруппы (v-2) имеют более разветвленные основные скелетные оси в числе 20-30 и быстрее растут в высоту по сравнению с растениями предыдущей возрастной подгруппы. Значение индекса листа уменьшается. Листовые пластинки: длиной 12,0-12,3 см и шириной 3,0 см.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 8 до 12 лет, вырастая до 2,2-3,5 м, с общим диаметром кроны до 5,0 м, при диаметре крон стволиков до 0,9-1,25 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 74-108 см, корневая система проникает на глубину до (табл. 4.11. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 9 до 13 лет, вырастая до 1,6-2,7 м, с общим диаметром кроны до 4,2 м при диаметре крон стволиков 0,8-1,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 55-80 см, корневая система проникает на глубину до 30 см (табл. 4.11. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). У таких растений общая крона диаметром 5,0-6,2 м. Число стволиков до 25-30. Их кроны занимают более половины высоты стволиков (рис. 50), диаметр 1,2-2,2 м, порядок ветвления 6-7-8. Начинаются процессы «очищения» нижней части стволиков от боковых ветвей. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. gmelinii* впервые цветут и плодоносят. Генеративные побеги располагаются в малом числе в верхней части кроны. Годичные приросты побегов нарастания становятся меньше, чем у виргинильных растений. У всех модельных особей не выражен главный

корень, а имеется большое число горизонтально расположенных придаточных корней. Корневая система комбинированная, поверхностная. Индекс листа уменьшается. Листовые пластинки 9,9-10,8 см длиной и 2,6-2,9 см шириной.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 10 до 18 лет, вырастая до 3,5-5,0 м, с общим диаметром кроны до 6,2 м при диаметре крон стволиков до 1,6-2,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 57-71 см, корневая система проникает на глубину до 50 см.

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 11 до 20 лет, вырастая до 2,5-3,9 м, с общим диаметром кроны до 5,0 м, при диаметре крон стволиков до 1,2-2,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 38-52 см, корневая система проникает на глубину до 45 см.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения с тупо-вершинной широкоовальной общей кроной диаметром 5,5-7,0 м, которая содержит небольшое число отмерших побегов. Количество основных скелетных осей 20-30. Отдельные стволики имеют диаметр крон 1,8-2,5 м, порядок ветвления 7-8-9. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается. Цветут и плодоносят регулярно и обильно. Корневая система сравнительно глубокая.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 15 до 23 лет, вырастая до 4,5-6,0 м. общий диаметр кроны до 7,0 м, при диаметре крон стволиков до 2,0-2,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 32-48 см, корневая система проникает на глубину до 65 см (табл. 4.11 – в Приложении).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 16 до 23 лет, вырастая до 3,6-5,7 м, с общим диаметром кроны до 6,0 м, при диаметре крон стволиков 1,8-2,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 25-36 см, корневая система проникает на глубину до 50 см (табл. 4.11 – в Приложении).

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). У растений раскидистая общая крона, диаметром до 8,0 м, которая состоит из 20-30 стволиков. Диаметр крон стволиков 2,0-3,0 м. В кроне идет отмирание крупных скелетных ветвей, а из спящих почек нижних участков таких ветвей формируется вторичная крона (рис. 50). Растения этого онтогенетического состояния обильно плодоносят вначале и незначительно в конце. К концу этого онтогенетического состояния в корневой системе также начинаются процессы отмирания. Она самая большая по диаметру, но по характеру размещения остается поверхностной. Часть ее крупных скелетных корней отмирает. Индекс листа уменьшается. Листовые пластинки: длиной 8,0-9,3 см и шириной 2,2-2,6 см.

Особи нормальной жизненности вырастают до 5,5-7,0 м, общий диаметр кроны до 8 м, при диаметре крон стволиков до 2,2-3,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 10-16 см, корневая система проникает на глубину до 80 см.

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 20 до 27 лет, вырастая до 5,0-6,2 м, общий диаметр кроны до 7 м при диаметре крон стволиков до 2,0-2,8 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 8-12,7 см, корневая система проникает на глубину до 65 см.

Сенильный период (s). У сенильных особей листья полувзрослого типа: длиной до 8,3-8,7 см и шириной до 2,5 см, содержат до 11-12 пар боковых жилок. Корневая система почти отмирает. Один или несколько стволиков сенильной особи могут полностью усохнуть, а оставшиеся стволики имеют полностью усохшую или сломленную верхушку, низко расположенную часть вторичной кроны. Такие особи не плодоносят. Продолжительность пребывания в этом онтогенетическом состоянии около 5 лет. Таким образом, аэроксильный куст *S. gmelinii* представляет собой систему скелетных осей (до 30) которые сменяют друг друга в ходе онтогенеза, их длительность жизни до 33 лет и высота до 8,0 м.

Жизненная форма одноствольное дерево *S. gmelinii*

S. gmelinii жизненной формы дерево встречается в более сухих местообитаниях, вдали от условий пойм (фото 30 – в Приложении). Данная жизненная форма и *S. gmelinii* была встречена на территории садоводства (окрестности с. Кирилловка Арзамасского района). Эта особь высотой 8 м, диаметр кроны 7,5 м. Диаметр ствола в нижней части 0,65 м. На высоте 0,5 м от единого ствола отходят три равновеликих скелетных оси, диаметром до 50 см. Порядок ветвления побегов 11-12.

Таким образом, у аллювиальных видов ив во взрослом состоянии формируется 9 жизненных форм: 1 – одноствольное дерево, 2 – мало- и многоствольное дерево аэроксильного происхождения, 3 – мало- и многоствольное дерево геоксильного происхождения, 4 – факультативный стланик, 5 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 6 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 7 – аэроксильный кустарник, 8 – деревце, 9 – стланик.

Выделенные жизненные формы произрастают в разных местообитаниях.

ГЛАВА V. ОНТОГЕНЕЗ НЕАЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX*

Онтогенез неаллювиальных видов изучен у 9 видов, из них 2 вида деревьев (*S. caprea и S. pentandra*) и 7 видов кустарников (*S. cinerea, S. rosmarinifolia, S. aurita, S. starkeana, S. myrsinifolia, S. myrtilloides, S. lapponum*).

В результате проведенных ранее исследований выявлено, что во взрослом состоянии *S. caprea и S. pentandra* могут формировать жизненные формы одноствольное дерево, мало- и многоствольное деревья (табл. 5.1.-5.6. – в Приложении) (Недосеко, 1993 а, б, в, 1994, 2000, 2005, 2007 б, в, г, 2008 а, б, 2010, 2014 а, 2015 а). Мало- и многоствольные деревья по происхождению могут быть аэроксильные и геоксильные.

5.1. Онтогенез особей *S. cinerea* L.: жизненная форма - полуводный длинноксилоризомный стланик

В ходе проведенных исследований установлено, что *S. cinerea* во взрослом состоянии имеет жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники (Недосеко, 1993), а также жизненную форму полуводный длинноксилоризомный стланик.

Онтогенез особей жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник подробно описан ранее (Недосеко, 1993 а, в, 1997, 1999, 2001, 2007 а) (табл. 5.7-5.8. – в Приложении), поэтому в данной работе мы остановимся на описании онтогенеза особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик.

Онтогенез особей жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик (рис. 50) изучен у особей ивы, растущих в прибрежной зоне Пустынских озер на глубине до 1 м в 2-7 м от берега: 1) в протоке на озеро Свято, 2) на озере Глубоком, 2) на озере Паровом (фото 31 - в Приложении).

Найденная нами жизненная форма *S. cinerea*, базальная часть которой постоянно, а не только во время паводков, находится в воде, ранее никем не описана. У растений этой жизненной формы под корой на древесине есть рубцы длиной 3-5 см. На подводных частях побегов перидерма зелено-бурого цвета без бархатистого налета, часто покрыта зеленой слизью; у 2-4- летних надводных побегов на перидерме серый бархатистый налет. В отличие от надводных у подводных побегов вегетативные почки развертываются на 1,5 месяца позднее. Листья тонкие, не морщинистые, с мелкими прилистниками, листовые пластинки овально-удлиненной формы: длиной до 4,5-6,5 см и шириной до 1,8-3,0 см, содержат до 8-9 пар боковых жилок. Подводные листья без опушения, а у надводных есть редкие волоски на нижней стороне листовой пластинки и очень редкие, короткие волоски на верхней стороне. На подводных участках скелетных осей формируются придаточные корни красноватого цвета, у них хорошо развита система межклетников, заполненных воздухом; это усиливает газообмен и проникновение кислорода к органам, испытывающим в нем недостаток.

Онтогенез *S. cinerea* изучен на модельных экземплярах, нижняя часть которых произрастает в воде, на глубине до 1 м, на некотором расстоянии от берега (2-7 м). В ходе онтогенеза особей ивы пепельной данной жизненной формы выделены 3 возрастных периода: прегенеративный, генеративный, сенильный (рис. 51). Нами описан онтогенез особей только вегетативного происхождения.

Проростки нами не найдены, поэтому начало жизни этого растения в водной среде не описано. Возможно, семена прорастают на влажных прогнивших бревнах, поскольку мы неоднократно встречали j- и im- особи *S. cinerea* на плавающих бревнах. Есть вероятность, что такие растения падают на дно, когда их «субстрат» сгнивает. Или, возможно, имматурные и более взрослые особи с половодьем попадают в водоемы и укореняются на небольшой глубине. При этом образуется множество придаточных корней на скелетной оси, которая прижимается к субстрату. Так образуется ксилоризом. Развитие основных скелетных осей начинается из спящих почек ксилоризома, который расположен на дне водоема.

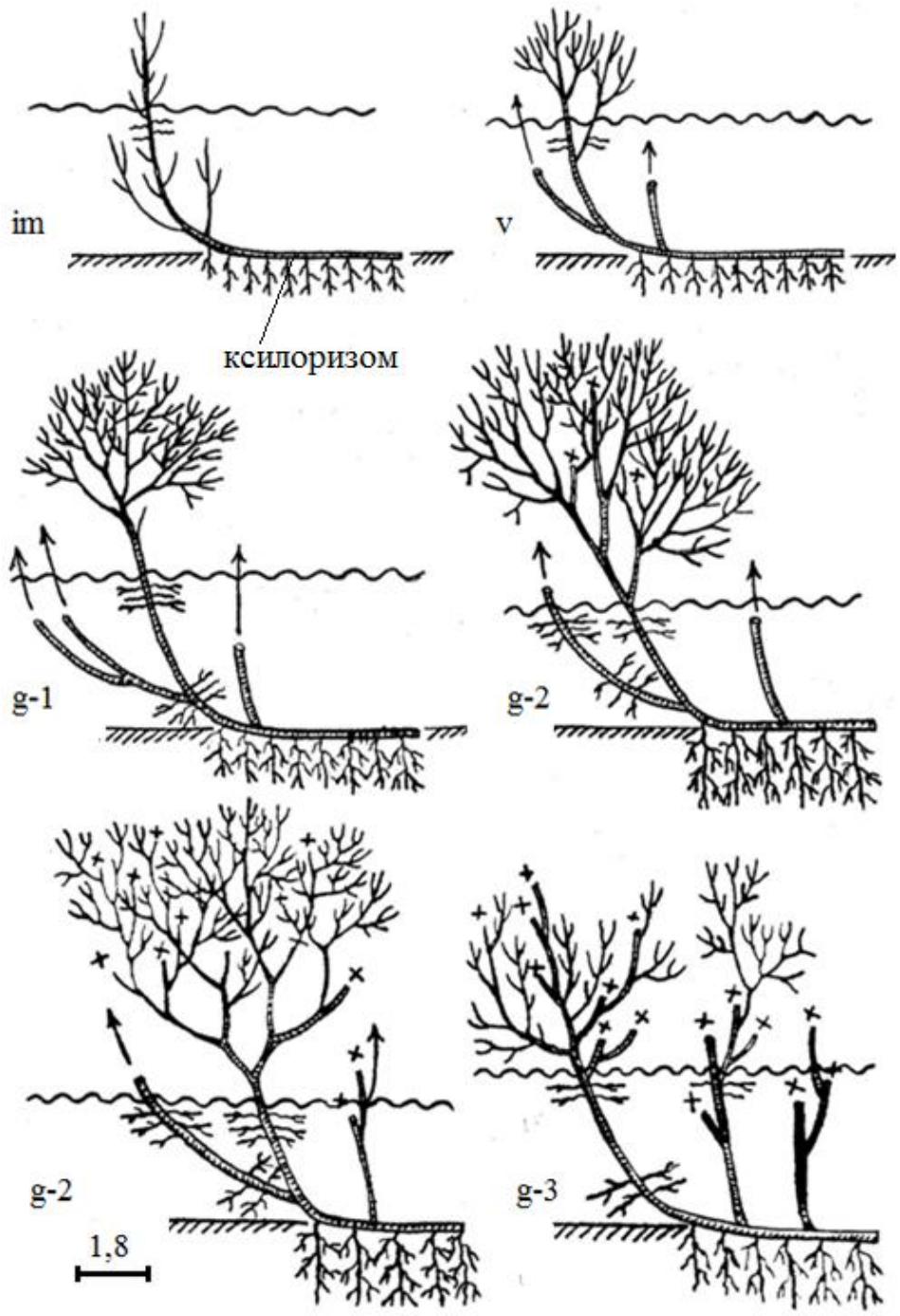


Рисунок 51 - Схема онтогенеза особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинно-ксилоризомный стланик
Условные обозначения: стрелками показано направление роста стволиков, крестиками – отмершие побеги

Ксилоризомы могут также образоваться при укоренении попавших в воду побегов ивы пепельной (вегетативное размножение). По данным Е.В. Малыченко (1986), у *S. cinerea* нет зачатков придаточных корней. У *S. cinerea* придаточные корни образуются на ветвях, погруженных во влажный субстрат. По-видимому,

зачатки корней формируются уже после того, как ветвь попадает в условия, благоприятствующие ее укоренению. Лимитирующим фактором формирования данной жизненной формы выступает солнечная инсоляция, проходящая сквозь толщу воды. Поэтому на глубине более 1 м особи данной жизненной формы не встречаются.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). В первый год из спящих почек ксилоризома под водой отрастают длинные побеги формирования, в числе 4-5, длиной 47-63 см, толщиной 2-3 мм, из которых будут формироваться стволики. Длительность ювенильного состояния 1-2 года (табл. 5.9. – в Приложении).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). На второй или третий год на стволике (основной скелетной оси) возникают 2-3 побега ветвления длиной 26-35 см, которые в дальнейшем вырастают в воздушную среду и, ветвясь, образуют первичную крону. Высота основных скелетных осей (стволиков) в этом онтогенетическом состоянии до 0,97 м (надводная часть – 37 см, подводная – 60 см), диаметр ствола до 0,9 см, порядок ветвления 2-4. Крона прикрепляется на высоте до 0,25-0,4 м, диаметр кроны стволиков до 0,25-0,4 м. Одна особь может содержать до 7-8 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны может достигать 1,0-1,4 м. Листья овально-ланцетной формы, с острой верхушкой и клиновидным основанием: длиной до 4,6 см, шириной до 1,9 см, содержат до 6-7 пар боковых жилок. На укорененной части ксилоризома густо расположены придаточные корни длинной до 39 см. Кроме того, придаточные корни формируются и на основных скелетных осях, если они расположены близко у поверхности воды. Корневая система с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках (по А.К. Красильникову, 1968).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). В этом онтогенетическом состоянии стволики вырастают до 0,8-1,1 м (высота надводной части до 73 см), диаметр стволиков до 0,8-1,5 см, порядок ветвления побегов 4-6. На стволиках увеличивается число и размер придаточных корней, расположенных в поверхностном слое воды. Крона формируется на высоте до 0,3-0,5 м, ее диаметр 0,25-0,6 м. Одна особь может содержать 8-13 стволиков, диаметр общей кроны до

2,0-2,5 м. Длина годичных приростов до 16-25 см (табл. 5.9. – в Приложении). Листья до 4,8-4,9 см длины и до 2,2-2,3 см ширины, у них 8-9 пар боковых жилок. В этом состоянии из спящих почек базальных частей подводных участков стволиков развиваются побеги, которые растут под водой в течение 3-4 лет.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). В этом состоянии впервые на основных скелетных осях появляются генеративные побеги. Особи цветут и плодоносят необильно и нерегулярно. Стволики вырастают до 1,0-1,32 м, их диаметр ствола достигает 1,5-2,0 см порядок ветвления – 5-7, густые пучки красноватых придаточных корней развиваются на стволике близко к поверхности воды (фото 32 – в Приложении). Крона расположена на высоте 0,45-0,7 м от дна, ее диаметр 0,6-0,9 м. У одной особи может быть 13-18 стволиков, диаметр общей кроны 2,3-2,7 м (фото 31 – в Приложении). Средняя длина годичных приростов побега нарастания 12-17,5 см (табл. 5.9. – в Приложении). Длина листьев 5,6-6,1 см и ширина 2,7-2,9, у них 8-9 пар боковых жилок. В этом состоянии подводные побеги, которые развивались из спящих почек базальной части стволиков в течение 3-4 лет, выходят в воздушную среду, порядок их ветвления – 3-4. Следует отметить, что на подводных побегах тоже есть ассимилирующие листья (фото 33 – в Приложении).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Цветение и плодоношение регулярное. Стволики вырастают до 1,3-1,83 м, их диаметр – 1,7-2,3 см, порядок ветвления – 6-8 (фото 34 – в Приложении). В этом состоянии число придаточных корней на стволиках максимальное (фото 35 – в Приложении). Крона находится на высоте до 0,6-0,8 м, ее диаметр 0,75-1,1 м (табл. 5.9. – в Приложении). У одной особи может развиться до 20-25 стволиков, общий диаметр кроны достигает 2,5-3,0 м. Листья 5,6-6,1 см длиной и 2,6-2,9 см шириной, с 8-9 парами боковых жилок. В этом состоянии отмечено частичное отмирание побегов.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). В этом состоянии основные скелетные оси (стволики) находятся с 11 до 13 лет, вырастая до 1,75-2,0 м, с диаметром стволиков 2,0-2,5 см и порядком ветвления 7-9. Крона начинается

на высоте до 0,7-1,25 м, ее диаметр 0,9-1,3 м (табл. 5.9. – в Приложении). У одной особи может быть до 25 стволиков, диаметр общей кроны до 3,5 м. Листья 5,6-5,9 см длиной и до 2,3-2,6 см шириной, у них 8-9 пар боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии увеличивается число отмерших побегов в кроне и сокращается число придаточных корней.

Сенильный период (s) характеризуется значительным отмиранием побеговой системы, живой остается только нижняя часть кроны, сокращается число придаточных корней. Длительность пребывания в этом периоде – около двух лет. Абсолютный возраст стволиков – 13-15 лет, высота 1,27 м, диаметр ствола до 2,5 см (табл. 5.9. – в Приложении). Порядок ветвления уменьшается до 5-6. Средняя длина годичных приростов побега нарастания самая минимальная – 5,0-7,5 см.

Анализ онтогенеза описанной жизненной формы позволяет назвать ее полуводный длинноксилоризомный стланик (фото 36 – в Приложении).

Похожая жизненная форма описана у видов ив, относящихся к экологической группе флювиафитов – растений речных пойм, которые ежегодно затопляются паводком (Мазуренко, 2001, 2008; Гетманец, 2010). Флювиафиты – экологическая группа ив, приуроченная к пойменному аллювию, легкому, подвижному, быстро пересыхающему субстрату, состоящему из мелкопесчаных или илистых частиц, богатому органическими веществами. У флювиофитов части стволиков затопляются только на время паводков.

В работах И.А. Гетманец (2010) в группе флювиафиты описаны *S. alba, S. triandra, S. vinogradovii, S. viminalis* – типично аллювиальные виды (Скворцов, 1968). Это сравнительно высокие кустарники до 5-8 м высотой, растущие в густых зарослях. Основания материнских стволиков диаметром 6-8 см стелются в приповерхностном слое почвы. Под землей от них отходят высокие стволики, толщиной до 5 см и редкой кроной (Гетманец, 2006). На основании материнского стволика и основных скелетных осях близ поверхности почвы в хорошо прогреваемом и аэрированном слое обильно развиваются придаточные корни, толщиной до 2-3 см. Они направлены в противоположные друг другу стороны

таким образом, что куст оказывается как бы на растяжках. Это поддерживает и укрепляет его.

Сравнивая описанную нами выше жизненную форму *S. cinerea* и жизненную форму, характерную для флювиофитов (*S. alba, S. triandra, S. vinogradovii, S. viminalis*), можно выделить следующие отличия: 1) общая высота: у флювиофитов особи вырастают до 5-8 м, а у *S. cinerea* данной жизненной формы – до 2 м; 2) характер корневой системы: у флювиофитов под землей на материнских стволах имеются толстые до 2-3 см и длинные придаточные корни, а у ивы пепельной – густо расположенные тонкие и сравнительно короткие придаточные корни не только на ксилоризоме, но и на стволиках; 3) внешний вид кроны: у флювиофитов – рыхлая крона, а у ивы пепельной крона густая, разветвлена до 8-9 порядков. Кроме того, у флювиофитов материнский стволик и нижние части стволиков находятся в почве, их надземные части затопляются только на время паводков, а у *S. cinerea* ксилоризом и нижняя часть стволиков постоянно находятся под водой, а не только во время половодья.

Сравнивая описанные ранее жизненные формы *S. cinerea* (эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники) с жизненной формой полуводный длинноксилоризомный стланик, можно выделить следующие отличия: высота (найденная жизненная форма в 2,5 раза ниже по высоте: 2 м против 5 и 5,5 м), продолжительность онтогенеза стволиков (онтогенез основных скелетных осей жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в 2 раза короче по срокам (15 лет против 30 и 35 лет), характер корневой системы.

В связи с полуводным образом жизни у растений *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик выражены морфологические и анатомические признаки гидрофитных растений. В частности, тонкие листовые пластинки, расположенные под водой совсем не имеют опушения, а надводные с незначительным редким опушением; перидерма подводных частей побегов не покрыта характерным бархатистым налетом; находящиеся в воде придаточные корни имеют ярко выраженную систему межклетников, заполненную воздухом.

Благодаря им осуществляется газообмен и проникновение кислорода к органам, которые испытывают в нем недостаток.

Таким образом, в онтогенезе *S. cinerea* проявляется поливариантность развития, что приводит к формированию во взрослом состоянии трех жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный кустарники и полуводный длинноксилоризомный стланик. Исследованные жизненные формы *S. cinerea* характеризуются разной экологической приуроченностью: жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник встречается на достаточно увлажненном разнообразном субстрате (глинистом, торфяном, щебнистом и др.), а жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник встречается только по песчаным берегам рек, то есть на хорошо аэрируемых субстратах. Особи жизненной формы полуводный длинно-ксилоризомный стланик произрастают в прибрежной зоне стоячих и малопроточных водоемов на плохо аэрируемых субстратах; их нижняя часть постоянно растет в воде.

В процессе эволюции у ив появилось множество вариантов адаптаций, связанных с освоением экстремальных условий. В частности, появилась группа гидрофитов, у которых приспособления, связанные с погружением в воду, сопровождаются резким сокращением размеров, сокращением онтогенеза и быстрой сменой скелетных осей, активным образованием придаточных корней.

5.2. Онтогенез особей *S. rosmarinifolia* L. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник

В литературных источниках (Скворцов, 1968; Гетманец, 1994; Валягина-Малютина, 2004) жизненная форма ивы розмаринолистной определяется как низкий кустарник до 1,5-2,5 м с подземным стеблем и многочисленными, тонкими ветвями, направленными вверх. Нами установлено, что во взрослом состоянии ива розмаринолистная может формировать жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники (рис. 53, 54). Растения

таких жизненных форм растут в разных экологических условиях, у них разное происхождение стволиков и их различные количественные характеристики.

Полевой материал собран: 1) на заболоченном лугу в окрестностях с. Пошатово Арзамасского района; 2) на опушке сосново-березового леса около с. Криуша Дальне-Константиновского района; 3) на опушке соснового леса и по окраинам торфяных болот около д. Пыра Дзержинского района; 4) на заливных лугах поймы реки Линда близ п. Пустынь Борского района; 5) по окраинам осоковых болот около д. Пиявочное Арзамасского района; 6) на просеке сосново-березового леса близ с. Лопатино Вадского района; 7) на окраине соснового леса около п. Дружба Выксунского района.

Онтогенез особей *S. rosmarinifolia*: жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник

Онтогенез *S. rosmarinifolia* этой жизненной формы изучен на модельных экземплярах, которые растут на открытых местообитаниях: заболоченных и заливных лугах (местообитания № 1, № 4), опушках сосновых (местообитание № 3) и сосново-березовых лесов (местообитание № 2), на песках.

Латентный период. Семена *S. rosmarinifolia* очень мелкие до 1-1,4 мм длиной, в коробочках их 6, реже 8 (Валягина-Малютина, 2004), созревают в июне. При проращивании на влажной фильтровальной бумаге семена проросли через 10 часов, всхожесть проращивания на второй день – 90,5%.

Проростки (р) встречаются на свободных от растительности увлажненных местообитаниях. У них короткий, немного утолщенный, красноватый гипокотиль. Семядоли ярко-зеленые эллиптические, до 2-2,5 мм длиной и 1-1,4 мм шириной (рис. 52). Первые два листочка супротивные, эллипсоидальной формы, бледно-зеленые, опушенные: длиной до 8 мм и шириной 1,5 мм. Корневая система представлена не только главным и боковыми, но и придаточными корнями, формирующимися на гипокотиле. Длительность пребывания в этом онтогенетическом состоянии – 1-3 месяца. При благоприятных условиях растения *S. rosmarinifolia* в первый год переходят в ювенильное состояние.

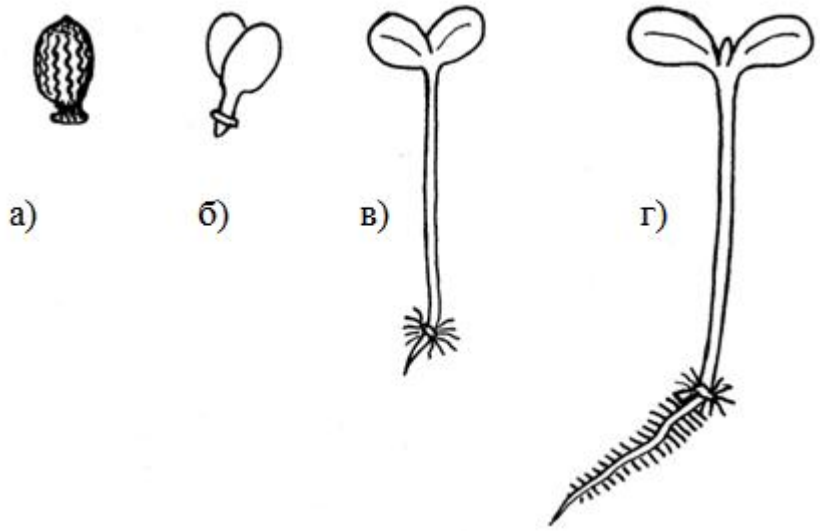


Рисунок 52 - Фазы прорастания семян *S. rosmarinifolia* при t=20°С:
а) внешний вид семени; б) через 24 часа после начала замачивания; в) через 72 часа;
г) через 10 суток

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Растения не ветвятся (рис. 53). Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, пониженной – симподиально. Листья таких растений короткочерешковые с мелкими прилистниками. Листовые пластинки овально-ланцетовидной формы: длинна 7,5-8,2 см и ширина 1,1-1,5 см, у них 9-11 пар боковых жилок. Главный корень у ювенильных растений растет вертикально или косо вниз. Придаточные корни, формирующиеся на гипокотиле, втягивают нижнюю часть растений в почву, в результате образуется подземное корневище – ксилоризом. Корневая система – комбинированная: состоит из главного, боковых и придаточных корней и углубляется в почву до 10 см (табл. 5.10. – в Приложении).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). У таких растений начинается кущение. Будущие стволики формируются из спящих почек в нижней надземно расположенной части растения (рис. 53). Особи формируют до четырех стволиков с порядком ветвления 2-3-4, диаметр куста 0,5-1,0 м. В корневой системе образуются горизонтально растущие боковые скелетные и придаточные корни. Корневая система – поверхностная. К концу этого онтогенетического состояния стволики *S. rosmarinifolia* саблевидно изгибаются в основании и втягиваются с помощью придаточных корней в субстрат.

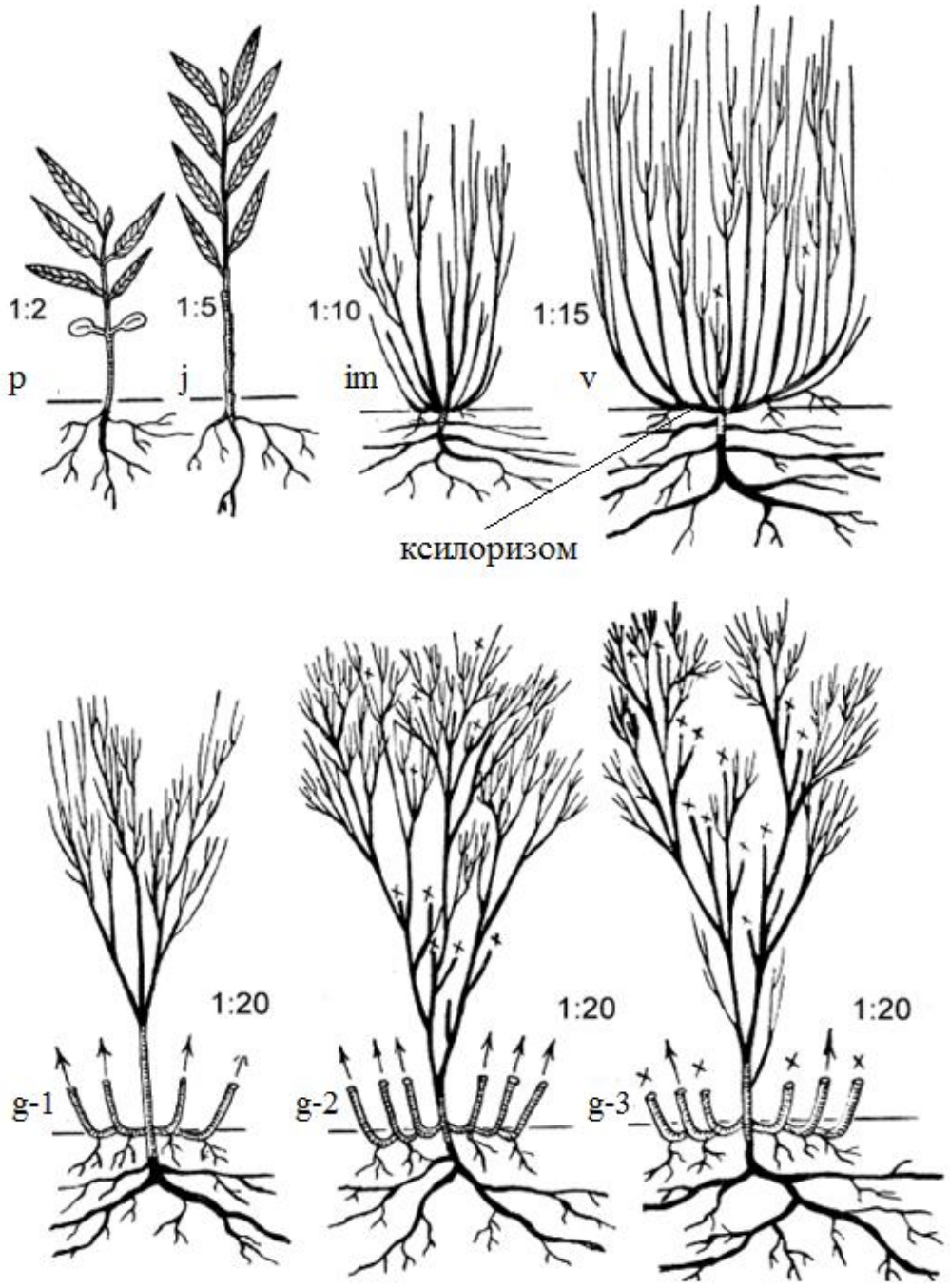


Рисунок 53 - Схема онтогенеза особей *S. rosmarinifolia*: жизненная форма –эпигеогенно-геоксильный кустарник

Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Листья у них линейно-ланцетные; среднее значение индекса листа 6,42- 5,3 (табл.5.10. – в Приложении). Происходит усиленное ветвление в нижних частях осей 2-3 порядка, за счет

развертывания спящих почек, расположенных на укорененных в имматурном состоянии побегов.

Из спящих почек развиваются побеги формирования; они отличаются усиленным ростом. В дальнейшем они ветвятся и могут, саблевидно изгибаясь, полегать и укореняться. Из спящих почек этих побегов также возникают стволики нового поколения. Процесс развития стволиков, дальнейшего их полегания в базальной части и укоренения повторяется несколько раз. На полегших участках скелетных осей формируются придаточные корни, они ветвятся и растут горизонтально. Так образуется эпигеогенно-геоксильный кустарник (рис. 53). Корневая система комбинированнная с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках (по П.К. Красильникову, 1968).

В виргинильных кустах ивы развивается до 50 стволиков, они ветвятся, порядок ветвления 4-6; диаметр общей кроны куста – 0,9-2,25 м.

В корневой системе, помимо главного корня, выделяются скелетные боковые и придаточные корни, растущие вертикально и горизонтально.

Молодое генеративные онтогенетическое состояние (g-1). Растения формируют до 150 стволиков, диаметр их оснований – 1-1,5 см и порядок ветвления – 6-7, общий диаметр кроны куста – 2,0-3,7 м. Такие особи цветут и плодоносят необильно и нерегулярно. Корневая система поверхностная.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). У растений небольшие приросты, число стволиков достигает 280, их диаметр 1,2-1,7 см, порядок ветвления – 6-7-8, диаметр кроны куста в целом – 3,5-5,5 м. Растения в этом состоянии замедляют процессы новообразования осей, но максимально плодоносят. Корневая система остается поверхностной (табл.5.10. – в Приложении).

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения плодоносят обильно в начале и незначительно к концу онтогенетического состояния. У них до 318 стволиков в кусте, их диаметр 1,5-2,0 см, порядок ветвления 8-9, диаметр общей кроны куста 5,3-8,0 м. К концу этого состояния материнский стволик и ближайшие к нему в центральной части куста отмирают, в

результате чего средняя часть куста становится пустой, а живые стволики располагаются по периферии. Диаметр таких кустов до 8 м. В корневой системе живыми к концу этого состояния остаются только придаточные корни, расположенные на ксилоризоме.

Сенильный период (S). Сенильные кусты *S. rosmarinifolia* распадаются на систему сенильных партикул, которые состоят из нескольких ослабленных стволиков с остатками ксилоризомов. Листья по размерам похожи на листья имматурных растений, но имеют меньшую ширину.

Онтогенез особей *S. rosmarinifolia*: жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник

Онтогенез жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник изучен на особях, которые растут по окраинам осоковых и торфяных болот (местообитания № 3, 2), по опушкам сосново-березовых лесов (местообитания № 6, 7) (рис. 54).

Первые этапы онтогенеза (развитие проростка, ювенильного растения) протекают так же, как и у эпигеогенно-геоксильного кустарника (рис. 53, 54). Основные изменения наступают в имматурном и виргинильном состояниях.

В **имматурном онтогенетическом состоянии** из спящих почек ксилоризома развиваются побеги формирования. Они образуют основные скелетные оси гипогеогенно-геоксильного кустарника, которые, в свою очередь, также могут ветвиться в базальной части. Активность почек вызывает камбиальную деятельность, с чем связано утолщение ксилоризома в месте отхождения скелетных осей. Обычно число стволиков, возникших в этом состоянии – 2-3, их диаметр в основании 0,3-0,5 см, диаметр общей кроны куста до 0,15-0,4 м.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Растения в надземной части состоят из 4-6 стволиков, их диаметр у основания до 0,5-0,9 см, порядок ветвления 4-5-6, диаметр общей кроны куста 0,4-1,2 м.

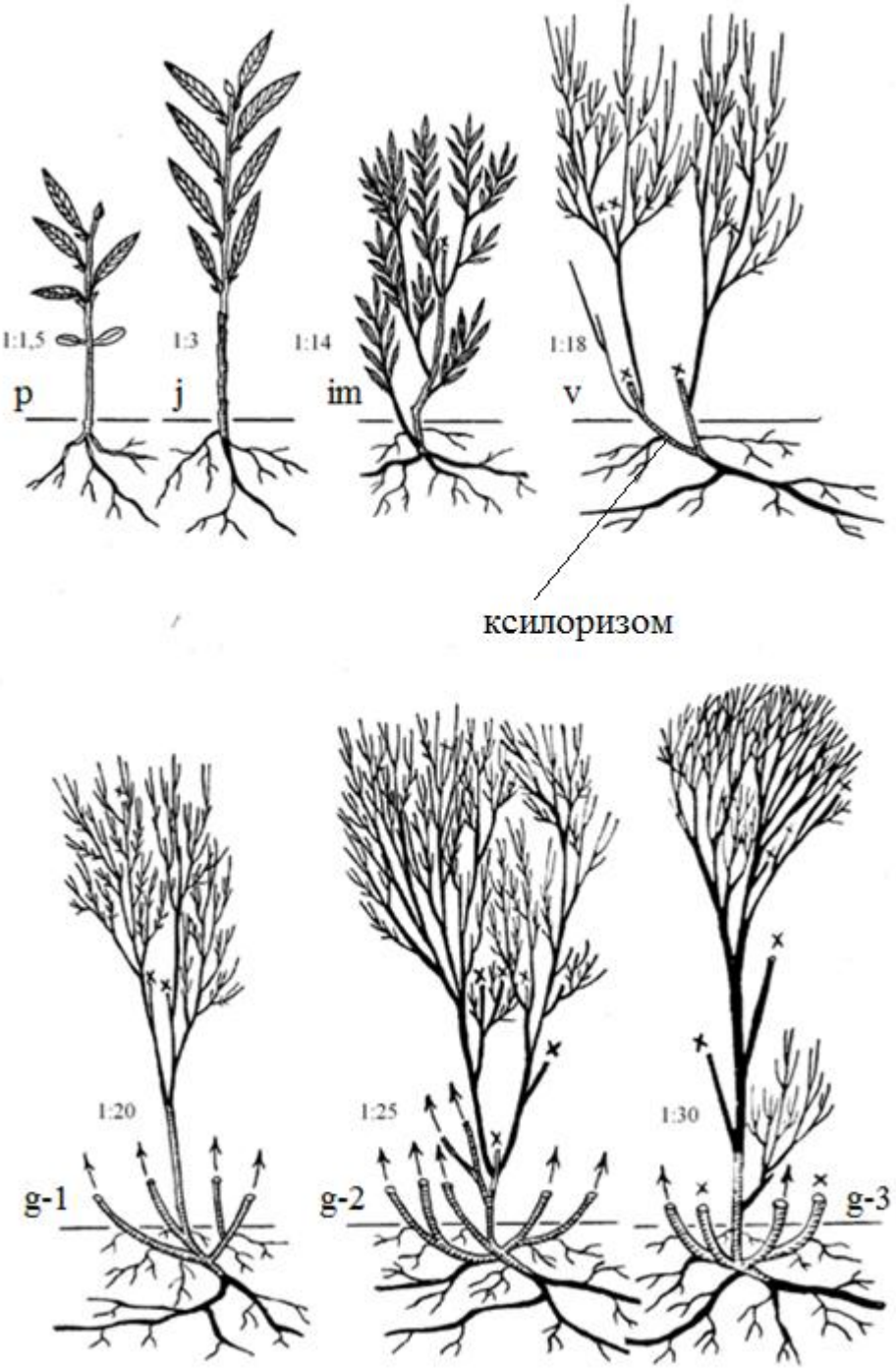


Рисунок 54 - Схема онтогенеза особей *S. rosmarinifolia* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник

В корневой системе хорошо выражен главный корень, вертикально и горизонтально растущие придаточные корни, расположенные на подземных частях стволиков и ксилоризоме. Корневая система комбинированная с придаточными корнями на побегах, полностью или частично погружающихся в почву (по П.К. Красильникову, 1968). Виргинильные особи по степени

разветвленности и средним значениям длин годичных приростов побегов нарастания делятся на 2 подгруппы (табл.5.11. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения имеют 6-20 стволиков, диаметром в основании 1,5-2,2 см и порядком ветвления 6-7, диаметр общей кроны куста 1,0-1,5 м. Такие особи цветут и плодоносят необильно и нерегулярно. В подземной сфере корневая система такого же типа, что и в предыдущем онтогенетическом состоянии, состоит не только из системы главного корня, но и из большего числа придаточных корней, а ксилоризом имеет большую толщину.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения обильно плодоносят, у них от 18 до 35 стволиков, диаметром у основания 2,0-2,8 см, порядок ветвления 6-7-8, диаметр общей кроны куста 1,5-2,5 м. К концу этого онтогенетического состояния часть крупных ветвей и корней отмирает.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения развивают от 30 до 42 стволиков, диаметр в их основаниях и 2,8-3,2 см, порядок ветвления 8-9. К концу этого состояния отмирают побеги последних порядков, в связи с чем общий порядок ветвления стволиков уменьшается до 5-6-7, диаметр общей кроны куста – 2,5-3,5 м. Начинают отмирать верхушки скелетных осей. Из спящих почек нижних участков стволиков образуется вторичная крона (рис.54). Процессы отмирания затрагивают и корневую систему, в которой живыми остаются только придаточные корни, расположенные на подземных ксилоризомах.

Сенильные особи (s) представлены остатками стволиков, которые отмерли почти до основания. Из спящих почек живых участков стволиков образуются ювенилоподобные, слаборазвитые побеги (рис. 55). Высота таких особей не превышает 1,0-1,3 м. Листья полувзрослого типа. Строение сенильных особей почти не отличается от строения g-3 (рис.55).

Таким образом, взрослые растения *S. rosmarinifolia* жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник формируются в

результате развития побегов формирования из спящих почек базальной части имматурных или виргинильных растений (рис. 53,54).

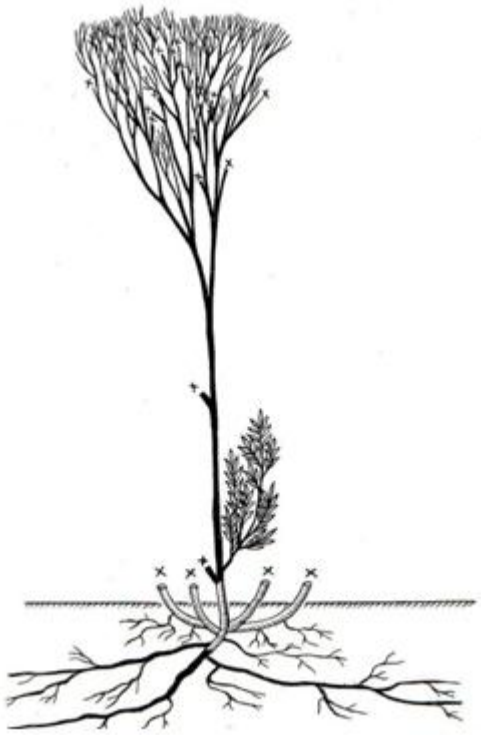


Рисунок 55 - Сенильная особь *S. rosmarinifolia* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник (высота 3 м 20 см)
Условные обозначения: показаны крестиками – отмершие побеги

Побеги формирования усиленно растут и ветвятся и к 3-5 году жизни становятся стволиками. У проростка спящими становятся почки, находящиеся в пазухах семядольных листьев. У растений последующих онтогенетических состояний спящими на годичных побегах будут мелкие почки, образующиеся в пазухах почечных чешуй, а также одна или две почки в пазухах нижних фотосинтезирующих листьев. С возрастом увеличивается число спящих почек. В результате развития побегов формирования из надземно расположенных спящих почек на саблевидно-изогнутых побегах базальной части растений, формируется жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник (рис. 53). Она представлена системой стволиков с длительностью жизни до 20 лет, которые сменяют друг друга в ходе онтогенеза и каждый из них образует систему придаточных стеблевых корней. Взрослые особи *S. rosmarinifolia* этой жизненной

формы вырастают до 1,7-2,26 м, для них характерно компактное расположение многочисленных стволиков (до 318 скелетных осей) с диаметром у основания 1,5-2,0 см. Диаметр общей кроны куста достигает 8 м.

В результате развития побегов формирования из подземно расположенных спящих почек ксилоризома образуется жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник (рис. 54). Такие кустарники вырастают до 3,2 м, у них небольшое число стволиков (9-42), образующих систему придаточных стеблевых корней, продолжительность жизни их до 25 лет.

Выделенные жизненные формы *S. rosmarinifolia* отличаются не только типом кущения стволиков, но и количественными параметрами, которые по своим значениям относятся к двум группам: 1) близким и 2) отличающимся (табл. 5.10, 5.11. – в Приложении). К первой группе относятся порядок ветвления и индекс листовой пластинки, а ко второй – пределы абсолютного возраста, высота общая, высота прикрепления кроны, диаметр кроны, диаметр ствола, длина годичных приростов побегов нарастания, глубина проникновения и радиус корневой системы.

Описанные жизненные формы *S. rosmarinifolia* встречаются в разных экологических условиях: эпигеогенно-геоксильные кустарники чаще растут вне полога леса – на опушках сосновых и сосново-березовых лесов, на заливных лугах, на песках, где не развит древесный полог; гипогеогенно-геоксильные кустарники растут под пологом древесной растительности сосново-березовых лесов и по окраинам осоковых и торфяных болот. Вероятно, это связано с большим светолюбием эпигеогенно-геоксильных форм *S. rosmarinifolia*.

К анцестральной жизненной форме ив относят деревья и высокие кустарники с прямостоячими побегами, растущие по берегам рек (Скворцов, 1968). Их главные экологические особенности – влаголюбие и светолюбие. За пределами поймы, ивы сохраняют эти черты, что доказывают и неаллювиальные виды, в частности *S. rosmarinifolia*. Освоение новых экологических условий приводит к разнообразию жизненных форм. У *S. rosmarinifolia* на более сухих субстратах и при наличии затенения верхним пологом формируется жизненная

форма гипогеогенно-геоксильный кустарник. В более влажных местообитаниях, при отсутствии затенения, формируется жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник, при этом, погружаясь в субстрат, куст расширяется, увеличивается число стволиков и усиливается вегетативное разрастание за счет ксилоризомов.

5.3. Онтогенез особей *S. aurita* L. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник, деревце

В литературных источниках жизненная форма *S. aurita* определяется как невысокий кустарник высотой от 1 м до 2-3 м (Скворцов, 1968; Валягина-Малютина, 2004). Нами установлено, что во взрослом состоянии ива ушастая может формировать жизненную форму геоксильный кустарник в двух модификациях – эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный (рис. 57, 58) и жизненную форму деревце (фото 40). Растения этих жизненных формы обитают в различных экологических условиях, у них разное происхождение основных скелетных осей и разные их количественные характеристики.

Полевой материал собран в течение 2006-2010 гг. в нескольких районах Нижегородской области по окраинам торфяных, осоковых болот, сырым лугам, по опушкам березовых и сосново-березовых лесов. Материал собран: 1) на заболоченном лугу в окрестностях с. Пошатово Арзамасского района; 2) на опушке сосново-березового леса в окрестности с. Криуша Дальне-Константиновского района; 3) по окраинам осоковых болот и на опушке березового леса в окрестностях д. Пиявочное Арзамасского района; 4) на окраине соснового леса в окрестностях п. Дружба Выксунского района.

Онтогенез особей *S. aurita*: жизненная форма - эпигеогенно-геоксильный кустарник

Онтогенез растений этой жизненной *S. aurita* изучен на особях, растущих на открытых участках заболоченного луга (местообитание № 1), на опушке сосново-

березового леса (местообитание № 2), по окраинам осоковых болот и на опушке березового леса (местообитание № 3).

Латентный период. После раскрытия плода коробочки мелкие семена разносятся ветром на большие расстояния. При проращивании семян *S. aurita* на влажной фильтровальной бумаге семена проросли через 10 часов, и на второй день проращивания всхожесть была равна 92,5%.

Проростки (р) появляются на свободных от растительности и увлажненных местообитаниях в июне. Прорастание как у всех ив надземное. Семядоли широкоэллиптические, ярко-зеленого цвета, на верхней стороне белоточечные: длиной до 2-2,5 мм шириной до 2 мм (рис 56). Первые два листочка, как и все последующие, – очередные. Первый лист яйцевидной формы: длиной 1,5-2,5 мм и шириной 2 мм, последующие листья крупнее первого, на нижней стороне с заметным опушением, которое переходит и на черешки. Стебелек красноватый, он опушен выше семядолей.

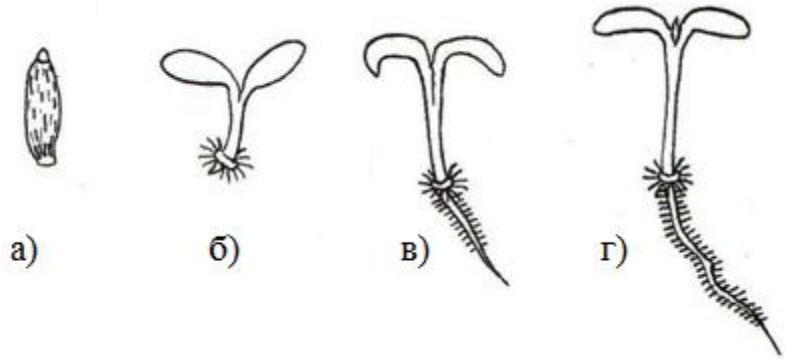


Рисунок 56 - Фазы прорастания семени и развития проростка *S. aurita* при t= 20°С: а) внешний вид семени, б) через 24 часа после начала замачивания, в) через 64 часа, г) через 110 часов

На гипокотиле образуются придаточные корни. В состоянии проростка особи находятся до 1-2 месяцев. К осени проростки *S. aurita* вырастают до 1,5-7,5 см, содержат от 3 до 10 листьев, корневая система углубляется до 7-8 см, диаметр стебля 1-1,5 мм. При опадении семядолей особи переходят в следующее ювенильное состояние.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Побеги таких растений не ветвятся (рис. 57).

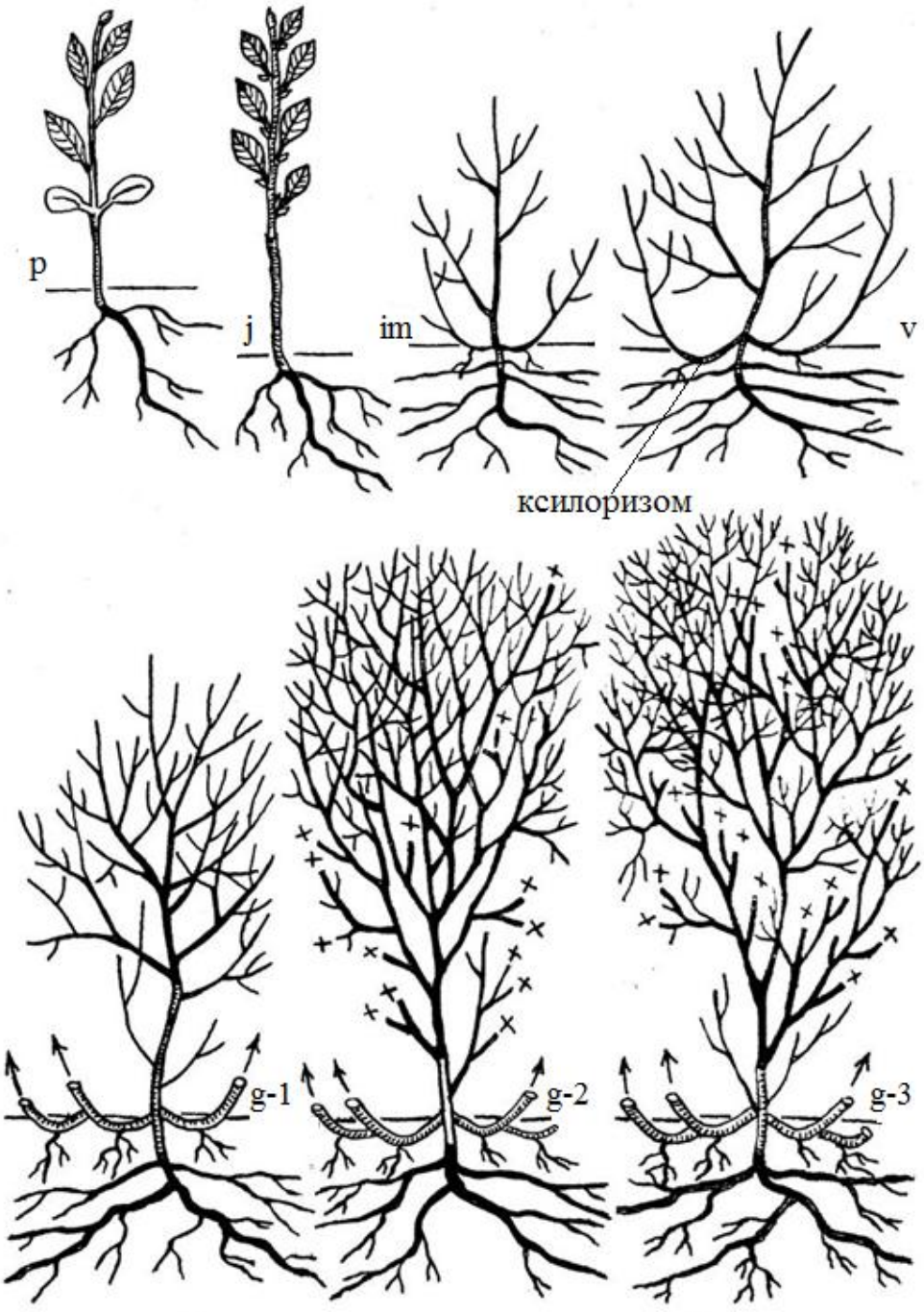


Рисунок 57 - Схема онтогенеза особей *S. aurita* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

В отличие от особей пониженной жизненности особи нормальной жизненности нарастают моноподиально. Листья ювенильных растений обратно-

яйцевидно-удлиненные: длиной 6,7-6,8 см и шириной 3,1-3,3 см, содержат 7-8 пар боковых жилок.

У таких растений хорошо развивается главный корень, растущий косо вниз. На гипокотиле образуются придаточные корни, втягивающие базальную часть растения в почву, которая в дальнейшем утолщается. На подземных участках стволиков образуются придаточные корни. Таким образом, корневая система – комбинированная, состоит из главного, боковых и придаточных корней.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). У таких растений начинается кущение. Новые стволики образуются из спящих почек нижней надземно расположенной части растения (рис. 57). У особи 2-3 стволика, порядком ветвления 2-4, диаметр куста 0,1-0,5 м. Корневая система поверхностная: в ней появляются горизонтально растущие боковые и придаточные корни. К концу этого состояния стволики куста *S. aurita* саблевидно изгибаются в основании и их базальная часть втягивается в субстрат развивающимися придаточными корнями.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v): листья как у взрослых растений – обратнояйцевидной формы; начинается ветвление в нижних частях стволиков 2-3 порядка. При этом из спящих почек образуются побеги формирования, которые усиленно растут и ветвятся. В дальнейшем они также могут саблевидно изгибаться, полегать и укореняться. Из спящих почек побегов формирования также могут возникать стволики нового поколения. Таким образом формируется эпигеогенно-геоксильный кустарник (рис. 57). Корневая система комбинированная с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках (по П.К. Красильникову, 1968).

У виргинильных кустов до 25 стволиков, которые ветвятся до 4-5-6 порядков, диаметр общей кроны куста 0,4-1,5 м (фото 38 – в Приложении). В корневой системе выделяется главный корень, а также вертикально и горизонтально растущие боковые корни. Виргинильные растения по степени разветвленности и средним значениям длин годичных приростов побегов нарастания делятся на 2 подгруппы – v-1, v-2 (табл.5.12. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения формируют до 40 стволиков, их диаметр в основании до 1,5-4,0 см, порядок ветвления 6-7, при этом диаметр общей кроны куста – 2,0-2,8 м. Такие особи цветут и плодоносят нерегулярно. Корневая система такого же типа, что и в предыдущем онтогенетическом состоянии.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения развивают до 50 стволиков диаметром в основании 2,5-6,0 см, их порядок ветвления 7-8, диаметр общей кроны кустарника 2,8-3,2 м (фото 38 – в Приложении). Приросты в высоту небольшие. Корневая система поверхностная (табл. 5.12. – в Приложении). В этом состояния у растений замедлен процесс новообразования осей.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). У таких особей до 60 стволиков, их диаметр 3,0-6,8 см, порядок ветвления 8-9-10, диаметр общей кроны куста 3,5-4,2 м.

Дочерние стволики по отношению к материнскому обычно расположены радиально. К концу этого состояния центральные стволики куста отмирают, в связи с чем средняя часть куста становится пустой, а живые стволики располагаются по радиусу. Так формируется «лысый куст» (термин И.Г. Серебрякова, 1954). Процессы отмирания затрагивают и корневую систему, в ней живыми к концу этого состояния остаются немногочисленные придаточные корни на ксилоризомах.

Сенильный период (s). Сенильные кусты *S. aurita* распадаются на сенильные партикулы, которые состоят из нескольких ослабленных стволиков. Листья по форме напоминают листья имматурных растений, но при этом имеют меньшую длину и ширину: их длина до 5,5-5,6 см, ширина до 3,4-3,6 см, содержат до 7-8 пар боковых жилок.

Онтогенез особей *S. aurita* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник

Растения этой жизненной формы встречаются на окраинах сосновых лесов (местообитание № 4), на окраинах осоковых болот в березовом лесу (местообитание № 3) при наличии верхнего яруса древесной растительности.

Первые этапы онтогенеза (проросток, ювенильное состояние) протекают также как и у эпигеогенно-геоксильных кустов (рис. 57, 58). Основные различия появляются в im- и v-онтогенетических состояниях.

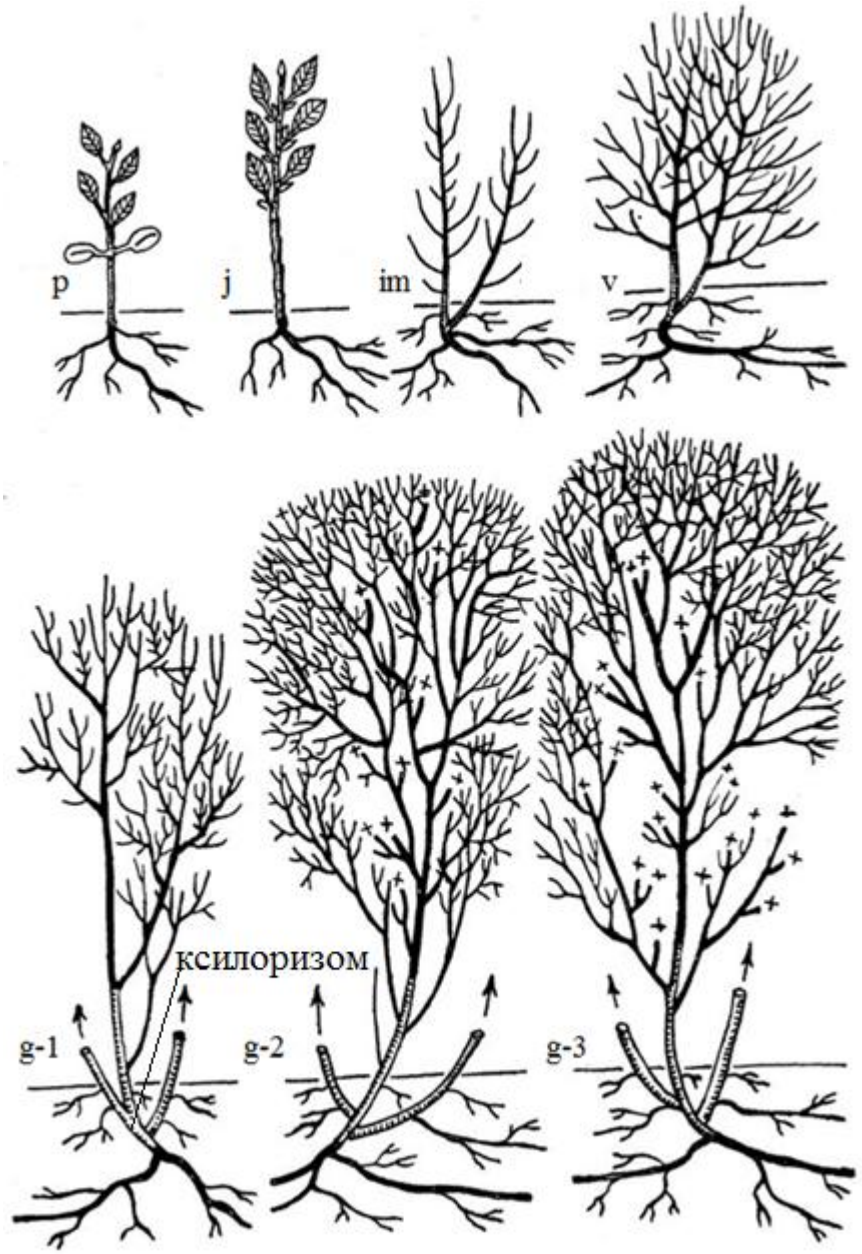


Рисунок 58 - Схема онтогенеза особей *S. aurita* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник

Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

В **имматурном онтогенетическом состоянии** из спящих почек ксилоризома развиваются побеги формирования (Мазуренко, Хохряков, 1976; 1977), из которых образуются стволики гипогеогенно-геоксильного кустарника. Число стволиков, которые возникают в этом состоянии, не более 2, их диаметр в основании 0,2-0,5 см, диаметр общей кроны куста 0,25-0,6 м. В зависимости от степени ветвления побегов im- растения разделены на 2 подгруппы (табл.5.13. – в Приложении).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Такие растения формируют 2-3 стволика, их диаметр в основании до 0,5-1,5 см, а порядок ветвления 4-5-6, диаметр общей кроны кустарника до 0,5-1,1 м. В корневой системе хорошо выражен главный корень, и вертикально и горизонтально растущие придаточные корни, на подземных частях стволиков и на ксилоризоме. Корневая система комбинированная с придаточными корнями на побегах, полностью или частично погружающихся в почву (по П.К. Красильникову, 1968).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Особи формируют до 2-3-4 стволиков, их диаметр в основании до 0,8-3,5 см, порядок ветвления 6-7. Диаметр общей кроны кустарника до 1,2-1,7 м. Корневая система остается такого же типа, что и в предыдущем онтогенетическом состоянии, но содержит большее число придаточных корней и имеет более толстый ксилоризом, чем у виргинильных растений.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Такие кусты состоят из 2-3-4 стволиков, диаметр ствола у основания 3,2-6,3 см, порядок ветвления 7-8-9, диаметр общей кроны куста 1,6-2,6 м (фото 39 – в Приложении). К концу этого онтогенетического состояния часть крупных ветвей и корней отмирает.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения формируют до 4 стволиков, диаметром в основании – 6-9 см, их порядок ветвления – 8-9-10. К концу этого состояния отмирают побеги на периферии кроны, в связи с чем порядок ветвления уменьшается до 5-6-7, диаметр общей кроны куста – 1,8-3,2 м. В этом состоянии у растений отмирают крупные

скелетные ветви, а из спящих почек нижних участков ветвей и стволиков образуются побеги вторичной кроны (рис. 58). В корневой системе к концу этого онтогенетического состояния живыми остаются только придаточные корни, которые расположены на подземных участках стволиков.

Сенильные особи (s) состоят из остатков отмерших почти до основания основных скелетных осей и слаборазвитых побегов, которые образуются из спящих почек в нижней части растения. Такие растения вырастают до 1,0-1,3 м. Листья имеют длину до 5,5-5,6 см, ширину до 3,4-3,6 см, содержат до 7-8 пар боковых жилок.

Жизненная форма деревце *S. aurita*

Жизненная форма деревце *S. aurita* встречена один раз на возвышении в сухом участке березового леса вблизи травяного болота (вблизи д. Пиявочное Арзамасского района) (фото 40 – в Приложении).

Растение данной жизненной формы находится в средневозрастном генеративном состоянии. Его высота – 1,55 м, возраст – 20 лет, его диаметр – 3,2 см, крона расположена на высоте 24 см, при этом ее диаметр 1,4 м. Порядок ветвления побегов – 8-9, длина годичных приростов побегов нарастания – 16-25 см. Из спящей почки подземно расположенного ствола сформировалась 8-летняя поросль, достигающая высоты 54 см. Система главного корня проникает до глубины 10-15 см. Длинные поверхностные придаточные корни диаметром 1-2,5 см и длиной до 4,5 м направлены в разные стороны и достигают воды в болотце, их длина до 4,5 м, а диаметр до1-2,5 см.

Таким образом, жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники *S. aurita* образуются в результате развития побегов формирования из спящих почек нижней части осей имматурных или виргинильных растений (рис. 57, 58). К 3-5 году жизни побеги формирования становятся стволиками. Еще у проростка часть почек становится спящими – это почки, которые находятся в пазухах семядолей. У остальных растений число спящих почек увеличивается за счет мелких почек, которые формируются в

пазухах почечных чешуй и нижних фотосинтезирующих листьев. В течение онтогенеза отмечено ветвление спящих почек, что приводит к увеличению их численности.

Жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник образуется при надземном развитии побегов формирования из спящих почек, расположенных на саблевидно-изогнутых базальных частях стволиков (рис. 57).

Из описаний онтогенеза следует, что эпигеогенно-геоксильный кустарник *S. aurita* состоит из сменяющих друг друга стволиков с продолжительностью жизни до 25 лет, которые образуют каждый раз свою систему придаточных стеблеродных корней. Такие особи вырастают до 2,2-3,4 м, содержат до 60 компактно расположенных стволиков, их диаметр 3,0-6,8 см; диаметр общей кроны куста до 3,5-4,2 м.

Жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник *S. aurita* формируется при развитии побегов формирования из подземно расположенных спящих почек ксилоризома (рис. 58). Особи этой жизненной формы вырастают до 4,0 м, у них до 2-4 стволиков, диаметр ствола 6-9 см; диаметр общей кроны куста до 1,8-3,2 м.

Жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогено-геоксильный кустарники *S. aurita* отличаются не только способом формирования стволиков, но и количественными признаками (число основных скелетных осей и их основные характеристики: прирост главной оси, диаметр кроны и т.д.).

Все параметры онтогенетического развития данных жизненных форм (табл 5.12., 5.13. – в Приложении) делятся на две группы: 1) близкие по значениям, 2) отличающиеся. К первой относятся порядок ветвления и индекс листовой пластинки, а ко второй – все оставшиеся. Таким образом, вследствие поливариантности развития в ходе онтогенеза у *S. aurita* во взрослом состоянии формируется жизненная форма геоксильного кустарника в двух модификациях: эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник, а также жизненная форма деревце.

Жизненные формы *S. aurita* произрастают в разных экологических условиях. Растения *S. aurita* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник чаще встречаются при отсутствии верхнего яруса древесной растительности на опушках березовых и сосново-березовых лесов, на заболоченных лугах, по окраинам осоковых болот.

Особи *S. aurita* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник наиболее часто встречаются в тех же местообитаниях, но при наличии затенения, которое дает верхний ярус древесной растительности. Это дает нам основание считать, что жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник более светолюбива, чем гипогеогенно-геоксильные особи, то есть процесс кущения инициируется улучшением освещенности.

В отличие от геоксильных кустарников, растения жизненной формы деревце *S. aurita* встречаются на более сухих почвах при наличии сильного затенения верхним пологом деревьев.

Таким образом, в зависимости от экологических условий (степени увлажнения субстрата, условий освещенности) *S. aurita* может формировать две формы роста: на более сухих субстратах – деревцевидную, а в увлажненных – кустарниковую с активно укореняющимися плагиотропными ксилоризомами. В более влажных местообитаниях, при наличии затенения верхним пологом формируется жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник, при отсутствии затенения, формируется жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник. При погружении в субстрат диаметр куста увеличивается за счет разрастания ксилоризомов и увеличения числа стволиков.

5.4. Онтогенез особей *S. starkeana* Willd. жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник, деревце

В литературных источниках некоторые авторы определяют жизненную форму *S. starkeana* как кустарник небольшой высоты до 3-4 м (Скворцов, 1968; Валягина-Малютина, 2004). В ходе наших исследований выявлено, что в зрелом

состоянии ива приземистая может формировать жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник, а также жизненную форму деревце. Они произрастают в разных экологических условиях и отличаются различными качественными и количественными характеристиками.

Полевой материал собран в течение 2006-2010 гг. в нескольких районах Нижегородской области: 1) на заболоченной опушке молодого соснового леса в окрестностях с. Ковакса Арзамасского района; 2) на просеке увлажненного участка березового леса вблизи с. Троицкое-1 Вадского района; 3) на заболоченном участке березового леса около д. Пиявочное Арзамасского района; 4) в сосновом лесу вблизи о. л. «Золотой колос» Арзамасского района; 5) на склонах оврага в березовом лесу около д. Саблуково Арзамасского района.

Онтогенез особей *S. starkeana* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Особи этой жизненной формы растут на открытых участках увлажненных опушек соснового и березового лесов (местообитание № 1, 2).

Латентный период. При проращивании семян *S. starkeana* проростки появились уже через 10 часов, и на второй день их всхожесть была 80,5%.

Проростки (p) развиваются на свободных от растительности влажных местообитаниях в июне. Семядольные листья нежно-зеленые, имеют округлую форму длиной до 1,3 мм, шириной до и 1,0 мм (рис. 59). Первые два листа голые, ярко-зеленого цвета, зубчатые по краю, супротивные, широко-эллиптической формы: до 3 мм длины и 0,7 мм ширины. Последующие листья крупнее, очередные, на верхней стороне с бледно-фиолетовым оттенком. Помимо главного корня у таких растений на гипокотиле формируются придаточные корни.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Растения не ветвятся (рис. 60), нарастают моноподиально, если особи нормальной жизненности и симподиально, если особи пониженной жизненности. Листовые пластинки широко-эллиптические или обратно-яйцевидные заостренные, содержат до 4 пар боковых жилок: длиной до 2,2 см и шириной до 1,3-1,5 см. У таких растений

четко виден главный корень, а также придаточные корни гипокотиля, которые втягивают базальную часть растений в почву, формируя ксилоризом.

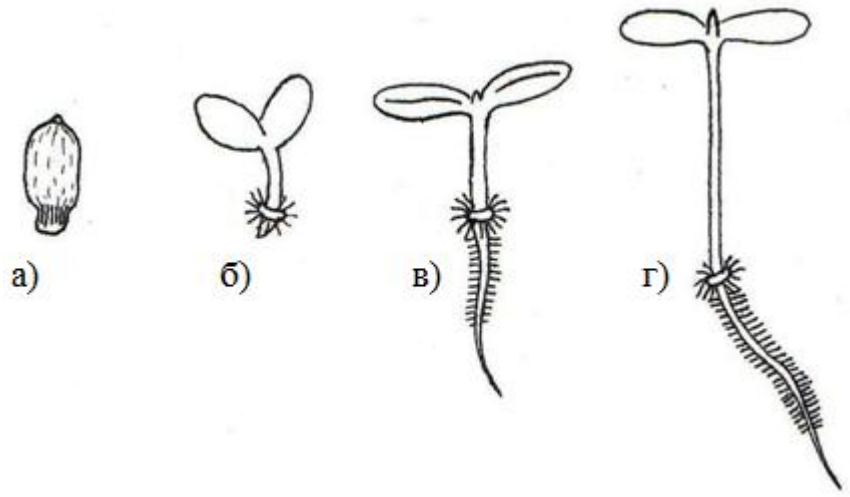


Рисунок 59 - Фазы прорастания семени и развития проростка *S. starkeana* при t=20°C:
а) внешний вид, б) через 24 часа после начала замачивания, в) через 68 часов, г) через 144 часа

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Растения начинают куститься. Новые стволики формируются из надземных спящих почек, расположенных на базальной части растений (рис. 60). У таких особей 2-4 стволика, порядок ветвления 2-4, максимальный диаметр куста – 0,5 м (табл. 5.14. – в Приложении).

Длина листьев 2,1-2,6 см и ширина до 1,5 см, у них до 6 пар боковых жилок. Корневая система поверхностная комбинированная, состоит из главного, горизонтально-растущих боковых скелетных корней. К концу этого состояния стволики саблевидно изгибаются в своей базальной части и втягиваются в субстрат с помощью придаточных корней.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Листья, характерные для взрослых растений: широко-эллептические или широколанцетовидные. Из надземнорасположенных спящих почек нижних частей осей 2-3 порядка образуются побеги формирования. Из их спящих почек в дальнейшем также образуются стволики нового поколения. По мере полегания стволиков на них образуются придаточные корни, которые ветвятся и растут горизонтально.

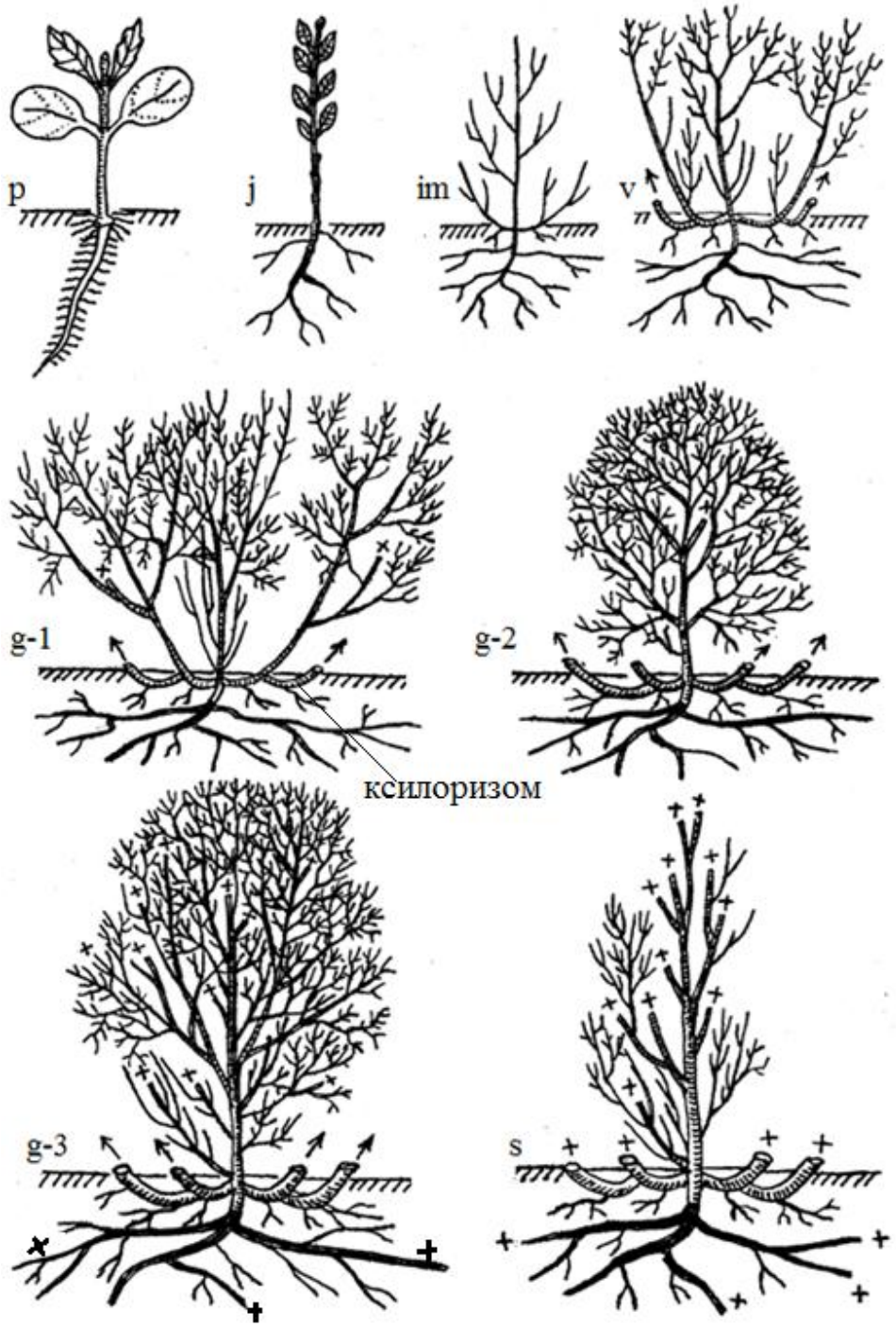


Рисунок 60 - Схема онтогенеза особей *S. starkeana* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Условные обозначения: стрелками показаны направления роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Так происходит формирование типичного эпигеогенно-геоксильного кустарника *S. starkeana* (рис. 60). Корневая система комбинированная с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках (по П.К. Красильникову, 1968).

Виргинильные кусты содержат до 6-10 стволиков, которые ветвятся до 6 порядков, при этом диаметр общей кроны кустарника до 1,0 м (табл. 5.14. – в Приложении). Листовые пластинки 2,5-3,4 см длины, 1,4-1,9 см ширины, содержат 6-8 пар боковых жилок. В корневой системе главный корень хорошо выражен, а также хорошо выделяются скелетные боковые корни, которые растут как горизонтально, так и вертикально.

Молодое генеративное состояние (g-1). Растения формируют до 15 стволиков, их диаметр до 2,5 см, порядок ветвления до 7, при этом диаметр общей кроны кустарника до 2,0 м. Листья длиной до3,9-5,0 см и шириной до 2,1-2,7 см, содержат до 9 пар боковых жилок. В начале онтогенетического состояния генеративные побеги состоят из небольшого числа цветков (фото 41 – в Приложении). Корневая система поверхностная такого же типа, что и в предыдущем онтогенетическом состоянии.

Средневозрастные генеративные растения (g-2) состоят из 15-20 стволиков, диаметром до 3,8 см, их порядком ветвления до 8, диаметр общей кроны кустарника до 2,5 м (табл. 5.14. – в Приложении). Длина листьев до 5,1 см ширина до 2,7 см. Особи, находящиеся в этом онтогенетическом состоянии, максимально плодоносят, но рост стволиков приостанавливается.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения обильно плодоносят в начале и незначительно к концу онтогенетического состояния. У них до 25 стволиков с диаметром до 4,7 см, порядком ветвления до 9, диаметр общей кроны кустарника до 3,0 м. К концу онтогенетического состояния в центральной части куста отмирает материнский и последующие стволики. Длина листьев 4,5-5,0 см и ширина 2,5-2,7 см, у них 8-9 пар боковых жилок. К концу этого онтогенетического состояния в корневой системе функционируют только придаточные корни, расположенные на ксилоризомах, все остальные отмирают.

Сенильные растения (s) разделены на сенильные партикулы, которые представлены особями с несколькими ослабленными осями и с остатками ксилоризомов и корней. Часто сухие стволики лежат на земле. Листовые пластинки до 4,4 см длины и 2,6 см ширины, содержат 7-8 пар боковых жилок.

Онтогенез особей *S. starkeana* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник

Особи данной жизненной формы растут в затенении на влажных участках березовых и сосновых лесов (местообитание № 3, 4).

Начало онтогенеза (проросток, ювенильное онтогенетическое состояние) проходит так же, как и у особей жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник (рис.60, 61). Отличия появляются в im- и v-онтогенетических состояниях.

В **имматурном онтогенетическом состоянии** из спящих почек, на ксилоризоме, образуются побеги формирования, дающие начало стволикам. Число стволиков, возникших в этом состоянии, не превышает 2, их диаметр до 0,25-0,4 см, диаметр общей кроны кустарника до 0,25-0,6 м. Листовые пластинки до 2,2-2,6 см длиной и до 1,5-1,8 см шириной, содержат до 6 пар боковых жилок.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). У таких особей до трех стволиков с диаметр 0,4-2,0 см, порядок ветвления побегов 4-5-6 (рис. 62), диаметр общей кроны кустарника 0,5-1,1 м (табл. 5.15. – в Приложении). Листовые пластинки 2,7-2,8 см длины и 1,7-1,8 см ширины, у них 6-8 пар боковых жилок. В подземной сфере выделяется главный корень и придаточные корни, которые располагаются на подземных частях скелетных осей и ксилоризоме. Корневая система комбинированная с придаточными корнями на побегах, полностью или частично погружающихся в почву (по П.К. Красильникову, 1968).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Кусты состоят из 2-3-4 стволиков, диаметром до 3,5 см, порядок ветвления побегов до 7, диаметр общей кроны кустарника 1,2-1,7 м. Длина листьев 4,3-4,4 см и ширина 2,5-2,7 см, боковых жилок 8-9 пар. В отличие от виргинильных растений, в корневой системе больше придаточных корней и сильнее утолщены ксилоризомы.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения содержат до 2-3-4 стволиков, диаметр их до 5,0 см, порядок ветвления побегов 7-8-9 (рис. 63), диаметр общей кроны кустарника 1,6-2,6 м.

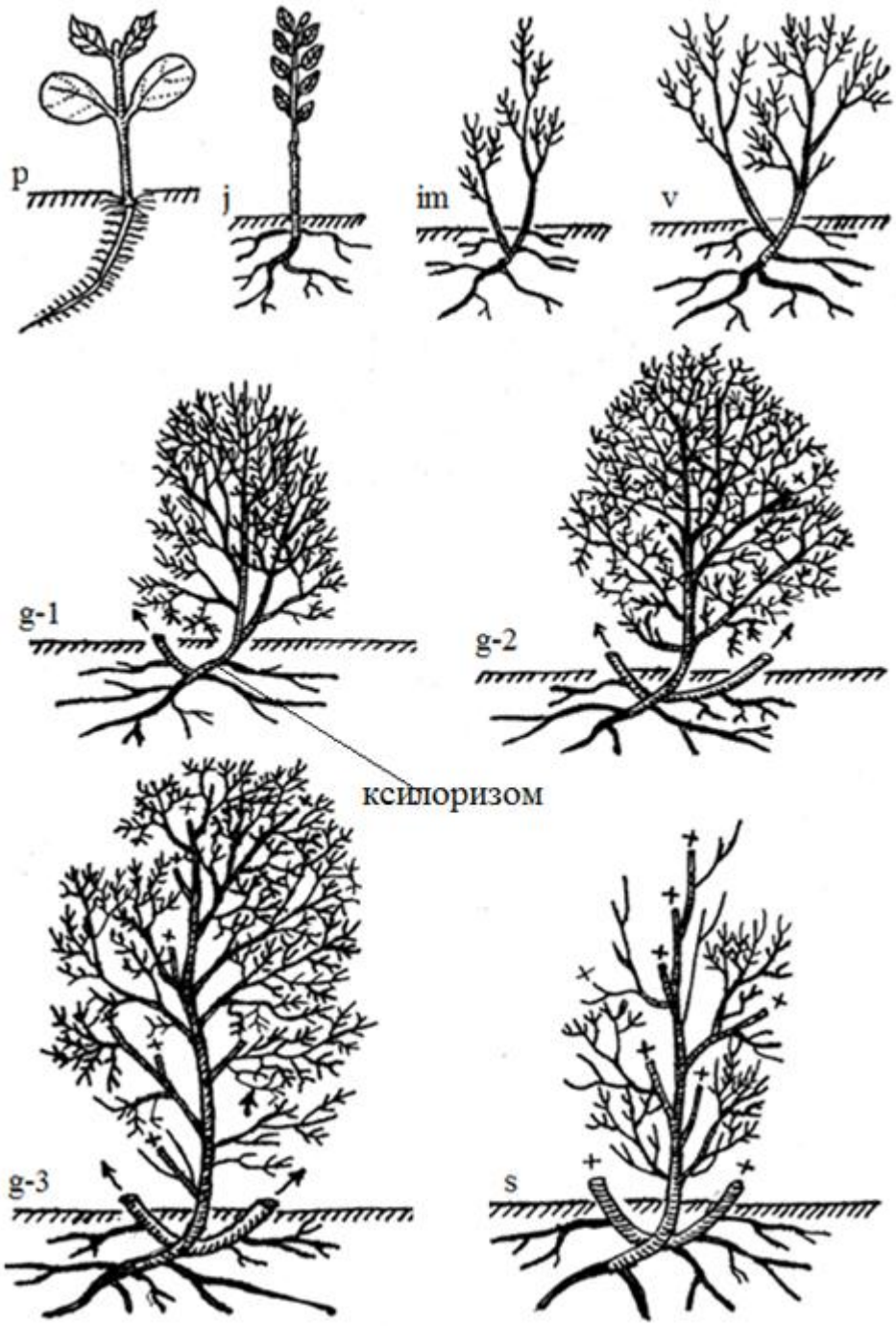


Рисунок 61 - Схема онтогенеза особей *S. starkeana* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник
Условные обозначения: стрелками показаны направления роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Длина листовых пластинок до 4,7 см, ширина до 2,7-2,7 см, у них 8-9 пар боковых жилок. К концу этого состояния часть крупных ветвей и корней прекращает рост и отмирает.



Рисунок 62 - Особь *S. starkeana* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник пониженной жизненности, находящаяся в v-2 онтогенетическом состоянии (высота 2 м 06 см, диаметр ствола 2 см)

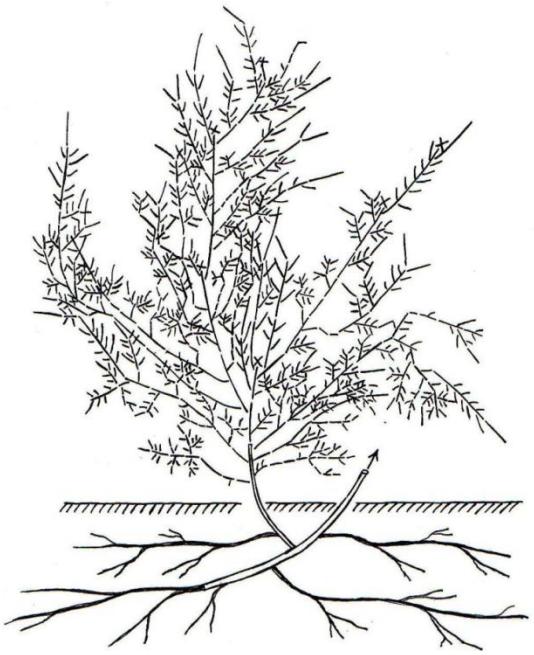


Рисунок 63 - Особь *S. starkeana* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник пониженной жизненности, находящаяся в g-2 онтогенетическом состоянии (высота 2м 50 см, диаметр ствола 2,5 см)

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Кусты состоят из 4 стволиков, их диаметр 4-5,5 см, порядок ветвления побегов 8-9 (табл. 5.15. – в Приложении). К концу этого состояния отмирают побеги последних лет жизни, в

связи с чем порядок ветвления становится меньше (до 5-6-7), диаметр общей кроны кустарника 1,8-3,2 м. Длина листовых пластинок 4,7-4,8 см, ширина 2,5-2,7 см, у них 8-9 пар боковых жилок. Из спящих почек на базальных участках стволиков образуется вторичная крона (рис. 60). В корневой системе выражены процессы отмирания: к концу этого онтогенетического состояния живыми останутся придаточные корни, расположенные на подземных стеблях.

Сенильные особи (s) состоят из остатков отмерших почти до самого основания стволиков и системы слаборазвитых побегов, возникших из спящих почек нижней части растения. Такие особи вырастают до 1,0-1,3 м. Листья по форме напоминают листья имматурных растений: 4,4 см длины и 2,6 см ширины, у них 7-8 пар боковых жилок.

Жизненная форма деревце *S. starkeana*

Такая жизненная форма встречена один раз на склоне оврага в сухом березовом лесу (местообитание № 5) (рис. 64). Это средневозрастная генеративная особь, достигает высоты 2,4 м, ее возраст 20 лет. Диаметр ее стволика 3 см, крона диаметром 1,4 м начинается на высоте 45 см, порядок ветвления побегов в кроне 7-8, длина годичных приростов побегов нарастания 8-15 см. Из спящей почки стволика, расположенной на высоте 0,3 м над землей, развился четырехлетний побег длиной 0,9 м. Листья длиной до 3,3-4,4 см и шириной до 2,1-2,7 см, содержат 7-8 пар боковых жилок. Корневая система поверхностно-стержнево-якорная (по П.К. Красильникову, 1968); радиус до 1,5 м, глубина проникновения до 65 см.

Таким образом, во взрослом состоянии *S. starkeana* представлена следующими жизненными формами: эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный кустарники, деревце, что свидетельствует о поливариантности развития. Начало формирования этих жизненных форм можно наблюдать уже в имматурном и виргинильном состояниях, когда развиваются побеги формирования из спящих почек базальной части стволиков. Причем у особей, относящихся к жизненной форме эпигеогенно-геоксильный кустарник, побеги

формирования надземные, а у особей, относящихся к жизненной форме гипогеогенно-геоксильный кустарник – подземные.

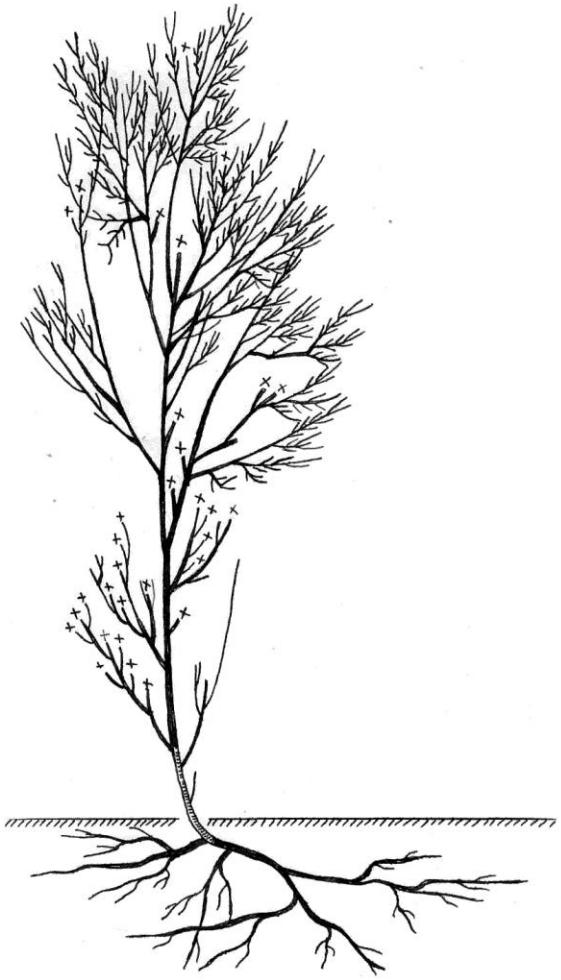


Рисунок 64 - Особь *S. starkeana* жизненной формы деревце

Условные обозначения: показаны крестиками – отмершие побеги

Особи *S. starkeana* разных жизненных форм экологически различны: эпигеогенно-геоксильные кустарники чаще встречаются в хорошо освещенных местообитаниях, по опушкам березовых или сосновых лесов, гипогеогенно-геоксильные кустарники хорошо развиваются в притенении, под пологом деревьев, деревца предпочитают сильное затенение.

5.5. Онтогенез особей *S. myrsinifolia* Salisb. жизненных форм: деревце, аэроксильный кустарник

S. myrsinifolia встречается на окраинах эвтрофных и мезотрофных болот, на разнообразных вторичных послелесных местообитаниях, вырубках, полянах, опушках, вдоль дорог.

Полевой материал был собран в течение 2006-2011 г. в Починковском, Пильнинском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области. Сбор материала проведен: 1) в березовом лесу (окрестности д. Поляна Арзамасского района); 2) по берегам р. Шамка г. Арзамаса; 3) в пойме и по берегам реки Волга (окрестности д. Юркино Лысковского района); 4) в сосновом лесу (окрестности турбазы «Сосновая роща» Арзамасского района); 5) вдоль шоссейной дороги в посадках на д. Меньшиково Арзамасского района.

По литературным данным жизненная форма *S. myrsinifolia* определяется как кустарник до 5 (Скворцов, 1968) или до 5-10 м высотой (Валягина-Малютина, 2004). Нами было установлено, что во взрослом состоянии у *S. myrsinifolia* есть две жизненные формы: деревце до 6 м высотой и аэроксильный кустарник, высотой до 7 м.

Особи *S. myrsinifolia* жизненной формы деревце встречаются на сухих песчаных почвах в сосновых и березовых лесах при наличии верхушечного и бокового затенения (местообитание № 1, 4); особи жизненной формы аэроксильный кустарник встречаются по берегам и в долинах рек, а также по сырым канавам при наличии бокового затенения (местообитания № 2, 3, 5).

Онтогенез особей *S. myrsinifolia*: жизненная форма деревце

Онтогенез *S. myrsinifolia* этой жизненной формы изучен на модельных экземплярах, растущих на сухих песчаных почвах в сосновых и березовых лесах, затенение верхушечное и боковое (местообитание № 1, 4).

В онтогенезе особей данной жизненной формы выделено 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный.

Латентный период. Семена мелкие 1-1,2 мм длиной, число их 12-16, по 6-8 в каждой створке коробочки (Валягина-Малютина, 2004). Семена созревают в конце мая и рассеиваются до середины июня. В опытах по проращиванию семян

на влажной фильтровальной бумаге семена *S. myrsinifolia* проросли в первый день через 12 часов, на второй день всхожесть была равна 60 % .

Проростки (р) появляются в июне, встречаются на свободных от растительности, увлажненных местообитаниях (рис. 65).

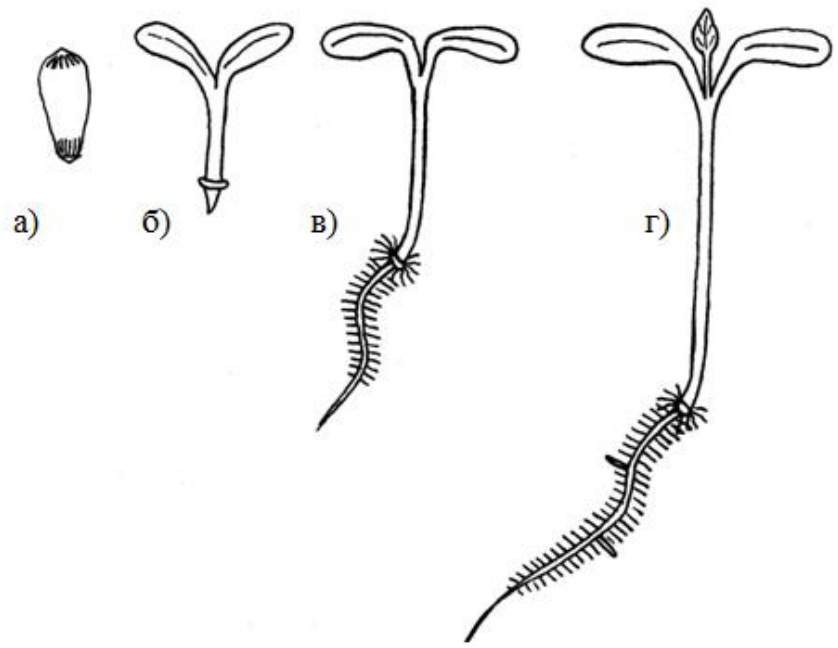


Рисунок 65 - Фазы прорастания семян *S. myrsinifolia* при t=20°С:
а) внешнее строение семени; б) через 24 часа после начала проращивания; в) через 96 часов; г) через 16 суток

После разрыва полупрозрачной семенной кожуры на поверхность выходят семядоли и короткий светло-зеленый гипокотиль. На кончике гипокотиля красноватый валик, в центре которого выступает конус нарастания зародышевого корня. В дальнейшем на валике образуется венчик из тонких волосков, при помощи которых проросток прикрепляется к субстрату (рис. 65). После этого гипокотиль выпрямляется и начинает усиленно расти, через 24 часа от начала проращивания семян он достигает длины 2 мм, а через 120 часов – 4 мм. Главный корень развивается из зародышевого корешка через 48 часов после начала проращивания и через 96 часов по длине равен гипокотилю (4 мм).

Эпикотиль начинает развиваться через 10 суток после начала проращивания (на 11 сутки длина эпикотиля равна 0,75 мм). Боковые корни на главном, а также

придаточные корни на гипокотиле образуются только через 14 суток после начала проращивания. С ростом придаточных корней рост главного в длину приостанавливается. Месячные проростки достигают высоты 2 см, глубина проникновения корневой системы – до 1,5 см. Семядоли овально-округлые до 2,5 мм длиной, с обеих сторон ярко-зеленые и бело-точечные. Выше семядолей появляется гладкий эпикотиль длиной до 2,5мм и первый ювенильный лист длиной до 1,5 мм. Первые листья яйцевидной или овально-удлиненной формы длиной от 3 до 6 мм и до 2,5-3 мм шириной, с двумя зубчиками по краю появляются на 11-16 сутки после начала проращивания. К концу вегетационного периода длина проростка 15 см, у, него развивается до 11 листьев, глубина проникновения корневой системы до 8 см.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Побеги растений не ветвятся, их высота 0,1-0,25 м (рис. 66).

Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, пониженной – симподиально. Листья продолговатые, короткочерешковые, без прилистников; их длина: 3,5-3,8 см ширина: 1,4-1,7 см у них 5-6 пар боковых жилок. Индекс листа 2,5-2,33.

Особи нормальной жизненности пребывают в этом онтогенетическом состоянии до двух лет, достигая при этом высоты 0,15-0,25 м. Длина годичного прироста побега нарастания – 13-18 см. Глубина проникновения корневой системы до 10 см. Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до трех лет, их высота 0,1-0,2 м. Длина годичного прироста побега нарастания 10-15,5 см. Глубина проникновения корневой системы до 8 см (табл. 5.16. – в Приложении).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Имматурные растения начинают ветвиться, у них появляется крона, расположенная на высоте 0,04-0,2 м (рис. 66). У них 1 скелетная ось, порядок ветвления 2-3, общий диаметр кроны не более 0,55 м. Корневая система поверхностная, в ней появляются боковые скелетные и придаточные корни, растущие горизонтально и достигающие длины 50 см. Индекс листа меньше, чем в предыдущем состоянии.

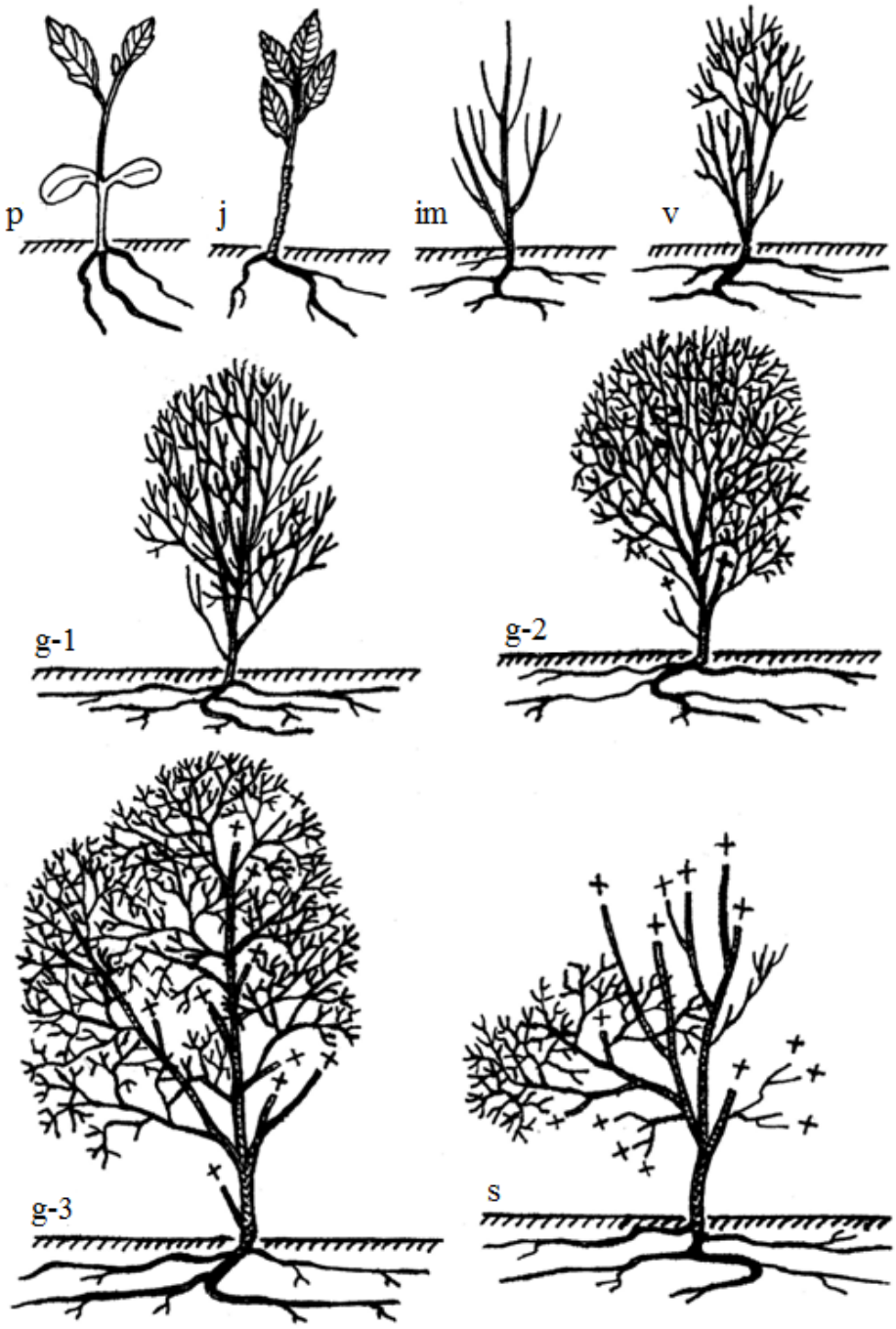


Рисунок 66 - Схема онтогенеза особей *S. myrsinifolia* жизненной формы деревце
Условные обозначения: показаны крестиками – отмершие побеги

Имматурные растения по степени разветвления побегов подразделяются на 2 подгруппы (табл. 5.16. – в Приложении).

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1): возраст 2-5 лет, высота 0,2-0,5 м (табл. 5.8. – в Приложении). Листовые пластинки: длина – 3,8 см, ширина – 1,7-1,9 см, с 7 парами боковых жилок.

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) возраст: 4 -7 лет, высота 0,35-1,2 м. Листовые пластинки: длина 3,6-3,8 см, ширина 1,9 см с 7-8 парами боковых жилок.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Небольшие растения с одной основной скелетной осью, у нее 4-6 порядков ветвления. В этом состоянии усиливается формирование кроны, расположенной на высоте 0,15-0,85 м. Листья округло-яйцевидной формы: длина 5,3-6,0 см и ширина 2,5-3,0 см; 7-8-9 пар боковых жилок. Виргинильные растения по степени разветвления побегов подразделяются на 2 подгруппы (табл. 5.16. – в Приложении). Корневая система остается поверхностной.

Виргинильные растения 1-ой подгруппы (v-1): хорошо выделяется основная скелетная ось, порядок ее ветвления – 4-5. Крона начинается с высоты 0,15-0,35 м. Индекс листовой пластинки уменьшается.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 6 до 8 лет, достигая высоты 1,2-1,6 м; диаметр кроны – 0,5-0,8м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 20-37 см, глубина проникновения корневой системы 25 см (табл. 5.16. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности живут в этом онтогенетическом состоянии с 7 до 9 лет, их высота 0,8-1,3 м, с диаметр кроны – 0,4-0,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания – 16-28,5см, глубина проникновения корневой системы – 20 см.

У виргинильных растений 2-ой подгруппы (v-2) более разветвленная, чем в предшествующем состоянии крона, и более быстрый рост. Значение индекса листа меньше. Длина листовых пластинок до 6 см и ширина 2,5-2,6 см.

В этом состоянии особи нормальной жизненности живут с 8 до 12 лет, их высота 1,5-2,0 м, диаметр кроны до 0,8-1,4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 30-43 см, глубина проникновения корневой системы до 40 см (табл. 5.16. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности живут в этом состоянии с 9 до 14 лет, их высота 1,2-1,7 м, диаметр кроны 0,6-1,3 м. Длина годичных приростов побегов

нарастания увеличивается до 25-40 см, глубина проникновения корневой системы до 30 см (табл. 5.8. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения с диаметром кроны – 0,7-1,6 м, с порядком ветвления 6-7. Крона занимает больше половины высоты стволика (рис. 66). В этом состоянии: начинаются процессы «очищения» нижней части стволика от боковых ветвей; особи впервые цветут и плодоносят. Генеративные побеги располагаются в малом количестве в верхней части кроны. Годичные приросты побегов нарастания становятся меньше, чем у виргинильных растений. У всех модельных особей не выражен главный корень, большое число горизонтально расположенных придаточных корней отходит от подземной части. Индекс листа уменьшается. Длина листовых пластинок: 6,1-6,3 см ширина: 3,1-3,5 см.

В этом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 10 до 18 лет, их высота 2,0-3,5 м, диаметр кроны 1,2-1,6. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 17-28 см, глубина проникновения корневой системы 45 см (табл. 5.16. – в Приложении). Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 11 до 20 лет, их высота 1,6-3,0 м, диаметр кроны 0,7-1,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 12-22 см, глубина проникновения корневой системы 40 см (табл. 5.16. – в Приложении).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Крона таких растений тупо-вершинная широкоовальная; ее диаметр 1,2-2,3 м; порядок ветвления 8-9,число отмерших побегов невелико. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием. Цветение и плодоношение обильное и регулярное. Корневая система сравнительно глубокая. Индекс листа по сравнению с предыдущим состоянием немного увеличивается. Листовые пластинки 4,5 см длиной и 2,1-2,2 см шириной с 9-10 парами боковых жилок.

В этом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 15 до 23 лет, достигая высоты 3,5-5,2 м, диаметр кроны 1,5-2,3 м. Длина годичных приростов

побегов нарастания уменьшается до 15-23 см, глубина проникновения корневой системы 55 см (табл. 5.16. – в Приложении).

Возраст особей пониженной жизненности в этом состоянии – 16-23 лет, высота 3,0-4,6м, диаметр кроны 1,2-2,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания 10-18 см, глубина проникновения корневой системы 50 см.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Крона таких особей раскидистая, ее диаметр 2,0-3,5 м (рис. 66). В этом состоянии в кроне начинают отмирать крупные скелетные ветви, а взамен из спящих почек базальных участков этих ветвей формируется вторичная крона. Плодоношение от обильного до незначительного к концу онтогенетического состояния, годичные приросты в высоту небольших размеров.

К концу этого онтогенетического состояния процессы отмирания могут захватить и корневую систему. По сравнению с другими онтогенетическими состояниями корневая система самая большая по диаметру, но по характеру размещения остается поверхностной. Часть ее крупных скелетных корней отмирает. Индекс листовой пластинки увеличивается. Длина листовых пластинок 4,4-4,7 см, ширина – 2,1-2,2 см , число пар боковых жилок – 8-9.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 22 до 27 лет, достигают высоты 4,5-6,0 м, диаметр крон – 2,3-3,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 8-12 см, глубина проникновения корневой системы 70 см (табл. 5.16. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом состоянии с 22 до 25 лет, их высота 4,0-5,2 м, диаметр крон 2-3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания – 6-9,7 см, глубина проникновения корневой системы 65 см (табл. 5.16. – в Приложении).

Сенильный период (s). У сенильных особей листья полувзрослого типа: длина их 4,4-4,5 см, ширина 2,1-2,2 см, число пар боковых жилок 8. Корневая система почти полностью мертвая. Верхушка стволика усохшая или сломленная, вторичная крона низко расположена. Продолжительность пребывания в этом онтогенетическом состоянии около 3 лет.

Онтогенез особей *S. myrsinifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник

Онтогенез данной жизненной формы (рис. 67) изучен на модельных экземплярах, произрастающих по берегам и в долинах рек, а также по канавам при наличии бокового затенения (местообитания № 2, 3, 5).

В ходе онтогенеза выделены 4 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный.

Первые этапы онтогенеза *S. myrsinifolia* этой жизненной проходят так же, как и у жизненной формы деревце (рис. 67).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Переход в эту группу связан с появлением боковых осей и увеличением порядка ветвления. Основные скелетные оси формируются из спящих почек в базальной части растения, расположенной надземно. На основных скелетных осях 1 порядка в дальнейшем образуются оси 3-4 порядка (из спящих почек, расположенных на базальных частях осей предыдущих порядков). Таким образом, к концу этого онтогенетического состояния особи ивы чернеющей формируют аэроксильный куст.

Переход части почек в спящее состояние у *S. myrsinifolia* данной жизненной формы начинается у проростка, когда спящими остаются почки, находящиеся в пазухах семядольных листьев. У более взрослых растений спящими становятся мелкие почки в пазухах почечных чешуй, а также 1-2 почки в пазухах нижних ассимилирующих листьев. С возрастом спящие почки ветвятся, что ведет к увеличению их числа. Имматурные растения начинают ветвиться, у них формируется крона, на высоте 0,04-0,2 м (табл. 5.17. – в Приложении). У них 2-5 основных скелетных осей (порядок ветвления 2-3), общий диаметр кроны куста – 0,55 м. В корневой системе появляются боковые скелетные и придаточные корни, растущие горизонтально; их длина достигает 50 см. Индекс листовой пластинки уменьшается.

Имматурные растения по интенсивности прироста, числу порядков ветвления, форме листьев, степени сформированности кроны подразделены на две подгруппы.

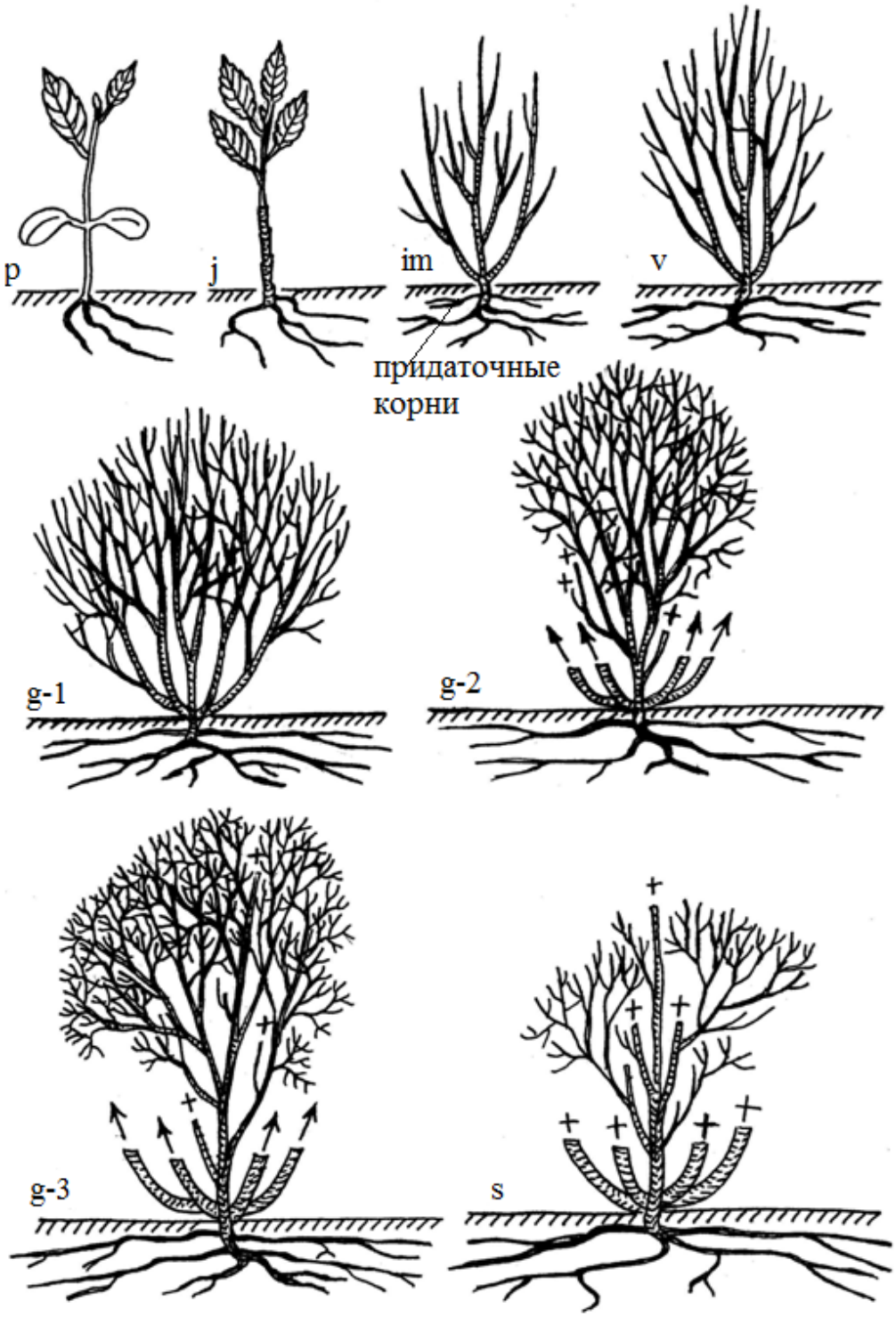


Рисунок 67 - Схема онтогенеза особей *S. myrsinifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Имматурные растения 1-ой подгруппы медленно растут в высоту, мало разветвлены по сравнению с имматурными особями 2-ой подгруппы. Боковые оси 2-го порядка образуются из спящих почек базальной части растения. Индекс

листовой пластинки 2,3-2,0. Листовые пластинки 3,8 см длиной и 1,7-1,9 см шириной с 7 парами боковых жилок.

У растений нормальной жизненности главная ось обгоняет в росте боковые, и крона приобретает к концу этого онтогенетического состояния удлиненно-округлую форму. Растения нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 2 до 4 лет, достигая при этом высоты 0,25-0,5 м и диаметра общей кроны 0,55 м, диаметр крон основных скелетных осей – 0,06-0,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания 15-18 см, корневая система углубляется до 12 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 3 до 5 лет, достигая высоты 0,2-0,35 м. Общая крона таких растений несимметричная, ее диаметр около 0,4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания 13-16,5 см, глубина проникновения корневой системы 8 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) находятся в этом состоянии с 4 до 7 лет, достигая высоты 0,35-1,2 м, 3-4 порядка ветвления Листовые пластинки длиной 3,6-3,8 см, шириной 1,9 см с 7-8 парами боковых жилок. Такие растения имеют сравнительно большие приросты в высоту. Листья по форме приближаются к взрослым: индекс листа меньше (2,0-1,84), чем у растений предшествующих состояний.

Особи нормальной жизненности могут жить в этом состоянии с 4 до 6 лет, их высота 0,5-1,2 м, диаметр общей кроны до 1 м, диаметр крон основных скелетных осей 0,15-0,55 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 17-24 см, глубина проникновения корневой системы 17 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 5 до 7 лет, достигая высоты 0,35-0,85 м. Диаметр общей кроны до 0,8 м при диаметре крон основных скелетных осей 0,1-0,35 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 15-20 см, глубина проникновения корневой системы 15 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v) – небольшие растения с 7-15 основными скелетными осями, имеющими 4-5 порядков ветвления (рис. 67). В этом онтогенетическом состоянии наблюдается еще большее «кущение» за счет формирования основных скелетных осей из спящих почек, расположенных надземно на базальных частях стволиков. В этом онтогенетическом состоянии наблюдается еще большее формирование кроны, расположенной на высоте 0,15-0,85 м. Листья округло-яйцевидной формы: 5,3-6,0 см длиной и 2,5-3,0 см шириной с 7-8-9 парами боковых жилок. Виргинильные растения по степени разветвления побегов подразделяются на 2 подгруппы (табл. 5.17. – в Приложении).

К концу этого онтогенетического состояния основные скелетные оси начинают выравниваться с главной осью: имеют незначительные отличия по высоте и порядку ветвления.

Виргинильные растения по степени разветвления побегов подразделяются на 2 подгруппы (табл. 5.17. – в Приложении). Корневая система поверхностная (по П.К. Красильникову, 1968).

Виргинильные растения 1-ой подгруппы (v-1). Хорошо выделяются 7-10 основных скелетных осей. Кроны каждого стволика начинаются с высоты 0,15-0,35 м. Порядок ветвления основных скелетных осей 3-4-5.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 6 до 8 лет, достигая высоты 1,2-1,6 м, с общим диаметром кроны до 1,5 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,5-0,8 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 20-35 см, глубина проникновения корневой системы 25 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 7 до 9 лет, достигая высоты 0,8-1,3 м, с общим диаметром кроны до 1,2 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,4-0,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 16-25,5 см, глубина проникновения корневой системы 20 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Виргинильные растения 2-ой подгруппы (v-2) имеют более разветвленные основные скелетные оси в количестве 10-15 и быстрее растут в высоту по сравнению с растениями предыдущей возрастной подгруппы. Значение индекса листа увеличивается. Листовые пластинки имеют длину 5,6-6,8 см и ширину 2,6-2,9 см, 9-10 пар боковых жилок.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 8 до 12 лет, достигая высоты 1,0-2,0 м, с общим диаметром кроны до 2,4 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,8-1,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 29-41 см, глубина проникновения корневой системы 30 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 9 до 14 лет, достигая высоты 1,2-1,7 м, с общим диаметром кроны до 1,8 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,6-0,8 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 21-32 см, глубина проникновения корневой системы 25 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения имеют общую крону диаметром до 4 м, состоящую из 15-20 основных скелетных осей. Кроны основных скелетных осей имеют диаметр 0,7-1,5 м, порядок ветвления побегов 5-6. Крона занимает больше половины высоты стволиков (рис. 67). Начинаются процессы «очищения» нижней части стволиков от боковых ветвей. В этом онтогенетическом состоянии особи ивы чернеющей впервые цветут и плодоносят. Генеративные побеги располагаются в малом количестве в верхней части кроны. Годичные приросты побегов нарастания становятся меньше, чем у виргинильных растений. У всех модельных особей не выражен главный корень, большое количество горизонтально расположенных придаточных корней отходит от подземной части. Индекс листа увеличивается. Листовые пластинки 4,5-5,4 см длиной и 2,1-2,2 см шириной.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 10 до 16 лет, достигая высоты 2,0-3,5 м, с общим диаметром кроны до 4 м при диаметре крон основных скелетных осей 0,7-1,5 м. Длина годичных

приростов побегов нарастания уменьшается до 17-28 см, глубина проникновения корневой системы 40 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 11 до 18 лет, достигая высоты 1,6-3,0 м, с общим диаметром кроны до 3,2 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,7-1,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 12-22 см, глубина проникновения корневой системы 35 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения имеют тупо-вершинную широкоовальную общую крону диаметром 5,0 м с небольшим числом отмерших побегов (рис. 67). Количество основных скелетных осей 20-25. Отдельные стволики диаметром крон 1,2-2,0 м, их порядок ветвления побегов 7-8. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается. Цветение и плодоношение обильное и регулярное. Корневая система остается поверхностной.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 15 до 21 лет, достигая высоты 3,5-4,5 м, с общим диаметром кроны до 5,0 м, при диаметре крон основных скелетных осей 1,5-2,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 18-21 см, глубина проникновения корневой системы 45 см (табл. 5.17. – в Приложении).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 14 до 20 лет, достигая высоты 3,0-4,2 м, с общим диаметром кроны до 4,0 м при диаметре крон основных скелетных осей 1,2-1,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 10-16 см, глубина проникновения корневой системы 40 см (табл. 5.9. – в Приложении).

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Особи обладают раскидистой общей кроной диаметром до 6,0 м, состоящей из 10-25 основных скелетных осей (рис. 67). Стволики имеют кроны диаметром 1,5-2,5 м. В кроне идет отмирание крупных скелетных ветвей, взамен из спящих почек базальных участков таких ветвей формируется вторичная крона.

Растения этого онтогенетического состояния обладают плодоношением от обильного до незначительного к концу состояния, малыми годичными приростами в высоту. К концу этого онтогенетического состояния процессы отмирания могут захватывать и корневую систему. Часть ее крупных скелетных корней отмирает. Индекс листа уменьшается. Листовые пластинки длиной 4,5-4,6 см и шириной 2,4-2,5 см с 8-9 парами боковых жилок.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 20 до 25 лет, достигая высоты 4,5-5,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 9-15 см, глубина проникновения корневой системы 60 см.

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 16 до 22 лет, достигая высоты 3,8-4,4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 7-9,5 см, глубина проникновения корневой системы 55 см.

Сенильный период (s). У сенильных особей листья полувзрослого типа: 4,4-4,5 см длиной и 2,1-2,2 см шириной с 8 парами боковых жилок. Корневая система почти полностью мертвая. Несколько стволиков сенильной особи могут полностью усохнуть, а оставшиеся стволики имеют полностью усохшую или сломленную верхушку, низко расположенную часть вторичной кроны. Продолжительность пребывания в этом онтогенетическом состоянии около 3 лет.

Из описанного ранее онтогенеза следует, что аэроксильный кустарник *S. myrsinifolia* представляет собой надземную систему основных скелетных осей с длительностью жизни до 28 лет.

Жизненная форма деревце *S. myrsinifolia* состоит из одной основной скелетной оси с длительностью жизни до 30 лет.

При анализе онтогенеза различных жизненных форм *S. myrsinifolia* видно, что они формируются различно, то есть имеют отличия на качественном уровне.

При сравнении жизненных форм *S. myrsinifolia* между собой можно сделать вывод, что они отличаются не только на качественном, но и на количественном уровне. Чисто внешне это проявляется в количестве основных скелетных осей. У

аэроксильного кустарника *S. myrsinifolia* основных скелетных осей может быть от 15 до 25. Это связано с тем, что в ходе онтогенеза особей данной жизненной формы происходит постепенное образование и смена основных скелетных осей, за счет чего их количество постепенно увеличивается; в то время, как в ходе онтогенетического развития жизненной формы деревце в начале онтогенеза образуется одна основная скелетная ось и дальнейшей смены нескольких порядков скелетных осей, характерных для кустарников, у данной жизненной формы не происходит.

При сравнении таблиц биоморфологических показателей онтогенезов *S. myrsinifolia* разных жизненных форм (табл. 5.16., 5.17. – в Приложении) видно, что все количественные параметры, указанные в них, делятся на две группы: 1) близкие по значениям и 2) отличные. Жизненная форма деревце обладает чуть большим пределом абсолютного возраста (30 лет) основной скелетной оси по сравнению с жизненной формой аэроксильного кустарника (28 лет), в связи с эти она имеет немного большие значения по общей высоте, глубине проникновения корневой системы. Такие показатели, как высота прикрепления кроны, диаметр основных скелетных осей, длина годичных приростов побегов нарастания, имеют очень небольшие отличия в некоторых онтогенетических состояниях, поэтому они относятся к первой группе показателей – близкие по значениям. Общий диаметр кроны у данных жизненных форм *S. myrsinifolia* связан с количеством основных скелетных осей: так как жизненная форма аэроксильный кустарник имеет большее их количество, то именно поэтому она имеет и большее значение по этому параметру.

Таким образом, в онтогенезе *S. myrsinifolia* проявляется поливариантность развития, что приводит к формированию во взрослом состоянии двух жизненных форм: аэроксильного кустарника и деревца.

Онтогенез данных жизненных форм на первых этапах проходит одинаково, различия наступают в имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях. Морфологически аэроксильный куст *S. myrsinifolia* представляет собой от 20 до 25 основных скелетных осей примерно одинакового возраста, причем происходит

постепенное образование и смена основных скелетных осей, за счет чего их количество постепенно увеличивается; в то время, как в ходе онтогенетического развития жизненной формы деревце в начале онтогенеза образуется одна основная скелетная ось и дальнейшей смены нескольких порядков скелетных осей, характерных для кустарников, у данной жизненной формы не происходит.

Выделенные жизненные формы *S. myrsinifolia* имеют определенную экологическую приуроченность. Если жизненная форма аэроксильный кустарник встречается по берегам и долинам рек, а также на достаточно увлажненных вторичных местообитаниях, то жизненная форма деревце встречается на сухих почвах в лесах при наличии верхушечного и бокового затенения.

5.6. Онтогенез особей *S. myrtilloides* L. жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник

По литературным данным жизненная форма *S. myrtilloides* определяется как низкий болотный кустарник высотой до 0,2-0,8 (1,3) м (Валягина-Малютина, 2004), 0,8-1,5 м (Мазуренко, 2008). В ходе наших исследований установлено, что во взрослом состоянии *S. myrtilloides* может иметь жизненную форму низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник высотой до 1 м (рис. 69).

Полевой материал был собран в течение 2009-2011 гг. в Арзамасском районе Нижегородской области по окраинам торфяных, осоковых болот. Материал собран в следующих местообитаниях: 1) на торфяном болоте Светлое (4 км севернее с. Балахониха); 2) на осоковых и торфяных болотах в окрестностях с. Ковакса.

Онтогенез жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник *S. myrtilloides* был изучен на модельных экземплярах, произрастающих на окраинах осоковых и сфагновых болот (на сфагновых и осоковых кочках) при наличии верхнего яруса травяной и древесной растительности. В составе данного фитоценоза произрастают единичные

экземпляры березы белой, сосны обыкновенной, ели европейской, ивы пепельной, ивы ушастой, ивы приземистой, голубики, много осоки, мха сфагнума и клюквы.

В ходе онтогенеза *S. myrtilloides* данной жизненной формы выделены 4 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный.

Латентный период. Плоды – коробочки 5-6 мм длиной, на длинной (1,5-2 мм) ножке, содержат мелкие семена. Семена мелкие, по три в каждой створке, с шелковистым хохолком, без эндосперма, с зародышем, содержащим хлорофилл.

После раскрытия плода коробочки семена легко подхватываются ветром и разносятся на большие расстояния.

Проростки (р) появляются в июне, встречаются на свободных от травянистой и древесной растительности увлажненных местообитаниях (в основном на сфагновых кочках). Прорастание осуществляется по надземному типу. Семядоли широкоэллиптические, 2 мм длиной и до 1,5 мм шириной, ярко-зеленые (рис. 68).

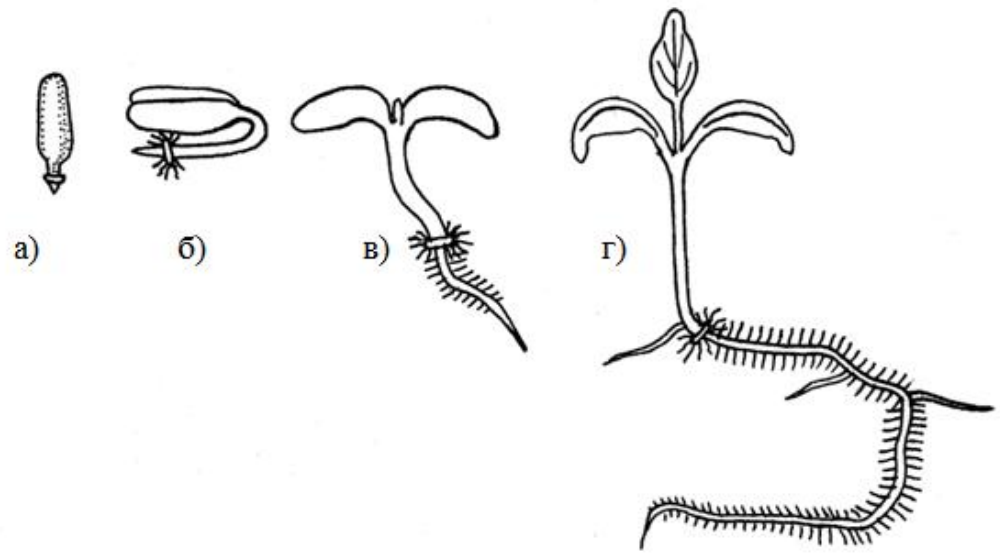


Рисунок 68 - Фазы прорастания семян *S. myrtilloides* при t=20°С:
а) через 9 часов после начала проращивания; б) через 18 часов; в) через 48 часов;
г) через 110 часов

Первые два листочка, как и последующие, – очередные. Первый листочек яйцевидной формы 1,5-2,5 мм длиной и до 2 мм шириной, второй и последующие – немного крупнее. Стебелек красноватого цвета.

В состав корневой системы, помимо главного и боковых, входят придаточные корни, расположенные на гипокотиле. Длительность состояния проростка – 1-2 месяца. К концу вегетационного периода проростки *S. myrtilloides* могут достигать 5-10 см высоты, содержать от 3 до 10 листьев, глубина проникновения корневой системы до 5-5 см, диаметр стебля 1-1,5 мм (табл. 5.18. – в Приложении).

Семядоли – отличительный признак проростков, опадают преимущественно в первый месяц вегетации, но иногда остаются до конца вегетационного сезона. Таким образом, полностью на самостоятельное питание большая часть молодых растений *S. myrtilloides* переходит в первый же год, достигая тем самым ювенильного состояния.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Побеги ювенильных растений не ветвятся (рис. 69). Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, пониженной – симподиально. Листья без прилистников с красными черешками. Пластинка листа овально-удлиненная с острой верхушкой и овальным основанием: 3,5-4 см длиной и 1,1-1,3 см шириной с 7-8 парами боковых жилок. У ювенильных растений хорошо развита система главного корня, который растет вертикально или косо вниз.

Благодаря контрактильной деятельности гипокотиля базальная часть таких растений втягивается в почву, образуя подземное корневище – ксилоризом. В дальнейшем ксилоризом утолщается и на нем формируются придаточные корни. Корневая система становится комбинированной: включает главный, боковые и придаточные корни.

В **имматурном онтогенетическом состоянии (im)** из спящих почек ксилоризома развиваются побеги формирования, дающие начало основным скелетным осям гипогеогенно-геоксильного кустарника, которые в свою очередь также могут ветвиться в своей базальной части. Активность почек вызывает

камбиальную деятельность, с чем связано утолщение ксилоризома в месте отхождения скелетных осей.

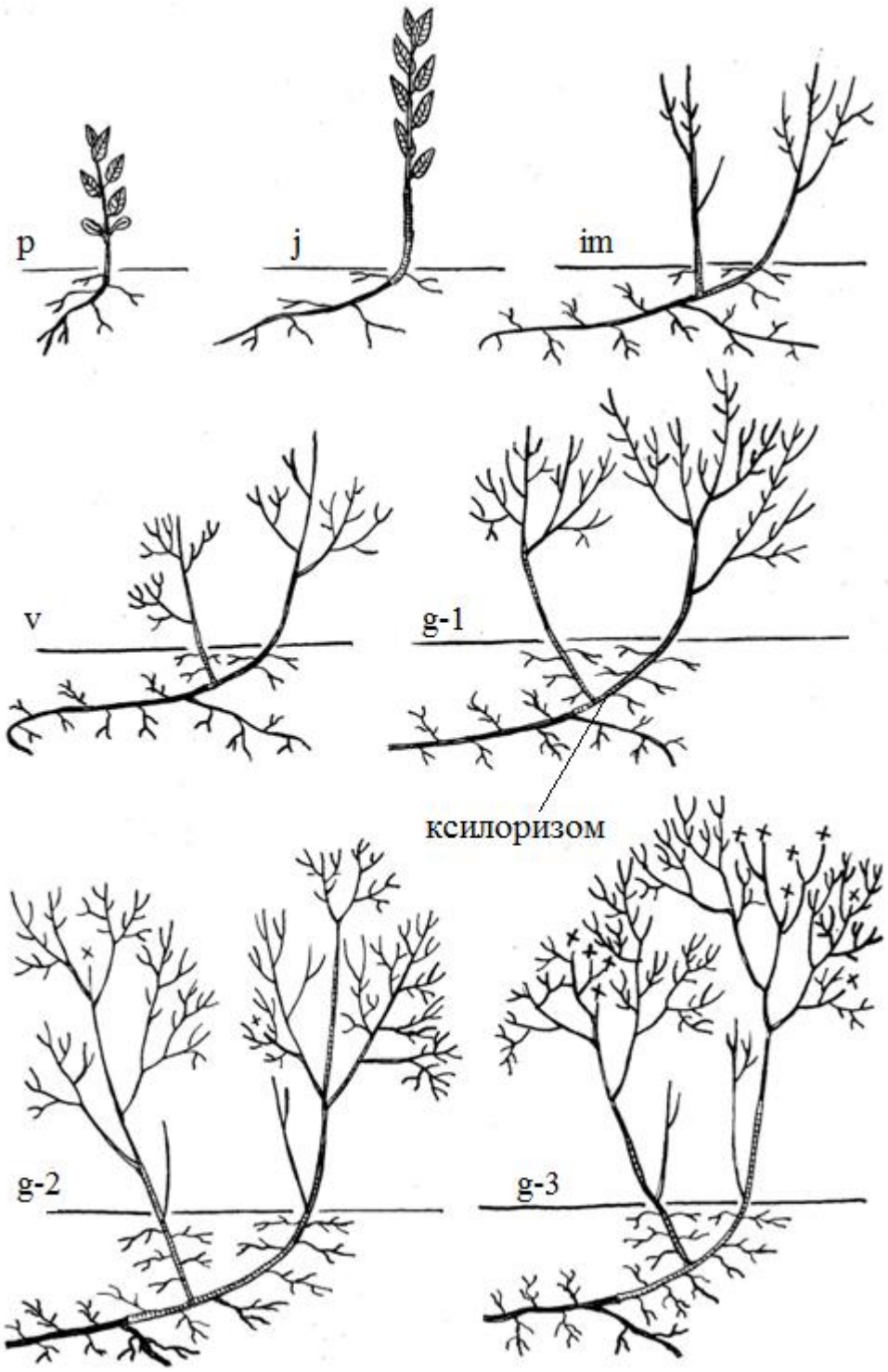


Рисунок 69 - Схема онтоморфогенеза особей *S. myrtilloides* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник
Условные обозначения: показаны крестиками – отмершие побеги

Обычно количество основных скелетных осей, возникших в этом онтогенетическом состоянии, не превышает 2, их диаметр в основании 0,2-0,4 см, общий диаметр куста 0,1-0,3 м. Листовые пластинки становятся мельче: 2,2-2,9 см длиной и 0,9-1,2 см шириной с 7-8 парами боковых жилок. По степени разветвленности имматурные растения подразделяются на 2 подгруппы (табл.5.18., фото 42 – в Приложении).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Растения содержат от 2 до 3 основных скелетных осей (у особей пониженной жизненности 1-2), диаметром стволов 0,3-0,6 см, порядком ветвления побегов 4-5, общий диаметр куста 0,25-0,45 м. В корневой системе выражен главный корень и хорошо выделяются вертикально и горизонтально растущие придаточные корни, расположенные на ксилоризоме. Корневая система поверхностная комбинированная с придаточными корнями на побегах, полностью или частично погружающихся в почву (по П.К. Красильникову, 1968). Листья 1,7-2,3 см длиной и 0,8-1,1 см шириной с 8-9 парами боковых жилок. Виргинильные растения по степени разветвленности и средним значениям длин годичных приростов побегов нарастания подразделяются на 2 подгруппы (табл. 5.18. – в Приложении), (рис. 69).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Куст состоит из 2-3-4 основных скелетных осей (у особей пониженной жизненности – 1-2), диаметром в основании 0,5-0,8 см и порядком ветвления 6, общий диаметр куста 0,3-0,5 м. Цветение и плодоношение необильное и нерегулярное.

В целом, корневая система такого же типа, что и у виргинильных растений, но отличается большим количеством придаточных корней, большей толщиной ксилоризома. Листья 2,0-2,4 см длиной и 1,0-1,2 см шириной с 8-9 парами боковых жилок.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2) – обильно плодоносящие кустарники, имеют от 2 до 4 основных скелетных осей (у особей пониженной жизненности 1-2), диаметром ствола у основания 0,6-0,9см, порядком ветвления побегов 6-7 (рис. 69). Общий диаметр куста 0,45-0,75 м. Листовые пластинки 1,7-2,0 см длиной и 1,1 см шириной с 8-9 парами боковых

жилок. К концу этого онтогенетического состояния часть крупных побеговых систем и скелетных корней отмирает.

Старые генеративные особи (g-3) имеют от 2 до 4 стволиков (у особей пониженной жизненности – 1-2), с диаметром в основании 0,7-0,95 см и порядком ветвления 6-7 (табл. 5.18. – в Приложении). Листовые пластинки 2,6-3,0 см длиной и 1,4-1,6 см шириной с 8-9-10 парами боковых жилок. К концу этого онтогенетического состояния усыхают побеги последних порядков, всвязи с чем порядок ветвления уменьшается до 5-6-7, общий диаметр куста 0,5-0,9 м. Начинается усыхание крупных скелетных ветвей и их верхушек, из спящих почек базальных участков стволиков формируется вторичная крона (рис.69). Процессы отмирания затрагивают и корневую систему.

Сенильные особи (s) *S. myrtilloides* данной жизненной формы представлены остатками отмерших почти до основания стволиков и системой возникших из спящих почек базальной части растения ювенилоподобных, слаборазвитых побегов. Высота их не превышает 0,3-0,5 м. Листья полувзрослого типа.

Таким образом, в ходе онтогенеза у *S. myrtilloides* во взрослом состоянии образуется жизненная форма низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник. Данная жизненная форма образуется в результате развития побегов формирования из подземно расположенных спящих почек ксилоризома (рис. 69). Низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный куст *S. myrtilloides* состоит из небольшого числа основных скелетных осей (до 4) с длительностью жизни до 15 лет, образующих систему придаточных стеблевых корней.

Особи данной жизненной формы наиболее часто произрастают на окраинах осоковых и сфагновых болот, т.е. в местообитаниях с болотистым субстратом, покрытым сфагновыми мхами. В ходе проведенных исследований у *S. myrtilloides* было выделено 2 группы особей по уровню жизненности: 1) особи нормальной жизненности и 2) особи пониженной жизненности. Данные особи могут встречаться в пределах одного растительного сообщества, однако особи

нормальной жизненности тяготеют к более разреженным участкам подобных ценозов, характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон (в основном на свободных от растительности или с редкой растительностью сфагновых кочках), а особи пониженной жизненности встречаются на более затененных участках.

В ходе эволюции, у ив возникли различные приспособления, связанные с освоением экстремальных экологических условий. В частности, у *S. myrtilloides,* как и у большинства болотных видов, приспособления, связанные с погружением в моховую подушку, сопровождаются активным придаточным корнеобразованием и резким сокращением размеров особей. Кроме того онтогенез скелетных осей проходит в сокращенные сроки.

5.7. Онтогенез особей *S. lapponum* L. жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник

S. lapponum растет на эвтрофных и переходных болотах, заболоченных лугах. В Нижегородской области ива лапландская встречается спорадически, небольшими малочисленными группами особей. Численность имеет тенденцию к снижению (Бакка, 2005). В Нижегородской области вид отмечен на территории Лысковского, Тоншаевского, Ветлужского, Шахунского, Краснобаковского, Воскресенского, Семеновского, Борского, Выксунского, Кулебакского, Балахнинского, Володарского, Арзамасского, Воротынского районов (Бакка, 2005). Местообитания ивы лапландской в Нижегородской области охраняются на территории государственного природно-биосферного заповедника «Керженский», Пижемского комплексного заказника, Пустынского охотничьего заказника и 8 государственных памятников природы (болота и озера) (Бакка, 2005).

В Арзамасском районе *S. lapponum* произрастает на болоте Козьем и болоте Мостовом, которые находятся на территории Пустынского заказника. Нами *S. lapponum* обнаружена на болоте около села Пошатово Арзамасского района – это новое местонахождение *S. lapponum,* не указанное ранее в литературных

источниках. Здесь совместно с ивой лапландской произрастают береза бородавчатая, ива пятитычинковая, ива ушастая, ива пепельная, в травянистом ярусе – виды осок, сабельник болотный, шлемник обыкновенный, лапчатка прямостоячая, мох сфагнум.

По литературным данным жизненная форма *S. lapponum* определяется как низкий кустарник, высотой 1-1,5 м (Губанов, 2003; Скворцов, 1968). Нами жизненная форма *S. lapponum* определяется как низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, высотой до 1,5 м, с несколькими скелетными осями (5-7), диаметром стволиков до 2 см (рис. 71). В ходе онтогенеза *S. lapponum* данной жизненной формы выделены четыре возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный.

Латентный период. *S. lapponum* цветет до распускания листьев в мае-июне. Плодоносит в июне-июле. Плод – коробочка тонко-войлочная, 5-8 мм длиной, сидячая. Семена 1-1,3 мм длиной, в числе 12-16, располагаются по 6-8, реже 3-4 в каждой створке (Валягина-Малютина, 2004). В проводимых опытах с проращиванием семян ивы лапландской всхожесть была равна 78,2%.

Проростки (р). При прорастании семян *S. lapponum* через 15 часов начинает расти гипокотиль, через 24 часа он равен по длине семядолям (1,5 мм). Семядоли овальной формы, сверху зеленые, коротко опушенные, снизу зелено-рыжеватые (рис. 70). Через 40 часов после начала проращивания семян начинает расти главный корень, который через 72 часа равен длине семядолей (2 мм). Через 10 суток после начала проращивания, у проростков длина гипокотиля равна длине главного корня (до 4 мм), начинает расти эпикотиль и разворачиваться верхушечная почка.

Через 12 суток после начала проращивания у проростков на главном корне появляются зачатки боковых корней. Первые два листа супротивные, широко эллиптические, до 5 мм длиной и 1,5-2 мм шириной, цельнокрайние, с обеих сторон зеленые, коротко-опушенные. Последующие листья очередные, с заметным опушением, особенно с нижней стороны листа.

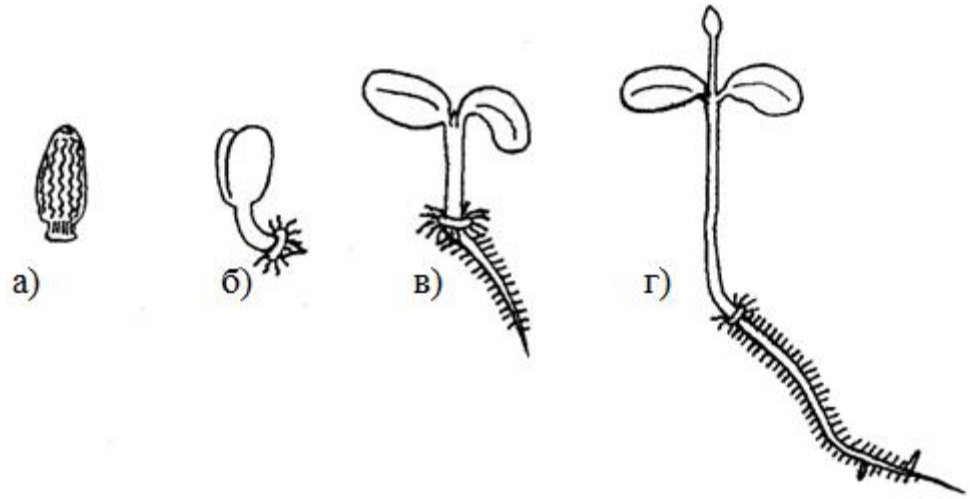


Рисунок 70 - Фазы прорастания семян *S. lapponum* при t=20°С:
а) внешнее строение семени; б) через 18 часов после начала замачивания; в) через 48 часов; г) через 110 часов

Ювенильное онтогенетическое состояние (j) начинается с момента опадения семядолей и длится обычно до 2-4 лет. Ювенильные растения не ветвятся (рис. 71). Листья ювенильного типа, отличающиеся от взрослых размерами и более округлой формой: длина листовых пластинок 4,5-4,7 см, ширина 2,1 см. У ювенильных растений хорошо развита система главного корня, который растет вертикально или косо вниз. Благодаря контрактильной деятельности гипокотиля базальная часть таких растений втягивается в почву. Погружение сопровождается полеганием гипокотиля и приростов первых лет. На образовавшемся ксилоризоме формируются придаточные корни. Корневая система становится комбинированной: включает главный, боковые и придаточные корни. Глубина ее проникновения в почву небольшая (до 10 см) (табл. 5.19. – в Приложении).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Растения имеют сравнительно небольшие размеры (0,15-0,65 м) и небольшой порядок ветвления (2-4). В этой возрастной группе из спящих почек ксилоризома развиваются побеги, дающие начало основным скелетным осям гипогеогенно-геоксильного кустарника, которые, в свою очередь, (в имматурном и виргинильном онтогенетическом состояниях) также могут ветвиться в своей базальной части.

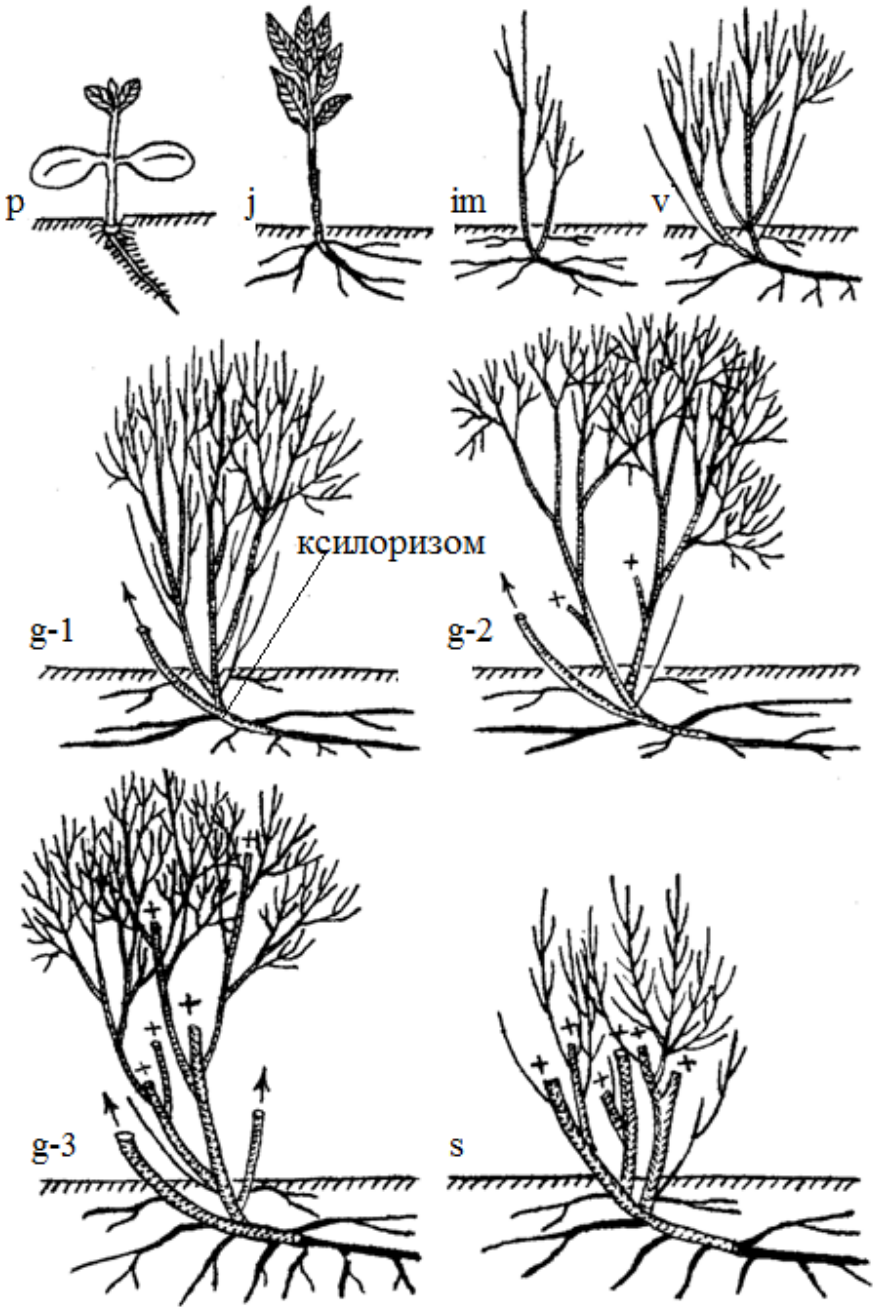


Рисунок 71 - Схема онтоморфогенеза особей *S. lapponum* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

На подземно расположенных участках, образовавшихся таким образом, побегов к концу этого онтогенетического состояния развиваются придаточные корни. Обычно число осей, возникших в этом онтогенетическом состоянии, не превышает 2, их диаметр в основании 0,2-0,5 см. По степени разветвленности

имматурные растения подразделяются на две подгруппы (табл. 5.19. – в Приложении).

Имматурные растения 1-ой подгруппы (im-1) – небольшие мало-ветвящиеся растения, имеющие 2-3 порядка ветвления (рис. 71), с листьями полувзрослого типа, овально-удлиненной формы. Среднее значение индекса листовой пластинки –2,65. В корневой системе боковые и придаточные корни, как правило, по размерам уступают главному. Растения *S. lapponum* нормальной жизненности находятся в этой возрастной подгруппе с 2 до 4 лет, достигая высоты до 0,35 м (рис. 70). Листья длиной 4,7-5,0 см и шириной 2,1-2,2 см. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 12-16 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы увеличиваются (табл. 5.19. – в Приложении). Растения пониженной жизненности имеют меньшие значения по всем показателям.

Имматурные растения 2-ой подгруппы (im-2) имеют 3-4 порядка ветвления. В корневой системе усиливается рост боковых и придаточных корней. К концу этого возрастного состояния увеличивается средняя длина годичных побегов побега нарастания. По сравнению с предыдущей возрастной подгруппой среднее значение индекса листа не изменяется (табл.5.19. – в Приложении). Корневая система поверхностная комбинированная с придаточными корнями на побегах, полностью или частично погружающихся в почву (по П.К. Красильникову, 1968).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Растения имеют листья взрослого типа, широколанцетовидной или продолговатой формы. Среднее значение индекса листа (2,86) увеличивается. В этом онтогенетическом состоянии кусты ивы лапландской состоят из 2-4 основных скелетных осей, ветвление которых достигает 4-6 порядков. Диаметр осей у основания 0,3-1,0 см. В корневой системе выражен главный корень, а также хорошо выделяются вертикально и горизонтально растущие придаточные корни, расположенные на подземных частях скелетных осей и ксилоризоме. Виргинильные растения по степени

разветвленности и средним значениям длин годичных приростов побега нарастания подразделяются на 2 подгруппы (табл. 5.19. – в Приложении).

Виргинильные растения 1-ой подруппы (v-1) имеют 4-5 порядков ветвления, сравнительно большие приросты в высоту. Диаметр стволиков у основания увеличивается до 0,3-0,7 см. Листья увеличиваются в размерах: длиной 4,7-5,9 см и шириной 1,6-2,1 см.

Особи нормальной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе с 5 до 7 лет. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 20-25 см. Увеличивается так же и глубина проникновения и радиус корневой системы (табл. 5.19. – в Приложении).

Виргинильные растения 2-ой подгруппы (v-2) имеют основные скелетные оси диаметром у основания 0,4-1,0 см, с порядком ветвления 4-5. Среднее значение индекса листовой пластинки не изменяется. Особи нормальной жизненности могут находиться в этой возрастной подгруппе до 8 лет, достигая высоты до 1,1 м (рис. 72).

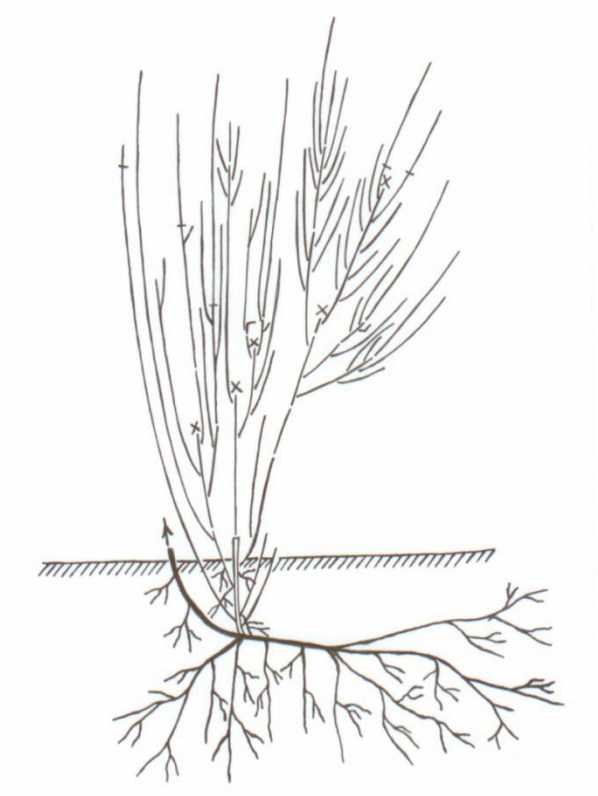


Рисунок 72 - Особь *S. lapponum* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в v-2 онтогенетическом состоянии

Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 24,5-33,5 см. Глубина проникновения и радиус корневой системы также увеличиваются (табл. 5.19. – в Приложении). Особи пониженной жизненности отличаются меньшими показателями по всем параметрам.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения имеют 2-6 основных скелетных оси, диаметром в основании 0,7-1,4 см с порядком ветвления 6 (рис. 71). Среднее значение индекса листовой пластинки (3,18) по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием немного увеличивается. В этом онтогенетическом состоянии наиболее интенсивно идут процессы роста. Цветение и плодоношение нерегулярное. В целом, корневая система такого же типа, что и виргинильных растений, но отличается большим количеством придаточных корней, большей толщиной ксилоризома.

Особи нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии до 10 лет, достигая высоты при этом 1,35 м. Листья почти прежних размеров, обратноланцетовидные: длиной 4,7-6,2 см и шириной 1,6-1,8 см. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 19-26 см (табл. 5.19. – в Приложении). Особи пониженной жизненности отличаются меньшими показателями по всем параметрам.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Обильно плодоносящие кустарники, с хорошо сформированной тупо-вершинной кроной, сравнительно небольшими приростами в высоту (рис. 71). Среднее значение индекса листа (3,57) увеличивается, листовые пластинки длиной 6,2-6,3 см шириной 1,7-1,8 см с 9-10 парами боковых жилок. Диаметр осей у основания увеличивается до 0,9-1,8 см, порядок ветвления побегов 6-7. Средневозрастные генеративные кусты ивы лапландской характеризуются максимальным плодоношением. К концу этого онтогенетического состояния часть крупных скелетных корней отмирает.

Особи нормальной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до 12 лет, достигая высоты до 1,5 м. Длина годичных приростов

побегов нарастания уменьшается до 13-19 см. Растения пониженной жизненности имеют меньшие значения по всем показателям (табл. 5.19. – в Приложении).

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения обладают 2-4 основными скелетными осями с порядком ветвления 6-7. Диаметр стволиков у основания максимальный и составляет 1,3-2,2 см. Среднее значение индекса листовой пластинки (3,7) увеличивается, листья приобретают более удлиненную форму. Начинается усыхание крупных скелетных ветвей и верхушек. Процессы отмирания затрагивают и корневую систему, к концу этого онтогенетического состояния живыми остаются только придаточные корни, расположенные на ксилоризомах. В этом онтогенетическом состоянии особи *S. lapponum* характеризуются максимальными размерами (табл. 5.19. – в Приложении).

Сенильный период (s). Нами была обнаружена и исследована в природе только одна сенильная особь *S. lapponum* данной жизненной формы. Расщепления на сенильные партикулы у нее не наблюдалось. Данная особь представлена остатками отмерших почти до основания стволиков и системой возникших из спящих почек базальной части растения ювенилоподобных слаборазвитых побегов. Высота их не превышает 0,5 м. Листья овальной формы, полувзрослого типа: 5,2 см длиной и 2,1 см шириной.

Таким образом, в ходе онтогенеза у *S. lapponum*, как и у *S. myrtilloides*, во взрослом состоянии образуется жизненная форма низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник. Данная жизненная форма образуется в результате развития стволиков (основных скелетных осей) из подземно расположенных спящих почек ксилоризома (рис.71). Низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный куст *S. lapponum* состоит из небольшого числа основных скелетных осей (до 4) с длительностью жизни до 13 лет, образующих систему придаточных стеблеродных корней.

Особи данной жизненной формы наиболее часто произрастают на окраинах осоковых и сфагновых болот, т.е. в местообитаниях, покрытых сфагновыми мхами. В ходе проведенных исследований у *S. lapponum* было выделено 2 группы особей

по уровню жизненности: 1) особи нормальной жизненности и 2) особи пониженной жизненности. Данные особи могут встречаться в пределах одного растительного сообщества, однако особи нормальной жизненности тяготеют к более разреженным участкам подобных ценозов, характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон (в основном на свободных от растительности или с редкой растительностью сфагновых кочках), а особи пониженной жизненности встречаются на более затененных участках.

Таким образом, у особей неаллювиальных видов ив во взрослом состоянии формируется 9 жизненных форм, в том числе включая 3 жизненные формы у изученных ранее *S. caprea и S. pentandra*: 1 – одноствольное дерево, 2 – мало- и многоствольные деревья аэроксильного происхождения, 3 – мало- и многоствольные деревья геоксильного происхождения, 4 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 5 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 6 – деревце, 7 – аэроксильный кустарник, 8 – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, 9 – полуводный длинноксилоризомный стланик. Две последние жизненные формы не встречаются у аллювиальных видов ив. Две жизненные формы – аэроксильное дерево-куст и полуводный длинноксилоризомный стланик, выделенные у неаллювиальных видов описаны впервые (Недосеко, 1993 а, 2011 г, 2014 а, 2015 а).

5.8. Обзор онтогенезов различных жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*

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

Всего описано 39 вариантов онтогенеза, приводящие к формированию 11 жизненных форм (табл. 8, рис. 73).

Таблица 8 - Жизненные формы бореальных видов ив

Жизненные Формы / Виды ив	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
S.alba	+	+	+	+							
S.euxina	+	+	+	+							
S.caprea	+	+	+								
S.pentandra	+	+	+								
S.aurita					+		+	+			
S.starkeana					+		+	+			
S.myrsinifolia					+	+					
S.acutifolia					+	+					+
S.triandra						+	+	+			+
S.viminalis						+					+
S.gmelinii	+					+					
S.vinogradovii						+	+				
S.cinerea							+	+		+	
S.rosmarinifolia							+	+			
S.lapponum									+		
S.myrtilloides									+		
Число видов	5	4	4	2	4	6	6	5	2	1	3
%	11,9	9,5	9,5	4,8	9,5	14,3	14,3	11,9	4,8	2,4	7,1

Примечание: 1– одноствольное дерево, 2 – мало- и многоствольное аэроксильное дерево, 3 – мало- и многоствольное геоксильное дерево, 4 – факультативный стланик, 5 – деревце, 6 – аэроксильный кустарник, 7 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 8 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 9 – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, 10 – полуводный длинноксилоризомный стланик, 11 – стланик

У всех изученных видов выявлена размерная поливариантность, которая выражается в изменении размеров и жизненного состояния (нормальный и пониженный уровень жизненности) особи в пределах одного онтогенетического состояния. Особи нормальной жизненности характеризуются более мощными побеговой и корневой системами; они определяют положение вида в фитоценозе и обеспечивают самоподдержание популяции. Особи пониженной жизненности в каждом онтогенетическом состоянии составляют определенный резерв и служат для удержания территории.

Таким образом, наличие особей с двумя уровнями жизненности (нормальным и пониженным) – важнейший механизм адаптации в популяциях ив. Выявленные типы поливариантности развития обусловлены различными фитоценотическими условиями произрастания растений разнообразных жизненных форм.

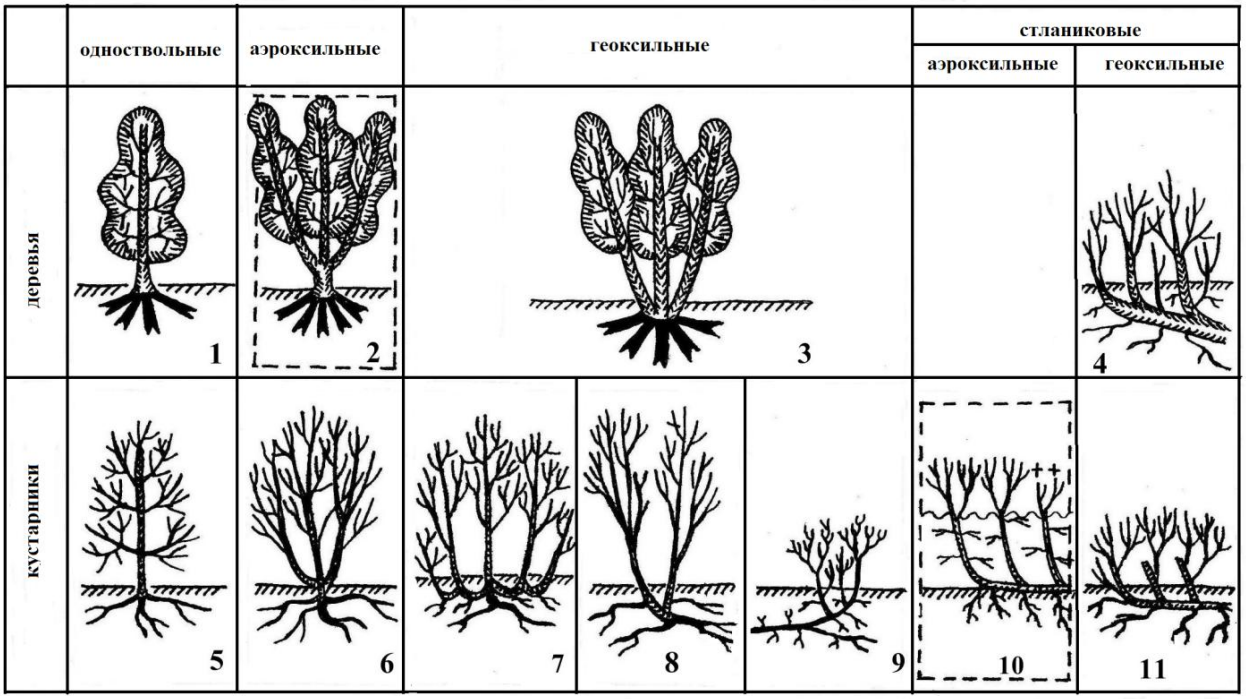


Рисунок 73 - Жизненные формы деревьев и кустарников бореальных видов ив: 1 – одноствольное дерево; 2 – мало- и многоствольное дерево аэроксильного происхождения; 3 – мало- и многоствольное дерево геоксильного происхождения; 4 – факультативный стланик; 5 – деревце; 6 – аэроксильный кустарник; 7 – эпигеогенно-геоксильный 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)

Всего выделено 11 жизненных форм (рис. 73, табл.8), относящихся к двум крупным типам: деревья (*S. alba, S.euxina, S. caprea, S. pentandra)* и кустарники (*S. cinerea, S. aurita, S. starkeana, S. myrsinifolia, S. rosmarinifolia, S. triandra, S. acutifolia, S. viminalis, S. gmelinii., S. vinogradovii, S. myrtilloides, S. lapponum*). Для некоторых видов деревьев (*S. alba, S. euxina*) и кустарников (*S. acutifolia, S. triandra, S. cinerea, S. viminalis*) описаны также и стланиковые жизненные формы.

Анализ жизненных форм бореальных видов ив позволяет выделить параллельные ряды изменчивости жизненных форм в понимании И.Г. Серебрякова (1962): они содержат одноствольные формы – мало- и многоствольные аэроксильные – мало- и многоствольные геоксильные – стланиковые формы роста (рис.73).

У бореальных видов ив наиболее распространены жизненные формы аэроксильный, эпигеогенно-геоксильный кустарники (по 14,3 %), гипогеогенно-геоксильный кустарник и одноствольное дерево (по 11,9 %). Реже встречаются жизненные формы полуводный длинноксилоризомный стланик (2,4 %), факультативный стланик и низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник (по 4,8 %). Всего среди деревьев встречается 35,7 % различных жизненных форм, а у кустарников – 64,3 %.

Онтогенез жизненной формы **одноствольное дерево** описан у особей *S. alba, S. euxina, S. caprea, S. pentandra,* которые встречаются вдали от речных пойм, на более сухих почвах, при наличии верхушечного и бокового затенения. Эти условия не являются оптимальными для ив, поэтому в связи с недостатком света и влажности у них не может сформироваться больше одной скелетной оси. Высота деревьев от 17,5-18 м (*S. caprea, S. pentandra*) до 22,5-25,5 м (*S. alba, S. euxina*), продолжительность жизни от 80 (*S. euxina*) до 100 лет (*S. caprea, S. pentandra, S. alba*).

Онтогенез жизненной формы **мало- или многоствольное дерево аэроксильного происхождения** изучен у *S. alba, S. euxina, S. caprea, S. pentandra*. Особи данной жизненной формы у *S. caprea, S. pentandra* встречаются на более открытых участках (опушках, вырубках, насыпях), характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон (Недосеко, 1993 а, б, в, 1994). *S. alba, S. euxina* встречаются на открытых сухих участках пойм рек, по берегам водоемов. Эта жизненная форма формируется на ранних этапах онтогенеза (im, v) в результате образования новых скелетных осей из надземно расположенных спящих почек. По сравнению с одноствольными деревьями у аэроксильных деревьев меньше высота и продолжительность жизни основных скелетных осей.

Онтогенез жизненной формы **мало- или многоствольное дерево геоксильного происхождения** изучен у *S. alba*, *S. euxina, S. caprea*, *S. pentandra*. Особи данной жизненной формы *S. caprea, S. pentandra* встречаются в пределах одного растительного сообщества, что и жизненные формы аэроксильных деревьев (на опушках, вырубках, насыпях), однако тяготеют к более сомкнутым участкам подобных ценозов, характеризующихся значительно большей сомкнутостью крон. Геоксильные деревья *S. alba*, *S. euxina* встречаются в тех же местообитаниях, что и аэроксильные деревья (поймы рек, берега водоемов), но преимущественно на более влажных участках подобных ценозов. Данная жизненная форма формируется на ранних этапах онтогенеза (im, v) в результате образования новых скелетных осей из подземнорасположенных спящих почек. По сравнению с одноствольными деревьями у геоксильных деревьев меньше высота и продолжительность жизни стволов.

Онтогенез жизненной формы **факультативный стланик** изучен у аллювиальных видов *S. alba, S. euxina*, произрастающих на прирусловых валах крупных рек. Особи испытывают ежегодное затопление полыми водами, поэтому все побеги формирования (будущие скелетные оси) ежегодно несколько полегают в направлении тока воды, заносятся песком и укореняются. На время паводка скелетные оси затопляются водой до уровня 1,5 м, поэтому на них образуются придаточные корни, которые, как и остатки растительности, приносимые паводком, можно видеть на стволах и летом. На границе отхождения боковых ветвей (скелетных осей) от погребенного в песке ствола развиваются длинные придаточные корни, расходящиеся в разные стороны (до 2,5 м) и закрепляющиеся в подвижном субстрате. Продолжительность жизни основных скелетных осей небольшая – до 30 лет, они достигают диаметра ствола до 25 см. При отмирании скелетных осей на их базальных участках (на границе грунта и выхода стволиков) из спящих почек развиваются новые побеги формирования, образующие новые скелетные оси.

Онтогенез жизненной формы **деревце** описан у *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. myrsinifolia*, *S. acutifolia*. Особи неаллювиальных видов (*S. aurita*, *S. starkeana*, *S.*

myrsinifolia) встречаются на сухих почвах в лесах при наличии затенения; особи аллювиального вида *S. acutifolia* встречаются на разнообразных субстратах (глинистых, щебнистых), чаще всего в пределах населенных пунктов около домов. Биолого-морфологически жизненная форма деревце состоит из одной основной скелетной оси с длительностью жизни до 20 лет (*S. aurita, S. starkeana*) – 30 лет (*S. myrsinifolia*) и достигает высоты 1,5 м (*S. aurita*), 2,4 м (*S. starkeana*) или 6,0 м (*S. myrsinifolia*). Недостаток освещения и сухость субстрата – экологические факторы, которые не дают возможности особям данной жизненной формы сформировать более одного стволика.

Онтогенез жизненной формы **аэроксильный кустарник** изучен у особей *S. myrsinifolia, S. triandra, S. acutifolia, S. viminalis, S. gmelinii, S. vinogradovii,* которые встречаются на возвышенных участках пойм рек, на более сухих участках при наличии бокового и верхушечного затенения. Жизненная форма аэроксильного кустарника формируется на ранних этапах онтогенеза (имматурное, виргинильное онтогенетическое состояние) в результате образования новых стволиков из надземно расположенных спящих почек. По сравнению с аэроксильными деревьями у аэроксильных кустарников меньше общая высота и продолжительность жизни основных скелетных осей. Морфологически аэроксильный куст представляет собой систему сменяющих друг друга скелетных осей (до 80) с длительностью жизни от 25-27 лет (*S. myrsinifolia, S. triandra, S. vinogradovii*) до 30-33 лет (*S. acutifolia, S. viminalis, S. gmelinii*) лет и высотой от 5 м (*S. triandra, S. myrsinifolia*), 7,0 м (*S. viminalis, S. gmelinii*), 8,0 м (*S. vinogradovii*), 10 м (*S. acutifolia*).

Онтогенез жизненной формы **эпигеогенно-геоксильный кустарник** (рис. 73) изучен у особей *S. cinerea, S. rosmarinifolia, S. aurita, S. starkeana, S. triandra, S. vinogradovii*, которые произрастают на достаточно увлажненных вторичных местообитаниях на разнообразном субстрате: на открытых участках заболоченных или заливных лугов, на опушках лесов при отсутствии верхнего яруса растительности. Морфологически эпигеогенно-геоксильный кустарник представляет собой надземнообразующуюся систему основных скелетных осей,

которые впоследствии втягиваются в почву, образуя каждый раз свою систему придаточных стеблевых корней. Длительность жизни до 20-25 лет (*S. aurita, S. rosmarinifolia, S. starkeana*), 27-30 лет (*S. cinerea, S. triandra, S. vinogradovii*), высота 2,5-3,4 м (*S. aurita, S. rosmarinifolia, S. starkeana*), 5,0-6,5 м (*S. cinerea, S. triandra, S. vinogradovii*).

Онтогенез жизненной формы **гипогеогенно-геоксильный кустарник описан** у *S. cinerea, S. rosmarinifolia, S. aurita, S. starkeana, S. triandra*. Особи данной жизненной формы произрастают по песчаным берегам рек на хорошо аэрируемых субстратах (*S. cinerea, S. triandra*), по опушкам лесов при наличии верхнего и бокового яруса растительности (*S. rosmarinifolia, S. aurita, S. starkeana*). Морфологически гипогеогенно-геоксильный куст представляет собой небольшое число подземно-образующихся основных скелетных осей примерно одинакового возраста, у которых не происходит смены их нескольких порядков, что, видимо, связано с недостатком света. Скелетные оси достигают высоты от 3,2-4,0 м (*S. aurita, S. rosmarinifolia, S. starkeana*), 5,5 м (*S. cinerea*) до 8,5 м (*S. triandra*) с длительностью жизни 25-28 лет (*S. aurita, S. rosmarinifolia, S. starkeana*) или 35 лет (*S. cinerea, S. triandra*).

Онтогенез жизненной формы **низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник** описан у особей *S. lapponum, S. myrtilloides*, которые произрастают на окраинах осоковых и сфагновых болот при наличии верхнего яруса травяной и древесной растительности. Морфологически низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный куст представляет собой небольшое число основных скелетных осей примерно одинакового возраста, которые образуются на подземном ксилоризоме. Скелетные оси достигают высоты от 1,0-1,7 м, длительность их жизни 13-15 лет.

Онтогенез жизненной формы **полуводный длинноксилоризомный стланик** изучен у особей ивы пепельной, базальная часть которых постоянно растет в воде, на глубине до 1 м, на небольшом расстоянии от берега (2-7 м). У растений этой жизненной формы длинный ксилоризом расположен на дне водоема, его укоренение происходит с помощью придаточных корней, длина

которых доходит до 30-45 см. От ксилоризома отходят стволики, продолжительность онтогенеза которых до 15 лет, вырастающие до 2 м.

Онтогенез особей жизненной формы **стланик** описан у аллювиальных видов кустарников *S. acutifolia*, *S. triandra*, *S. viminalis*. Эта жизненная форма развивается под влиянием весенних полых вод в условиях прирусловых валов крупных рек. Образующаяся в начале онтогенеза основная скелетная ось полегает по направлению тока воды, а в последующие годы становится погребенной наносным аллювием. От этой погребенной части развиваются недолгоживущие скелетные оси небольшого диаметра и высоты. От погребенной части отходят придаточные корни, часть которых играет удерживающую роль в подвижном субстрате (их длина до 4 м, они направлены в разные стороны).

Выделенные жизненные формы бореальных видов ив обусловлены эколого-биологическими и морфологическими особенностями: 1) большим светолюбием, которое способствует формированию исходных аллювиальных видов около русла рек; 2) полеганием стволиков под напором паводковой воды, которое способствует выживаемости побеговой системы; 3) саблевидным изгибанием базальных частей стволиков, которое способствует дальнейшему укоренению и пространственному закреплению территории; 4) активным придаточным корнеобразованием на нижней части стволиков и ксилоризомах.

Таким образом, анализ онтогенезов бореальных видов ив показал, что:

У исследованных видов ив в зависимости от эколого-ценотических условий произрастания формируется 11 жизненных форм. Выделенные жизненные формы относятся к деревьям (*S. alba*, *S. euxina*, *S. caprea*, *S. pentandra*) и кустарникам (*S. cinerea*, *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. acutifolia*, *S. gmelinii*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*, *S. lapponum*, S. *myrtilloides*). Для некоторых видов деревьев (*S. alba*, *S. euxina*) и кустарников (*S. triandra*, *S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. viminalis*) описаны также и жизненные формы стлаников. У бореальных видов ив наиболее часто образуются жизненные формы эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный и аэроксильный кустарник.

Популяции всех изученных видов ив полиморфны по жизненным формам. Среди изученных видов наибольшую лабильность проявляют некоторые аллювиальные виды, а наименьшую – неаллювиальные. Проведенные исследования доказывают, что именно разнообразные условия существования и обусловливают наличие вариантов онтогенетического развития деревьев и кустарников и приводят к формированию разнообразных жизненных форм у одного и того же вида.

Анализ литературы и собственные исследования позволили выделить параллельные ряды изменчивости у древесных жизненных форм. Изученные ряды жизненных форм кустарников и деревьев содержат: одноствольные формы – мало- и многоствольные формы аэроксильного и геоксильного происхождения – стланиковые формы роста. В стланиковых жизненных формах описано недостающее звено – полуводный длинноксилоризомный стланик.

Данное исследование детализирует представление о многообразии жизненных форм деревьев и кустарников в целом и еще больше сглаживает разницу между кустарниками и деревьями в традиционном представлении. Главными отличиями деревьев от кустарников у исследованных видов ив выступают: 1) высота и 2) возраст скелетных осей жизненных форм. В то же время смена стволиков в ходе онтогенетического развития не всегда может быть признаком отличия кустарников, так как у жизненной формы деревце и гипогеогенно-геоксильного кустарника подобной смены стволиков в ходе онтогенеза не бывает.

ГЛАВА VI. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ

6.1. Классификация побегов и побеговых систем *S. alba и S. euxina*

Вегетативные побеги и побеговые системы

Как показано в главе методика, в основе классификации побегов и побеговых систем кроны видов ив использованы три признака: 1) длина междоузлий, составляющих побег, 2) возраст побега, 3) наличие ветвления (Бобровская, Бобровский, 1991). С учетом трех названных признаков расчетное число возможных вариантов побегов и побеговых систем – 12 (табл. 3. – в главе 3).

Классификация побегов и побеговых систем кроны *S. alba и S.euxina* проведена для древесных (одно-, мало- и многоствольные деревья) и стланиковой жизненных форм.

В целом, у жизненных форм одно-, мало- и многоствольных деревьев *S. alba и S. euxina* выделено 8 основных вариантов побегов (табл. 9):

1 – однолетние неветвящиеся короткие,

2 – однолетние неветвящиеся средней длины,

3 – однолетние ветвящиеся средней длины,

4 – многолетние неветвящиеся средней длины,

5 – многолетние ветвящиеся средней длины,

6 – однолетние неветвящиеся длинные,

7 – однолетние ветвящиеся длинные,

8 – многолетние ветвящиеся длинные.

У особей *S. alba и S. euxina* жизненной формы факультативный стланик во взрослом состоянии в кроне выделено только 5 основных вариантов побегов (табл. 9) за счет отсутствия однолетних ветвящихся побегов средней длины и длинных побегов, а также многолетних неветвящихся побегов средней длины.

При сравнении побегов *S. alba и S. euxina* и побегов изученных ранее *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* (Недосеко, 1993) следует, что для них характерно

наличие всех трех типов побегов: коротких, средней длины, длинных (табл. 9). Каждое онтогенетическое состояние у *S. alba и S. euxina* характеризуется определенным набором побегов кроны. В ходе онтогенеза (до молодого генеративного онтогенетического состояния включительно) происходит постепенное усложнение и разнообразие структуры кроны за счет появления все новых вариантов побегов и их систем (табл. 10).

Таблица 9 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) у ранее изученных ив (*S. pentandra, S. caprea, S. cinerea*) в сравнении с *S. alba и S. euxina* различных жизненных форм

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. alba и *S. euxina* (Ж.Ф. дерево)	+	Очень редок	Очень редок		+	+	+	+	+	+		+
S. alba и *S. euxina* (Ж.Ф. стланик)	+				+			+	+			+
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

Небольшое число вариантов побегов кроны свойственно ювенильным и имматурным, а максимальное число – молодым и средневозрастным генеративным особям. В кроне изученных видов в наибольшем числе встречаются побеги средней длины, которые характерны почти для всех онтогенетических

состояний (табл. 10). Впервые длинные побеги у *S. alba и S. euxina* появляются в виргинильном состоянии (жизненные формы одно-, мало- и многоствольное дерево) или в молодом генеративном состоянии (жизненная форма стланик) (табл. 10). Очень редко в кроне развиваются однолетние ветвящиеся и многолетние неветвящиеся короткие побеги (табл. 9).

Таблица 10 - Варианты побегов кроны различных жизненных форм *S. alba и S. euxina* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онтогенетическое состояние	1	2	3	4	5	6	7	8
Ж.Ф. одно-, мало- и многоствольные деревья								
j		+		+				
im-1	+	+	+		+			
im-2	+	+	+		+			
v-1	+	+			+			
v-2	+	+		+	+	+	+	
g-1	+	+	редко	+	+	+	+	+
g-2	+	+	редко	+	+	+	редко	+
Ж.Ф. факультативный стланик								
j		+		+				
im-1	+	+		+	+			
im-2	+	+		+	+			
v-1	+	+		+	+			
v-2	+	+		+	+			
g-1	+	+		+	+	+		
g-2	+	+		+	+			+

На скелетной оси (стволе) генеративных особей мы выделяем 3 части (зоны): 1) верхняя часть, находящаяся в наилучших световых условиях; 2) средняя часть, уровень освещенности в этой зоне достаточный для поддержания нормального роста; 3) нижняя часть, уровень освещенности минимальный, что определяет заторможенность ростовых процессов. У растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния более детально исследован качественный и количественный состав побегов по частям кроны. Для этого были

подробно зарисованы и исследованы модельные ветки кроны, в частности, верхней, средней и нижней ее части (рис. 74, 75).

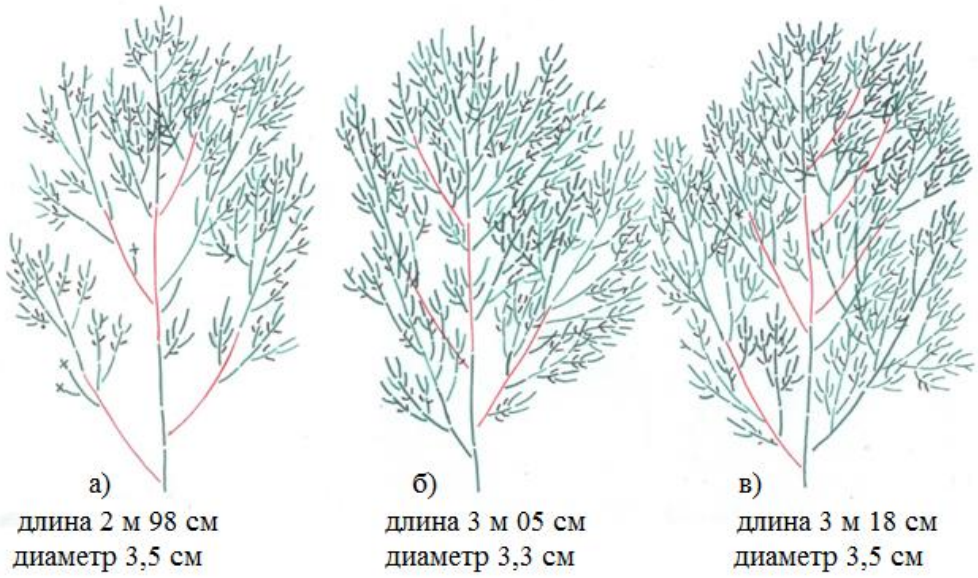


Рисунок 74 - Схема строения нижней (а), срединной (б) и верхней (в) модельных веток *S. alba* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

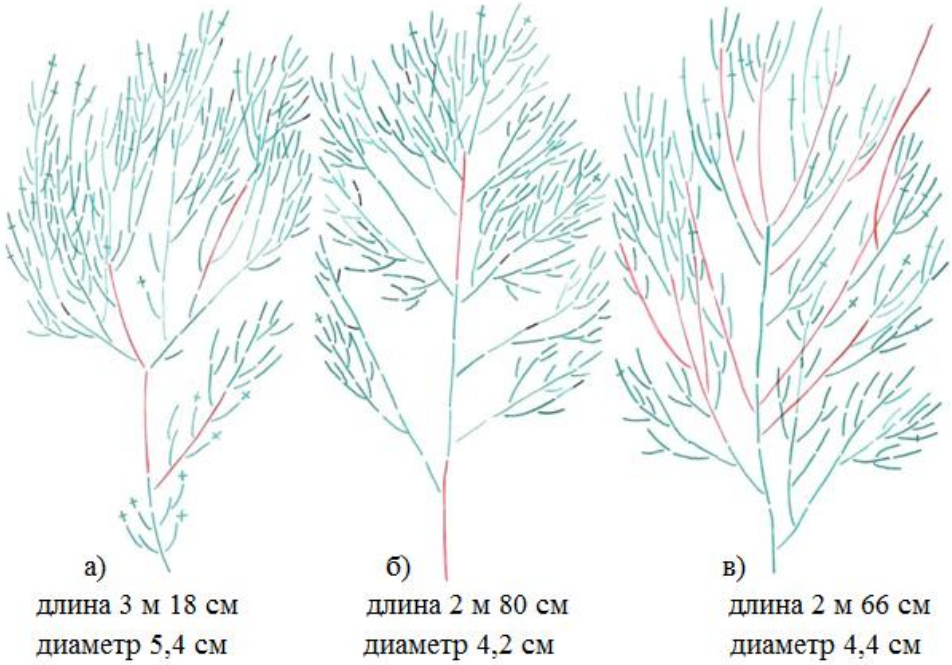


Рисунок 75 - Схема строения нижней (а), срединной (б) и верхней (в) модельных веток *S. euxina* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

У каждой модельной ветки был подсчитан количественный состав различных вариантов побегов и побеговых систем (табл. 11). У *S. alba и S. euxina* в средневозрастном генеративном состоянии максимальное число коротких и многолетних неветвящихся побегов средней длины (1, 4) находятся в нижней части кроны, а наименьшее – в верхней части (табл. 11). Наибольшее число однолетних неветвящихся побегов средней длины и многолетних длинных ветвящихся (2, 8) расположены в верхней и средней частях кроны, а наименьшее – в нижней части кроны.

Таблица 11 - Качественный и количественный состав вариантов побегов в различных частях кроны *S. alba и S. euxina* (жизненная форма одно-, мало- и многоствольное дерево в средневозрастном генеративном состоянии)

Вариант побега / Вид	1	2	3	4	5	6	7	8
Верхняя модельная ветка								
S. alba	19	283	1	26	113	3	2	12
% соотношение	4,14	61,65	0,22	5,66	24,63	0,65	0,43	2,61
S. euxina	-	101	19	8	37	4		12
% соотношение		55,82	10,49	4,41	20,44	2,22		6,62
Срединная модельная ветка								
S. alba	19	237	2	45	109	-	-	10
% соотношение	4,51	56,17	0,47	10,66	25,82			2,37
S. euxina	6	146	4	18	81			2
% соотношение	2,33	56,81	1,56	7	31,52			0,78
Нижняя модельная ветка								
S. alba	30	196	-	54	126	-	-	8
% соотношение	7,24	47,33		13,04	30,46			1,93
S. euxina	5	95	39	27	73	1		4
% соотношение	2,08	38,93	15,98	11,06	29,91	0,41		1,63
Среднее значение % *S. alba*	5,31	55,05	0,23	9,78	26,97	0,22	0,14	2,3
Среднее значение % *S. euxina*	1,47	50,52	9,34	7,49	27,3	0,87		3,01

Во всех частях крон *S. alba и S. euxina* преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (2, 5). Однолетние неветвящиеся и ветвящиеся длинные побеги (6, 7) в этом онтогенетическом состоянии встречаются очень редко и только в верхней части кроны.

В целом, в средневозрастном генеративном состоянии у *S. alba и S. euxina* в составе разных частей кроны больше всего побегов средней длины: у *S. alba* – 92 %, а у *S. euxina* – 94,6 % (табл. 11).

Генеративные побеги

S. alba и S. euxina цветут в апреле-мае одновременно с распусканием листьев (фото 43, 44, 45, 46 – в Приложении). Генеративные побеги этих видов правильнее называть вегетативно-генеративными, так как они содержат почечные чешуи, катафиллы и листья срединной формации на удлиненной нижней (олиственной) части и завершаются соцветием.

Вегетативно-генеративные побеги *S. alba и S. euxina* опадают в два этапа: вначале отчленяется и опадает соцветие, а позднее (осенью) – нижняя олиственная часть. Поэтому на двулетних побегах *S. alba и S. euxina* все лето до осени можно видеть оставшуюся нижнюю олиственную часть – укороченную часть вегетативно-генеративных побегов (длиной до 1,5-2 см с 3-4 листочками). Таких генеративных укороченных однолетних побегов в кроне достаточно много, например, на нижней модельной ветке *S. alba* из 650 различных типов побегов – 128 (19,6%) генеративные укороченные (по длине побега).

В районах исследований мы встречали особи *S. euxina* с силлептическими генеративными побегами (июнь), а также с пролептическими генеративными побегами (сентябрь) (фото 47 – в Приложении). Силлептические генеративные побеги достигают длины 1-2,2-2,4-3,0 см, содержат укороченную нижнюю часть (длиной 1-3 мм) с 1-3 мелкими опушенными листочками, длиной 0,7 мм и шириной 0,2 мм (рис. 76). Пролептические побеги *S. euxina* также содержат укороченную олиственную нижнюю часть.

Наличие в кроне *S. alba и S. euxina* нижних олиственных частей вегетативно-генеративных побегов (укороченных однолетних генеративных побегов), а также наличие у *S. euxina* силлептических и пролептических генеративных побегов, дает основание дополнить классификацию побегов этих видов данными вариантами.

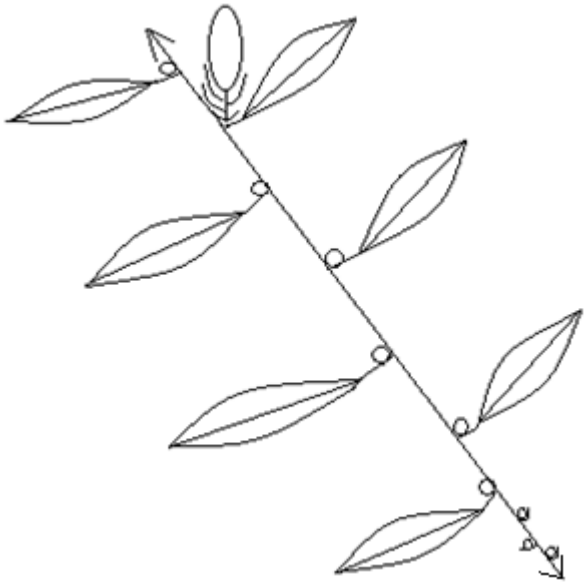
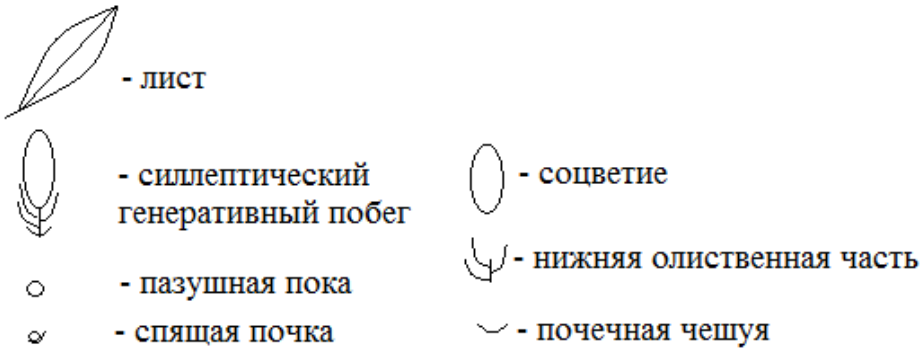


Рисунок 76 - Силлептический вегетативно-генеративный побег *S. euxina* с олиственной укороченной нижней частью, развивающийся на годичном побеге, продолжающем свой рост
Условные обозначения:



Таким образом, у особей *S. alba и S. euxina* различных жизненных форм в кронах развиваются вегетативные побеги трех типов: короткие, средней длины и длинные, причем наибольшую роль в организации крон играют побеги средней длины. У особей жизненных форм одно-, мало- и многоствольных деревьев выделено и описано 8 основных вариантов вегетативных побегов, а у особей жизненной формы факультативный стланик – 5 вариантов. Кроме вегетативных побегов в кронах *S. alba и S. euxina* развиваются вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени. Помимо вегетативно-генеративных побегов регулярного возобновления у *S. euxina* встречаются еще и силлептические генеративные

побеги с олиственной укороченной нижней частью и пролептические генеративные побеги.

6.2. Классификация побегов и побеговых систем *S. vinogradovii*

Полевой материал собран в течение 2006-2011 г. в Арзамасском районе Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) на возвышенном берегу пруда д. Поляна Арзамасского района; 2) на обочине дороги (окрестности д. Марьевка Арзамасского района).

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем кроны *S. vinogradovii* была разработана в результате исследований жизненной формы аэроксильный кустарник.

С учетом трех используемых в нашей классификации признаков возможное число вариантов побегов и побеговых систем составило 12 (табл. 12). При детальном изучении кроны *S. vinogradovii* выяснилось, что у этого вида 3 варианта отсутствуют или очень редки, но есть 9 основных вариантов побегов (табл. 12):

1 – однолетние неветвящиеся короткие,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины,

8 – однолетние неветвящиеся длинные,

9 – многолетние ветвящиеся длинные.

Для изученных ранее *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* (Недосеко, 1993) и *S. vinogradovii* характерно наличие всех трех типов побегов: коротких, средней длины, длинных, но в каждом из них есть различия. В частности, у ивы

Виноградова, в отличие от изученных ранее видов ив, в кроне есть многолетние неветвящиеся и ветвящиеся короткие побеги (варианты 2, 3) и отсутствуют или очень редки однолетние ветвящиеся длинные побеги (Недосеко, 1993; Недосеко, Трифонова, 2008).

Таблица 12 - Варианты побегов (теоретически возможных и реально встречающихся) *S. vinogradovii, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. vinogradovii	+	Очень редок	+	+	+	+	+	+	+	Очень редок		+
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

В ходе онтогенеза (от проростка до молодого генеративного состояния включительно) постепенно усложняется и становится более разнообразной структуры кроны из-за образования все новых вариантов побегов и систем (табл. 13). У ювенильных и имматурных особей в кроне минимальное число вариантов побегов и побеговых систем, а у молодых и средневозрастных особей генеративного состояния – максимальное. Наиболее часто в составе кроны встречаются побеги средней длины и короткие, которые характерны почти для всех онтогенетических состояний (табл. 13). Начиная с виргинильного состояния, в кроне *S. vinogradovii* появляются длинные побеги. Редко в кроне *S. vinogradovii* развиваются однолетние ветвящиеся короткие и длинные побеги (табл. 12).

Таблица 13 - Варианты побегов кроны *S. vinogradovii* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онтоген. состояние	1	2	3	4	5	6	7	8	9
j				+		+			
im-1	+			+		+			
im-2	+		+	+		+	+		
v-1	+		+	+	+	+	+		
v-2	+	+	+	+	+	+	+	+	
g-1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+	редко	+

У средневозрастных генеративных растений детально исследован качественный и количественный состав побегов по частям кроны (рис. 77).

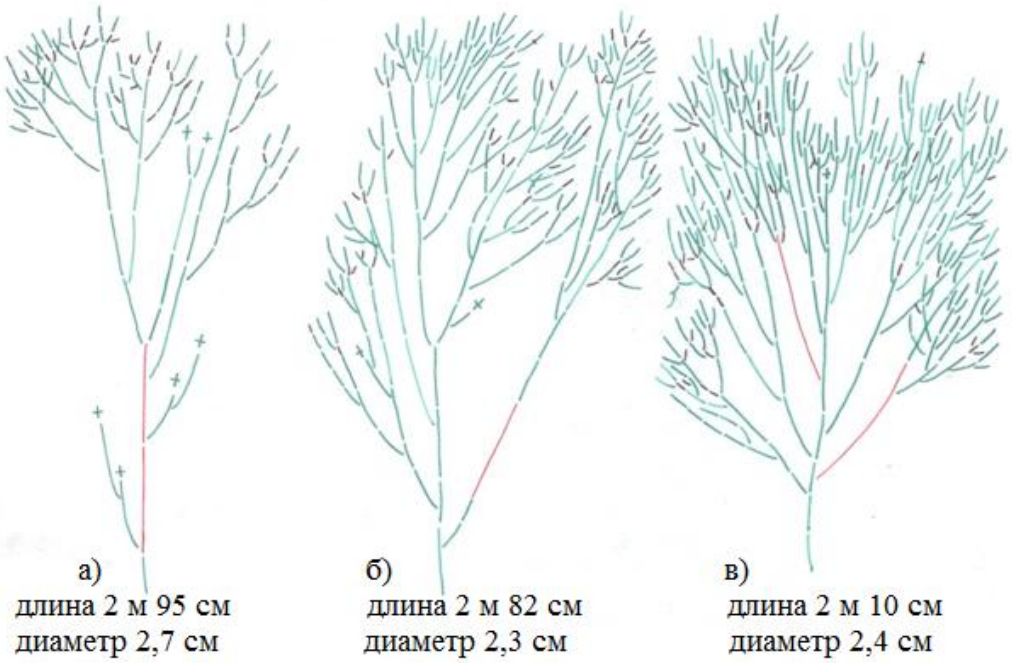


Рисунок 77 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. vinogradovii* (жизненная форма аэроксильный кустарник) в средневозрастном генеративном состоянии
Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

В кроне средневозрастных генеративных особей *S. vinogradovii* (жизненная форма аэроксильный кустарник), преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (варианты 4, 7 в табл. 13).

Таблица 14 - Качественный и количественный состав вариантов побегов *S. vinogradovii* в различных частях кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Верхняя модельная ветка	17	14	15	151	8	37	94	+	2
% соотношение	5,03	4,15	4,44	44,67	2,36	10,94	27,82		0,59
Срединная модельная ветка	26	4	10	92	5	52	65	+	1
% соотношение	10,19	1,57	3,93	36,07	1,97	20,39	25,49	+	0,39
Нижняя модельная ветка	9	8	10	36	-	30	30	+	2
% соотношение	7,2	6,4	8	28,8	-	24	24	+	1,6
% соотношение (среднее значение)	7,47	4,04	5,46	36,52	1,44	18,44	25,77	+	0,86

Детальный анализ распределения вариантов побегов по частям кроны показал, что в нижней части кроны преобладают однолетние неветвящиеся, многолетние ветвящиеся и неветвящиеся побеги средней длины (4, 6, 7), их общее содержание – 76,8 %, содержание коротких побегов составляет 21,6 %.

В срединной части кроны преобладают однолетние неветвящиеся, многолетние ветвящиеся и неветвящиеся побеги средней длины (4, 6, 7) – всего 81,91 %, доля коротких побегов – 15,7 %, т.е. по сравнению с нижней частью кроны их содержание уменьшается на 5,9 %, а содержание побегов средней длины увеличивается на 7 %. В верхней части кроны больше всего однолетних неветвящихся и многолетних ветвящихся побегов средней длины – 85,5 %, содержание коротких вариантов побегов – 13,6 % (табл. 14).

В целом, на качественном и количественном уровне в построении различных частей кроны *S. vinogradovii* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии наибольшую роль играют побеги средней длины – более 80 %, а наименьшую роль – длинные побеги (менее 1 %), содержание коротких – 17 % (табл. 14).

Генеративные побеги

S. vinogradovii цветет одновременно с распусканием листьев в мае (фото 48, 49 – в Приложении).

Тычиночные сережки опадают сразу после цветения, а пестичные – после созревания семян. Сережки *S. vinogradovii* опадают обычно вместе со своей короткой нижней частью и катафиллами, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега. Поэтому генеративных однолетних побегов, сохраняющихся до осени, у *S. vinogradovii* нет.

В районах исследований мы встречали особи *S. vinogradovii* с силлептическими генеративными побегами (июнь), обусловливающими вторичное цветение (фото 50 – в Приложении). Силлептические генеративные побеги достигают длины до 1,5-2,5 см, у них укороченная олиственная нижняя часть с 2 листочками длиной 7 мм и шириной 2,5 мм. Нами были исследованы 55 однолетних ветвящихся побегов ивы Виноградова, содержащих силлептические побеги: 46 побегов средней длины и 9 коротких. Оказалось, что из 9 коротких побегов только 1 содержал генеративный силлептический побег. Из 46 побегов средней длины 30 побегов содержали генеративные силлептические побеги, а 15 побегов – вегетативные силлептические побеги (однолетние ветвящиеся) (фото 51 – в Приложении).

Наличие в кроне *S. vinogradovii* силлептических генеративных побегов, дает основание дополнить классификацию побегов ивы Виноградова данным вариантом (рис. 76).

Таким образом, в кроне *S. vinogradovii* выделены 9 вариантов вегетативных побегов и 2 варианта генеративных (генеративные побеги регулярного возобновления и силлептические).

По сравнению с *S. alba и S. euxina* в кроне *S. vinogradovii* развиваются еще два варианта коротких побегов (многолетние ветвящиеся и неветвящиеся) и не развиваются однолетние неветвящиеся длинные побеги.

В целом в составе различных частей кроны *S. vinogradovii* в средневозрастном генеративном состоянии преобладают побеги средней длины – 82,2 %, реже встречаются – короткие 16,9 % и длинные 0,9 % побеги.

6.3. Классификация побегов и побеговых систем *S. gmelinii*

Полевой материал собран в течение 2008-2011 г. в Починковском, Пильнинском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) в пойме р. Уста Уренского района, 2) в пойме р. Волга Лысковского района; 3) по берегам р. Уста Уренского района, 4) в долине р. Алатырь Починковского района; 5) в пойме р. Шамка г. Арзамаса; 6) на опушке соснового леса близ реки Теша Арзамасского района (окрестности турбазы «Сосновая роща»).

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем *S. gmelinii* разработана на примере особей жизненной формы аэроксильный кустарник.

В кроне *S. gmelinii* выделены и описаны 10 вариантов побегов и побеговых систем (табл. 15):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – однолетние ветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины,

8 – однолетние неветвящиеся длинные побеги,

9 – многолетние неветвящиеся длинные побеги,

10 – многолетние ветвящиеся длинные побеги.

Таблица 15 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. gmelinii, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. gmelinii	+	+	Очень редок	+	+	+	+	+	+	Очень редок	+	+
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

У *S. gmelinii* и изученных ранее *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. pentandra* (Недосеко, 1993) в кроне присутствуют все три типа побегов: короткие, средней длины, длинные, но в каждом из этих типов имеются различия. У *S. gmelinii* в кроне есть однолетние и многолетние ветвящиеся короткие побеги (2, 3), многолетние неветвящиеся длинные побеги (9) и отсутствуют или очень редки однолетние ветвящиеся длинные побеги.

В течение онтогенетического развития (до молодого генеративного состояния включительно) происходит постепенное усложнение структуры кроны за счет образования в ней новых вариантов побегов и побеговых систем (табл. 16).

Минимальное число вариантов побегов свойственно для особей ювенильного и имматурного онтогенетических состояний, а максимальное число вариантов побегов – для взрослого вегетативного, молодого и средневозрастного генеративного состояний (табл.16). Впервые длинные побеги появляются у *S.*

gmelinii очень рано – уже в имматурном состоянии (табл. 16). У растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния более детально исследован качественный и количественный состав побегов по частям кроны (рис. 78).

Таблица 16 - Варианты побегов кроны *S. gmelinii* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онтогенетическое состояние	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
j				+						
im-1				+			+	+		
im-2	+			+	+		+	+		+
v-1	+	+		+	+		+	+		+
v-2	+	+	+	+	+	+	+	+		+
g-1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

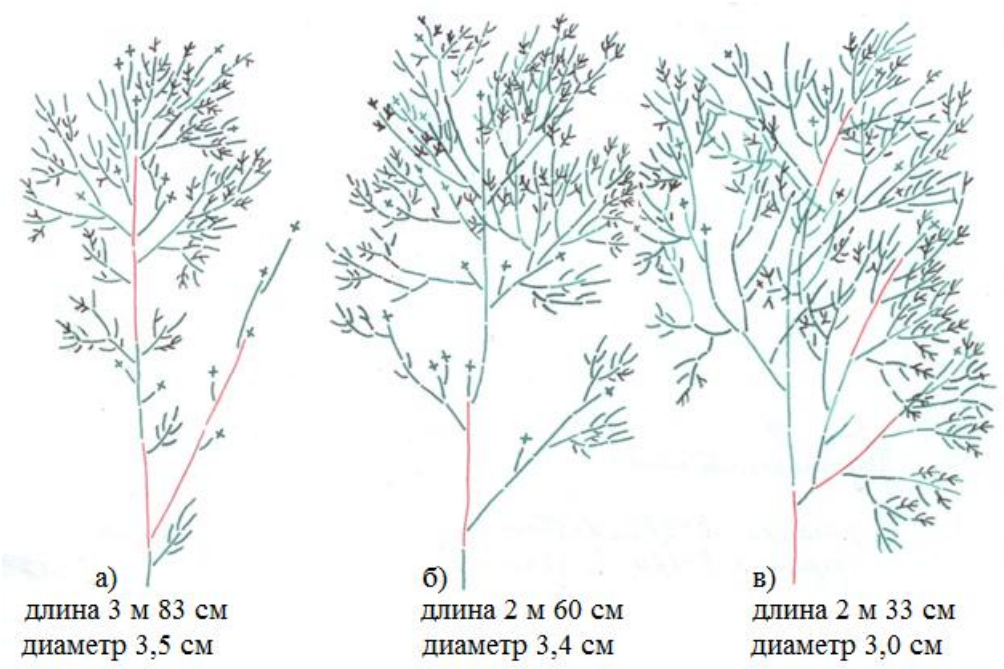


Рисунок 78 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней(в) модельных веток *S. gmelinii* (жизненная форма – аэроксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Наибольшее число однолетних неветвящихся и ветвящихся, многолетних ветвящихся коротких (1, 2, 3) и многолетних неветвящихся и ветвящихся длинных побегов (9, 10) находится в средней и нижней частях кроны. Наибольшее число всех вариантов побегов средней длины сосредоточено в верхней части кроны (табл. 17).

При детальном изучении распределения качественного и количественного состава вариантов побегов по частям кроны в средневозрастном генеративном состоянии выяснено, что в наибольшем числе в составе кроны *S. gmelinii* встречаются однолетние неветвящиеся и ветвящиеся, многолетние ветвящиеся побеги средней длины (4, 5, 7), а так же однолетние неветвящиеся короткие побеги (1).

Таблица 17 - Качественный и количественный состав вариантов побегов *S. gmelinii* в различных частях кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Верхняя модельная ветка	19	-	-	130	60	21	103	-	1	2
% соотношение	5,66			38,69	17,85	6,26	30,66		0,29	0,59
Срединная модельная ветка	41	7	5	71	23	13	74	-	2	3
% соотношение	17,15	2,93	2,09	29,72	9,62	5,44	30,96		0,84	1,26
Нижняя модельная ветка	34	10	4	73	25	5	58	-	3	3
% соотношение	15,81	4,65	1,86	33,95	11,63	2,33	26,97		1,39	1,39
% соотношение (среднее значение)	12,87	2,53	1,32	34,12	13,03	4,68	29,53		0,84	1,08

Редко развиваются однолетние неветвящиеся короткие и однолетние ветвящиеся длинные побеги (табл. 15).

В целом, в составе различных частей кроны в средневозрастном генеративном состоянии *S. gmelinii* в наибольшем числе встречаются побеги средней длины – 81,3 %, а в наименьшем – длинные побеги (1,9 %) (табл. 17).

Генеративные побеги

S. gmelinii цветет во второй половине апреля, до распускания листьев (фото 52, 53 – в Приложении). Тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания семян. Генеративные побеги *S. gmelinii* опадают обычно вместе со своей короткой нижней частью, содержащей катафиллы, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега. Поэтому генеративных однолетних побегов, сохраняющихся до осени, у *S. gmelinii* нет. В районах исследований мы встречали особи *S. gmelinii* с силлептическими генеративными побегами (июнь), обусловливающими вторичное цветение (фото 54 – в Приложении). Такие силлептические генеративные побеги имеют общую длину от 2 до 4 см, их укороченная нижняя часть длиной 2-3 мм содержит 2 листочка 0,8-1,2 см длиной и 6-8 мм шириной.

Наличие в кроне *S. gmelinii* силлептических генеративных побегов, дает основание дополнить классификацию ее побегов данным вариантом.

Таким образом, в кроне *S. gmelinii* выделены 10 вариантов вегетативных побегов и 2 варианта генеративных (генеративные побеги регулярного возобновления и силлептические генеративные побеги).

Состав вариантов побегов и побеговых систем кроны *S. gmelinii* по сравнению с *S. vinogradovii* отличается наличием еще одного варианта побегов – однолетних неветвящихся длинных.

Анализ состава вариантов побегов по частям кроны в средневозрастном генеративном состоянии показал, что в наибольшем числе в кроне *S. gmelinii* встречаются однолетние неветвящиеся и ветвящиеся, многолетние ветвящиеся побеги средней длины, а также однолетние неветвящиеся короткие побеги.

6.4. Классификация побегов и побеговых систем *S. viminalis*

Полевой материал собран в течение 2007-2011 г. в Починковском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) в пойме р. Уста Уренского района, 2) в пойме р. Волга Лысковского района 3) по берегам р. Пьяна Пильнинского района, 4) по берегам р. Уста Уренского района, 5) в долине р. Алатырь Починковского района.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем у *S. viminalis* составлена на примере особей жизненной формы аэроксильный кустарник. С учетом используемых в нашей классификации признаков при классификации побегов *S. viminalis* выяснилось, что у этого вида в кроне образуются 8 основных вариантов побегов и побеговых систем (табл. 18):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

3 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

4 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – однолетние неветвящиеся длинные побеги,

7 – многолетние неветвящиеся длинные побеги,

8 – многолетние ветвящиеся длинные побеги.

В кроне *S. viminalis* и *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, присутствуют все три типа побегов: короткие, средней длины, длинные, но в каждом из этих типов имеются различия. В частности, у ивы корзиночной редко встречаются однолетние ветвящиеся длинные побеги и присутствуют многолетние неветвящиеся длинные.

Минимальное число вариантов побегов кроны характеризует ювенильное и имматурное онтогенетические состояния, а максимальное число – молодое и средневозрастное генеративное состояние (табл. 19). Впервые длинные побеги появляются у ивы корзиночной в молодом виргинильном состоянии (табл. 19).

Таблица 18 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. viminalis, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина	короткие				средней длины				длинные			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. viminalis	+		Очень редок		+	+	+	+	+	Очень редок	+	+
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

Таблица 19 - Варианты побегов кроны *S. viminalis* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онто-генетическое состояние	1	2	3	4	5	6	7	8
j		+						
im-1		+			+			
im-2		+	+	+	+			
v-1	+	+	+	+	+	+		
v-2	+	+	+	+	+	+		
g-1	+	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+	+

У растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния наибольшее число однолетних неветвящихся коротких побегов (1) находится в верхней части кроны (рис. 79).

Наибольшее число всех типов побегов средней длины (2, 3, 4, 5) находится в верхней и средней частях кроны, а наибольшее число многолетних длинных побегов (7, 8) находится в средней и нижней частях кроны (табл. 20).

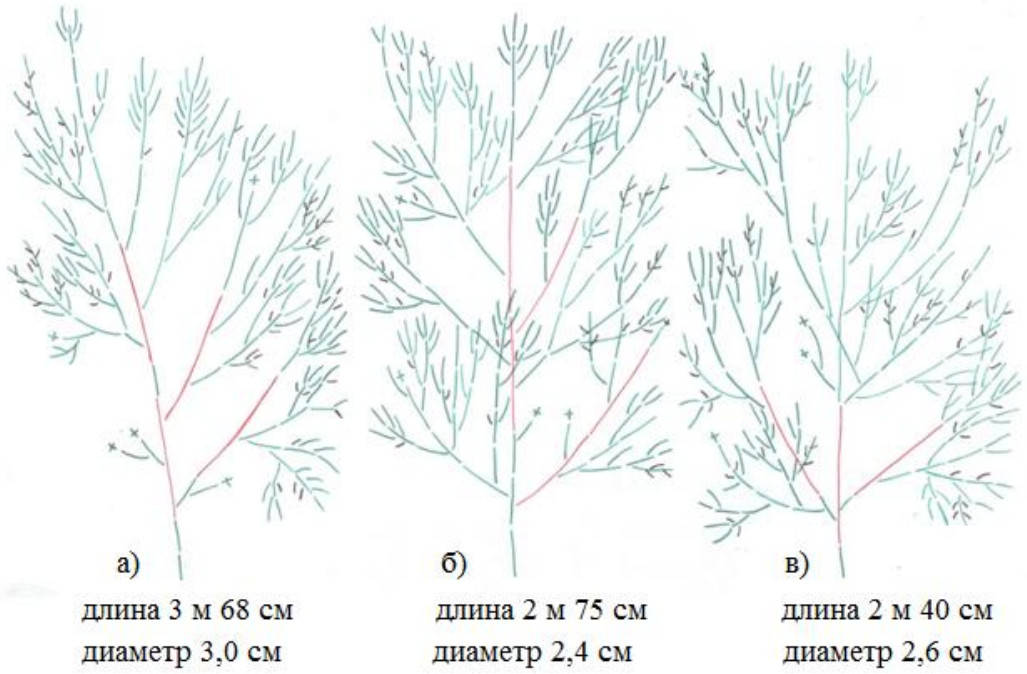


Рисунок 79 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. viminalis* (жизненная форма аэроксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Таблица 20 - Качественный и количественный состав вариантов побегов кроны *S. viminalis* в различных частях кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка побега	1	2	3	4	5	6	7	8
Верхняя модельная ветка	34	105	7	13	79	-	-	2
% соотношение	14,16	43,75	2,92	5,42	32,92			0,83
Срединная модельная ветка	10	110	5	17	61	-	1	5
% соотношение	4,78	52,65	2,39	8,14	29,18		0,47	2,39
Нижняя модельная ветка	19	81	20	12	55	-	2	3
% соотношение	9,89	42,19	10,42	6,25	28,65		1,04	1,56
% соотношение (среднее значение)	9,62	46,19	5,23	6,61	30,25		0,51	1,59

При детальном анализе распределения вариантов побегов по частям кроны в средневозрастном генеративном состоянии выяснилось, что в наибольшем числе в структуре кроны *S. viminalis* встречаются однолетние неветвящиеся и многолетние неветвящиеся и ветвящиеся побеги средней длины (2, 4, 5), а наиболее редко – многолетние неветвящиеся короткие и однолетние ветвящиеся длинные побеги (табл. 18).

В целом, в структуре различных частей кроны *S. viminalis* в средневозрастном генеративном состоянии наибольшую роль играют побеги средней длины – 88,2 %, а наименьшую – длинные побеги (2,1 %) (табл. 20).

Генеративные побеги

Ива корзиночная цветет в апреле-мае, до распускания листьев (фото 55, 56 – в Приложении). Тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и распространения семян. Генеративные побеги *S. viminalis* опадают обычно вместе со своей короткой нижней частью и катафиллами. Поэтому генеративных однолетних побегов, сохраняющихся до осени, у *S. viminalis* нет.

В районах исследований мы встречали особи *S. viminalis* с силлептическими генеративными побегами (июнь), обусловливающими вторичное цветение (фото 57, 58 – в Приложении). Нами детально изучено 18 побегов ивы корзиночной, содержащих силлептические побеги. Из 65 силлептических побегов 53 – вегетативные (фото 59 – в Приложении), а 12 – генеративные. Исследованные силлептические генеративные побеги бывают двух типов: с олиственной нижней частью средней длины и безлистной укороченной нижней частью (рис. 80).

Первый тип силлептических генеративных побегов имеет общую длину от 2,2 до 6 см, длина нижней части до 1,5 см и на ней находятся 2-4 листочка длиной 2,1-4,6 см и шириной 0,6-1 см. Второй тип генеративных силлептических побегов имеет общую длину до 1,3-1,8 см, длина безлистной нижней части 2-3 мм.

Наличие в кроне *S. viminalis* силлептических генеративных побегов (с олиственной нижней частью средней длины и безлистной укороченной нижней

частью) дает основание дополнить ее классификацию побегов данными вариантами.

Таким образом, в кроне *S. viminalis* выделены 8 вариантов вегетативных побегов. Крона по составу вариантов побегов идентична кронам *S. alba и S. euxina*, но в отличие от них характеризуется отсутствием еще одного варианта побегов – однолетних ветвящихся длинных и наличием многолетних неветвящихся длинных побегов. Наибольшее значение в организации кроны *S. viminalis* выполняют однолетние неветвящиеся и многолетние неветвящиеся и ветвящиеся побеги средней длины.

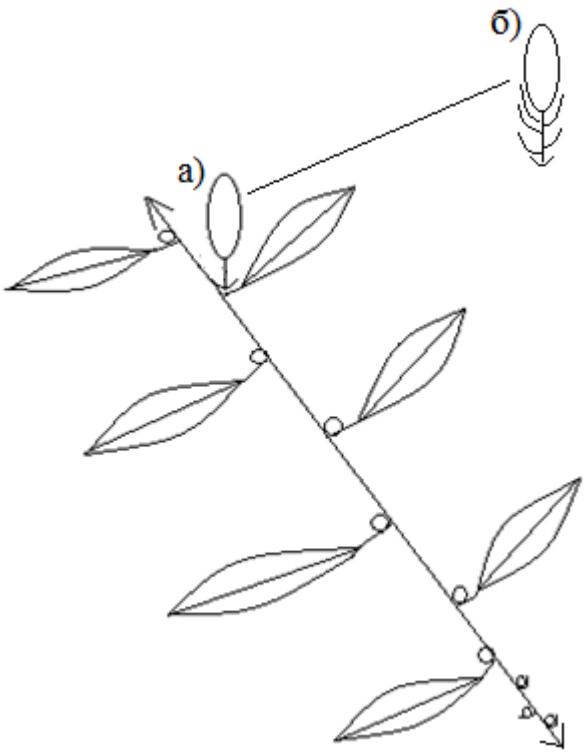


Рисунок 80 - Схема строения силлептических генеративных побегов *S. viminalis*:
а) с укороченной безлистной нижней частью, б) с олиственной нижней частью средней длины

Помимо вегетативных побегов в кроне *S. viminalis* развиваются генеративные побеги регулярного возобновления, опадающие сразу после цветения и силлептические генеративные побеги. Среди силлептических генеративных побегов выделены два типа: с олиственной нижней частью средней длины и с безлистной укороченной нижней частью.

6.5. Классификация побегов и побеговых систем *S. acutifolia*

Полевой материал собран в течение 2006-2011 г. в Починковском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) по берегам вдоль речного русла р. Волга в окрестности д. Юркино Лысковского района; 2) по берегам р. Пьяна Пильнинского района; 3) по берегам р. Уста Уренского района.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем *S. acutifolia* разработана на особях жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник. При классификации побегов *S. acutifolia* установлено, что в ее кроне из 12 теоретически возможных вариантов побегов и побеговых систем встречены 8 вариантов побегов (табл. 21):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

4 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

5 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины,

7 – однолетние неветвящиеся длинные побеги,

8 – многолетние ветвящиеся длинные побеги.

У *S. acutifolia* в отличие от изученных ранее *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. pentandra* редко встречаются однолетние ветвящиеся длинные побеги и присутствуют многолетние неветвящиеся короткие (2) (табл. 21).

В течение онтогенетического развития минимальное число вариантов побегов кроны характерно для ювенильного и имматурного онтогенетических состояний, а максимальное число вариантов побегов – для взрослого виргинильного, молодого и средневозрастного генеративного состояний. Впервые длинные побеги образуются у ивы остролистной в молодом виргинильном онтогенетическом состоянии (табл. 22). Наибольшее число однолетних

неветвящихся коротких побегов (1) находится в средней части кроны скелетной оси (табл. 23, рис. 81).

Таблица 21 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. acutifolia, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. acutifolia	+		+		+	+	+	+	+	Очень редок		+
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

Таблица 22 - Варианты побегов кроны *S. acutifolia* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онтогенетическое состояние	1	2	3	4	5	6	7	8
j			+					
im-1			+	+		+		
im-2	+		+	+		+		
v-1	+		+	+	+	+	+	
v-2	+	+	+	+	+	+	+	
g-1	+	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+	+

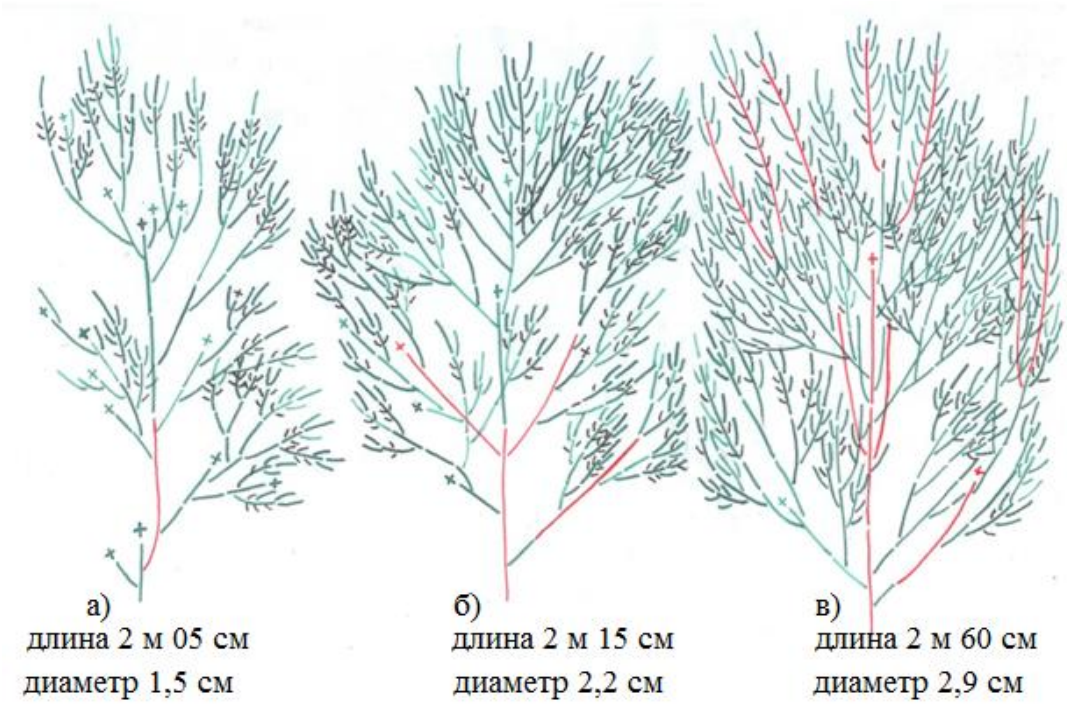


Рисунок 81 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. acutifolia* (жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник) в g-2 онтогенетическом состоянии

Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Таблица 23 - Качественный и количественный состав вариантов побегов *S. acutifolia* в различных частях кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка	1	2	3	4	5	6	7	8
Верхняя модельная ветка	119	2	240	6	7	81	1	10
% соотношение	25,54	0,43	51,5	1,28	1,51	17,38	0,22	2,14
Срединная модельная ветка	176	2	195	4	18	81	2	12
% соотношение	35,92	0,41	39,8	0,82	3,67	16,53	0,41	2,45
Нижняя модельная ветка	82	2	158	1	17	87	1	3
% соотношение	23,37	0,57	45,02	0,28	4,84	24,79	0,28	0,85
% соотношение (среднее значение)	28,28	0,47	45,44	0,79	3,34	19,57	0,3	1,81

Наибольшее число всех вариантов побегов средней длины (3, 4, 5, 6) и многолетних ветвящихся длинных побегов (8) находится в верхней и средней частях кроны (табл. 23, рис. 81).

При детальном анализе распределения вариантов побегов по частям скелетной оси в средневозрастном генеративном состоянии выяснилось, что в наибольшем числе в структуре кроны *S. acutifolia* встречаются однолетние неветвящиеся короткие побеги и однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (табл. 23). Очень редко развиваются однолетние неветвящиеся длинные побеги (табл.21).

В целом, в структуре различных частей кроны *S. acutifolia* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии, наиболее часто встречаются побеги средней длины – 69,1 %, а наименее часто – длинные побеги (2,1 %) (табл. 23).

Генеративные побеги

S. acutifolia зацветает в основном в начале апреля, задолго до распускания листьев (фото 60, 61 – в Приложении). Тычиночные генеративные побеги отпадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и рассеивания семян. Ранние генеративные побеги *S. acutifolia* опадают обычно вместе со своей короткой нижней частью и катафиллами, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега. Поэтому генеративных однолетних побегов, сохраняющихся до осени, у *S. acutifolia* нет. В районах исследования нами ни разу не были встречены вторично цветущие особи этого вида, имеющие силлептические или пролептические генеративные побеги.

Таким образом, в кроне *S. acutifolia* выделены 8 вариантов вегетативных побегов, относящихся к трем типам: короткие, средней длины, длинные. Крона по составу вариантов побегов идентична кроне *S. vinogradovii,* но в отличие от нее характеризуется отсутствием одного варианта побегов – многолетнего ветвящегося короткого.

В наибольшем числе в составе кроны *S. acutifolia* встречаются однолетние неветвящиеся укороченные побеги и однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

Кроме вегетативных побегов в кроне *S. acutifolia* развиваются генеративные побеги регулярного возобновления.

6.6. Классификация побегов и побеговых систем *S. triandra*

Полевой материал был собран в течение 2008-2011 г на территории Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) на пойменных лугах (окрестности д. МарьевкаАрзамасского района); 2) по берегам реки Теша (окрестности г. Арзамаса); 3) по берегам реки Рудня (окрестности с. Починки Починковского района); 4) в пойме р. Волги (окрестности д. Юркино Лысковского района).

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация элементов кроны *S. triandra* проведена на примере особей жизненных форм гипогеогенно-геоксильный и эпигеогенно-геоксильный кустарник.

Для кроны *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник выделено 8 вариантов побегов (табл. 24):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

3 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

4 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины

5 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – однолетние неветвящиеся длинные побеги,

7 – однолетние ветвящиеся длинные побеги,

8 – многолетние ветвящиеся длинные побеги.

Для кроны *S. triandra* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник выделено 9 вариантов побегов (табл. 24):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины,

8 – однолетние неветвящиеся длинные побеги,

9 – многолетние ветвящиеся длинные побеги.

Таблица 24 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. triandra* (жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники) в сравнении с *S. pentandra, S. caprea, S. cinerea*

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. triandra гип.-геок. кустарник	+			Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. triandra эпиг.-геок. кустарник	+		+	+	+	+	+	+	+			+
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

При сравнении с особями жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник (высота до 8,5 м) видно, что в кронах *S. triandra* жизненной формы

эпигеогенно-геоксильный кустарник (высота до 6 м) имеются еще два варианта побегов короткого типа (2, 3) и отсутствуют однолетние ветвящиеся длинные побеги. Возможно, это связано с меньшей высотой жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник.

Для *S. pentandra, S. caprea, S. cinerea* и *S. triandra* характерно наличие всех трех типов побегов: коротких, средней длины, длинных (табл. 24).

В наибольшем числе в структуре кроны *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник встречаются побеги средней длины, которые характерны почти для всех онтогенетических состояний (табл. 25). Длинные побеги впервые появляются в кроне *S. triandra* уже в конце имматурного состояния (табл. 25).

Таблица 25 - Варианты побегов кроны *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онто- Вариант по-генетическое бега состояние	1	2	3	4	5	6	7	8
j		+		+				
im-1	+	+	+		+			
im-2	+	+	+		+	+		
v-1	+	+	+	+	+	+		
v-2	+	+	+	+	+	+	+	
g-1	+	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	редко	+

У *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии максимальное число коротких побегов (1) сосредоточены в нижней части кроны, а наименьшее – в верхней части (рис. 82, табл. 26). Наибольшее число однолетних неветвящихся и многолетних ветвящихся побегов средней длины (2, 5) сосредоточено в верхней и средней части кроны. Однолетние неветвящиеся и ветвящиеся длинные побеги (6,

7) в данном онтогенетическом состоянии встречаются очень редко и только в верхней части кроны (табл. 26).

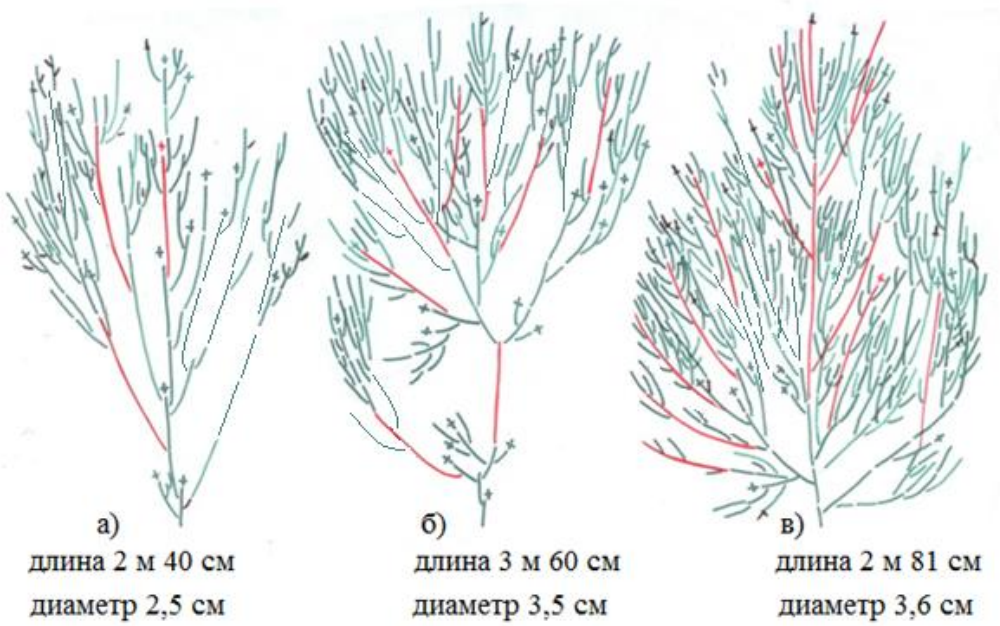


Рисунок 82 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. triandra* (жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Таблица 26 - Качественный и количественный состав элементов в различных частях кроны *S. triandra* (жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка	1	2	3	4	5	6	7	8
Верхняя модельная ветка	5	179	21	3	179	4	3	12
% соотношение	1,23	44,09	5,17	0,74	44,09	0,99	0,74	2,96
Средняя модельная ветка	7	79	13	6	54			5
% соотношение	4,27	48,17	7,93	3,66	32,93			3,05
Нижняя модельная ветка	10	19	20	4	28			2
% соотношение	12,05	22,89	24,1	4,82	33,73			2,41
% соотношение (среднее значение)	5,85	38,38	12,4	3,06	36,92	0,33	0,25	2,81

В целом, в структуре различных частей кроны *S. triandra* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник наиболее часто встречаются побеги средней длины – 90,8 %, а наименее часто – короткие (5,9 %) и длинные (3,4 %) побеги (табл. 26). Очень редко развиваются многолетние ветвящиеся короткие побеги (табл. 24).

У особей *S. triandra* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в средневозрастном генеративном состоянии максимальное число коротких побегов (1, 2, 3) сосредоточены в верхней и средней части кроны, а наименьшее – в нижней части (табл. 27, рис. 83).

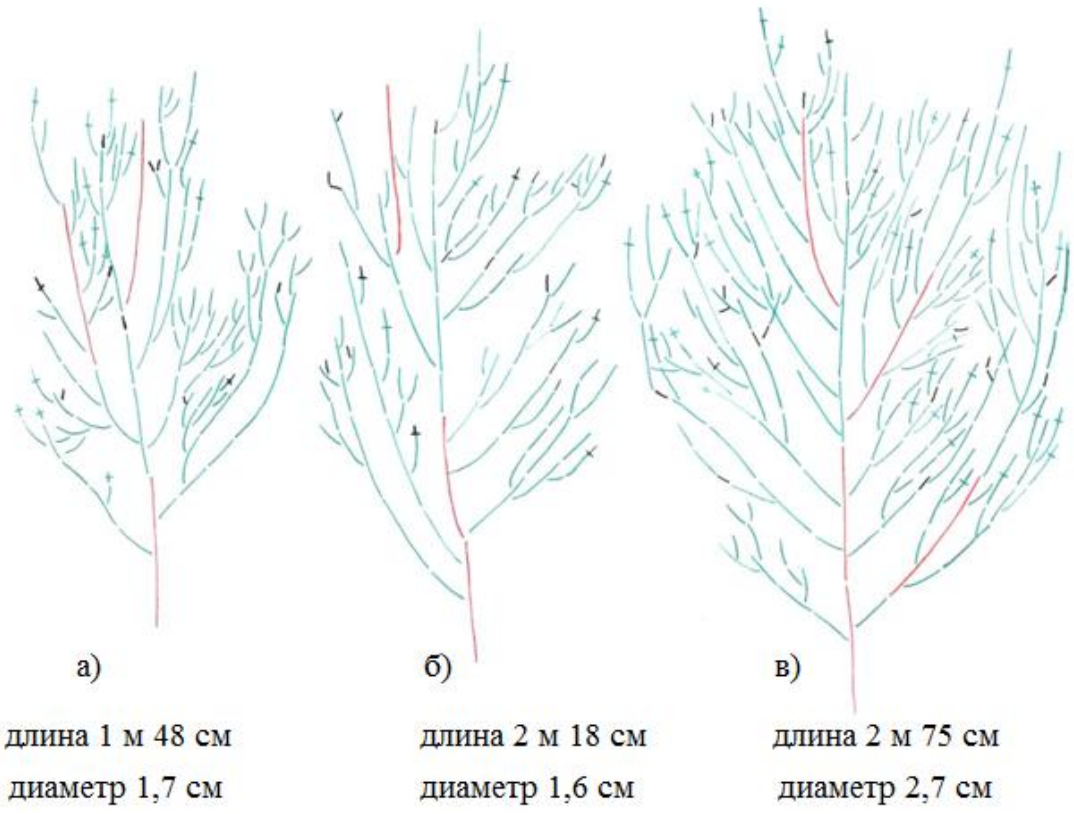


Рисунок 83 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. triandra* (жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Наибольшее число всех вариантов побегов средней длины (4, 5, 6, 7) сосредоточены в верхней части кроны. Длинные побеги (8, 9) в данном онтогенетическом состоянии встречаются редко во всех частях кроны.

Таблица 27 - Качественный и количественный состав вариантов побегов в различных частях кроны *S. triandra* (жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Верхняя модельная ветка	11	10	5	57	36	53	65	+	4
% соотношение	4,56	4,16	2,08	23,65	14,94	21,99	26,97	+	1,66
Средняя модельная ветка	7	3	2	31	10	24	34	1	2
% соотношение	6,14	2,64	1,75	27,19	8,77	21,05	29,83	0,88	1,75
Нижняя модельная ветка	5	1	1	32	14	21	43	1	1
% соотношение	4,2	0,84	0,84	26,89	11,76	17,64	36,13	0,84	1,84
% соотношение (среднее значение)	4,95	2,53	1,54	25,8	11,81	20,21	30,86	0,56	1,74

В целом, в составе различных частей кроны *S. triandra* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник наиболее часто встречаются побеги средней длины – 89 % (90,8 % – у гипогеогенно-геоксильного кустарника), а наименее часто короткие побеги – 9,1 % (5,9 % – у гипогеогенно-геоксильного кустарника) и длинные побеги – 1,9 % (3,4 % – у гипогеогенно-геоксильного кустарника). Таким образом, у особей ивы трехтычинковой жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник по сравнению с особями жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в кронах увеличивается в 1,6 раза количество коротких побегов и уменьшаетсяв 1,7 раза количество длинных побегов.

Возможно, это коррелирует с меньшей высотой растений жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник (6 м, 135 основных скелетных осей) по сравнению с жизненной формой гипогеогенно-геоксильный кустарник (8,5 м до 9 основных скелетных осей), а также большей внутрикроновой затененностью.

Генеративные побеги

Ива трехтычинковая цветет в мае одновременно с распусканием листьев (фото 62, 63 – в Приложении). Опадение вегетативно-генеративных побегов происходит двуступенчато: вначале отчленяется в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – остальная нижняя олиственная часть вегетативно-генеративного побега. Поэтому на двулетних побегах *S. triandra* все лето до осени можно видеть оставшуюся нижнюю олиственную часть генеративных побегов длиной до 1,5-2 см с 3-4 листочками.

В районах исследований мы встречали особи *S. triandra* с силлептическими и пролептическими генеративными побегами, обусловливающими вторичное цветение (фото 64, 65 – в Приложении). Всего было изучено 44 годичных побега *S. triandra*, содержащих силлептические побеги. Из общего числа силлептических побегов 80 были вегетативными и 49 – генеративными. Среди изученных силлептических генеративных побегов выделены 3 вида: с неолиственной укороченной нижней частью, с укороченной олиственной нижней частью, с олиственной удлиненной нижней частью (рис. 84).

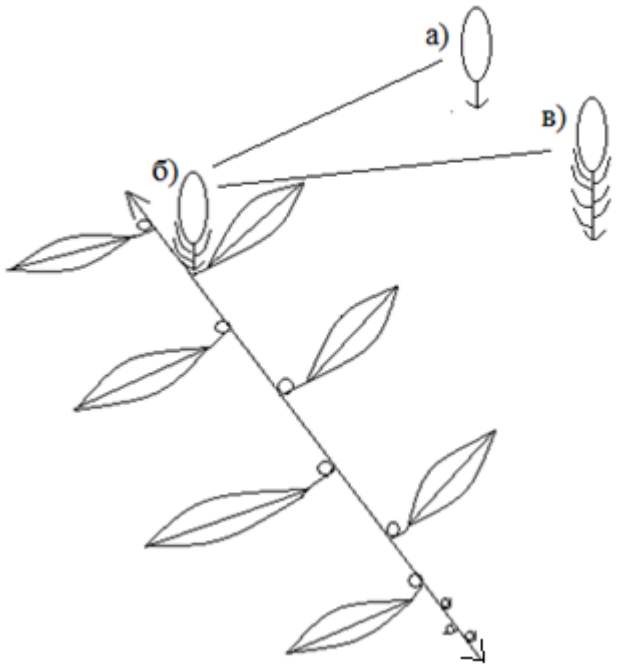


Рисунок 84 - Силлептические генеративные побеги *S. triandra:*
а) с неолиственной укороченной нижней частью, б) с олиственной укороченной нижней частью, в) с олиственной удлиненной нижней частью

Силлептические генеративные побеги с неолиственной укороченной нижней частью длиной до 1,5-3,2 см. Силлептические генеративные побеги 2 вида длиной до 1,7-2,7 см и содержат на укороченной нижней части (2-3 мм) 1-2 листочка длиной 1,3 см и шириной 0,3 см. Силлептические генеративные побеги 3 вида длиной до 3,6-7,0 см, их нижняя часть длиной 3,6 см с 4-5 листочками длиной 1,8-3,2 см и шириной 1-1,3 см.

Пролептические побеги *S. triandra* содержат укороченную олиственную нижнюю часть.

Наличие в кроне *S. triandra* укороченных однолетних генеративных побегов, а также силлептических и пролептических генеративных побегов, дает основание дополнить классификацию ее побегов данными вариантами.

Таким образом, в кроне *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник выделено 8 вариантов вегетативных побегов. У особей жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник выделено 9 вариантов побегов: по сравнению с особями жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в кронах есть еще два варианта коротких побегов и отсутствуют однолетние ветвящиеся длинные побеги. Крона *S. triandra* по составу вариантов побегов идентична кроне *S. vinogradovii*.

В наибольшем числе в кроне *S. triandra* встречаются однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины. У особей ивы трехтычинковой жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник по сравнению с особями жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник, в кронах увеличивается число коротких побегов в 1,6 раза и уменьшается число длинных побегов в 1,7 раза.

Кроме вегетативных побегов в кроне *S. triandra* развиваются вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени. Помимо вегетативно-генеративных побегов регулярного возобновления у *S. triandra* встречаются еще силлептические генеративные побеги и пролептические генеративные побеги. У силлептических генеративных побегов выделены 3 вида: с неолиственной укороченной нижней

частью, с укороченной олиственной нижней частью, с удлиненной олиственной нижней частью.

Анализируя вегетативные и генеративные побеги аллювиальных видов ив, мы приходим к заключению, что в составе их крон развиваются 3 вида вегетативных побегов: короткие, средней длины и длинные, – всего 11 вариантов побегов и побеговых систем.

Среди генеративных побегов выделены побеги регулярного возобновления, силлептические и пролептические. Генеративные побеги регулярного возобновления делятся на 2 группы: одноэтапно-опадающие (генеративные побеги *S. acutifolia*, *S. gmelinii*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*) и двуэтапно-опадающие (вегетативно-генеративные побеги *S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra*). Опадение генеративных побегов происходит одноэтапно: тычиночные генеративные побеги опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и распространения семян. При этом генеративные побеги опадают обычно вместе со своей короткой нижней частью и катафиллами.

Опадение вегетативно-генеративных побегов происходит в два этапа: весной после цветения опадает соцветие, а осенью – остальная нижняя вегетативная часть. Поэтому на двулетних побегах *S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra* все лето до осени можно видеть оставшуюся нижнюю олиственную часть вегетативно-генеративных побегов.

Силлептические генеративные побеги аллювиальных видов ив отличаются нижней частью, которая в зависимости от длины и олиственности бывает 4 видов: укороченная неолиственная (*S. triandra*, *S. viminalis*), укороченная олиственная (*S. gmelinii*, *S. euxina*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*), средней длины олиственная (*S. viminalis*), удлиненная олиственная (*S. triandra*).

Пролептические генеративные побеги встречены только у двух видов – *S. triandra*, *S. euxina*), они содержат укороченную олиственную нижнюю часть.

ГЛАВА VII. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ НЕАЛЛЮВИАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ

7.1. Классификация побегов и побеговых систем *S. cinerea*

Полевой материал собран в 2013-2015 году в прибрежной зоне Пустынских озер на глубине до 1 м в 2-7 м от берега: 1) в протоке на озеро Свято, 2) на озере Глубоком, 2) на озере Паровом (фото 25 – в Приложении).

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация вариантов побегов кроны *S. cinerea* проведена на примере особей жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик, в кроне которого выделено 6 основных вариантов (табл. 28):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

По сравнению с изученными ранее видами в том числе и *S. cinerea* жизненной формы геоксильный кустарник (Недосеко, 1993), у ивы пепельной жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в кроне нет длинных побегов и однолетних ветвящихся побегов средней длины, и кроме однолетних неветвящихся коротких побегов (1) есть еще и многолетние неветвящиеся и ветвящиеся короткие побеги (2, 3).

Проведена более детальная классификация элементов кроны особей *S. cinerea*, находящихся в молодом и средневозрастном генеративном онтогенетических состояниях (табл. 29).

Молодая генеративная особь *S. cinerea* состоит из скелетной оси длиной 1м 53 см и диаметром 2,0 см. Ее надводная часть длиной 51 см, причем крона начинается с высоты 32 см над уровнем воды. Порядок ветвления побегов 6-7.

Средневозрастная генеративная особь *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик состоит из скелетной оси длиной 1м 83 см и диаметром стволика 2,5 см, порядок ветвления побегов 8-9. Надводная часть длиной 1м 15 см, крона начинается с высоты 38 см над уровнем воды (рис. 85).

Таблица 28 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) у *S. pentandra, S. caprea, S. cinerea* в сравнении с ивой пепельной, жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. cinerea (полуводный стланик)	+		+	+	+		+	+	Очень редок			Очень редок
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea (геоксил. куст)	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

Таблица 29 - Варианты побегов кроны *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онто-генетическое состояние	1	2	3	4	5	6
g-1	18	2	4	97	6	53
% соотношение	10	1,11	2,22	53,9	3,33	29,44
g-2	32	3	6	112	7	58
% соотношение	14,67	1,37	2,75	51,37	3,21	26,63

В связи с компактным расположением крона таких особей не делится на зоны, как у изученных ранее видов. У каждой скелетной оси были подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (табл. 29). У взрослых особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в кроне преобладают однолетние неветвящиеся короткие побеги и побеги средней длины (1, 4) и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (6) (табл. 29).

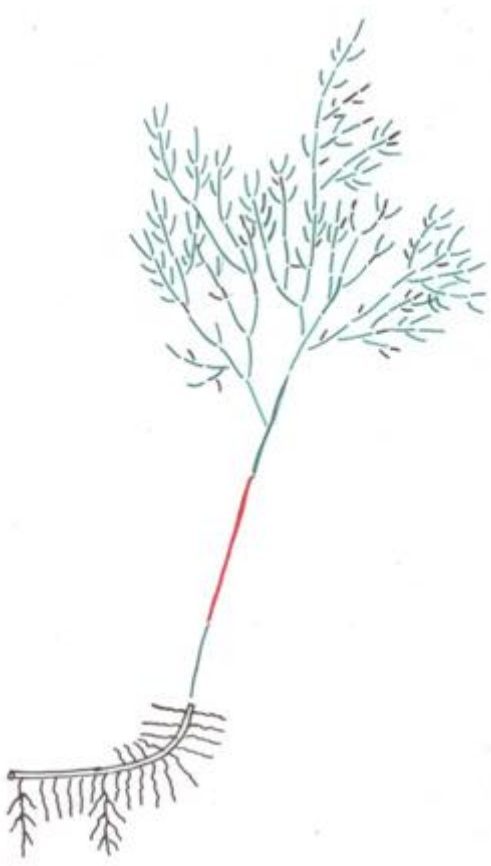


Рисунок 85 - Схема строения основной скелетной оси *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии (высота 1м 83 см, диаметр 2,5 см)

В целом, в структуре кроны *S. cinerea* этой жизненной формы в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии преобладают побеги средней длины – 81,2 %, а в меньшем числе встречаются короткие побеги (18,8 %) (табл. 29). Очень редко встречаются однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся длинные побеги (табл. 28).

Для сравнения состава вариантов побегов *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик с изученными ранее особями *S. cinerea* жизненных форм гипогеогенно-геоксильный и эпигеогенно-геоксильный кустарники (Недосеко, 1993) была составлена сводная таблица (табл. 30).

Таблица 30 - Качественный и количественный состав вариантов побегов кроны *S. cinerea* жизненных форм: полуводный длинноксилоризомный стланик и геоксильный кустарник

Длина побега	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. cinerea (жизненная форма полуводный длинноксилоризомный стланик)												
Число побегов	32		3	6	112		7	58				
% соотношение	14,7		1,37	2,75	51,37		3,21	26,6				
S. cinerea (жизненная форма геоксильный кустарник)												
Верхняя модельная ветка												
Число побегов	17				105	3	14	49	+	+		2
% соотношение	8,95				55,26	1,58	7,37	25,79				1,05
Срединная модельная ветка												
Число побегов	35				163	4	7	91	+	+		5
% соотношениее	11,48				53,44	1,31	2,3	29,83				1,64
Нижняя модельная ветка												
Число побегов	42				177	2	9	80	+	+		3
% соотношение	13,42				56,55	0,64	2,88	25,56				0,95
% (среднее значение)	11,28				55,09	1,18	4,18	27,05	+	+		1,22

В кроне особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик по сравнению с особями жизненной формы геоксильный кустарник больше общее процентное содержание всех вариантов коротких побегов (на 7,5 %), и в то же время меньше общее процентное содержание всех типов побегов средней длины (на 6,3 %).

Генеративные побеги

Ива пепельная цветет в конце апреля – начале мая одновременно с распусканием листьев (фото 66, 67 – в Приложении). Вегетативно-генеративные побеги *S. cinerea* опадают в два этапа: вначале отчленяется и опадает соцветие (тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания семян), а позднее (осенью) – нижняя олиственная часть. Поэтому у ивы пепельной до осени на побегах остаются нижние олиственные части генеративных побегов. Такие побеги достигают длины 1-2 см и содержат 2-4 листочка длиной 1,0-2,6 см и шириной 0,4-1,5 см. Нами была встречена особь ивы пепельной с силлептическими генеративными побегами (июнь), обусловливающими вторичное цветение (фото 68 – в Приложении, рис. 86).

Силлептические генеративные побеги достигают длины 1,5-2,5 см, на их нижней олиственной части средней длины есть 4-5 листочка длиной 1,7-3,5 см и 1,2-1,8 см шириной (рис. 86).

Таким образом, в кроне *S. cinerea* жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник есть все три типа вегетативных побегов: короткие, средней длины и длинные; всего 8 основных вариантов побегов. Крона по составу вариантов побегов идентична кронам неаллювиальных видов деревьев *S. caprea и S. pentandra*.

У особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в кроне выделено только 6 основных вариантов побегов, относящихся к двум типам: короткие и средней длины. В кроне особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик по сравнению с особями жизненной формы геоксильный кустарник увеличивается общее содержание всех

вариантов коротких побегов (на 7,5 %), и в то же время уменьшается общее % содержание всех вариантов побегов средней длины (на 6,3 %).

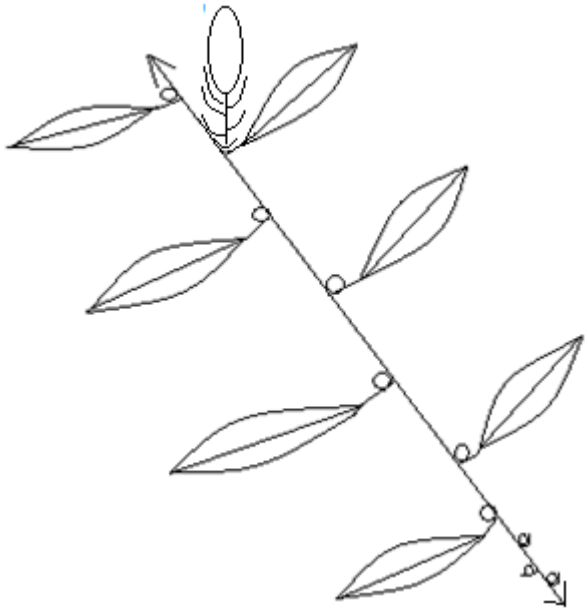


Рисунок 86 - Силлептический генеративный побег *S. cinerea* с олиственной нижней частью средней длины на годичном побеге, продолжающем свой рост

Вместе с вегетативными побегами в кроне *S. cinerea* выделены вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени и силлептические генеративные побеги с вегетативной частью средней длины.

7.2. Классификация побегов и побеговых систем *S. myrsinifolia*

Полевой материал собран в течение 2007-2011 г. в Починковском, Пильнинском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) в березовом лесу (окрестности д. Поляна Арзамасского района); 2) в сосновом лесу (окрестности турбазы «Сосновая роща» Арзамасского района.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация вариантов побегов кроны *S. myrsinifolia* была проведена на особях жизненной формы деревце. У этого вида в кроне присутствуют 8 основных вариантов элементов (табл. 31):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины ,

7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины,

8 – многолетние ветвящиеся длинные побеги.

В кроне *S. myrsinifolia* в отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* есть многолетние неветвящиеся и ветвящиеся короткие побеги (2, 3) и отсутствуют или очень редки однолетние ветвящиеся длинные побеги (табл. 31).

Таблица 31 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. myrsinifolia, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. myrsinifolia	+	Очень редок	+	+	+	+	+	+	Очень редко			+
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

Минимальное число вариантов побегов кроны свойственно ювенильным и имматурным растениям, а максимальное число – растениям, находящимся в молодом и средневозрастном генеративном состоянии (табл. 32). В наибольшем числе в кроне *S. myrsinifolia* встречаются побеги средней длины и короткие, они характерны почти для всех онтогенетических состояний (табл. 32). Начиная со взрослого виргинильного состояния (v-2) в кроне *S. myrsinifolia* развиваются длинные побеги.

Таблица 32 - Варианты побегов кроны *S. myrsinifolia* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онтогенетическое состояние	1	2	3	4	5	6	7	8
j				+		+		
im-1	+		+	+		+		
im-2	+	+	+	+	+	+	+	
v-1	+	+	+	+	+	+	+	
v-2	+	+	+	+	+	+	+	Очень редко
g-1	+	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+	+

В кронах средневозрастных генеративных особей *S. myrsinifolia* больше всего однолетних неветвящихся коротких побегов и побегов средней длины (1, 4), многолетних неветвящихся и ветвящихся побегов средней длины (6, 7) (табл. 33, рис. 87). Из четырех вариантов побегов средней длины реже встречаются однолетние ветвящиеся (фото 69 – в Приложении). Детальный анализ распределения качественного и количественного состава вариантов побегов по частям кроны в средневозрастном генеративном состоянии выявил, что основную роль в строении кроны *S. myrsinifolia* играют однолетние неветвящиеся короткие побеги и побеги средней длины (1, 3), а так же однолетние и многолетние

ветвящиеся побеги средней длины (4, 6). Длинные побеги находятся в незначительном числе во всех частях кроны (среднее значение 0,78 %).

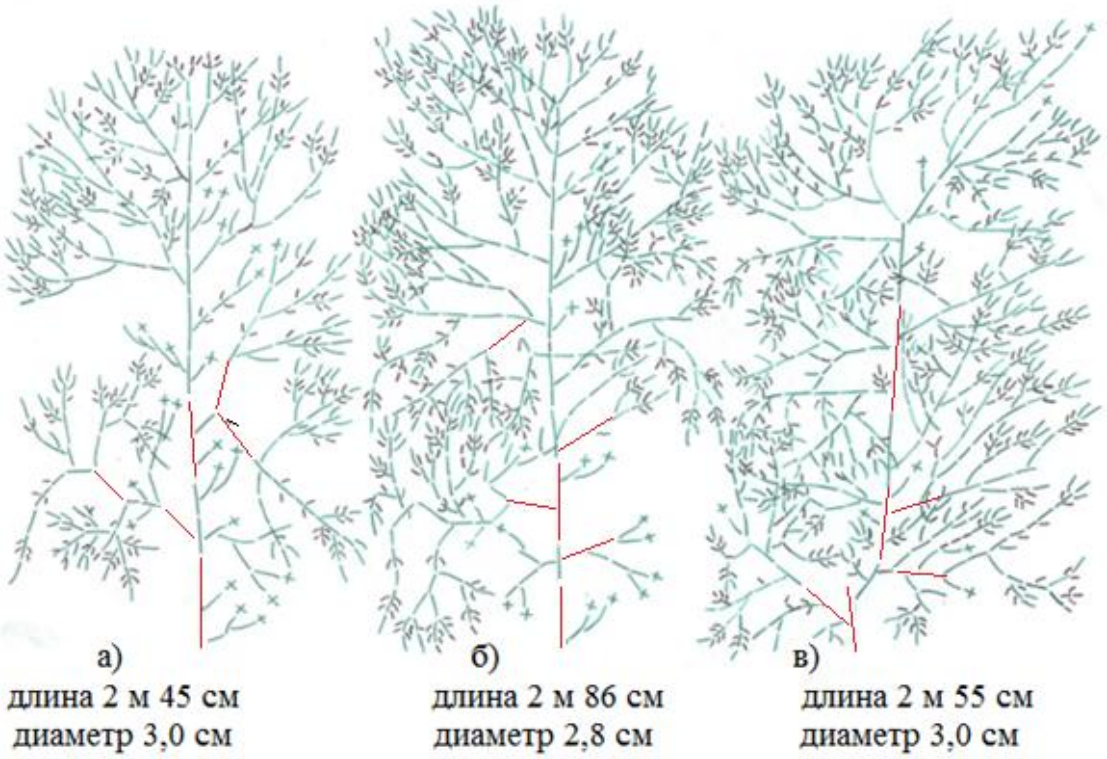


Рисунок 87 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. myrsinifolia* (жизненная форма деревце) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Таблица 33 - Качественный и количественный состав вариантов побегов кроны *S. myrsinifolia* в различных частях кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка	1	2	3	4	5	6	7	8
Верхняя модельная ветка	200	5	16	180	17	55	176	4
% соотношение	30,63	0,77	2,45	27,57	2,6	8,42	26,95	0,61
Средняя модельная ветка	242	11	8	196	13	42	160	6
% соотношение	35,7	1,63	1,18	28,9	1,92	6,19	23,6	0,88
Нижняя модельная ветка	211	13	10	156		38	138	5
% соотношение	36,95	2,28	1,75	27,32		6,65	24,17	0,88
% соотношение (среднее значение)	34,43	1,56	1,79	27,94	1,5	7,09	24,9	0,79

В целом, в строении различных частей кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии *S. myrsinifolia* преобладают короткие побеги (37,8 %) и побеги средней длины (61,4 %) (табл. 33).

Генеративные побеги

Цветет в конце апреля – мае, до распускания листьев (фото 70, 71 – в Приложении).

Тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания семян и освобождения коробочек. Опадение вегетативно-генеративных побегов *S. myrsinifolia* происходит в два этапа: вначале отчленяется в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – нижняя олиственная часть вегетативно-генеративного побега. Поэтому летом на двулетних побегах *S. myrsinifolia* можно наблюдать нижние части вегетативно-генеративных побегов: они достигают длины до 1,5-2-4 см, могут содержать 3-8 листочков длиной 1,3-2,3 см и шириной 0,6-1,2 см.

В районах исследований мы встречали особи *S. myrsinifolia* с силлептическими и пролептическими генеративными побегами, обусловливающими вторичное цветение (фото 72, 73 – в Приложении). Силлептические генеративные побеги длиной от 1,1 до 3,5 см, их нижняя часть средней длины (длиной 0,5-1,5 см) содержит 2-4 листочка длиной 0,9-3,0 см и шириной 0,5-1,4 см. Пролептические побеги содержат укороченную олиственную нижнюю часть.

В мае 2012 года вдоль проселочной дороги около соснового леса (окрестности с. Ковакса Арзамасского района Нижегородской области) найдена однодомная особь *S. myrsinifolia*, жизненной формы аэроксильный кустарник (Недосеко, 2012 б). Эта молодая генеративная особь без следов от обломов, повреждений, достигает высоты 2 м 35 см. На девяти одно- и двулетних побегах обнаружены вегетативно-генеративные побеги (фото 74, 75, 76, 77 – в Приложении).

При изучении вегетативно-генеративных побегов под бинокуляром выяснилось, что они могут содержать соцветия трех типов: тычиночные,

пестичные, обоеполые (рис. 88). Тычиночные: длиной 1,8-2,7 см, расположены на нижней вегетативной части с 2-3 листочками. Пестичные: длиной 3,8-6,0 см, имеют нижнюю вегетативную часть с 3-4 листочками.

На 11 мая коробочки длиной до 7 мм и ножкой до 1,5 мм. Обоеполые соцветия длиной 2,7-4,3 см, находятся на нижней вегетативной части с 2-3 листочками. В таких соцветиях тычиночные цветки всегда расположены в нижней части, а пестичные – в верхней, в числе от 5-7 до 45 штук. Таким образом, средняя длина вегетативно-генеративных побегов различна: с тычиночными соцветиями самые короткие – 2,25 см, с пестичными самые длинные – 4,9 см, с обоеполыми средних размеров – до 3,5 см длиной.

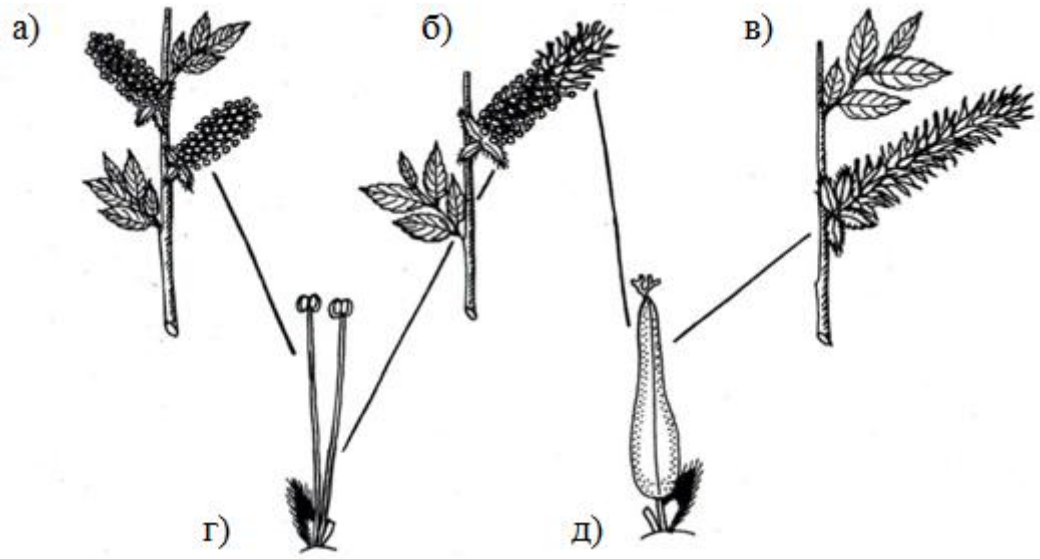


Рисунок 88 - Вегетативно-генеративные побеги *S. myrsinifolia*: а) с тычиночным соцветием; б) с обоеполым соцветием; в) с пестичным соцветием; г) тычиночный цветок; д) пестичный цветок

По расположению вегетативно-генеративных побегов на двулетних – и трехлетних побегах выделено 5 типов побегов (рис. 89):

1) двулетние побеги с вегетативно-генеративными побегами, содержащими пестичные соцветия (рис. 89 г),

2) двулетние побеги с вегетативно-генеративными побегами, содержащими обоеполые и тычиночные соцветия (рис. 89 б),

3) двулетние побеги с вегетативно-генеративными побегами, содержащими тычиночные, обоеполые и пестичные соцветия (рис. 89 а),

4) двулетние побеги с вегетативно-генеративными побегами, содержащими обоеполые соцветия (рис. 89 в),

5) трехлетние побеги с вегетативно-генеративными побегами, содержащими тычиночные соцветия (рис. 89 д).

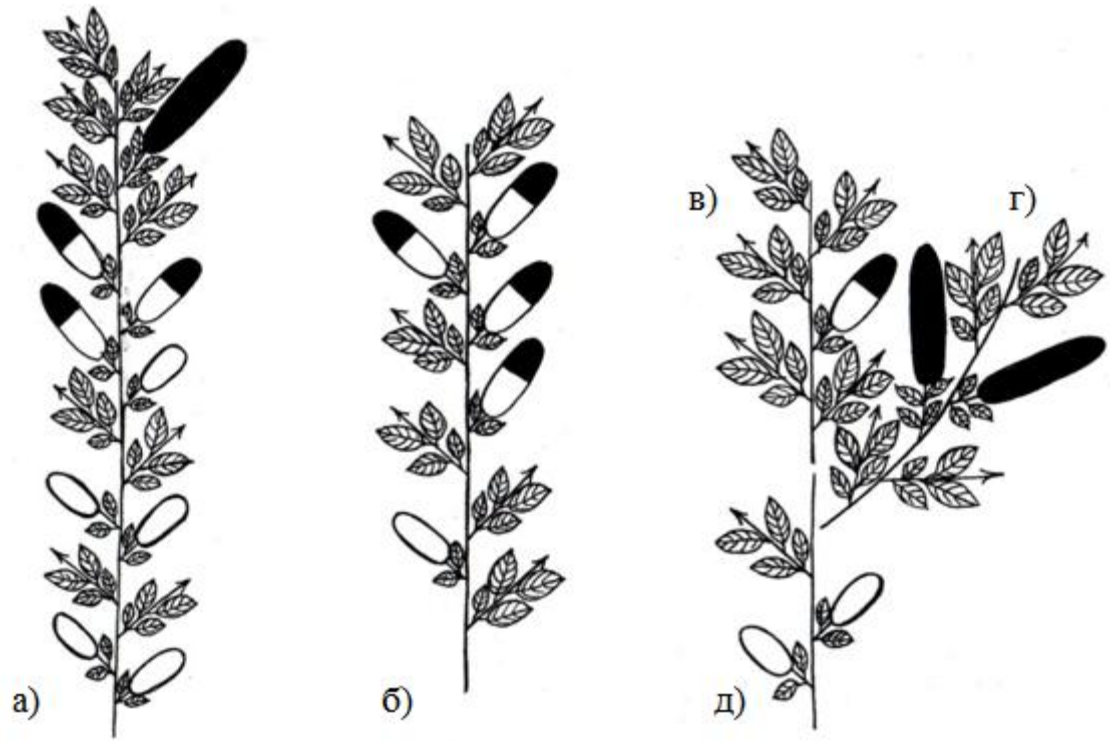


Рисунок 89 - Типы побегов *S. myrsinifolia* по расположению вегетативно-генеративных побегов
Условные обозначения: черным цветом в соцветиях показаны пестичные цветки, белым цветом – тычиночные цветки; типы побегов указаны в тексте

Была отмечена следующая закономерность: на двулетних побегах длиной от 42 до 62 см содержится от 5 до 9 вегетативно-генеративных побегов, из которых, содержащие тычиночные соцветия всегда располагаются в нижней части побегов, содержащие обоеполые или пестичные соцветия – в верхней части. На двулетних побегах менее 25 см длиной содержится 1-2 вегетативно-генеративных побега, они с пестичными или обоеполыми соцветиями. На трехлетних побегах длиной менее 30 см содержатся 2-3 вегетативно-генеративных побега с тычиночными соцветиями.

По литературным данным (Velenovsky, 1904; Кардо-Сысоева, 1924; Валягина-Малютина, 2004) андрогиния у ив может быть вызвана различными

причинами, основные из них – неблагоприятные природные воздействия и регулярное механическое воздействие человеком (обрезка на прутья, обламывания и др.). Найденная однодомная особь *S. myrsinifolia* не имеет следов от обломов, повреждений и находится далеко от населенных пунктов. Очевидно, однодомность в этом случае объясняется большой лабильностью генеративных органов у ив.

Таким образом, в кроне *S. myrsinifolia* есть все три типа вегетативных побегов: короткие, средней длины и длинные, всего 9 основных вариантов побегов. По сравнению с *S. cinerea* жизненной формы геоксильный кустарник в кроне *S. myrsinifolia* есть еще два варианта коротких побегов – многолетние неветвящиеся и ветвящиеся и нет однолетних ветвящихся длинных побегов.

В структуре кроны *S. myrsinifolia* преобладают однолетние неветвящиеся короткие побеги и побеги средней длины, а также однолетние и многолетние ветвящиеся побеги средней длины, содержание длинных побегов незначительно (0,78 %).

Кроме вегетативных побегов в кроне *S. myrsinifolia* развиваются вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени. Помимо вегетативно-генеративных побегов регулярного возобновления у *S. myrsinifolia* встречаются еще и силлептические генеративные побеги с олиственной нижней частью средней длины и пролептические генеративные побеги.

У однодомной особи *S. myrsinifolia* описано три типа вегетативно-генеративных побегов: с тычиночными, пестичными и обоеполыми соцветиями. Выделенные типы вегетативно-генеративных побегов могут располагаться на побегах различно, в связи с чем выделено 5 типов побегов.

7.3. Классификация побегов и побеговых систем *S. aurita*

Полевой материал собран в течение 2006-2010 гг. в нескольких районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) на заболоченном лугу в

окрестностях с. Пошатово Арзамасского района; 2) на опушке сосново-березового леса в окрестности с. Криуша Дальне-Константиновского района; 3) по окраинам осоковых болот и на опушке березового леса в окрестностях д. Пиявочное Арзамасского района; 4) на окраине соснового леса в окрестностях п. Дружба Выксунского района.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем кроны *S. aurita* была проведена для особей жизненных форм гипогеогенно-геоксильный кустарник, деревце и низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник. У особей *S. aurita* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в кроне выделено 7 основных вариантов побегов (табл. 34):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

У *S. aurita* в отличие от *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, в кроне нет длинных побегов и есть еще два варианта коротких: многолетние неветвящиеся и ветвящиеся (табл. 34).

При изучении побегов особей *S. aurita* жизненной формы деревце и низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник установлено, что в их кронах отсутствуют 6 вариантов, и встречаются 6 вариантов побегов (табл. 34). Таким образом, в отличие от особей жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник у особей данных жизненных форм в кроне отсутствуют однолетние ветвящиеся побеги средней длины (табл. 34).

В течение онтогенетического развития особей *S. aurita* (до молодого генеративного состояния включительно) происходит постепенное усложнение структуры кроны за счет образования в ней новых вариантов побегов и

побеговых систем (табл. 35). Небольшое число вариантов побегов кроны свойственно ювенильным и имматурным, а максимальное число – взрослым виргинильным, молодым и средневозрастным генеративным особям (табл. 35).

Таблица 34 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. aurita* (жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник, деревце, низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник) и *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. aurita (жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник)												
S. aurita	+	Очень редко	+	+	+	+	+	+				
S. aurita (жизненные формы: деревце, низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник)												
S. aurita	+		+	+	+		+	+				
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

В кроне *S. aurita* преобладают побеги средней длины и короткие, характерные почти для всех онтогенетических состояний (табл. 35). При детальном исследовании качественного и количественного состава побегов по частям кроны для каждой модельной ветки растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния были подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (рис. 90, табл. 36).

Таблица 35 - Варианты побегов кроны *S. aurita* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Вариант / Онтогенетическое сос-е побега	1	2	3	4	5	6	7
j				+			
im-1	+			+			+
im-2	+		+	+			+
v-1	+	+	+	+		+	+
v-2	+	+	+	+	+	+	+
g-1	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+

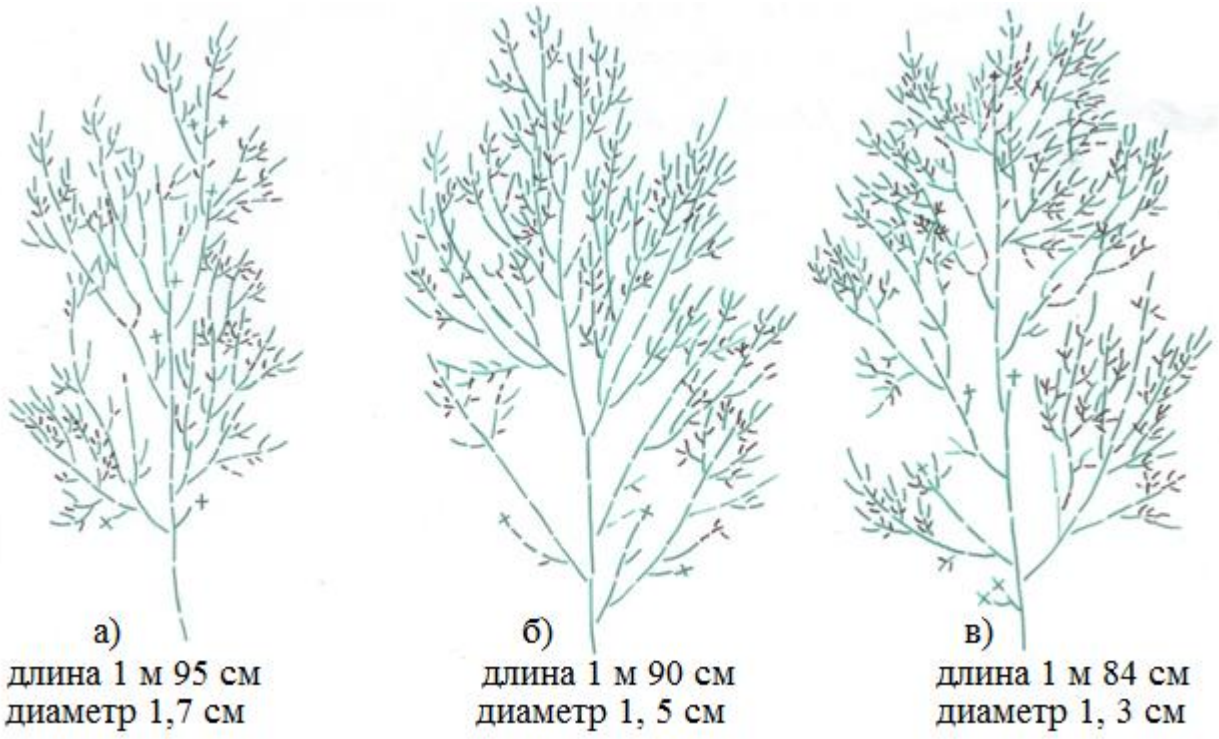


Рисунок 90 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. aurita* (жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Условные обозначения: зеленым цветом обозначены побеги средней длины, черным – короткие побеги

В кроне особей *S. aurita* преобладают однолетние неветвящиеся короткие побеги и побеги средней длины (1, 4), многолетние неветвящиеся и ветвящиеся

побеги средней длины (6, 7). Из четырех вариантов побегов средней длины реже встречаются однолетние ветвящиеся (фото 78 – в Приложении).

Таблица 36 - Качественный и количественный состав вариантов побегов *S. aurita* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в различных частях кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка	1	2	3	4	5	6	7
Верхняя модельная ветка	53	3	9	79	7	9	35
% соотношение	27,18	1,54	4,62	40,51	3,59	4,62	17,94
Средняя модельная ветка	55	3	6	154	5	25	85
% соотношение	16,52	0,9	1,8	46,25	1,5	7,5	25,53
Нижняя модельная ветка	29	3	5	63	-	16	45
% соотношение	18,02	1,86	3,10	39,13		9,94	27,95
Среднее % соотношение	20,57	1,44	3,17	41,96	1,7	7,35	23,81

В верхней части кроны *S. aurita* преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся короткие побеги (1, 4), в средней и верхней части кроны – однолетние неветвящиеся побеги средней длины (4), в средней и нижней части кроны – многолетние неветвящиеся и ветвящиеся побеги средней длины (6, 7).

В целом, в различных частях кроны *S. aurita* этой жизненной формы в средневозрастном генеративном состоянии преобладают побеги средней длины – 74,79 %, а в наименьшем числе встречаются короткие побеги (25,16 %) (табл. 36).

В связи с меньшей высотой особей *S. aurita* жизненных форм деревце и низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник по сравнению с особями жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник (в 2,5 раза), на их основной скелетной оси (стволике) нельзя выделить 3 части. У особей *S. aurita* жизненной формы деревце и низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник были детально изучены основные скелетные оси целиком (рис. 91, 92), на которых были подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (табл. 37).

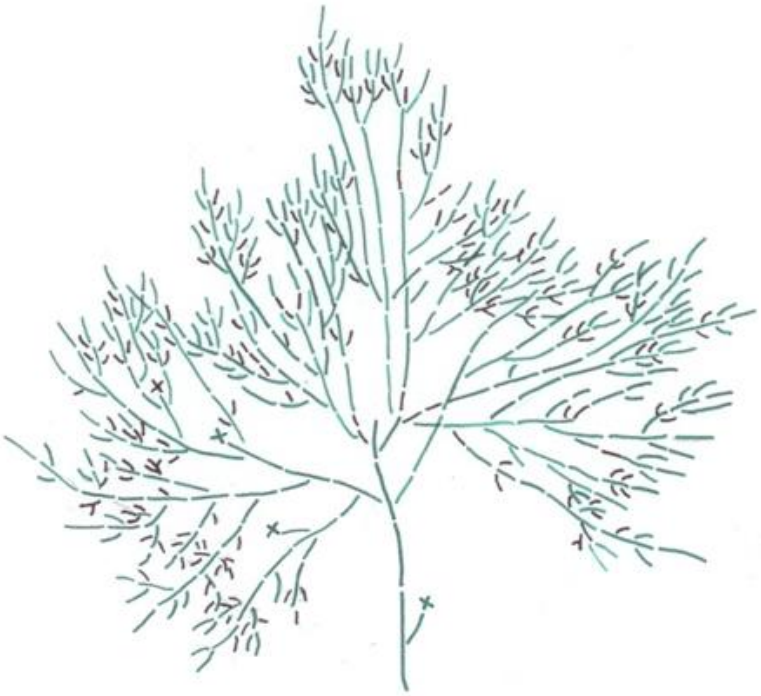


Рисунок 91 - Схема строения основной скелетной оси *S. aurita* (жизненная форма деревце) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: зеленым цветом обозначены побеги средней длины, черным – короткие побеги

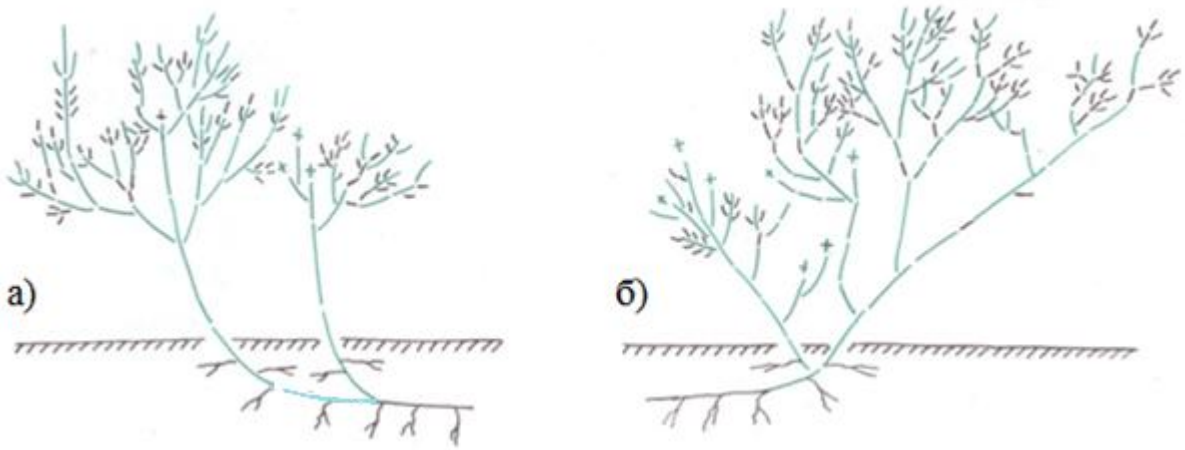


Рисунок 92 - Схема строения основных скелетных осей *S. starkeana* (а) и *S. aurita* (б) жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник
Условные обозначения: зеленым цветом обозначены побеги средней длины, черным – короткие побеги

Структура крон *S. aurita* жизненных форм деревце и гипогеогенно-геоксильный кустарник идентична по составу вариантов побегов: в них

преобладают однолетние неветвящиеся короткие побеги, однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (табл. 37).

Таблица 37 - Качественный и количественный состав вариантов побегов на скелетной оси *S. aurita* разных жизненных форм в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Жизненная форма	1	2	3	4	5	6
деревце	121	7	9	198	40	130
% соотношение	23,97	1,38	1,78	39,2	7,93	25,74
низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник	98	11	13	18	24	42
% соотношение	47,56	5,33	6,31	8,73	11,65	20,38
Среднее % (гипогеогенно-геоксильный кустарник)	20,57	1,44	3,17	41,96	7,35	23,81

В целом, в структуре различных частей кроны *S. aurita* изученных жизненных форм преобладают короткие побеги и побеги средней длины (табл. 37). В кроне низкого длинноксилоризомного гипогеогенно-геоксильного кустарника по сравнению с жизненными формами деревце и гипогеогенно-геоксильный кустарник почти в 2 раза больше коротких побегов (25,16 % – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 27,12 % – деревце, 59,2 % – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник), и почти в 2 раза меньше побегов средней длины (73,1 % – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 72,86 % – деревце, 40,76 % – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник) (табл. 37).

Генеративные побеги

S. aurita цветет в конце апреля-мая, вслед за *S. alba* и *S. euxina* до распускания листьев (фото 79, 80 – в Приложении). Тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и рассеивания семян. Генеративные побеги *S. aurita* опадают обычно вместе со своей короткой

ножкой и катафиллами, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега. Поэтому летом на двулетних побегах *S. aurita* нет остатков генеративных побегов.

Нами ни разу не были встречены у особей *S. aurita* силлептические и пролептические генеративные побеги, вызывающие вторичное цветение.

Таким образом, в кронах особей *S. aurita* жизненных форм гипогеогенно-геоксильный кустарник, низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник и деревце выделены 6 вариантов вегетативных побегов. Кроме того, для особей жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник характерно наличие однолетних ветвящихся побегов средней длины.

В кроне *S. aurita* в отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* отсутствуют длинные побеги и встречаются еще два типа коротких побегов: многолетние неветвящиеся и ветвящиеся.

В строении различных частей кроны в средневозрастном генеративном состоянии ивы ушастой жизненных форм гипогеогенно-геоксильный кустарник и деревце преобладают короткие побеги и побеги средней длины. Различные варианты побегов у данных жизненных форм *S. aurita* присутствуют в кронах примерно в одинаковых соотношениях. В кроне низкого длинноксилоризомного гипогеогенно-геоксильного кустарника по сравнению с жизненными формами деревце и гипогеогенно-геоксильный кустарник почти в 2 раза больше коротких побегов, и почти в 2 раза меньше побегов средней длины.

Весной в кроне *S. aurita* развиваются генеративные побеги регулярного возобновления, которые вскоре после цветения полностью отпадают от двулетних побегов и не принимают участия в структуре кроны в течение вегетационного периода.

7.4. Классификация побегов и побеговых систем *S. starkeana*

Полевой материал собран в течение 2007-2011 гг. в нескольких районах Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) на заболоченной опушке молодого соснового леса в окрестностях с. Ковакса Арзамасского района;

2) на просеке по увлажненным участкам березового леса в окрестности с. Троицкое-1 Вадского района; 3) на заболоченных участках березового леса в окрестностях д. Пиявочное Арзамасского района; 4) в сосновом лесу в окрестностях о. л. «Золотой колос» Арзамасского района; 5) на склоне оврага в березовом лесу в окрестностях д. Саблуково Арзамасского района.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов кроны *S. starkeana* была проведена на особях жизненных форм эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный, низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник и жизненной формы деревце. При детальном изучении крон особей *S. starkeana* жизненных форм эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный кустарник и жизненной формы деревце выделено 7 основных вариантов побегов (табл. 38):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

У особей *S. starkeana* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник в кроне выделено 6 вариантов побегов (табл. 38), так как отсутствуют однолетние ветвящиеся побеги средней длины.

У *S. starkeana* в отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* в кроне нет длинных побегов и есть еще два типа коротких побегов: многолетние неветвящиеся и ветвящиеся (табл. 38).

Небольшое число вариантов побегов кроны свойственно ювенильным и имматурным, а максимальное число – виргинильным, молодым и средневозрастным генеративным особям (табл. 39). В кроне *S. starkeana* преобладают побеги средней длины и короткие побеги, характерные почти для всех онтогенетических состояний (табл. 39).

Таблица 38 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. starkeana, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
*S. starkeana**	+	Очень редок	+	+	+	+	+	+				
*S. starkeana***	+		+	+	+		+	+				
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

Примечание: Жизненные формы *S. starkeana* * – геоксильные кустарники и деревце;
** – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник

У растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния более детально исследован качественный и количественный состав побегов по частям кроны (рис. 93, 94, 95).

Таблица 39 - Варианты побегов кроны *S. starkeana* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онтогенетическое состояние	1	2	3	4	5	6	7
j				+			
im-1	+			+			+
im-2	+		+	+			+
v-1	+	+	+	+		+	+
v-2	+	+	+	+	+	+	+
g-1	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+

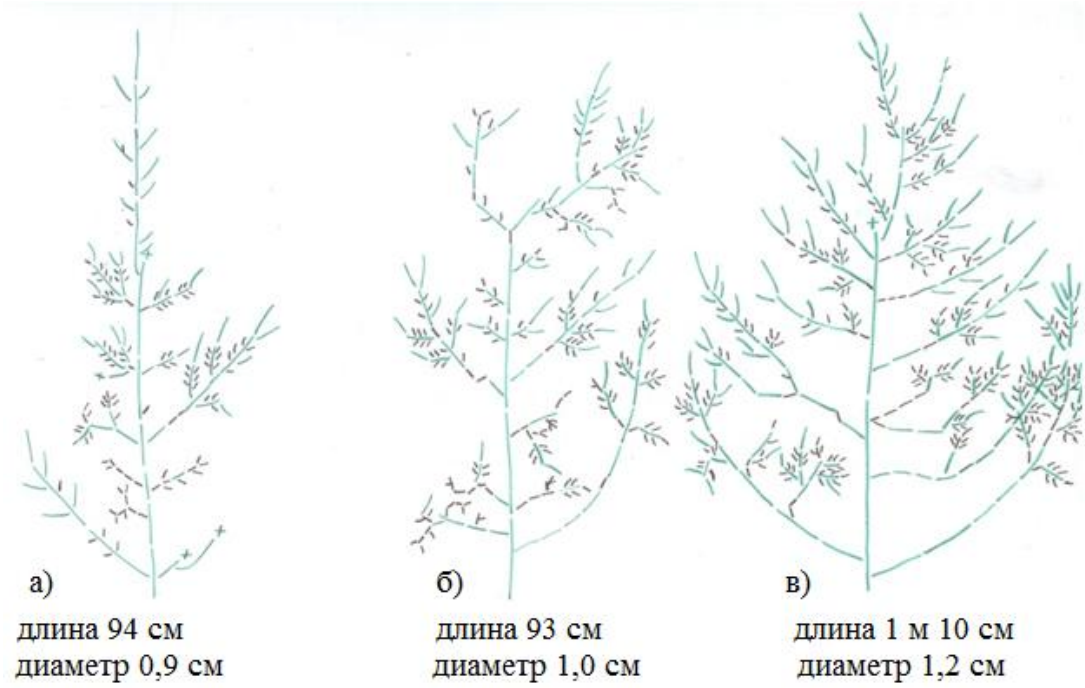


Рисунок 93 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. starkeana* (жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Условные обозначения: зеленым цветом обозначены побеги средней длины, черным – короткие побеги

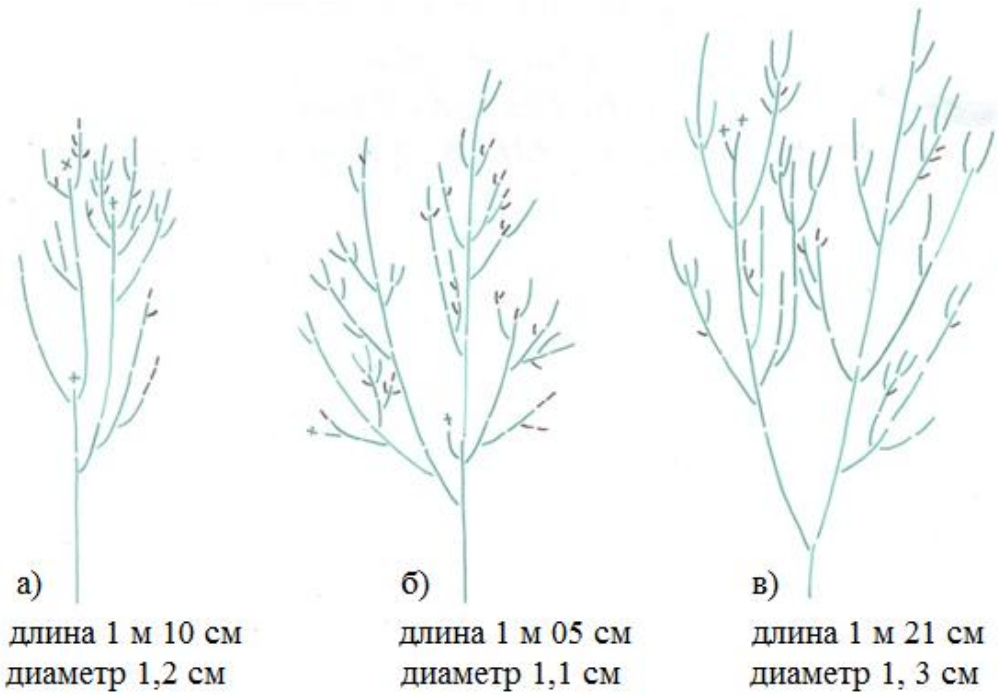


Рисунок 94 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней (в) модельных веток *S. starkeana* (жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Условные обозначения: зеленым цветом обозначены побеги средней длины, черным – короткие побеги

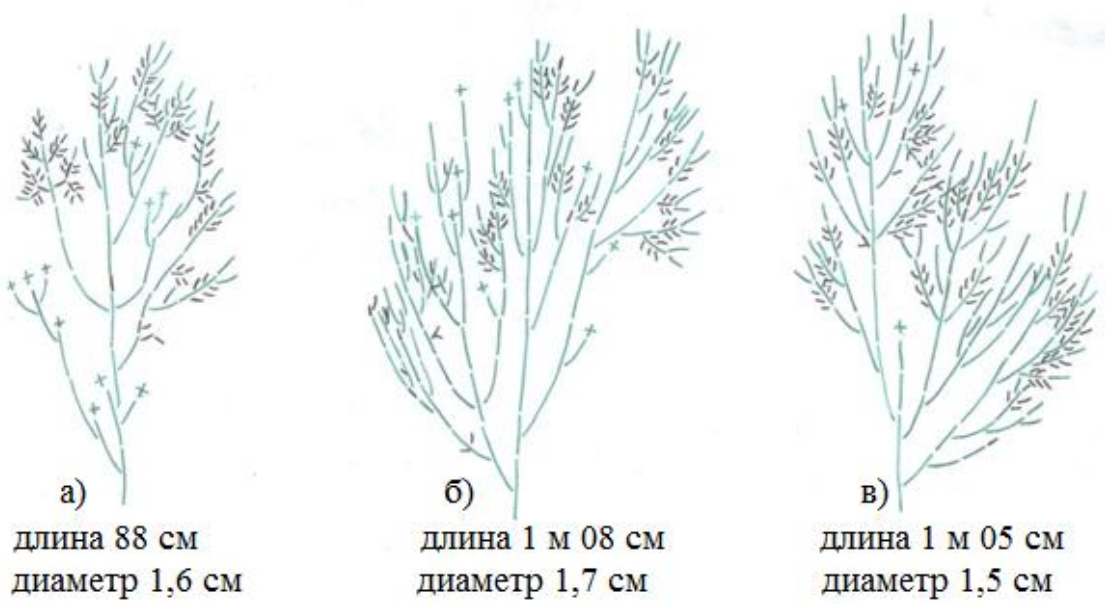


Рисунок 95 - Схема строения нижней (а), срединной (б), верхней(в) модельных веток *S. starkeana* (жизненная форма деревце) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Условные обозначения: зеленым цветом обозначены побеги средней длины, черным – короткие побеги

В строении кроны особей *S. starkeana* всех жизненных форм преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1, 4), многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7) (табл. 40). Из четырех вариантов побегов средней длины реже встречаются однолетние ветвящиеся.

У особей жизненных форм гипогеогенно-геоксильный кустарник и деревце в верхней части кроны преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся короткие побеги (1, 4) и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7), в нижней части кроны – многолетние неветвящиеся побеги средней длины (6) (табл. 40).

У особей жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в верхней и нижней частях кроны преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (4,7); в средней части кроны преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1,4), а также многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7) (табл. 40).

Таблица 40 - Качественный и количественный состав вариантов побегов *S. starkeana* разных жизненных форм в различных частях кроны в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Ветка	1	2	3	4	5	6	7
Ж.Ф. гипогеогенно-геоксильный кустарник							
Верхняя модельная ветка	178	22	37	78	5	5	53
% соотношение	47,08	5,83	9,79	20,63	1,32	1,32	14,03
Средняя модельная ветка	80	4	11	23	4	9	24
% соотношение	51,61	2,58	7,1	14,84	2,58	5,81	15,48
Нижняя модельная ветка	50	6	16	17	-	14	12
% соотношение	43,48	5,22	13,92	14,78		12,17	10,43
Среднее %	47,4	4,54	10,27	16,75	1,3	6,43	13,31
Ж.Ф. эпигеогенно-геоксильный кустарник							
Верхняя модельная ветка	7	-	-	32	4	5	21
% соотношение	10,14			46,38	5,8	7,25	30,43
Средняя модельная ветка	25	2	3	27	4	12	34
% соотношение	23,36	1,87	2,8	25,23	3,74	11,22	31,78
Нижняя модельная ветка	9	2	1	16	2	6	16
% соотношение	17,4	3,84	1,93	30,77	3,84	11,54	30,77
Среднее %	16,97	1,90	1,57	34,13	4,45	9,99	30,99
Ж.Ф. деревце							
Верхняя модельная ветка	63	3	3	42	3	7	45
% соотношение	37,95	1,8	1,8	25,31	1,8	4,23	27,11
Средняя модельная ветка	51	2	2	30	-	4	32
% соотношение	42,15	1,65	1,65	24,79		3,31	26,45
Нижняя модельная ветка	34	3	6	19	7	10	26
% соотношение	32,38	2,86	5,71	18,1	6,67	9,52	24,76
Среднее %	37,49	2,11	3,05	22,73	2,82	5,69	26,11
Ж.Ф. низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник							
Скелетная ось	57	5	11	21	4	33	
% соотношение	43,52	3,82	8,39	16,03	3,05	25,19	

По процентному составу вариантов побегов наиболее близки жизненные формы гипогеогенно-геоксильный кустарник и деревце. В кронах этих жизненных форм наибольшее число коротких побегов (62,17 %) – у гипогеогенно-геоксильного кустарника, (42,64 %) – у жизненной формы деревце. У особей жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в кронах преобладают побеги средней длины (79,54 %), короткие побеги находятся в наименьшем числе (20,46 %).

В связи с меньшей высотой особей *S. starkeana* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник (высота до 0,55 м) на их основной скелетной оси (стволике) нельзя выделить 3 части, поэтому у таких особей *S. starkeana* была детально изучена и зарисована основная скелетная ось (рис. 92 а), у которой были подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (табл. 40).

В кроне особей жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник преобладают короткие побеги (55,71 %), как и у особей жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник (62,17 %) (табл. 40).

Генеративные побеги

S. starkeana цветет в мае, одновременно с распусканием листьев (фото 81, 82 – в Приложении). Тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и рассеивания семян. Опадение вегетативно-генеративных побегов *S. starkeana* происходит двуэтапно: сначала отмирает в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – остальная часть генеративного побега (вегетативная часть генеративного побега). Поэтому летом на двулетних побегах *S. starkeana* сохраняются остатки генеративных побегов – длиной 0,8-1,7-2,5 см, которые содержат 3-5 листочков длиной до 3,1 см и шириной 1,7 см. Нами не были встречены вторично цветущие особи ивы приземистой.

Таким образом, в кронах особей *S. starkeana* жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник, а так же жизненной формы деревце выделены 7 вариантов вегетативных побегов, у растений жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник – 6 вариантов, так как отсутствуют однолетние ветвящиеся побеги средней длины.

У *S. starkeana* в отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* отсутствуют длинные побеги и встречаются еще два типа коротких: многолетние неветвящиеся и ветвящиеся. Крона *S. starkeana* по составу вариантов побегов идентична кроне *S. aurita*.

По процентному составу вариантов побегов наиболее похожи жизненные формы гипогеогенно-геоксильный кустарник и деревце. В кронах особей этих жизненных форм имеется наибольшее число коротких побегов (62,17 % – у гипогеогенно-геоксильного кустарника, 42,64 % – у жизненной формы деревце). У растений жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в кронах преобладают побеги средней длины (79,54 %), короткие побеги находятся в наименьшем числе (20,46 %).

В кронах особей *S. starkeana* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник и гипогеогенно-геоксильный кустарник преобладают варианты коротких побегов (55,71 %, 62,17 %).

Кроме вегетативных побегов в кроне *S. starkeana* развиваются вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени.

7.5. Классификация побегов и побеговых систем *S. rosmarinifolia*

Сбор материала проводился в течение 2008-2011 г в следующих местообитаниях: 1) на заболоченном лугу в окрестностях с. Пошатово Арзамасского района; 2) на опушке соснового леса и по окраинам торфяных болот около д. Пыра Дзержинского района; 3) на просеке сосново-березового леса в окрестностях с. Лопатино Вадского района.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем кроны *S. rosmarinifolia* была разработана в результате исследований жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник. У растений этих жизненных форм в кронах отсутствуют 5 вариантов побегов и выделены 7 основных вариантов побегов (табл. 41):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

Таблица 41 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. rosmarinifolia, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. rosmarinifolia	+	Очень редок	+	+	+	+	+	+				
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

В кроне *S. rosmarinifolia* в отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* отсутствуют длинные побеги и есть еще два типа коротких: многолетние неветвящиеся и ветвящиеся (табл. 41).

Небольшое число вариантов побегов кроны свойственно ювенильным и имматурным, а максимальное число – взрослым виргинильным, молодым и средневозрастным генеративным особям (табл. 42). В кроне *S. rosmarinifolia* преобладают побеги короткие и средней длины, они характерны почти для всех онтогенетических состояний (табл. 42).

Таблица 42 - Варианты побегов кроны *S. rosmarinifolia* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онт. состояние	1	2	3	4	5	6	7
j				+			
im-1	+			+			
im-2	+		+	+	+		+
v-1	+	+	+	+			+
v-2	+	+	+	+	+	+	+
g-1	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+

Находящиеся на основной скелетной оси *S. rosmarinifolia* боковые ветви направлены вверх под углом до 25 градусов. При этом нижние ветви более длинные, чем верхние. За счет этого годичные побеги всех ветвей расположены почти на одном уровне в одинаковых световых условиях. За счет такой особенности расположения побегов крона приобретает щитковидную форму. В связи с этим в кроне *S. rosmarinifolia* нельзя выделить верхнюю, среднюю и нижнюю зоны.

Для классификации побеговой системы мы изучали скелетную ось целиком у растений средневозрастного генеративного состояния (рис. 96).

В кронах особей *S. rosmarinifolia* разных жизненных форм подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (табл. 43).

В строении кроны особей *S. rosmarinifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1, 4), многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7).

В самом большом числе и процентном соотношении представлены однолетние неветвящиеся короткие побеги (44 %). Из четырех вариантов побегов средней длины реже встречаются однолетние ветвящиеся (фото 83 – в Приложении) и неветвящиеся (5, 6), а в наибольшем числе представлены

многолетние ветвящиеся (20,75 %), очень редко встречаются однолетние ветвящиеся короткие побеги (табл. 41).

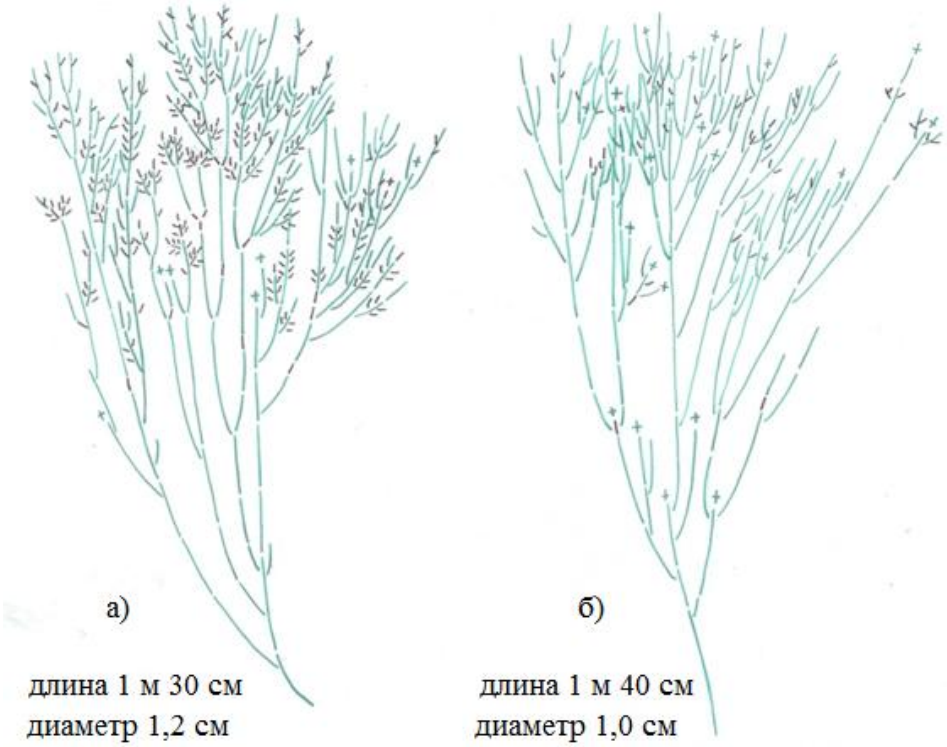


Рисунок 96 - Схема строения основной скелетной оси *S. rosmarinifolia* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: жизненная форма: а – эпигеогенно-геоксильный кустарник, б – гипогеогенно-геоксильный кустарник; зеленым цветом обозначены побеги средней длины, черным – короткие побеги

Таблица 43 - Качественный и количественный состав вариантов побегов скелетной оси *S. rosmarinifolia* разных жизненных форм в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии

Вариант побега / Скелетная ось	1	2	3	4	5	6	7
Ж.Ф. эпигеогенно-геоксильный кустарник							
число побегов	176	11	16	56	29	29	83
% соотношение	44	2,75	4	14	7,25	7,25	20,75
Ж.Ф. гипогеогенно-геоксильный кустарник							
число побегов	29	3	7	51	11	20	59
% соотношение	16,12	1,66	3,88	28,33	6,12	11,12	32,77

В кроне особей *S. rosmarinifolia* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник также преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1, 4), а также многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7). В процентном соотношении из них преобладают многолетние ветвящиеся побеги средней длины (32,8 %). Среди коротких побегов реже встречаются многолетние неветвящиеся (1,7 %), а в наибольшем количестве представлены однолетние неветвящиеся (16,1 %) (табл. 43).

В целом, в структуре кроны особей *S. rosmarinifolia* изученных жизненных форм, преобладают 3 варианта побегов: однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1, 4), а так же многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7) (табл. 43).

Главное отличие крон изученных особей жизненных форм состоит в том, что у растений жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в кронах преобладают однолетние неветвящиеся короткие побеги (общий процент содержания всех трех вариантов коротких побегов составляет 50,8 %). У растений жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в кронах преобладают многолетние ветвящиеся побеги средней длины (общий процент содержания всех четырех вариантов побегов средней длины составляет 78,3 %), а общий процент содержания коротких побегов на 29 % меньше и составляет 21,7 % (табл. 43). Возможно, это коррелирует с различной высотой и затененностью внутри кроны растений разных жизненных форм. В частности, особи *S. rosmarinifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник (высотой до 2,26 м, содержат до 318 основных скелетных осей) меньше по высоте, чем жизненные формы гипогеогенно-геоксильный кустарник (их высота до 3,2 м, они содержат до 40 основных скелетных осей). Кроме этого, внутри кроны эпигеогенно-геоксильного куста имеется значительное затенение за счет большого числа (до 318) компактно расположенных основных скелетных осей.

Генеративные побеги

S. rosmarinifolia цветет одновременно с распусканием листьев в конце апреля или начале мая (фото 84, 85 – в Приложении). Вегетативно-генеративные

побеги регулярного возобновления *S. rosmarinifolia* опадают в два этапа: вначале опадает соцветие (в мае), а затем (осенью) – нижняя часть генеративного побега. Поэтому летом в кроне *S. rosmarinifolia* можно наблюдать остатки генеративных побегов длиной до 0,7-1,7 см, которые могут содержать до 3-5 листочков длиной до 3,1 см и шириной 0,8 см.

В районах исследований мы наблюдали и вторично цветущие особи *S. rosmarinifolia*, у которых образовывались силлептические генеративные побеги (фото 86 – в Приложении). Эти силлептические генеративные побеги с учетом олиственности и длины бывают 3 типов: с олиственной укороченной нижней частью, с неолиственной нижней частью средней длины и с олиственной удлиненной нижней частью. Силлептические генеративные побеги с укороченной олиственной нижней частью достигают длины 1,6-2,5 см, при этом длина нижней части составляет 0,2-0,3 см, на ней находятся 2-3 листочка длиной 1,7-3,1 см и шириной 0,5-0,8 см (рис 97).

Силлептические генеративные побеги с неолиственной нижней частью средней длины достигают длины до 1,6-2,0 см, при этом длина нижней части составляет 0,5-0,7 см. Силлептические генеративные побеги с олиственной удлиненной нижней частью достигают длины до 2,7-5,5 см, при этом длина нижней части 1,7-3 см с 4 листочками длиной 2,2-3,2 см и шириной 0,6-0,9 см.

Таким образом, у особей *S. rosmarinifolia* в кроне выделены 7 вариантов вегетативных побегов. В кроне ивы розмаринолистной в отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* отсутствуют длинные побеги и встречаются еще два типа коротких побегов: многолетние неветвящиеся и ветвящиеся.

Крона *S. rosmarinifolia* по составу вариантов побегов близка к кронам *S. aurita и S. starkeana*, но в отличие от них характеризуется наличием еще одного варианта побегов – однолетних ветвящихся средней длины.

Кроме вегетативных побегов в кроне *S. rosmarinifolia* развиваются вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени.

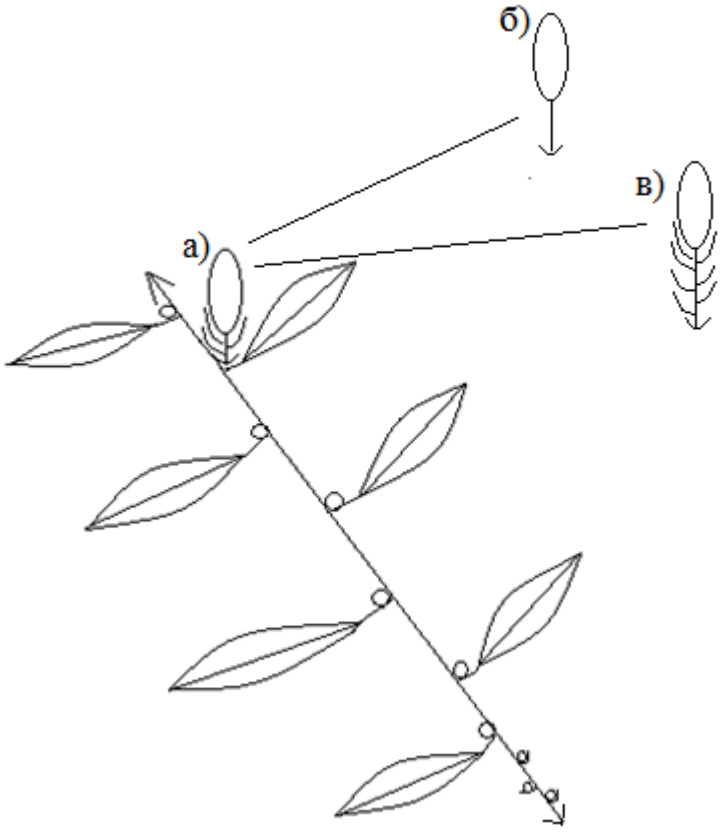


Рисунок 97 - Силлептические генеративные побеги *S. rosmarinifolia*, развивающиеся на растущем годичном побеге: а) с олиственной укороченной нижней частью, б) с неолиственной нижней частью средней длины, в) с олиственной удлиненной нижней частью

Помимо вегетативно-генеративных побегов регулярного возобновления у *S. rosmarinifolia* встречаются еще и силлептические генеративные побеги с олиственной укороченной нижней частью, с безлистной нижней частью средней длины, с олиственной удлиненной нижней частью.

7.6. Классификация побегов и побеговых систем *S. lapponum*

Полевой материал был собран в течение 2013 гг. в на травяном болоте в окрестностях с. Пошатово Арзамасского района.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем кроны *S. lapponum* была разработана в результате исследования жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник.

При детальном изучении кроны выяснилось, что в ее составе есть 6 основных вариантов побегов (табл. 44):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – однолетние ветвящиеся короткие побеги,

3 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

4 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

5 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

Таблица 44 - Варианты побегов (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. lapponum, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. lapponum	+	+		Очень редок	+	+	+	+				Очень редок
Число побегов	21	7			27	15	5	25				
% соотноше	21	7			27	15	5	25				
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

В кроне *S. lapponum* в отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* встречаются еще два типа коротких побегов: многолетние неветвящиеся и ветвящиеся (2, 3) и отсутствуют длинные побеги (табл. 44). Детальный анализ

распределения качественного и количественного состава побегов был произведен на основной скелетной оси (стволике) в целом (рис. 98).

В кроне особей *S. lapponum* преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины и многолетние ветвящиеся побеги средней длины, очень редко развиваются многолетние ветвящиеся короткие и длинные побеги (табл. 44).

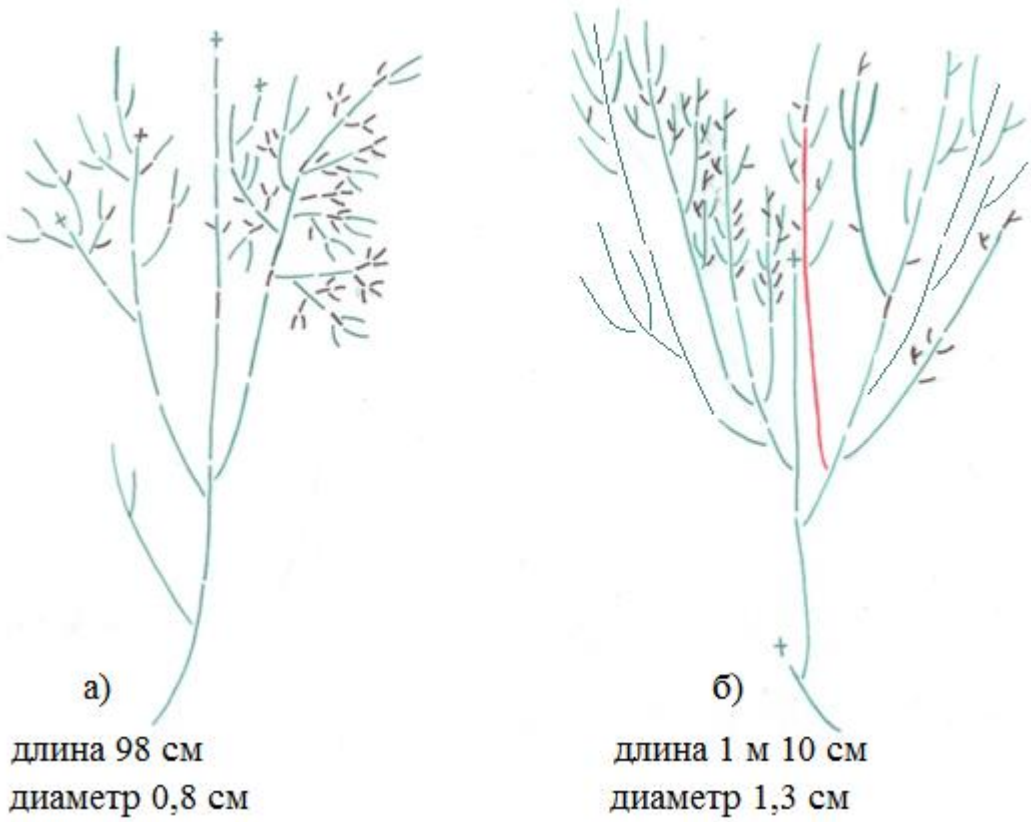


Рисунок 98 - Схема строения основных скелетных осей *S. myrtilloides* (а) и *S. lapponum* (б) жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник
Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Следует отметить, что в составе кроны *S. lapponum* достаточно часто образуются силлептические вегетативные побеги, которые входят в состав однолетних ветвящихся побегов коротких и средней длины (2, 4) (фото 87 – в Приложении). В целом, на качественном и количественном уровне в кроне *S. lapponum* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии преобладают побеги средней длины – 72 % и короткие – 28 % (табл. 44).

Генеративные побеги

S. lapponum цветет в апреле, до распускания листьев (фото 88 – в Приложении). Тычиночные генеративные побеги опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и распространения семян. Генеративные побеги у *S. lapponum* опадают вместе со своей короткой нижней частью и катафиллами, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега, поэтому остатков генеративных побегов в кроне летом не остается. В районах исследования нами не были встречены вторично цветущие особи этого вида.

Таким образом, в составе кроны особей *S. lapponum* выделены 6 вариантов вегетативных побегов, из которых преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины, а также многолетние ветвящиеся побеги средней длины. В отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* в кроне *S. lapponum* отсутствуют длинные побеги. Генеративные побеги регулярного возобновления в кроне *S. lapponum* развиваются только весной, вскоре после цветения они полностью отпадают от двулетних побегов и не принимают участия в структуре кроны в течение вегетационного периода.

7.7. Классификация побегов и побеговых систем *S. myrtilloides*

Полевой материал был собран в течение 2009-2011 гг. в Арзамасском районе Нижегородской области в следующих местообитаниях: 1) на торфяном болоте Светлое (4 км севернее с. Балахониха), 2) на осоковых и торфяных болотах в окрестностях с. Ковакса.

Вегетативные побеги и побеговые системы

Классификация побегов и побеговых систем кроны *S. myrtilloides* была разработана в результате исследований жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник. В кроне особей *S. myrtilloides* выделено 7 основных вариантов (табл. 45):

1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги,

2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги,

3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги,

4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины,

5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины,

6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины,

7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

Таблица 45 - Варианты побегов кроны (теоретически возможные и реально встречающиеся) *S. myrtilloides, S. caprea, S. cinerea, S. pentandra*

Длина побегов	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
S. myrtilloides	+		+	+	+	+	+	+				
Кол-во побегов	60		3	23	31	5	8	21				
% соотношение	39,74		1,99	15,23	20,53	3,31	5,3	13,9				
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
S. cinerea	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

У *S. myrtilloides* в отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* в кроне отсутствуют длинные побеги и встречаются еще два типа коротких: многолетние неветвящиеся и ветвящиеся.

Небольшое число вариантов побегов кроны свойственно ювенильным и имматурным, а максимальное число – взрослым виргинильным, молодым и средневозрастным генеративным особям (табл. 46).

В кроне *S. myrtilloides* преобладают побеги короткие и средней длины, они характерны для всех онтогенетических состояний (табл. 46). Типы коротких побегов не встречаются только у ювенильных растений. Впервые многолетние короткие побеги появляются у особей, находящихся в im-2 онтогенетическом состоянии.

Детальный анализ состава вариантов побегов *S. myrtilloides* был произведен на основной скелетной оси (стволике) в целом (рис. 98 а).

Таблица 46 - Варианты побегов кроны *S. myrtilloides* в разных онтогенетических состояниях

Вариант побега / Онтогенетическое состояние	1	2	3	4	5	6	7
j				+		+	
im-1	+			+			
im-2	+		+	+	+		+
v-1	+	+	+	+	+		+
v-2	+	+	+	+	+	+	+
g-1	+	+	+	+	+	+	+
g-2	+	+	+	+	+	+	+

У средневозрастных генеративных особей *S. myrtilloides* были подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (табл. 46). В кроне *S. myrtilloides* в средневозрастном генеративном состоянии преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1, 4) и многолетние ветвящиеся побеги короткие и средней длины (3, 7). Среди побегов средней длины реже встречаются однолетние ветвящиеся (5) (фото 89 – в Приложении).

В целом, на качественном и количественном уровне в кроне *S. myrtilloides* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии преобладают короткие побеги – 56,94 % и побеги средней длины 43,02 % (табл. 46).

Генеративные побеги

У *S. myrtilloides* вегетативно-генеративные побеги. *S. myrtilloides* цветет в мае после распускания листьев (фото 1, 2 – в Приложении). К этому времени ось вегетативных побегов заметно вытягивается. Мужские соцветия засыхают или опадают, а на побегах остаются только облиственные нижние части, длиной 0,5-1 см. Через месяц после начала цветения созревают плоды – коробочки, содержащие по 3 семени в каждой створке. После рассеивания семян женские соцветия отваливаются, а на побегах остаются облиственные нижние части, достигающие длины до 2-2,5 см. Поэтому на двулетних побегах *S. myrtilloides* летом можно наблюдать оставшуюся нижнюю олиственную часть вегетативно-генеративных побегов – укороченные однолетние генеративные побеги (их длина достигает 0,7-2,5 см с 4-5 листочками длиной 0,6-1,7 см и шириной 0,3-0,8 см).

В районах исследований ни разу не было встречено вторично цветущих особей этого вида.

Таким образом, в кроне *S. myrtilloides* выделено 7 вариантов вегетативных побегов. В отличие от *S. caprea, S. cinerea, S. pentandra* в кроне *S. myrtilloides* нет длинных побегов. Крона *S. myrtilloides* по составу вариантов побегов идентична кроне *S. rosmarinifolia*. В целом, в кроне *S. myrtilloides* в средневозрастном генеративном состоянии преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины и многолетние ветвящиеся побеги короткие и средней длины.

Кроме вегетативных побегов в кроне *S. myrtilloides* есть вегетативно-генеративные побеги регулярного возобновления, нижняя олиственная часть которых остается в составе кроны до осени.

Анализируя вегетативные и генеративные побеги неаллювиальных видов ив, мы приходим к заключению, что в составе их крон развиваются 2 вида вегетативных побегов: короткие, средней длины, – всего 9 вариантов побегов и побеговых систем. По сравнению с аллювиальными отсутствуют длинные побеги.

Среди генеративных побегов выделены побеги регулярного возобновления, силлептические и пролептические. Генеративные побеги регулярного возобновления делятся на 3 группы: одноэтапно-опадающие (генеративные

побеги *S. aurita, S. lapponum*), двуэтапно-опадающие (вегетативно-генеративные побеги *S. cinerea, S. myrsinifolia, S. myrtilloides, S. rosmarinifolia, S. starkeana*) и условно-неопадающие (*S. pentandra*).

Силлептические генеративные побеги неаллювиальных видов ив отличаются нижней частью, которая в зависимости от длины и олиственности бывает 4 видов: укороченная олиственная (*S. rosmarinifolia*), средней длины олиственная (*S. cinerea*), средней длины неолиственная *S. rosmarinifolia*), удлиненная олиственная (*S. rosmarinifolia*).

Пролептические генеративные побеги встречены только у *S. myrsinifolia*, они содержат укороченную олиственную нижнюю часть.

7.8. Анализ побегов и побеговых систем аллювиальных и неаллювиальных видов ив

Кроны изученных бореальных видов ив отличаются специфическим набором побегов разных вариантов.

Аллювиальные местообитания для ив рассматриваются как первичные (Скворцов, 1968). Они существенным образом отразились на биологии и морфологии ив и, в первую очередь, их побеговой структуре. В поймах у ив сформировались жизненные формы одно-, мало- и многоствольные деревья, а также высокие аэроксильные и гипогеогенно-геоксильные кустарники. У особей этих жизненных форм в кроне есть побеги всех трех типов: короткие, средней длины и длинные, из них преобладают варианты побегов средней длины (табл. 47).

Однолетние и многолетние побеги всех трех типов могут быть ветвящимися и неветвящимися. Ветвление однолетних побегов (побегов текущего года) силлептическое (за счет развертывания из пазушных почек без периода покоя), а ветвление многолетних побегов пролептическое из почек возобновления или из спящих почек.

Доля длинных побегов в кроне деревьев составляет от 2,66 % (*S. alba*) до 3,88 % (*S. euxina*), а коротких побегов от 1,47 % (*S. euxina*) до 5,31 % (*S. alba*).

Таблица 47 - Соотношение (%) вариантов побегов кроны особей аллювиальных видов ив различных жизненных форм

Длина	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся
S. alba	5,31				55,05	0,23	9,78	26,97	0,22	0,14		2,3
S. euxina	1,47				50,52	9,34	7,49	27,3	0,87			3,01
S. gmelinii	12,87		2,53	1,32	34,12	13,03	4,68	29,53	+	0,84		1,08
S. vinogradovii	7,47		4,04	5,46	36,52	1,44	18,44	25,77	+			0,86
S. viminalis	9,62				46,19	5,23	6,61	30,25	+		0,51	1,59
S. acutifolia	28,28		0,47		45,44	0,79	3,34	19,57	0,3			1,81
S. triandra * (гипогеог.-геоксил.)	5,85				38,38	12,4	3,06	36,92	0,33	0,25		2,81
*S. triandra*** (эпигеог.-геоксил.)	4,95		2,53	1,54	25,8	11,81	20,21	30,86	0,56			1,74

Примечания: Жизненные формы: *S. alba*, *S. euxina* – одноствольное дерево; *S. vinogradovii, S. acutifolia* – эпигеогенно-геоксильный кустарник; *S. gmelinii, S. viminalis* – аэроксильный кустарник; *S. triandra* * – гипогеогенно-геоксильный кустарник; *S. triandra*** – эпигеогенно-геоксильный кустарник

Содержание в кроне аллювиальных кустарников длинных побегов составляет от 0,86-2,1 % (*S. vinogradovii, S. gmelinii, S. viminalis, S. acutifolia*) до

3,39 % (*S. triandra*), а коротких побегов от 5,85-9,62 % (*S. triandra, S. viminalis*) до 16,7-28,75 % (*S. gmelinii, S. vinogradovii, S. acutifolia*).

Таким образом, общее процентное содержание длинных побегов и побегов средней длины в кронах аллювиальных видов деревьев и кустарников составляет от 71,25-83,28 % (*S. acutifolia, S. vinogradovii, S. gmelinii)* до 90,38–98,53 % (*S. viminalis, S. triandra, S. alba, S. euxina*).

У особей *S. alba и S. euxina* жизненной формы факультативный стланик в кроне выделено только 5 основных вариантов побегов из-за отсутствия однолетних ветвящихся длинных побегов и средней длины, а также многолетних неветвящихся побегов средней длины.

В кронах геоксильных кустарников (эпигеогенно-геоксильные и гипогеогенно-геоксильные) неаллювиальных видов в отличие от аллювиальных деревьев и кустарников отсутствуют варианты длинных побегов (табл. 48).

У особей неаллювиальных видов ив жизненных форм геоксильных кустарников процентное содержание вариантов побегов в кроне находится примерно в одинаковых интервалах (табл. 48). В частности, у особей жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник процентное соотношение коротких побегов составляет от 20,4 % (*S. starkeana*) до 50,8 % (*S. rosmarinifolia*), побегов средней длины – от 49,4 % (*S. rosmarinifolia*) до 79,65 % (*S. starkeana*).

У особей жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник процентное соотношение коротких побегов составляет от 21,7-25,2 % (*S. rosmarinifolia, S. aurita*) до 62,2 % (*S. starkeana*), побегов средней длины – от 37,8 % (*S. starkeana*) до 74,9-78,3 % (*S. rosmarinifolia, S. aurita*).

Жизненная форма деревце изучена у высокого кустарника – *S. myrsinifolia* и низких кустарников – *S. aurita, S. starkeana*. В отличие от низких кустарников (*S. starkeana, S. aurita,*), у *S. myrsinifolia* в кроне в небольшом числе есть длинные побеги (0,78 %), что связано с ее большей высотой (до 6м) (табл. 48). В целом, процентное соотношение вариантов побегов в кронах особей жизненной формы деревце следующее: короткие побеги от 27,1 % (*S. aurita*) до 42,7 % (*S. starkeana*), побеги средней длины от 57,3 % (*S. starkeana*) до 72,8 % (*S. aurita*) (табл. 48).

Соотношение вариантов побегов в кронах особей болотных видов жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник таково: короткие побеги от 28 % (*S. lapponum*) до 59,2 % (*S. aurita*), побеги средней длины от 40,8 % (*S. aurita*) до 72 % (*S. lapponum*) (табл. 48).

Таблица 48 - Соотношение (%) вариантов побегов в кронах неаллювиальных видов ив различных жизненных форм

Длина побега	короткий				средней длины				длинный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся
Ж.Ф. эпигеогенно-геоксильный кустарник												
S. starkeana	16,9		1,9	1,6	34,1	4,45	10	31				
S. rosmarinifolia	44		2,8	4	14	7,3	7,3	20,8				
Ж.Ф. гипогеогенно-геоксильный кустарник												
S. aurita	20,6		1,4	3,2	42	1,7	7,4	23,8				
S. starkeana	47,4		4,5	10,3	16,8	1,3	6,4	13,3				
S. rosmarinifolia	16,1		1,7	3,9	28,3	6,1	11,1	32,8				
Ж.Ф. деревце												
S. myrsinifolia	34,4		1,6	1,8	27,9	1,5	7,1	25				0,78
S. aurita	23,9		1,4	1,78	39,2		7,93	25,7				
S. starkeana	37,5		2,1	3,1	22,7	2,8	5,7	26,1				
Ж.Ф. низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник												
S. aurita	47,6		5,3	6,3	8,7		11,7	20,4				
S. starkeana	43,5		3,8	8,4	16,1		3,1	25,2				
S. lapponum	21	7			27	15	5	25				
S. myrtilloides	39,7		2	15,2	20,5	3,3	5,3	14				
Ж.Ф. полуводный длинноксилоризомный стланик												
S. cinerea	14,7		1,4	2,8	51,4		3,2	26,6				

У взрослых особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в кроне преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (табл. 48). На качественном и количественном уровне в кроне ивы пепельной этой жизненной формы в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии преобладают побеги средней длины – 81,2 %, и более редко образуются короткие побеги (18,9 %) (табл. 48).

В кроне особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик по сравнению с особями жизненной формы геоксильный кустарник больше общее процентное содержание всех вариантов коротких побегов (на 7,5 %), и в то же время меньше общее процентное содержание всех вариантов побегов средней длины (на 6,29 %).

В отличие от неаллювиальных видов в кронах аллювиальных видов выделены длинные побеги (до 3,9 %), содержание побегов средней длины больше на 15-30 %, а содержание коротких меньше на 30 %, что обусловливает их большую высоту (рис. 99, 100).

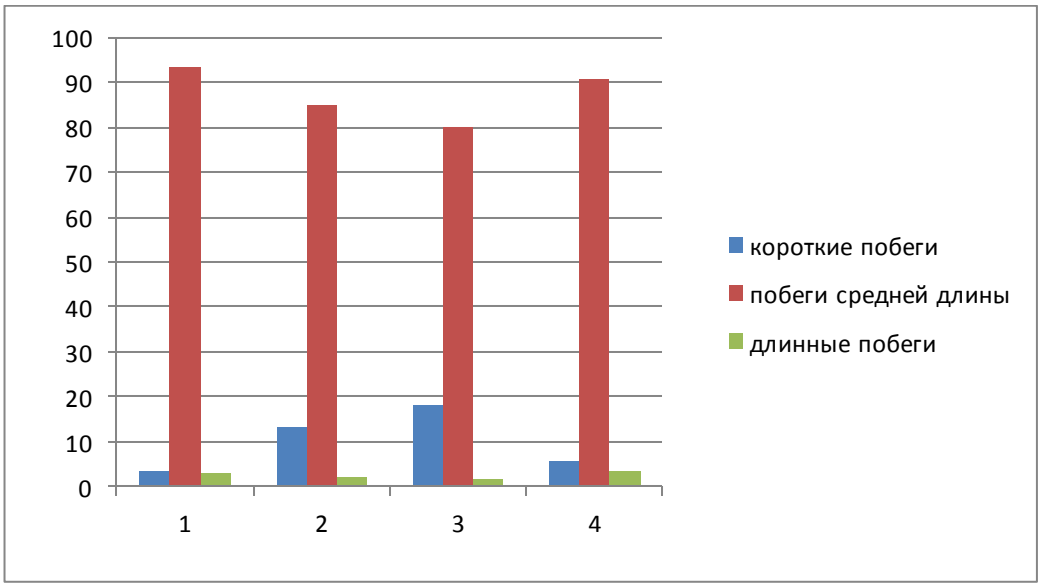


Рисунок 99 - Доля участия (%) типов побегов и побеговых систем у различных жизненных форм аллювиальных видов ив

Условные обозначения: 1 – деревья, 2 – аэроксильный кустарник, 3 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 4 – гипогеогенно-геоксильный кустарник

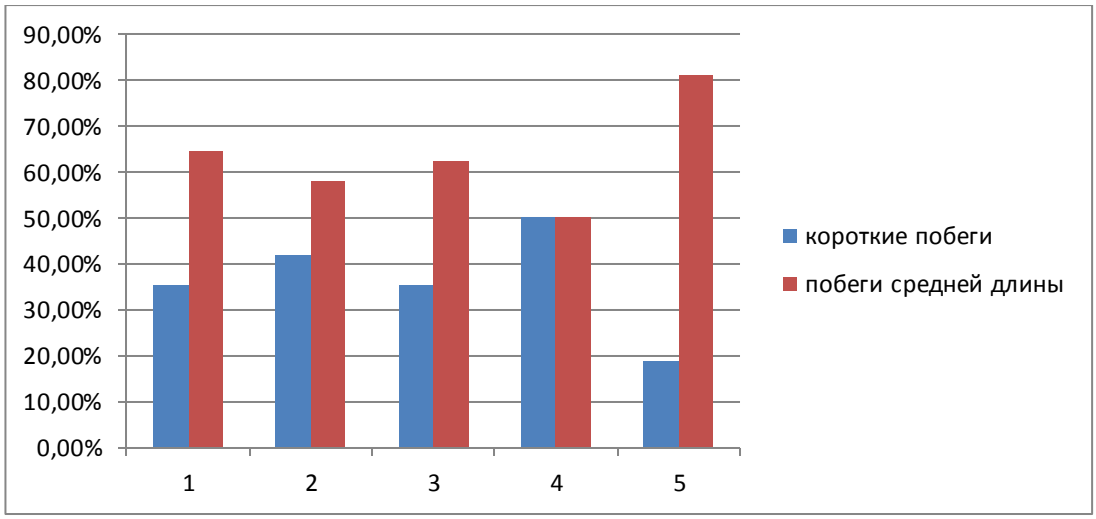


Рисунок 100 - Доля участия (%) типов побегов и побеговых систем различных жизненных форм неаллювиальных видов ив

Условные обозначения: 1 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 2 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 3 – деревце, 4 – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, 5 – полуводный длинноксилоризомный стланик

У бореальных видов ив выделено 3 варианта генеративных побегов: регулярного возобновления, силлептические и пролептические.

Среди генеративных побегов регулярного возобновления выделены одноэтапно-опадающие, двуэтапно-опадающие и условно-неопадающие.

Опадение вегетативно-генеративных побегов двуэтапно происходит у 8 изученных видов *S. alba, S. euxina, S. triandra, S. cinerea, S. myrsinifolia, S. starkeana, S. rosmarinifolia, S. myrtilloides.* У них вначале отчленяется в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – нижняя олиственная часть генеративного побега. Поэтому на двулетних побегах этих видов летом можно наблюдать оставшуюся нижнюю олиственную часть вегетативно-генеративных побегов. Она может достигать длины 1,0-2,5 см и содержать 2-5 листочков (*S. alba, S. euxina, S. triandra, S. cinerea,S. starkeana, S. rosmarinifolia*), или может достигать длины 4 см и содержать 5-8 листочков (*S. myrsinifolia, S. myrtilloides*).

У 7 изученных видов (*S. caprea, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. acutifolia, S. viminalis, S. aurita, S. lapponum*) тычиночные генеративные побеги опадают вскоре после цветения, пестичные – после созревания семян и их освобождения из коробочек. Генеративные побеги опадают обычно вместе со своей короткой

нижней частью и катафиллами, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега. Поэтому в кронах этих видов в течение вегетационного периода нет генеративных побегов (или их нижних участков). Условно-неопадающие генеративные побеги есть только у *S. pentandra* (женские генеративные побеги находятся в составе кроны до весны следующего года).

В районах исследований встречены особи 8 видов: *S. euxina, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. viminalis, S. triandra, S. cinerea, S. myrsinifolia, S. rosmarinifolia* с силлептическими и пролептическими генеративными побегами, обусловливающими вторичное цветение.

Силлептические генеративные побеги образуются из пазушных почек без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом материнского побега. Пролептические генеративные побеги, в отличие от силлептических, развиваются из пазушных почек, находившихся некоторое время в состоянии покоя, поэтому они развиваются позднее (с июля по сентябрь).

Вторичное цветение индуцируется сочетанием оптимальных условий погоды и отражает возможность возврата к исходно непрерывному цветению растений бессезонного климата. Вторичное цветение может быть вызвано стрессом, таким как жара, засуха, механическое нарушение, аномальная погода или недостаток минерального питания (Аксенова и др., 1973; Levy, Dean, 1998; Жмылев и др., 2009).

Силлептические генеративные побеги у ив мы классифицировали по двум признакам: по длине нижней части и ее олиственности. По длине нижней части выделено три варианта: 1) укороченная нижняя часть – длина 1-3 мм; 2) нижняя часть средней длины – длина 0,5-1,5 см; 3) удлиненная нижняя часть – длина 1,7-3,6 см. По признаку олиственности нижней части выделено две группы элементов – неолиственные и олиственные (табл. 49). Учитывая перечисленные признаки, общее число возможных вариантов силлептических генеративных побегов составило 6 (табл.49).

В кронах *S. euxina, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. viminalis, S. triandra, S. cinerea, S. myrsinifolia, S. rosmarinifolia* ив 1 вариант элементов не встречаются и

фактически образуются 5 вариантов силлептических генеративных побегов (табл. 49, рис. 101):

1 – с неолиственной укороченной нижней частью,

2 – с олиственной укороченной нижней частью,

3 – с неолиственной нижней частью средней длины,

4 – с олиственной нижней частью средней длины,

5 – с удлиненной олиственной нижней частью.

Таблица 49 - Варианты силлептических генеративных побегов (теоретически возможные и реально встречающиеся) в кронах *S. euxina, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. viminalis, S. triandra, S. cinerea, S. myrsinifolia, S. rosmarinifolia*

Длина нижней части вег.-ген. побегов	укороченная (1-3 мм)		средней длины (0,5-1,5 см)		удлиненная (1,7-3,6 см)	
Наличие олиственности	неолист-венная	олиственная	неолист-венная	олиственная	неолист-венная	олист-венная
S. euxina		+				
S. vinogradovii		+				
S. gmelinii		+				
S. viminalis	+			+		
S. triandra	+	+				+
S. cinerea				+		
S. myrsinifolia				+		
S.rosmarinifolia		+	+			+

У большинства видов образуется только один вариант генеративных силлептических побегов (*S. euxina, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. viminalis, S. triandra, S. cinerea, S. myrsinifolia*), у трех изученных видов – 2 или 3 варианта (*S. viminalis, S. triandra, S. rosmarinifolia*).

Генеративные силлептические побеги с неолиственной укороченной нижней частью выделены у 2 видов *S. viminalis, S. triandra.* Общая длина таких побегов 1,3-1,8 см (*S. viminalis*), 1,5-3,2 см (*S. triandra*).

Генеративные силлептические побеги с олиственной укороченной нижней частью характерны для 5 видов *S. euxina, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. triandra, S. rosmarinifolia*.

Общая длина генеративных силлептических побегов 1-3,5 см (*S. euxina, S. vinogradovii, S. rosmarinifolia*) или 1,7-4 см (*S. gmelinii, S. triandra*), длина нижней части 1-3 мм с 1-2 листочками.

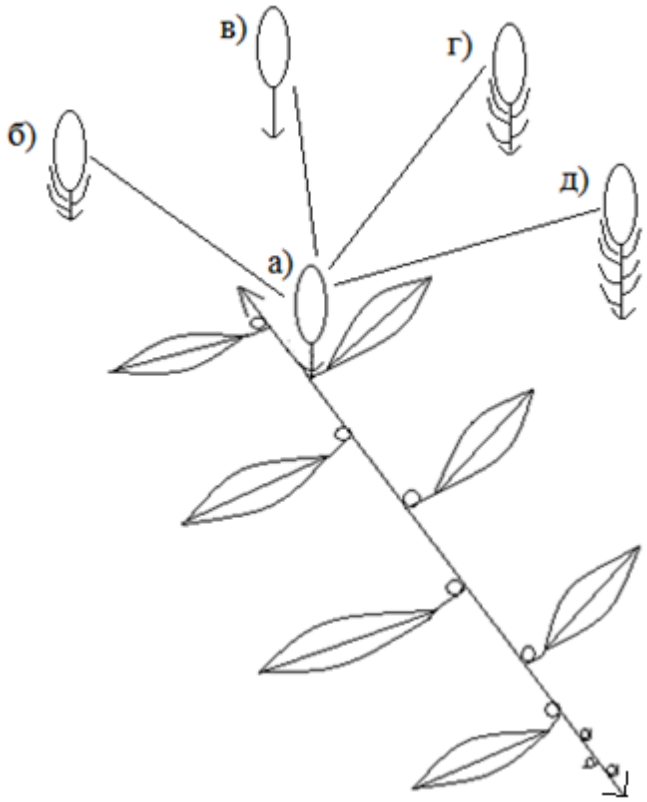


Рисунок 101 - Варианты силлептических генеративных побегов, встречающихся в кронах бореальных видов ив
Условные обозначения: силлептические побеги а) с укороченной неолиственной нижней частью, б) с укороченной олиственной нижней частью, в) с неолиственной нижней частью средней длины, г) с олиственной нижней частью средней длины,
д) с олиственной удлиненной нижней частью

Генеративные силлептические побеги с неолиственной нижней частью средней длины встречены у 1 вида *S. rosmarinifolia*. При этом общая длина таких генеративных силлептических побегов 1,6-2,0 см, длина нижней части 0,5-0,7 см.

Генеративные силлептические побеги с олиственной нижней частью средней длины встречены у 3 видов *S. viminalis, S. cinerea, S. myrsinifolia*. Их нижняя часть длиной 0,5-1,5 см с 2-5 листочками, при этом общая длина генеративных силлептических побегов 1,1-2,5 см (*S. cinerea, S. myrsinifolia*) или 2,2-6,0 см (*S. viminalis*).

Генеративные силлептические побеги с удлиненной олиственной нижней частью выделены у 2 видов *S. triandra, S. rosmarinifolia*. Их нижняя часть длиной 1,7-3,6 см, содержит 4-5 листочков. Общая длина 2,7-5,5 см (*S. rosmarinifolia*) или 3,6-7,0 см (*S. triandra*).

Одноэтапно-опадающие генеративные побеги регулярного возобновления, силлептические и пролептические генеративные опадают после цветения и не принимают участия в формировании кроны. Нижняя олиственная часть двуэтапно-опадающих генеративных побегов фотосинтезирует в составе двулетних побегов кроны до осени, и в этом плане (по функции и времени существования в составе побеговых систем) она тождественна силлептическим вегетативных побегам, которые тоже могут быстро отмирать.

В составе годичного вегетативного побега выделены 13 вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических или пролептических побегов (рис.102): 1) лист, узел, короткое междоузлие (длина междоузлия меньше его ширины) и вегетативная почка регулярного возобновления; 2) лист, узел, короткое междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления; 3) лист, узел, длинное междоузлие (длина междоузлия намного больше его ширины) и вегетативная почка регулярного возобновления; 4) лист, узел, длинное междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления; 5) лист, узел, длинное междоузлие и генеративная почка регулярного возобновления; 6-10) лист, узел, длинное междоузлие (5 вариантов) и силлептический генеративный побег, развивающийся из генеративной почки регулярного возобновления; 11) лист, узел, длинное междоузлие и спящая почка; 12) чешуевидный лист, узел,

короткое междоузлие и спящая почка; 13) лист, узел, длинное междоузлие и пролептический генеративный побег, развивающийся из генеративной почки регулярного возобновления (рис. 102).

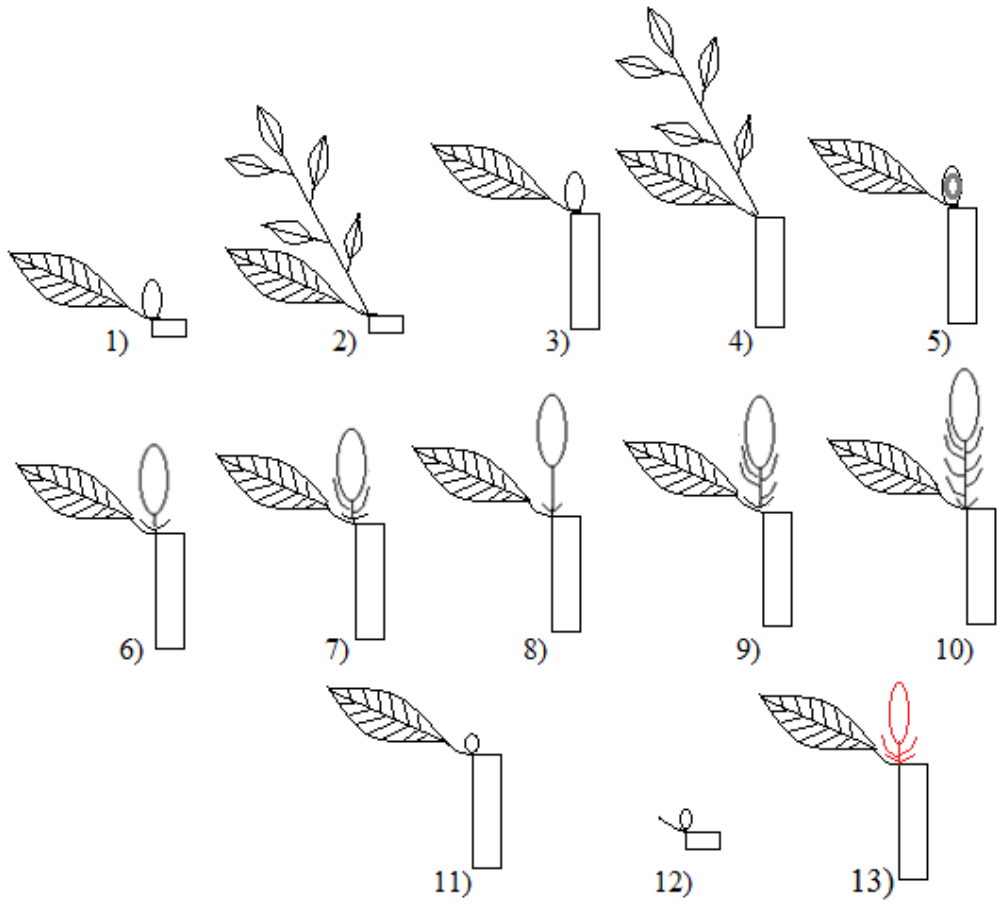
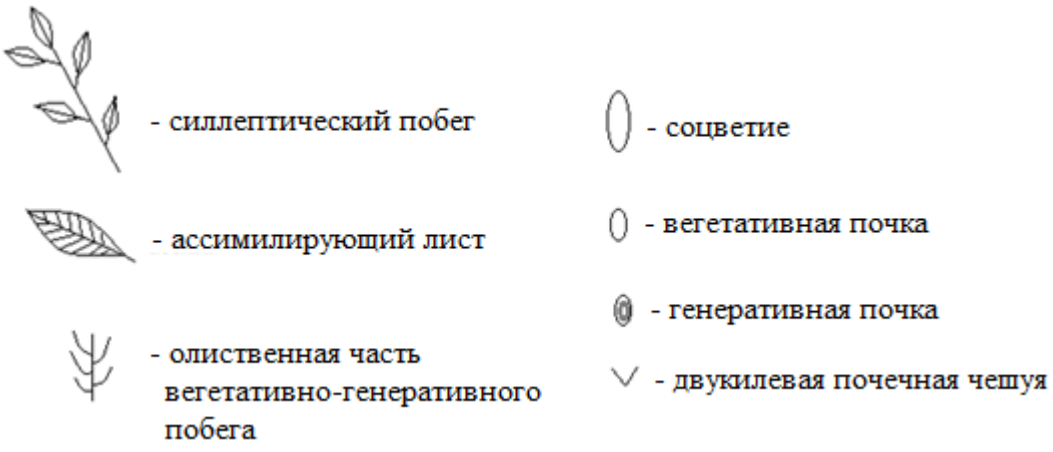


Рисунок 102 - Типы метамеров в составе годичных побегов изученных видов ив
Условные обозначения: 1 -13 – см. обозначение в тексте; красным цветом показан пролептический генеративный побег



В результате бокового ветвления (акро-, мезо- и базитония) у изученных видов ив образуются системы побегов, сначала малолетние, а потом и многолетние. К малолетней системе побегов относится трехлетняя побеговая система (ТПС), речь о которой пойдет в 8 главе.

Таким образом, анализ классификаций побегов бореальных видов ив показал, что:

В кронах изученных видов выявлено 12 вариантов вегетативных побегов и побеговых систем.

Наибольшее разнообразие вегетативных вариантов побегов в кроне характерно для особей жизненных форм деревьев и высоких кустарников. У более низких кустарников – эпигеогенно-геоксильного кустарника, низкого длинноксилоризомного гипогеогенно-геоксильного кустарника, жизненной формы деревце, стлаников – в кронах отсутствуют длинные побеги, и увеличивается процентное содержание коротких побегов.

По сравнению с неаллювиальными видами, в кронах аллювиальных видов присутствуют длинные побеги до 3,86 %, а содержание побегов средней длины больше на 15-30 %, коротких меньше на 30 %, что обусловливает их большую высоту.

У изученных видов ив выделено 3 варианта генеративных побегов: регулярного возобновления, силлептические и пролептические. Среди генеративных побегов регулярного возобновления выделены одноэтапно-опадающие, двуэтапно-опадающие и условно-неопадающие. Среди силлептических генеративных побегов выделено 5 вариантов.

Одноэтапно-опадающие генеративные побеги регулярного возобновления, силлептические и пролептические генеративные опадают после цветения и не участвуют в формировании кроны в течение всего вегетационного периода. Нижняя олиственная часть двуэтапно-опадающих генеративных побегов фотосинтезирует в составе двулетних побегов кроны до осени, и в этом плане (по функции и времени существования в составе побеговых систем) они

тождественны силлептическим вегетативных побегам, которые тоже могут быстро отмирать.

Многообразие побегов и побеговых систем обусловлено метамерной поливариантностью вегетативных побегов. В составе годичного вегетативного побега выделены 13 вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических или пролептических побегов.

ГЛАВА VIII. АРХИТЕКТОНИКА БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX*

В качестве основной структурной единицы ив мы рассматриваем трехлетнюю побеговую систему (ТПС), которая состоит из трехлетнего, двухлетнего (одного или нескольких) и нескольких однолетних побегов последнего года вегетации (Недосеко, 2014 б, в, 2015 б, 2016 а, б; Недосеко, Викторов, 2016, 2017 а, б). Среди ТПС мы выделяем различные типы, группы, подгруппы и варианты. Тип ТПС показывает отношение числа трехлетних побегов к двулетним. Группа ТПС характеризуется не только отношением числа трехлетних побегов к числу двулетних, но и отношением числа двулетних побегов к числу однолетних побегов. Среди групп выделены две подгруппы: 1 подгруппа – двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов трехлетних; 2 подгруппа, в которых двулетние побеги развиваются из более нижних узлов трехлетних побегов. Вариант ТПС кроме этого учитывает силлептические побеги и побеги, развивающиеся из спящих почек.

Архитектурный модуль ив – это трехлетняя побеговая система (ТПС), основанная на трех признаках: варианте ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей генеративных побегов.

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

8.1. Типы ТПС деревьев *S. caprea* и *S. euxina*

Типы ТПС *S. caprea*

Полевой материал собран в окрестностях г. Арзамаса Нижегородской области в течение апреля 2015 года. Изучено 6 молодых генеративных особей (по 3 особи

женского и мужского пола) жизненной формы одноствольное дерево высотой 3,5-4 м. На 18 модельных ветвях из верхней, срединной и нижней частей кроны изучено 190 ТПС.

В составе верхних модельных веток мужских особей изучено 33 ТПС, относящихся к 7 типам, таким как: 1:1 (10 – 30,3 %), 1:2 (11 – 33,3 %), 1:3 (6 – 18,2 %), реже встречаются типы 1:4 (2 – 6,06 %), 1:5 (2 – 6,06 %), 1:6 (1 – 3,03 %), 1:7 (1 – 3,03 %) (рис. 103; табл. 8.1.-8.4. – в Приложении).

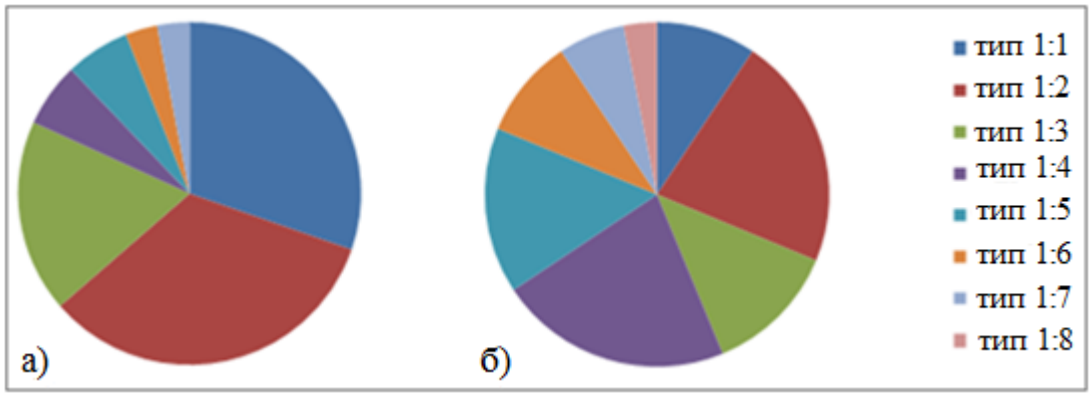


Рисунок 103 - Доля участия разных типов ТПС в составе верхних модельных ветвей особей *S. caprea*: а) мужских, б) женских

У верхних модельных веток женских особей изучено 32 ТПС, относящихся к 8 типам, из которых чаще встречаются типы: 1:2 (7 – 21,9 %), 1:4 (7 – 21,9 %), 1:5 (5 – 15,6 %); реже – типы: 1:1 (3 – 9,37 %), 1:6 (3 – 9,38 %), 1:7 (2 – 6,25 %), 1:12 (1 – 3,12 %) (рис. 103; табл. 8.1-8.4. – в Приложении).

У особей обоих полов 7 типов ТПС одинаковые. Типы ТПС 1:1, 1:2, 1:3 преобладают у мужских особей, а типы 1:4, 1:5, 1:6, 1:7 – у женских (рис. 104).

При подсчете ассимилирующих побегов в составе верхних модельных ветвей выявлено, что у женских особей их в 1,9 раза больше, чем у мужских (154 побегов у мужских особей и 292 побега у женских) (табл.8.5. – в Приложении).

В составе срединных модельных веток мужских особей исследовано 32 ТПС, относящихся к 4 типам, из которых преобладают типы: 1:1 (12 – 37,5 %), 1:2 (13 – 40,63 %), реже встречается тип 1:5 (2 – 6,25 %); у женских особей изучено 30 ТПС, относящихся к 6 типам, из которых преобладают типы 1:2 (12 – 40 %) и 1:3

(9 – 30 %), реже встречаются типы 1:7 (1 – 3,33 %), 1:8 (1 – 3,33 %) (рис. 105; табл.8.1.-8.4. – в Приложении).

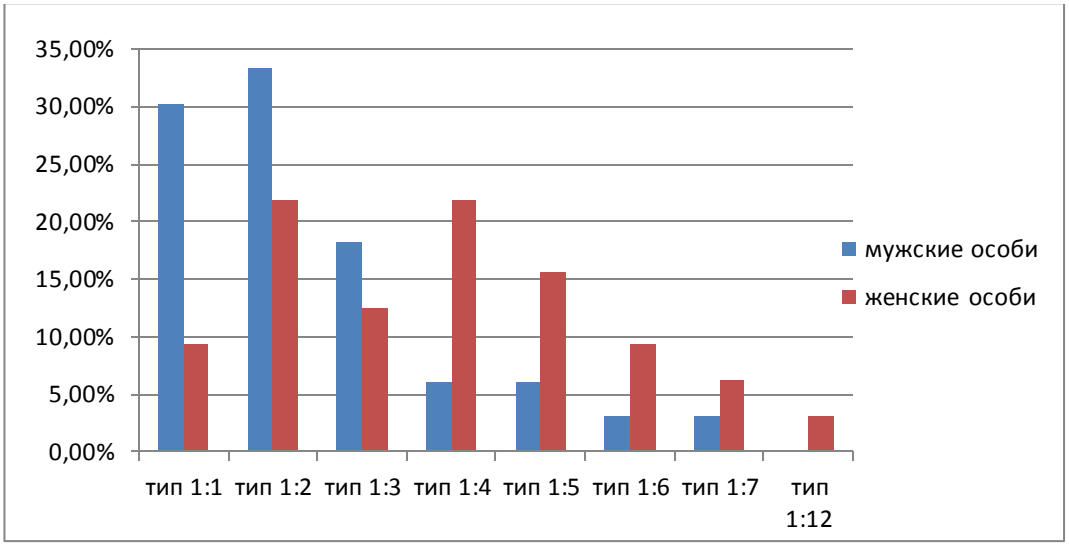


Рисунок 104 - Соотношение разных типов ТПС в составе верхних модельных ветвей особей *S. caprea*

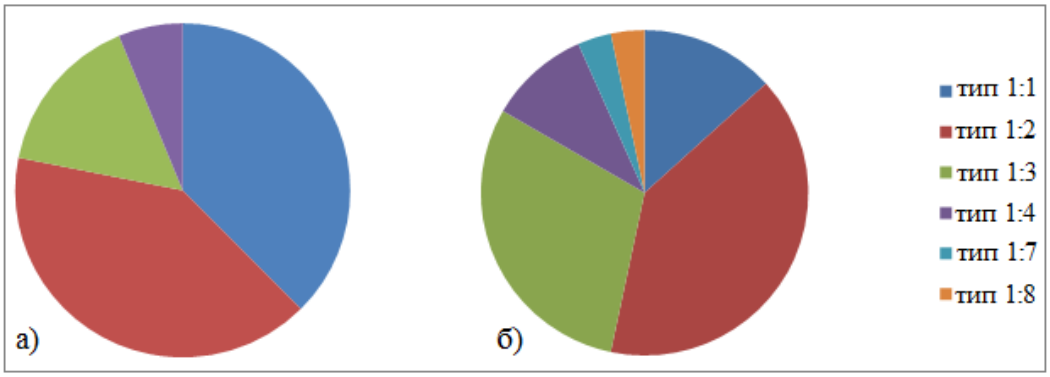


Рисунок 105 - Доля участия разных типов ТПС в составе срединных модельных ветвей особей *S. caprea*: а) мужских, б) женских

Таким образом, у срединных ветвей женских и мужских особей одинаковые 3 типа ТПС – 1:1, 1:2, 1:3, среди них преобладает тип 1:2. Тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а тип 1:3 – у женских (рис. 106).

В составе срединных модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей немного больше, чем у мужских (134 побегов у мужских особей и 140 побегов у женских) (табл.8.5. – в Приложении).

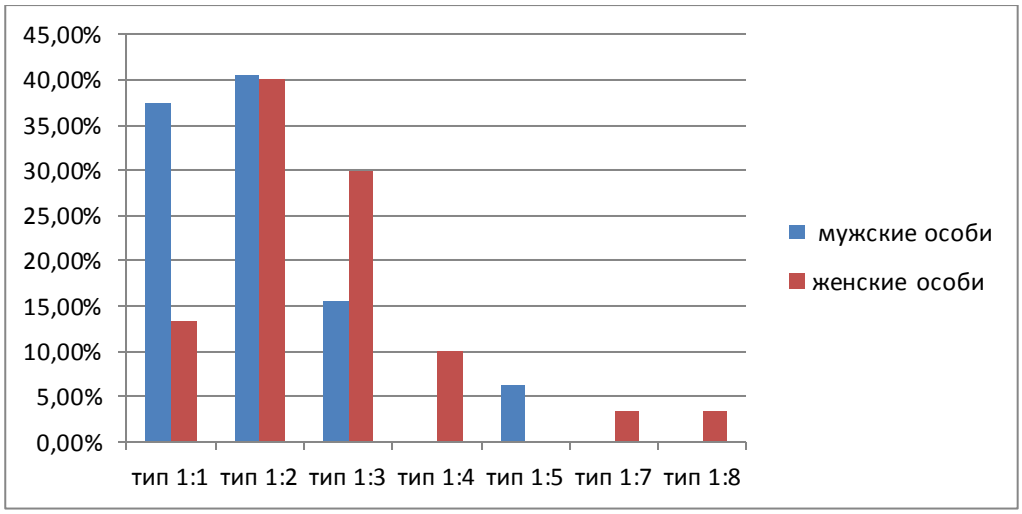


Рисунок 106 - Соотношение разных типов ТПС в составе срединных модельных ветвей особей *S. caprea*

В составе нижних модельных веток мужских особей исследовано 35 ТПС, относящихся к 5 типам, из которых чаще встречены типы: 1:1 (17 – 48,57 %) и 1:2 (9 – 25,72 %), реже – типы 1:4 (3 – 8,57 %), 1:5 (1 – 2,86 %); у женских особей изучено 28 ТПС, относящихся к 5 типам, из которых преобладают типы: 1:1(9 – 32,14 %), 1:2 (10 – 35,71 %), реже встречаются типы 1:5 (2 – 7,14 %), 1:6 (1 – 3,57 %) (рис. 107; табл. 8.1.-8.4. – в Приложении).

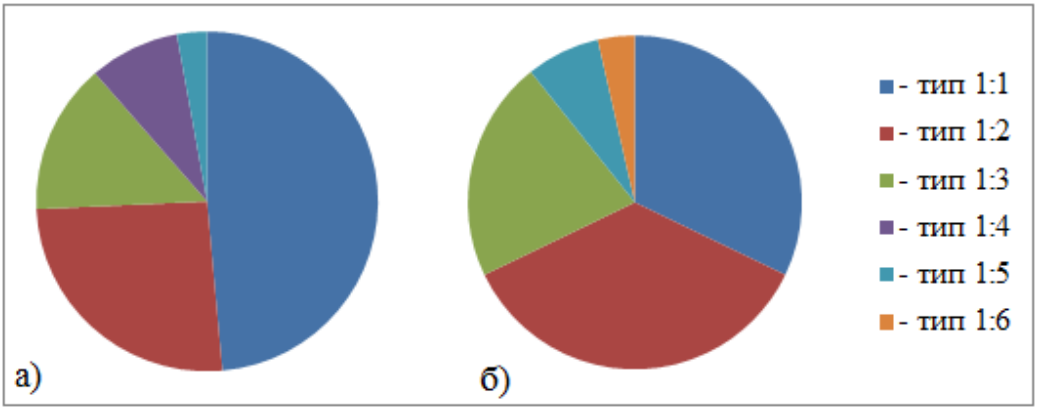


Рисунок 107 - Доля участия разных типов ТПС в составе нижних модельных ветвей особей *S. caprea*: а) мужских, б) женских

У нижних модельных веток женских и мужских особей одинаковые 4 типа ТПС: 1:1, 1:2, 1:3, 1:5; у женских особей преобладает тип 1:2, 1:3, 1:5, а у мужских – 1:1 (рис. 108).

В составе нижних модельных ветвей ассимилирующих годичных побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских (103 побега у мужских особей и 131 побег у женских) (табл. 8.5. – в Приложении).

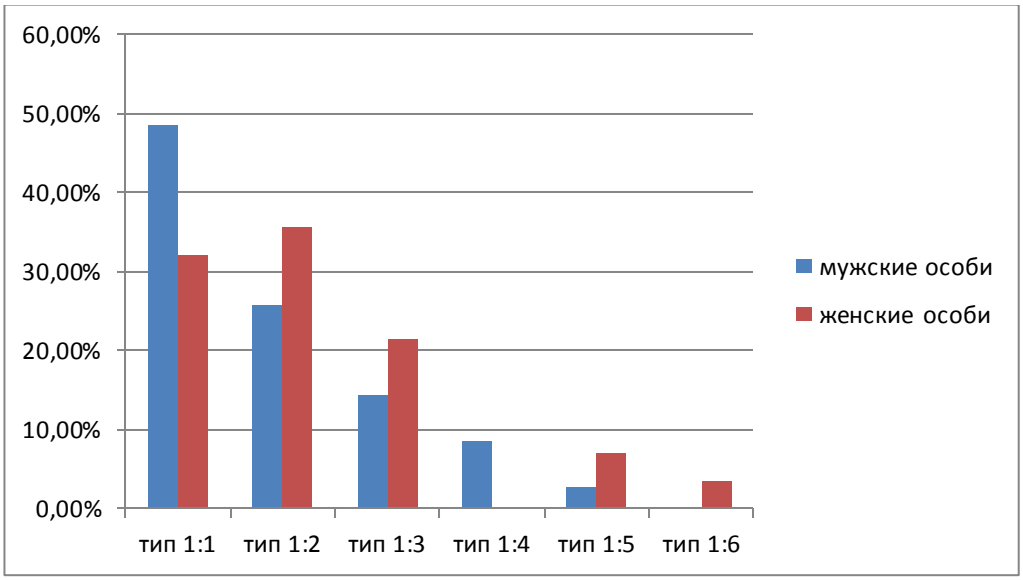


Рисунок 108 - Соотношение разных типов ТПС в составе нижних модельных ветвей особей *S. caprea*

Таким образом, в составе всех модельных ветвей мужских особей *S. caprea* преобладает тип ТПС 1:1, а женских – 1:2, 1:3 (рис. 109).

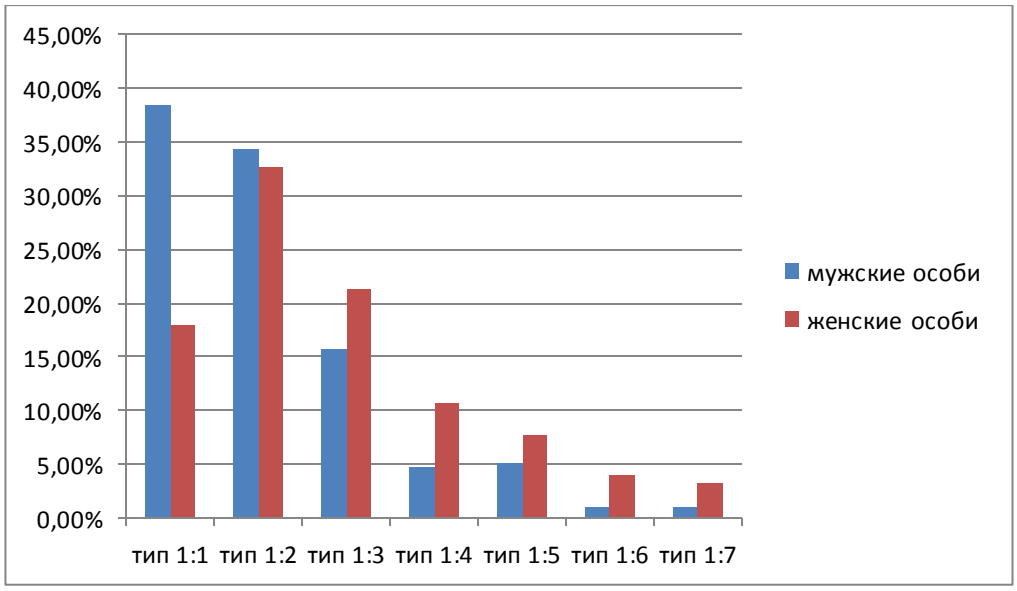


Рисунок 109 - Соотношение разных типов ТПС в составе кроны модельных ветвей особей *S. caprea*

В целом, в составе кроны *S. caprea* ассимилирующих побегов у женских особей в 1,4 раза больше, чем у мужских (391 побегов у мужских особей и 563 побега у женских) (табл. 8.5. – в Приложении).

Анализируя формулы побегообразования ТПС, можно видеть, что двулетние побеги отходят от трехлетних не всегда из верхних соседних узлов (табл. 8.5. – в Приложении).

В связи с этим, мы выделяем 2 подгруппы ТПС: 1 подгруппа – двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов трехлетних побегов; 2 подгруппа – ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из более нижних узлов трехлетних побегов (табл. 50).

Таблица 50 - Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов *S. caprea*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7		1:8		1:12	
Под-группа		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен	n	16	-	19	10	3	18	1	9	3	4	1	3	-	3	-	1	-	1
	%	17,4		20,7	10,8	3,3	19,6	1,1	9,8	3,3	4,3	1,1	3,3		3,3		1,1		1,1
муж	n	35	4	22	11	2	12	3	2	-	5	-	1	1	-	-	-	-	-
	%	35,7	4,1	22,4	11,2	2	12,2	3,1	2		5,1		1	1					

В типах ТПС 1:3 и 1:4, 1:5, 1:6, 1:7, 1:8 и 1:12 у женских особей и в типах 1:3, 1:5, 1:6 мужских особей преобладают ТПС 2 подгруппы, а в типах 1:4 и 1:7 мужских особей – ТПС 1 подгруппы.

В целом, у мужских особей *S. caprea*, по сравнению с женскими, преобладают ТПС 1 подгруппы (рис. 110, 111, 112).

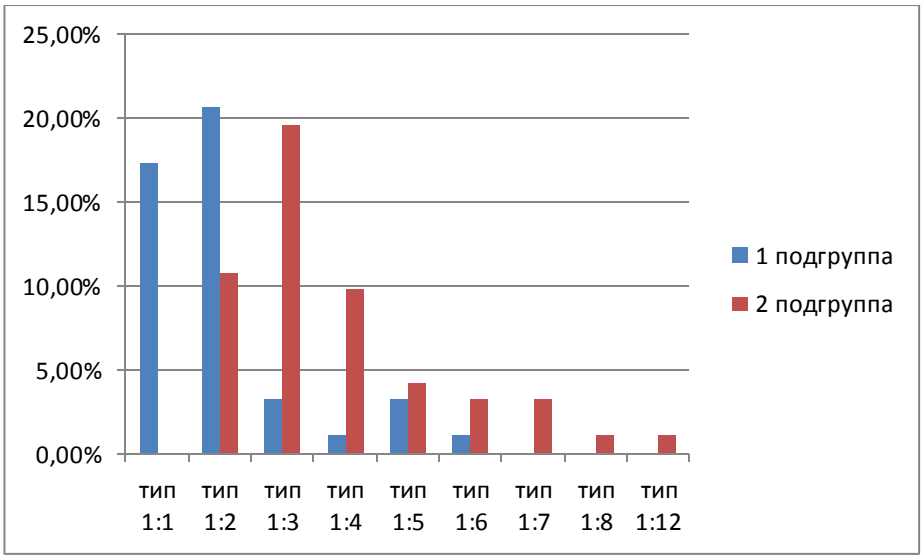


Рисунок 110 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов женских особей *S. caprea*

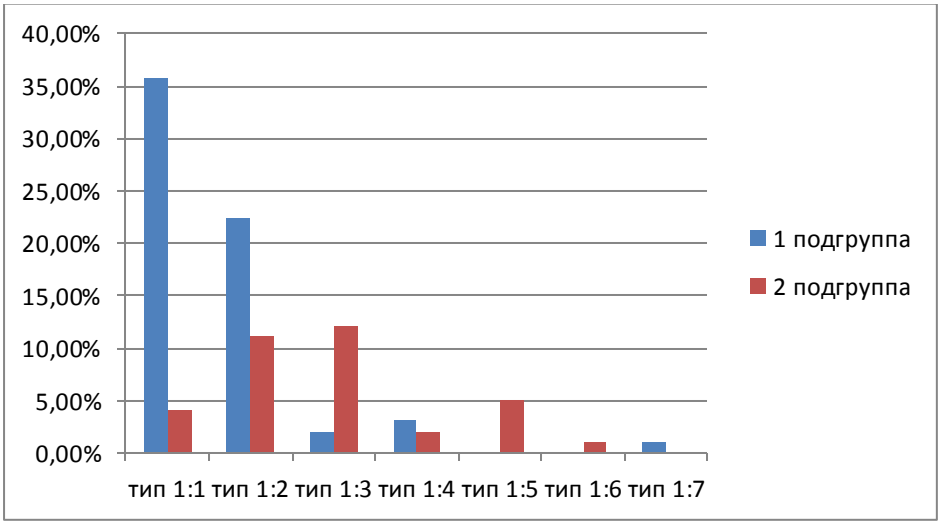


Рисунок 111 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов мужских особей *S. caprea*

Из 190 ТПС в 10 ТПС некоторые годичные побеги развиваются из спящих почек (5,3 %). В кронах женских и мужских особей *S. caprea* верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (по числу типов ТПС) и количественно (по доле участия типов ТПС).

Так, у мужских и женских особей наибольшее число ТПС характерно для верхних модельных ветвей (7 типов у мужских и 8 типов у женских), в составе

срединных модельных ветвей женских особей обнаружено 6 типов ТПС, а мужских – 4 типа ТПС, в составе нижних – по 5 типов ТПС.

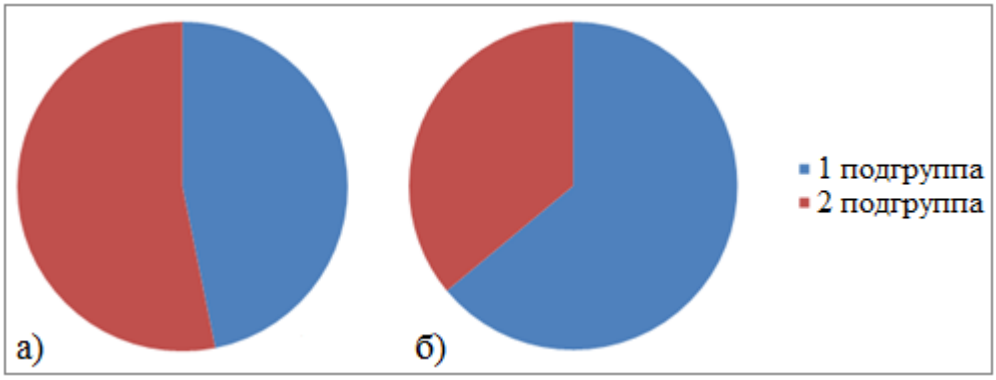


Рисунок 112 - Доля участия ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов особей *S. caprea*: а) женских, б) мужских

В составе всех модельных ветвей мужских особей преобладают типы ТПС 1:1 и 1:2. У женских особей в составе верхних модельных ветвей преобладают типы ТПС 1:2, 1:3, 1:4, 1:5; в составе срединных модельных ветвей – типы 1:2 и 1:3; а в составе нижних модельных ветвей – тип 1:2. У мужских особей тип ТПС 1:1 преобладает в составе срединных и нижних модельных ветвей; тип ТПС 1:2 и 1:3 в наибольшем числе представлен в составе верхних модельных ветвей.

У женских особей тип ТПС 1:2 преобладает в составе всех модельных ветвей, но в наибольшем числе – в составе срединных; тип ТПС 1:1 преобладает в составе нижних модельных ветвей, и в меньшем числе – в составе верхних; тип ТПС 1:3 в меньшем числе встречается в верхней части кроны, а в наибольшем – в срединной части; типы ТПС 1:4 и 1:5 преобладают в верхней части кроны.

Таким образом, у *S. caprea* в составе верхних и срединных веток преобладают типы ТПС 1:1 и 1:2, в составе нижних модельных ветвей – тип 1:1. У женских особей в составе верхних модельных ветвей преобладают типы ТПС 1:2, 1:4, 1:5, в составе срединных – тип ТПС 1:3, в составе нижних – типы ТПС 1:1, 1:2 и 1:3. В целом, у мужских особей, по сравнению с женскими значительно преобладают ТПС 1 подгруппы. В составе кроны женских особей ассимилирующих годичных побегов в 1,4 раза больше, чем у мужских. Это

свидетельствует о том, что женские особи, по сравнению с мужскими, более разветвлены и их кроны более плотные. Вероятно, эта особенность в строении кроны позволяет женским особям формировать большее количество репродуктивного материала.

Различные части кроны отличаются соотношением ассимилирующих побегов: наибольшее их число находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней части.

У ивы козьей ассимилирующие годичные побеги иногда развиваются из спящих почек (5,3 %).

Типы ТПС *S. euxina*

Полевой материал собран в окрестностях г. Арзамаса Нижегородской области в течение 2014-2015 г. Изучено 6 молодых генеративных особей (по 3 особи женского и мужского пола) жизненной формы одноствольное дерево высотой 4,5-5 м. На 18 модельных ветвях из верхней, срединной и нижней части кроны изучено 178 ТПС.

В составе верхних модельных веток мужских особей изучено 32 ТПС, относящихся к 4 типам: 1:1 (11 – 34,38 %), 1:2 (718 – 56,25 %), 1:3 (2 – 6,25 %), 1:4 (1 – 3,13 %) (рис. 113; табл. 8.6.-8.9. – в Приложении).

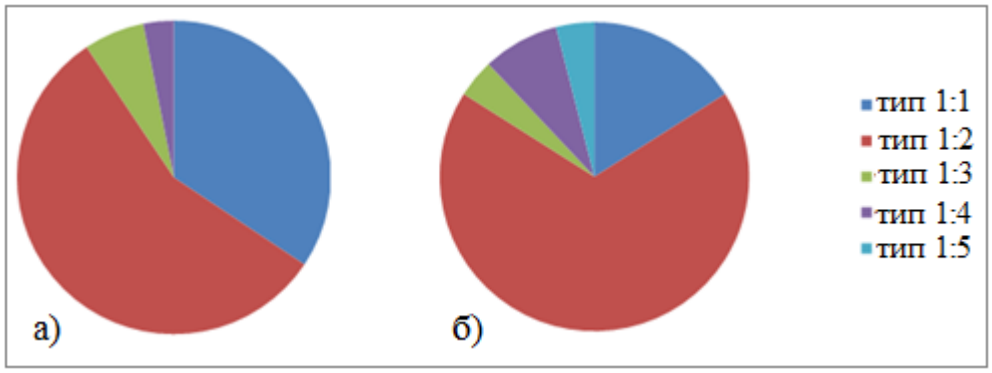


Рисунок 113 - Доля участия разных типов ТПС в составе верхних модельных ветвей особей *S. euxina*: а) мужских, б) женских

В составе верхних модельных веток женских особей изучено 25 ТПС, относящихся к 5 типам: 1:1 (4 – 16 %), 1:2 (17 – 68 %), 1:3 (1 – 4 %), 1:4 (2 – 8 %), 1:5 (1 – 4 %) (рис. 113; табл. 8.6.-8.9. – в Приложении).

У особей разного пола одинаковые 4 типа ТПС, среди которых преобладают типы 1:1 и 1:2. Тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а типы ТПС 1:2, 1:4, 1:5 – у женских (рис. 114).

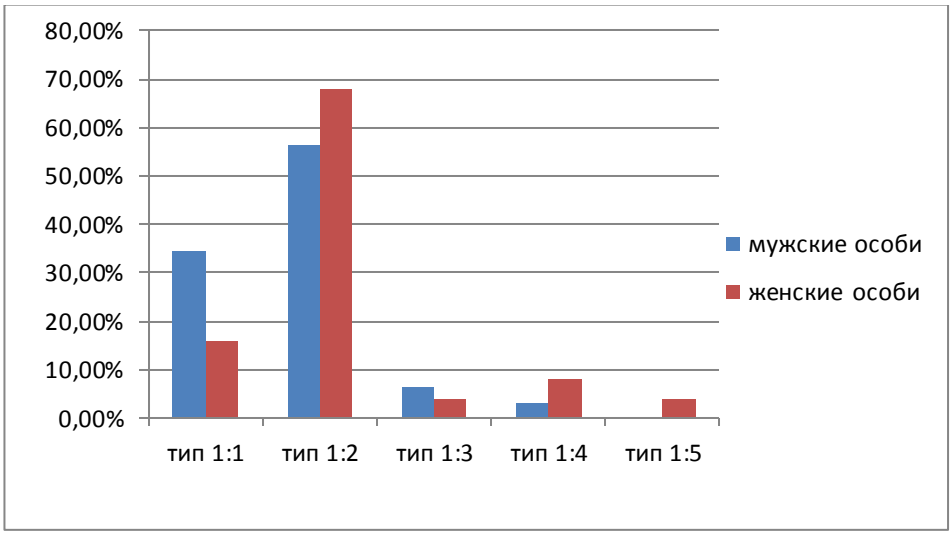


Рисунок 114 - Соотношение разных типов ТПС в составе верхних модельных ветвей особей *S. euxina*

В составе верхних модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей немного больше, чем у мужских (155 побегов у мужских особей и 170 побегов у женских) (табл.8.10. – в Приложении).

В составе срединных модельных веток мужских особей исследовано 33 ТПС, относящихся к 4 типам: 1:1 (17 – 51,5 %), 1:2 (12 – 36,4 %), 1:3 (3 – 9,09 %), 1:4 (1 – 3,03 %); у женских особей изучено 30 ТПС, также относящихся к 4 типам: 1:1 (7 – 23,3 %), 1:2 (15 – 50 %), 1:3 (6 – 20 %), 1:4 (2 – 6,67 %) (рис. 115; табл. 8.6.-8.9. – в Приложении).

Таким образом, у женских и мужских особей в структуре срединных ветвей одинаковые 4 типа ТПС: 1:1, 1:2, 1:3, 1:4, из них преобладают типы 1:1 и 1:2 (рис. 116). Тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а типы 1:2, 1:3, 1:4 – у женских.

При подсчете ассимилирующих побегов в составе срединных модельных ветвей выявлено, что у женских особей их в 1,6 раза больше, чем у мужских (142 побега у мужских особей и 220 побегов у женских) (табл. 8.10. – в Приложении).

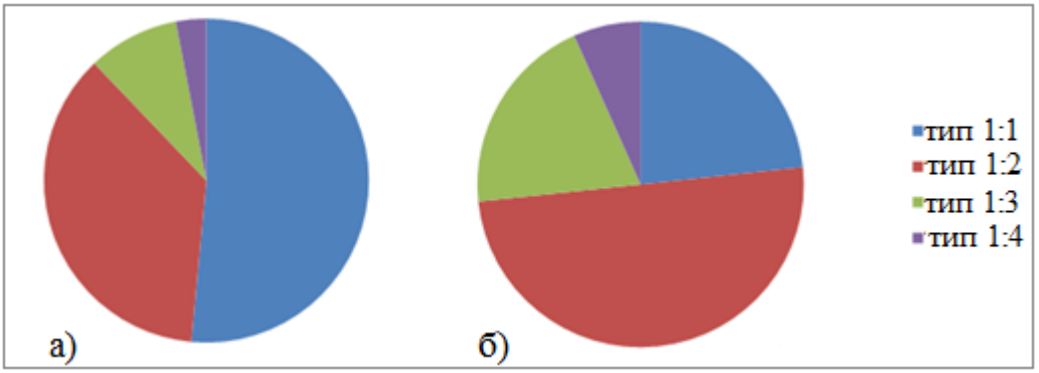


Рисунок 115 - Доля участия разных типов ТПС в составе срединных модельных ветвей особей *S. euxina*: а) мужских, б) женских

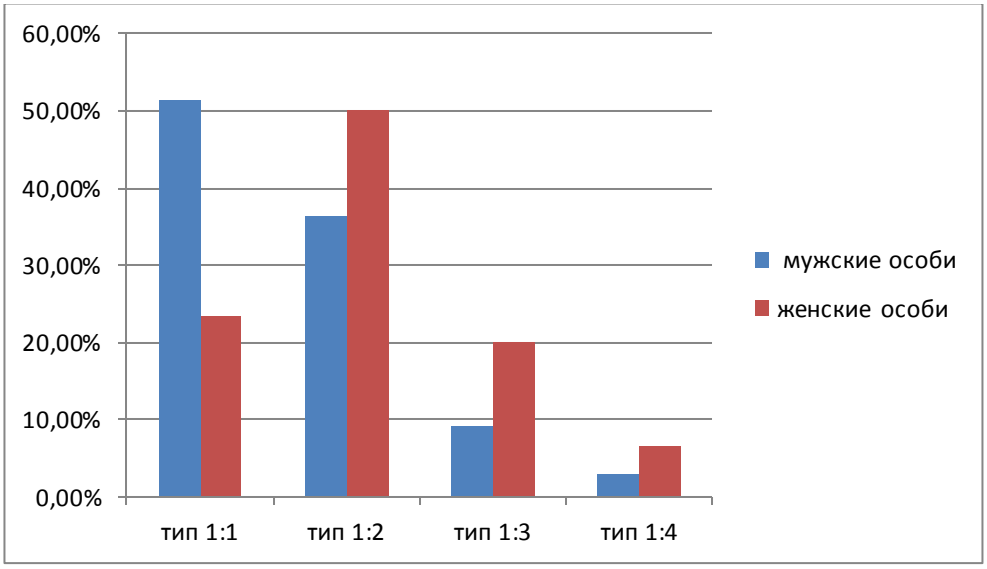


Рисунок 116 - Соотношение разных типов ТПС в составе срединных модельных ветвей особей *S. euxina*

В составе нижних модельных веток мужских особей исследовано 29 ТПС, относящихся к 3 типам ТПС: 1:1 (16 – 55,2 %), 1:2 (11 – 37,9 %), 1:3 (2 – 6,89 %); у женских особей изучено 29 ТПС, относящихся к 6 типам ТПС: 1:1 (6 – 20,7 %), 1:2 (12 – 41,4 %), 1:3 (8 – 27,6 %), 1:4 (1 – 3,45 %), 1:6 (1 – 3,45 %), 1:7 (1 – 3,45 %) (рис. 117; табл. 8.6.-8.9. – в Приложении).

В составе нижних модельных ветвей женских и мужских особей 3 типа ТПС одинаковые: 1:1, 1:2, 1:3. У женских особей преобладают типы 1:2 и 1:3, а у мужских – типы ТПС 1:1 и 1:2 (рис. 118); причем тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а типы ТПС 1:2, 1:3, 1:4, 1:6, 1:7 – у женских.

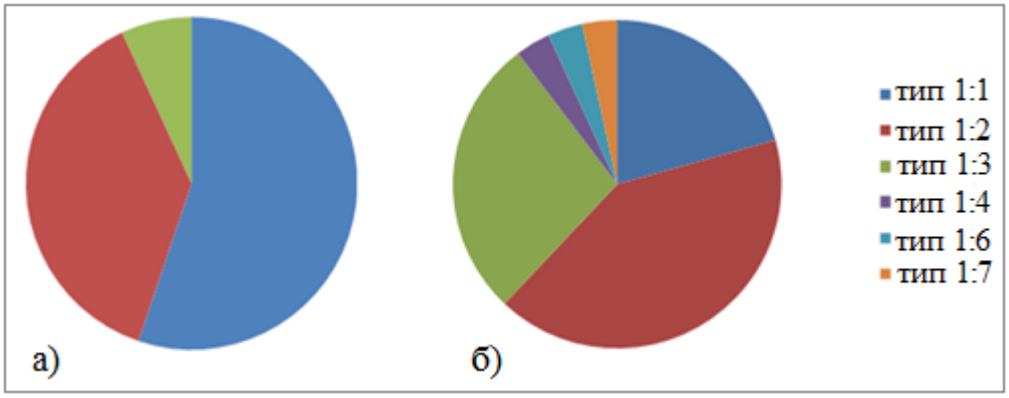


Рисунок 117 - Доля участия разных типов ТПС в составе нижних модельных ветвей мужских особей *S. euxina*: а) мужских, б) женских

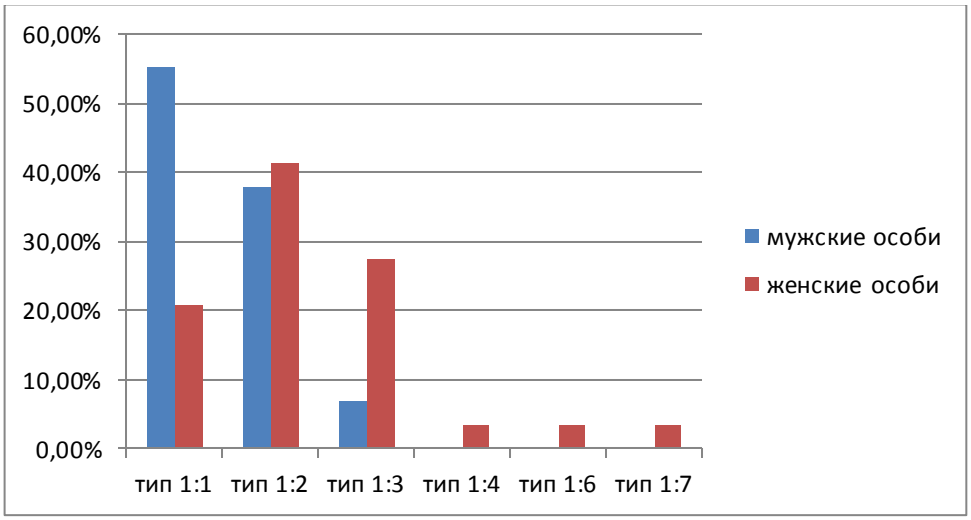


Рисунок 118 - Соотношение разных типов ТПС в составе нижних модельных ветвей особей *S. euxina*

В составе нижних модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей в 1,7 раза больше, чем у мужских (135 побегов у мужских особей и 225 побегов у женских) (табл. 8.10. – в Приложении).

Таким образом, в составе всех модельных ветвей *S. euxina* у мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – 1:2 (рис. 119).

В составе кроны ассимилирующих побегов у женских особей в 1,4 раза больше, чем у мужских (432 побега у мужских особей и 615 побегов у женских) (табл. 8.10. – в Приложении).

При анализе формул побегообразования ТПС выявлено, что двулетние побеги отходят от трехлетних не всегда из верхних соседних почек (табл. 51; табл. 8.7.-8.10. – в Приложении).

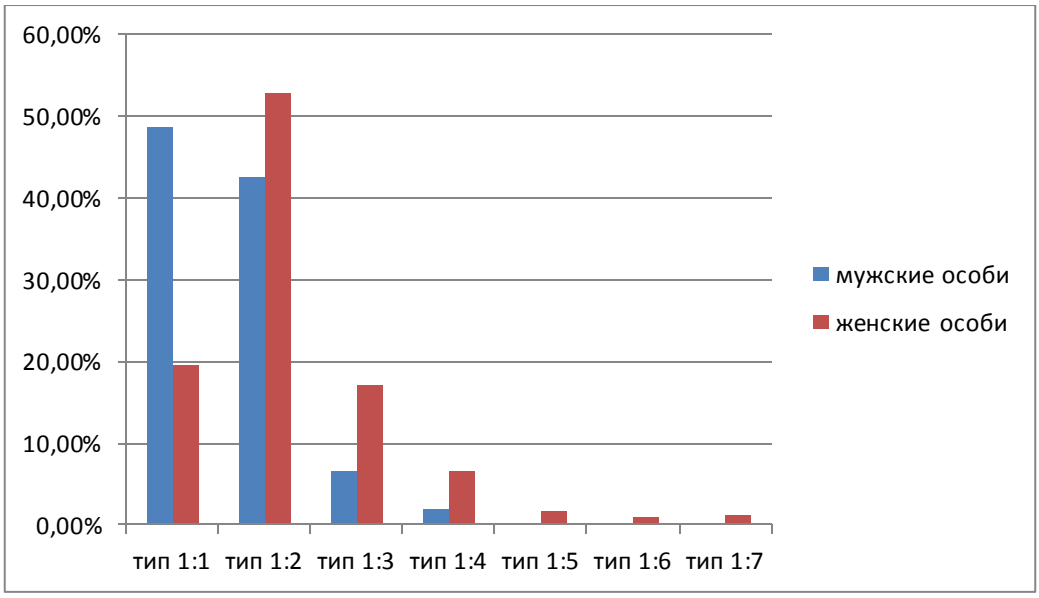


Рисунок 119 - Соотношение разных типов ТПС в составе кроны модельных ветвей особей *S. euxina*

Таблица 51 - Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов *S. euxina*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7	
Подгруппа ТПС		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен.	n	13	4	28	16	5	10	1	4	-	1	-	1	-	1
	%	15,5	4,76	33,3	19,0	5,95	11,9	1,19	4,76	-	1,19	-	1,19	-	1,19
муж.	n	38	6	28	13	4	3	-	2	-	-	-	-	-	-
	%	40,4	6,38	29,8	13,8	4,26	3,19	-	2,13	-	-	-	-	-	-

В типах ТПС 1:1 и 1:2 выявлено, что у мужских и женских особей в большинстве случаев двулетние побеги развиваются из верхних соседних почек трехлетних побегов (ТПС 1 подгруппы) (табл.51, рис. 120, 121).

В типах ТПС 1:3 и 1:4, 1:5, 1:6, 1:7 у женских особей преобладают ТПС 2 подгруппы, у мужских особей в типе 1:3 преобладают ТПС 1 подгруппы, а в типе 1:4 – ТПС 2 подгруппы (рис. 120, 121).

В целом, у мужских особей, по сравнению с женскими особями, преобладают ТПС 1 подгруппы (рис. 122).

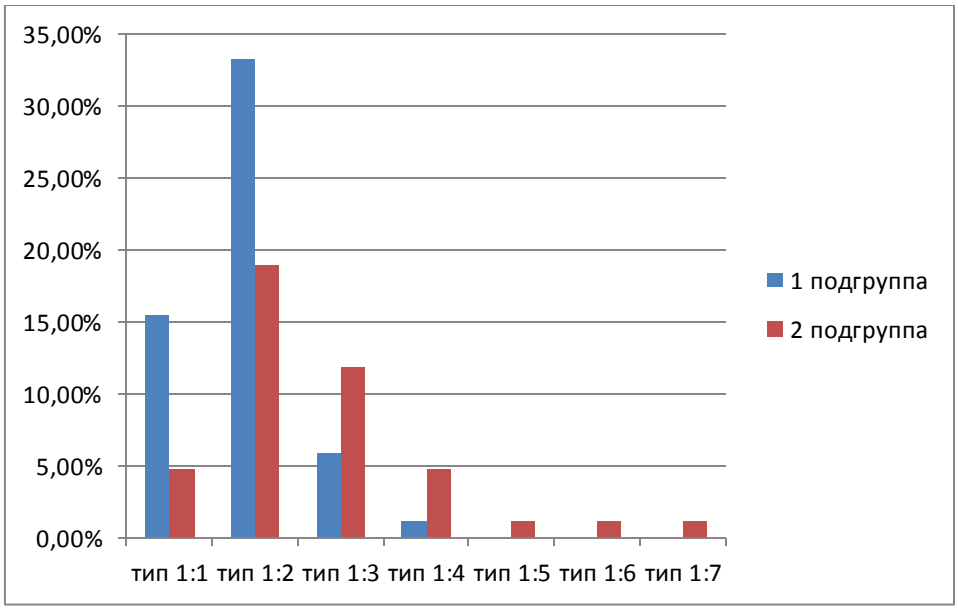


Рисунок 120 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов женских особей *S. euxina*

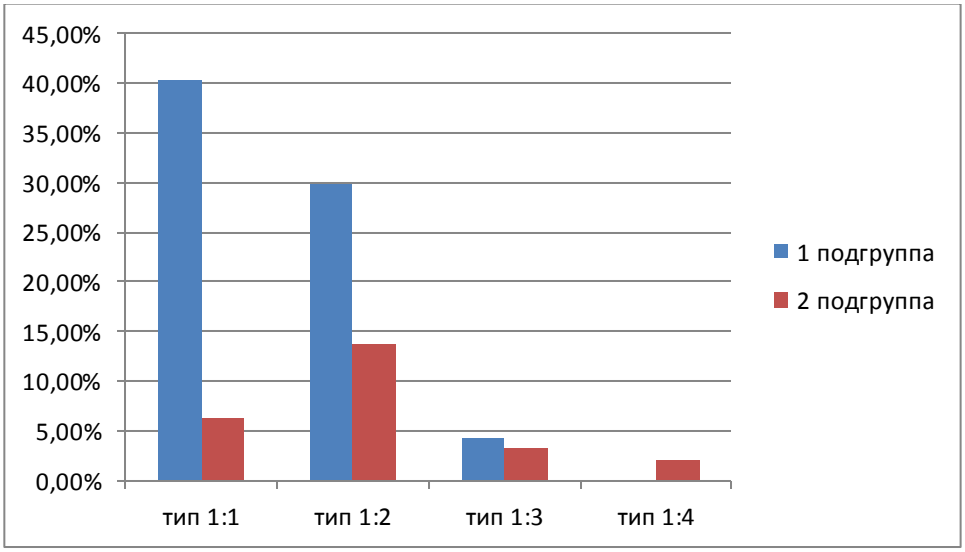


Рисунок 121 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов мужских особей *S. euxina*

Из 178 ТПС в 7 ТПС годичные побеги развиваются из спящих почек (3,9 %). В кронах женских и мужских особей *S. euxina* верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (по числу типов ТПС) и количественно (доля участия типов ТПС).

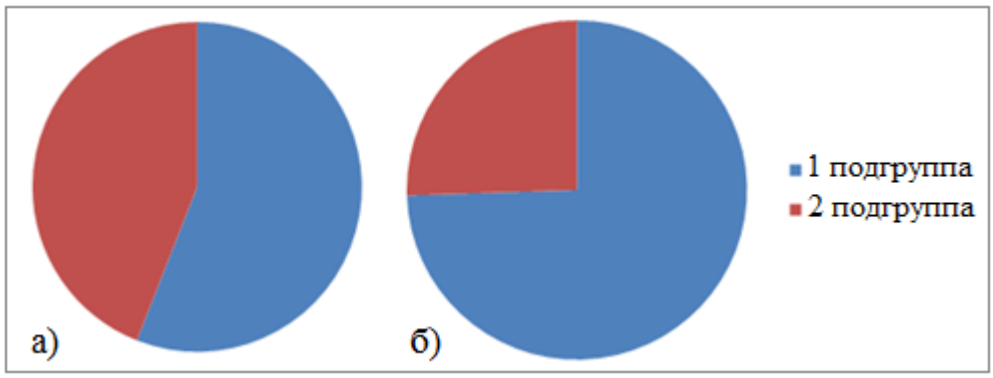


Рисунок 122 - Доля участия ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1 подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов особей *S. euxina*: а) женских, б) мужских

Так, у мужских особей в составе верхних и срединных модельных ветвей – 4 типа ТПС, а в составе нижних – 3 типа ТПС; у женских особей большее разнообразие типов ТПС (6 типов ТПС) характерно для нижних модельных ветвей, 4 типа ТПС – для срединных и 5 типов ТПС – для верхних модельных ветвей.

При анализе количественного состава ТПС выявлено, что у мужских особей тип ТПС 1:1 преобладает в составе срединных и нижних модельных ветвей; тип ТПС 1:2 в наибольшем числе представлен в составе верхних модельных ветвей; тип ТПС 1:3 встречается примерно в одинаковых количествах в составе верхних и нижних модельных ветвей.

У женских особей тип ТПС 1:2 преобладает в составе всех модельных ветвей, но в наибольшем числе встречается в составе верхних; тип ТПС 1:1 преобладает в составе срединных модельных ветвей, и реже встречается в составе верхних; тип ТПС 1:3 в меньшем числе встречается в верхней части кроны, а в наибольшем числе – в нижней.

Таким образом, у *S. euxina* в составе срединных и нижних модельных ветвей мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а в составе верхних модельных ветвей – тип ТПС 1:2; у женских особей в составе всех модельных ветвей преобладает тип ТПС 1:2. У мужских особей, по сравнению с женскими, преобладают ТПС 1 подгруппы, у женских особей преобладают ТПС 2 подгруппы

(в типах ТПС 1:3 и 1:4, 1:5, 1:6, 1:7). В составе кроны женских особей *S. euxina* ассимилирующих побегов в 1,4 раза больше, чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и их кроны более плотные. У *S. euxina* ассимилирующие годичные побеги иногда развиваются из спящих почек (3,9 %).

Сравнение типов ТПС *S. caprea, S. euxina*

Всего в составе крон *S. caprea, S. euxina* изучено 368 ТПС, из них 194 ТПС – в составе крон мужских особей и 174 ТПС – женских.

В составе крон *S. caprea, S. euxina* наблюдаются одинаковые тенденции: наибольшее разнообразие типов ТПС характерно для верхней и средней частей кроны, а наименьшее разнообразие характерно для нижней части.

У мужских особей в кронах преобладают типы ТПС 1:1 и 1:2, у женских – типы ТПС 1:2 и 1:3 (рис. 123, 124, 125, 126).

Кроме того, в кронах этих видов ТПС 1 подгруппы преобладает только в типах ТПС 1:1 и 1:2.

Ассимилирующих побегов в кронах женских особей в 1,4 раза больше, чем у мужских.

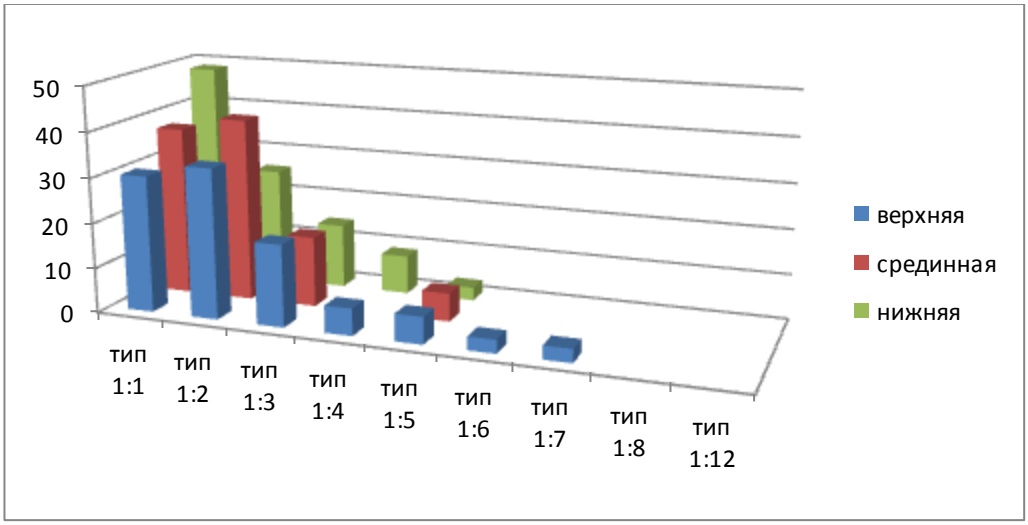


Рисунок 123 - Соотношение типов ТПС в составе модельных ветвей мужских особей *S. caprea*

Условные обозначения: цветом обозначены модельные ветки

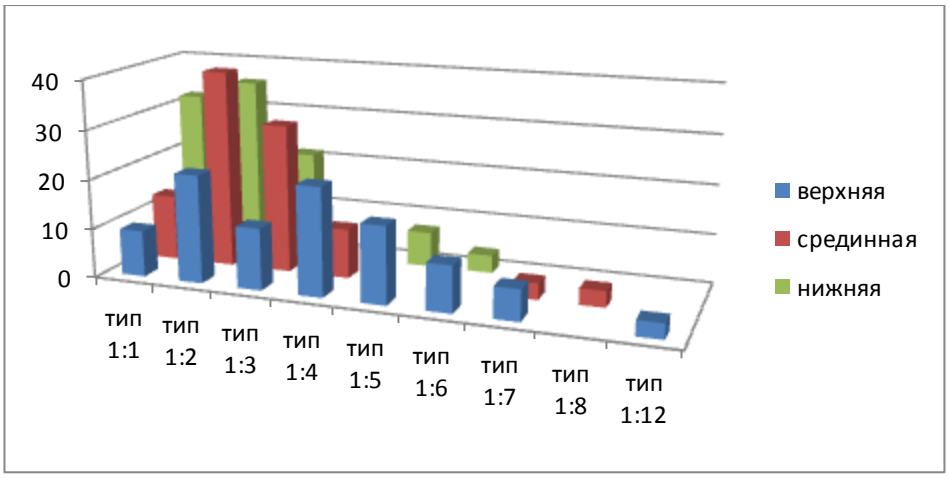


Рисунок 124 - Соотношение типов ТПС в составе модельных ветвей женских особей *S. caprea*
Условные обозначения: цветом обозначены модельные ветки

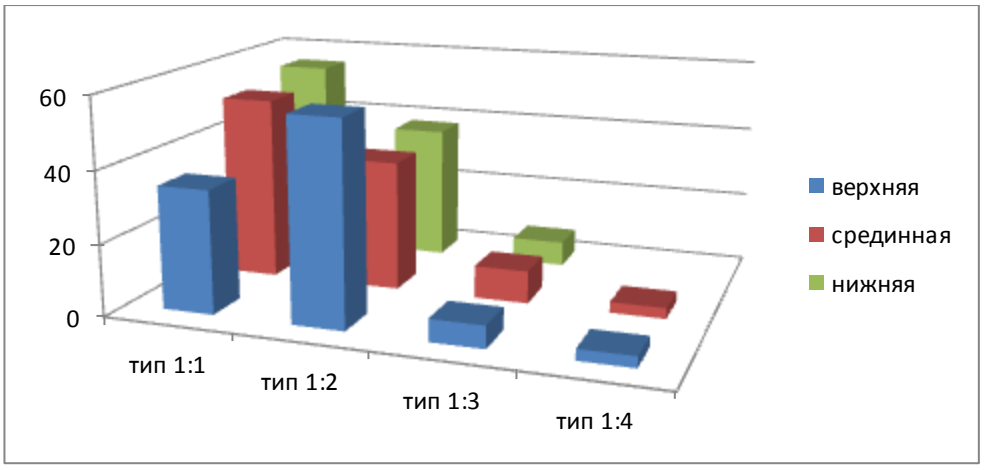


Рисунок 125 - Соотношение типов ТПС в составе модельных ветвей мужских особей *S. euxina*
Условные обозначения: цветом обозначены модельные ветки

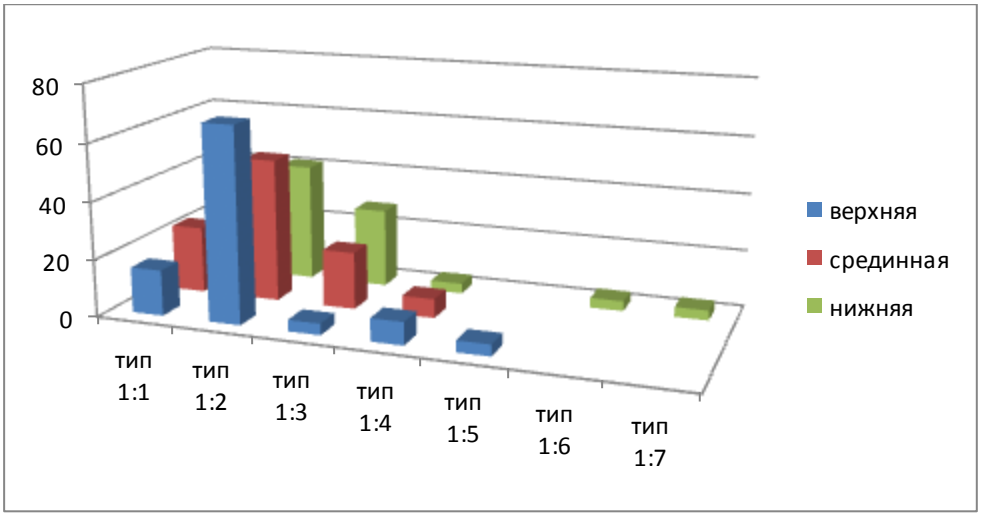


Рисунок 126 - Соотношение типов ТПС в составе модельных ветвей женских особей *S. euxina*
Условные обозначения: цветом обозначены модельные ветки

Главное отличие этих видов состоит в меньшем разнообразии ТПС *S. euxina* по сравнению с *S. caprea*, что связано с большой ломкостью ветвей первой.

8.2. Типы ТПС высоких кустарников *S. acutifolia* и *S. gmelinii*

Типы ТПС *S. acutifolia*

Полевой материал собран в окрестностях д. Юркино Лысковского района Нижегородской области в течение 2014 года. Изучено 6 молодых генеративных особей (по 3 особи женского и мужского пола) жизненной формы аэроксильный кустарник, высотой 2,7-3,5 м. Всего было исследовано 186 ТПС.

В составе верхних модельных веток мужских особей изучено 29 ТПС, относящихся к 6 типам ТПС: 1:1 (15 – 51,73 %), 1:2 (7 – 24,14 %), 1:3 (4 – 13,8 %), 1:4 (1 – 3,45 %), 1:6 (1 – 3,45 %), 1:7 (1 – 3,45 %) (рис. 127; табл. 8.11.-8.14. – в Приложении).

В составе верхних модельных веток женских особей изучено 35 ТПС, относящихся к 4 типам ТПС: 1:1 (14 – 40 %), 1:2(18 – 51,43 %), 1:3 (2 – 5,72 %), 1:4 (1 – 2,86 %) (рис. 127; табл. 8.11-8.14. – в Приложении).

Одинаковые для особей разного пола – 4 типа ТПС, среди которых в % отношении преобладают типы ТПС 1:1 и 1:2. Причем, у женских особей преобладает тип 1:2 (рис. 128).

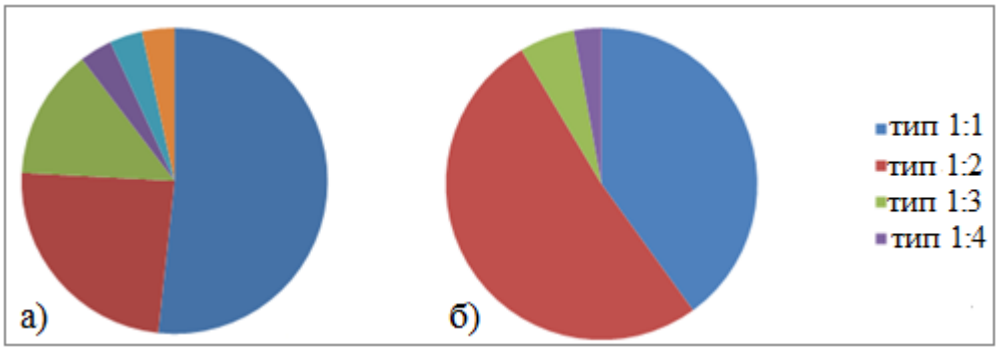


Рисунок 127 - Доля участия разных типов ТПС в составе верхних модельных ветвей особей *S. acutifolia*: а) мужских, б) женских

В составе верхних модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских (104 побегов у мужских особей и 137 побегов у женских) (табл. 8.15. – в Приложении).

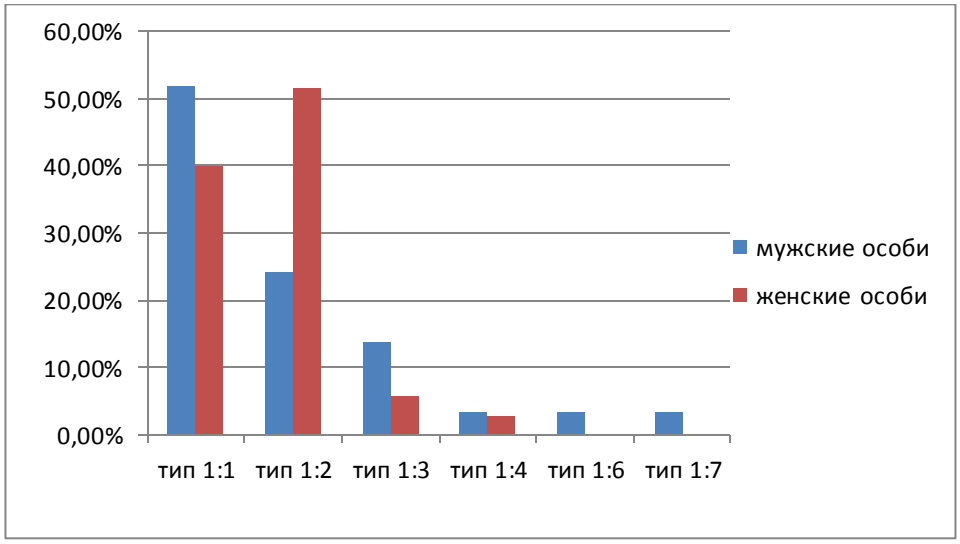


Рисунок 128 - Соотношение разных типов ТПС в составе верхних модельных ветвей особей *S. acutifolia*

У мужских особей в составе срединных модельных веток исследовано 42 ТПС, относящихся к 3 типам: 1:1 (22 – 52,38 %), 1:2 (15 – 35,72 %), 1:3 (5 – 11,91 %); у женских особей изучено 36 ТПС, относящихся к 4 типам: 1:1(11 – 30,56 %), 1:2 (18 – 50 %), 1:3 (5 – 13,89 %), 1:5 (2 – 5,56 %) (рис. 129; табл. 8.11.-8.14. – в Приложении).

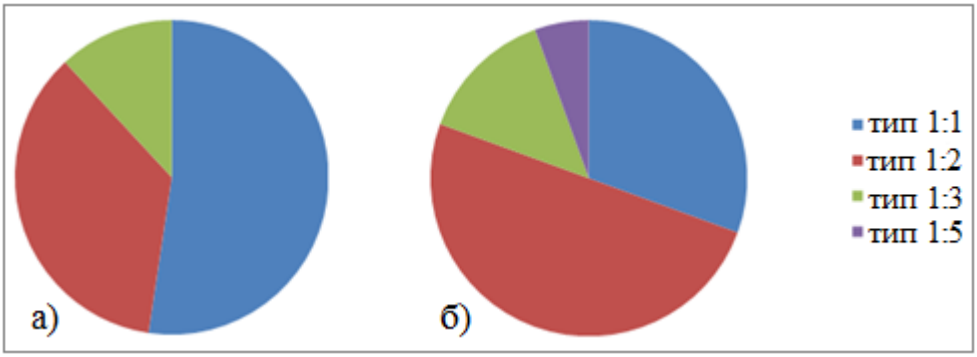


Рисунок 129 - Доля участия разных типов ТПС в составе срединных модельных ветвей особей *S. acutifolia*: а) мужских, б) женских

Таким образом, для женских и мужских особей в составе срединных ветвей 3 типа ТПС одинаковые: 1:1, 1:2, 1:3. У женских особей преобладает тип 1:2, а у мужских особей – 1:1 (рис. 129). В составе срединных модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей немного больше, чем у мужских (122 побегов у мужских особей и 137 побегов у женских) (табл. 8.15. – в Приложении).

В составе нижних модельных веток мужских особей исследовано 24 ТПС, относящихся к 2 типам ТПС: 1:1 (15 – 62,5 %), 1:2 (9 – 37,5 %); у женских особей изучено 20 ТПС, относящихся к 3 типам – 1:1(4 – 20 %), 1:2 (12 – 60 %), 1:3(4 – 20 %) (рис.130, 131; табл. 8.11.-8.14 – в Приложении;).

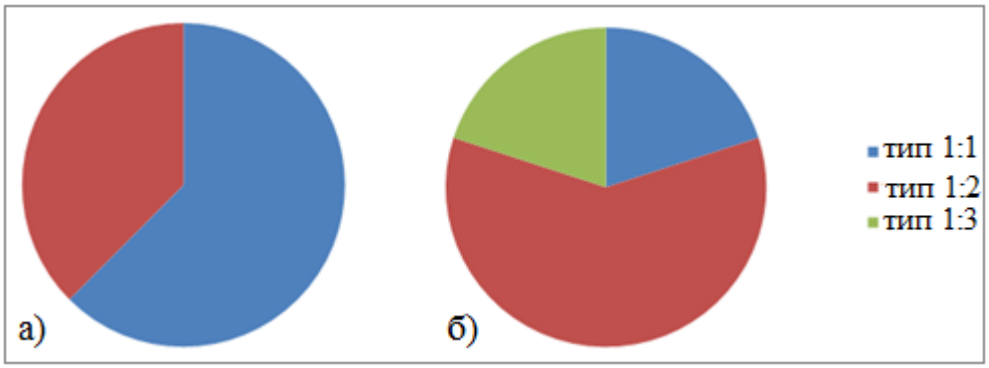


Рисунок 130 - Доля участия разных типов ТПС в составе нижних модельных ветвей особей *S. acutifolia*: а) мужских, б) женских

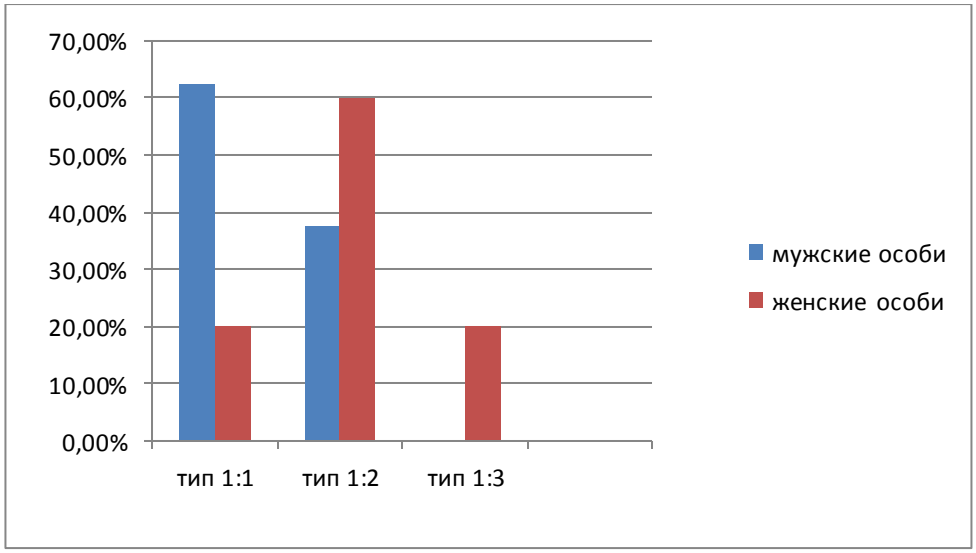


Рисунок 131 - Соотношение разных типов ТПС в составе нижних модельных ветвей особей *S. acutifolia*

В составе нижних модельных ветвей женских и мужских особей одинаковые 2 типа ТПС – типы 1:1 и 1:2; причем из них у женских особей преобладает тип 1:2, а у мужских – тип 1:1 (рис. 131).

В составе нижних модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей в 1,6 раза больше, чем у мужских (54 побегов у мужских особей и 87 побегов у женских) (табл. 8.15. – в Приложении).

Таким образом, у *S. acutifolia* в составе всех модельных ветвей мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских – 1:2 (рис. 132).

В целом, в составе кроны ассимилирующих побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских (280 побегов у мужских особей и 361 побегов у женских) (табл. 8.15. – в Приложении).

При анализе формул побегообразования ТПС выявлено, что двулетние побеги отходят от трехлетних не всегда из верхних соседних почек (табл. 8.11.-8.15 – в Приложении). В типе ТПС 1:1 выявлено, что у мужских и женских особей в большинстве случаев двулетние побеги развиваются из верхних соседних почек трехлетних побегов (табл. 52, рис. 133, 134).

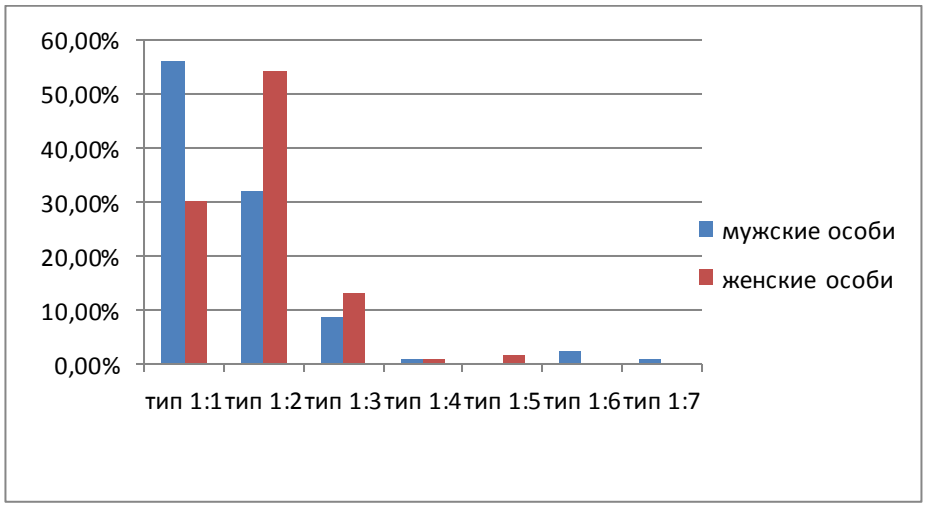


Рисунок 132 - Соотношение разных типов ТПС в составе кроны модельных ветвей особей *S. acutifolia*

В типе ТПС 1:2 у женских особей преобладают двулетние побеги, развивающиеся из более нижних узлов трехлетних, у мужских преобладают

двулетние побеги, которые развиваются из верхних соседних почек трехлетних побегов.

Таблица 52 - Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов *S. acutifolia*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7	
Подгруппа ТПС		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен.	n	20	9	18	28	3	8	1		1	1	-		-	
	%	22,5	10,1	20,2	31,5	3,4	9	1,1		1,1	1,1				
муж.	n	37	15	20	13	4	5	1		-		1		1	
	%	38,1	15,5	20,6	13,4	4,1	5,1	1				1		1	

В типе ТПС 1:3 у женских особей преобладают двулетние побеги, развивающиеся из более нижних узлов трехлетних.

В целом, у мужских особей, по сравнению с женскими, преобладают ТПС 1 подгруппы (рис. 135**).**

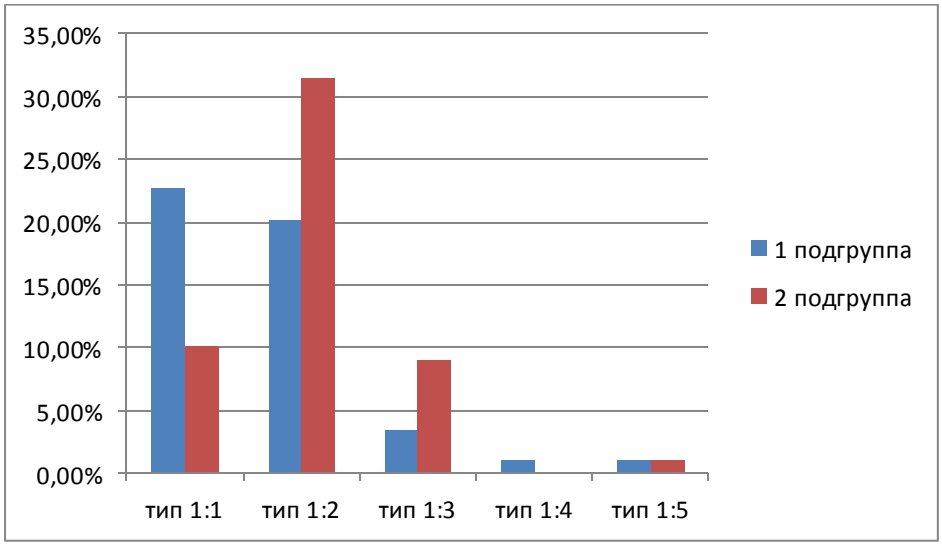


Рисунок 133 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов женских особей *S. acutifolia*

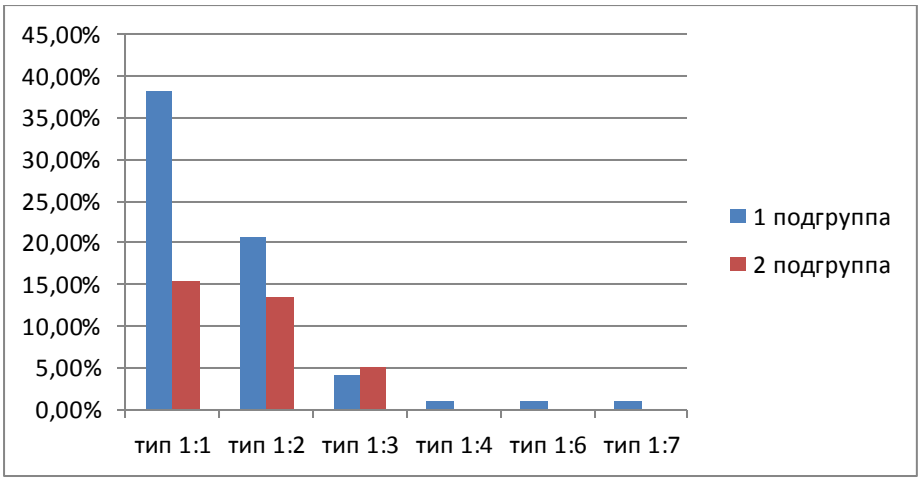


Рисунок 134 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов мужских особей *S. acutifolia*

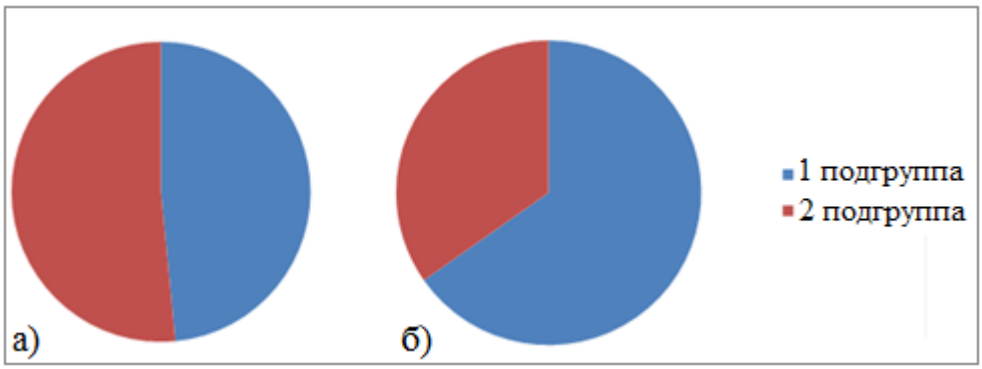


Рисунок 135 - Доля участия ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов особей *S. acutifolia*: а) женских, б) мужских

Из 186 ТПС в 19 ТПС развитие годичных побегов происходит из спящих почек (10,2 %).

В кронах женских и мужских особей верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (по числу типов ТПС) и количественно (доля участия типов ТПС). Так, и у мужских, и у женских особей наибольшее число типов ТПС характерно для верхних и средних модельных веток. У мужских особей наибольшее число типов ТПС (7 типов) представлено в составе верхних модельных ветвей, а наименьшее (2 типа) – в составе нижних. У женских особей по 4 типа ТПС представлено в составе верхних и средних модельных ветвей и 3

типа – в составе нижних. Анализируя количественный состав типов ТПС, можно видеть, что у мужских особей тип ТПС 1:1 преобладает в составе всех модельных ветвей, но в большем числе – в составе нижних модельных ветвей; тип ТПС 1:2 в наименьшем числе представлен в составе верхних модельных ветвей и в наибольшем – в составе нижних; тип ТПС 1:3 встречается примерно в одинаковых количествах в составе верхних и средних модельных ветвей. У женских особей тип ТПС 1:2 преобладает в составе всех модельных ветвей, но в наибольшем числе встречается в составе нижних; тип ТПС 1:1 в большем числе встречается в структуре верхних модельных ветвей, и в меньшем – в составе нижних; тип ТПС 1:3 в меньшем числе встречается в верхней части кроны, а в наибольшем – в нижней. Соотношение ассимилирующих побегов в разных частях кроны различно: они преобладают в средней и верхней частях кроны, а в наименьшем числе встречаются в нижней. Кроме того, число ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей различно: у женских особей их в 1,3 раза больше, чем у мужских.

Таким образом, у *S. acutifolia* в составе всех модельных ветвей мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – тип ТПС 1:2. Причем у мужских особей в типах ТПС 1:1 и 1:2 двулетние побеги в большем числе случаев развиваются из верхних соседних узлов, а у женских в типах 1:2 и 1:3 – из более нижних узлов. В целом, в составе кроны женских особей ассимилирующих побегов в 1,3 раза больше, чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и их кроны более плотные.

Различные части кроны отличаются соотношением ассимилирующих побегов: наибольшее их число находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней части.

У *S. acutifolia* ассимилирующие побеги иногда развиваются из спящих почек (10,2 %).

Типы ТПС *S. gmelinii*

Полевой материал собран в окрестностях г. Арзамаса Нижегородской области в течение 2015 года. Изучено 6 молодых генеративных особей (по 3 особи женского и мужского пола) жизненной формы аэроксильный кустарник, высотой 3,5-4,7 м. Всего было исследовано 147 ТПС.

В составе верхних модельных веток мужских особей изучено 25 ТПС, относящихся к 3 типам ТПС: 1:1 (19 – 76 %), 1:2 (5 – 25 %), 1:3 (1 – 4 %) (рис. 136; табл. 8.16-8.18. – в Приложении).

В составе верхних модельных веток женских особей изучено 24 ТПС, относящихся к 4 типам ТПС: 1:1 (3 – 12,5 %), 1:2 (14 – 58,3 %), 1:3 (6 – 25 %), 1:4 (1 – 4,2 %) (рис. 136; табл. 8.16.-8.18. – в Приложении).

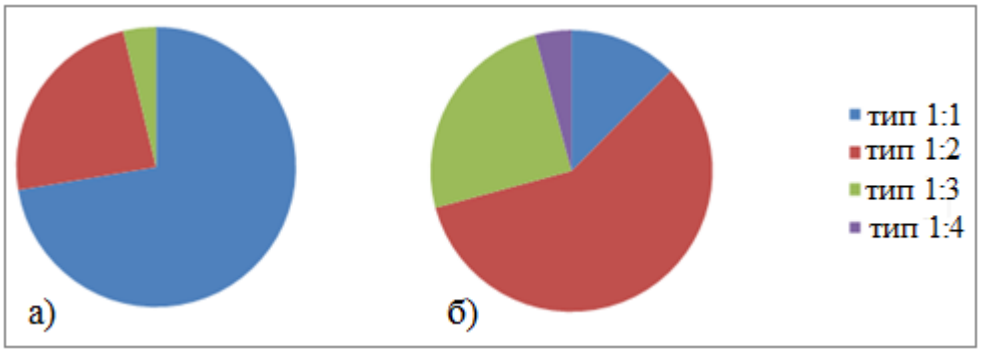


Рисунок 136 - Доля участия разных типов ТПС в составе верхних модельных ветвей особей *S. gmelinii*: а) мужских, б) женских

У особей разного пола 3 типа ТПС одинаковые. Среди этих 3 типов в % отношении преобладают типы 1:1 и 1:2. Причем, у мужских особей преобладает тип 1:1, у женских особей – тип 1:2 (рис. 137). В составе верхних модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей в 1,5 раза больше, чем у мужских (73 побегов у мужских особей и 107 побегов у женских) (табл. 8.19. – в Приложении).

В составе срединных модельных веток мужских особей исследовано 34 ТПС, относящихся к 2 типам: 1:1 (26 – 76,5 %), 1:2 (8 – 25,3 %). У женских особей изучено 21 ТПС, относящихся к 5 типам: 1:1 (6 – 28,6 %), 1:2 (12 – 57,1 %), 1:3 (1 – 4,8 %), 1:4 (1 – 4,8 %), 1:6 (1 – 4,8 %) (рис. 138; табл. 8.16-8.18. – в Приложении).

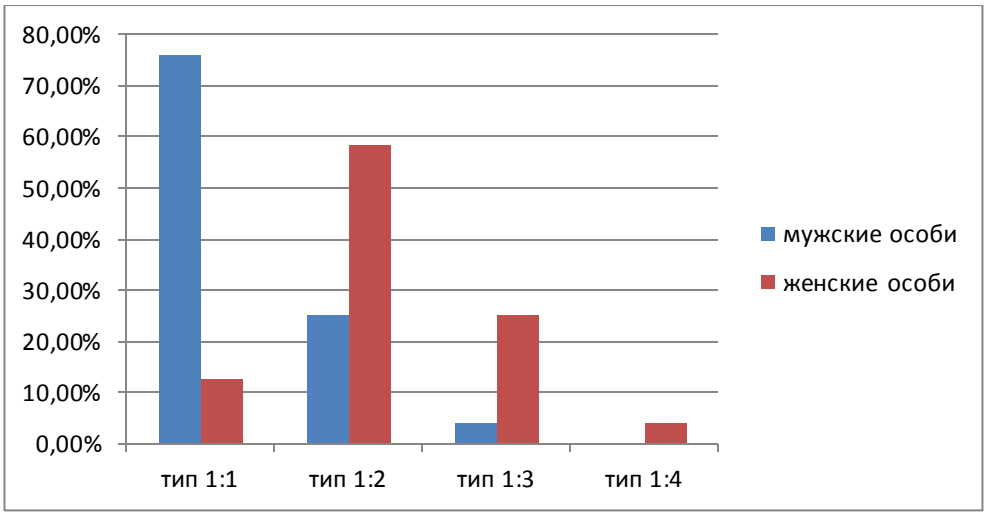


Рисунок 137 - Соотношение разных типов ТПС в составе верхних модельных ветвей особей *S. gmelinii*

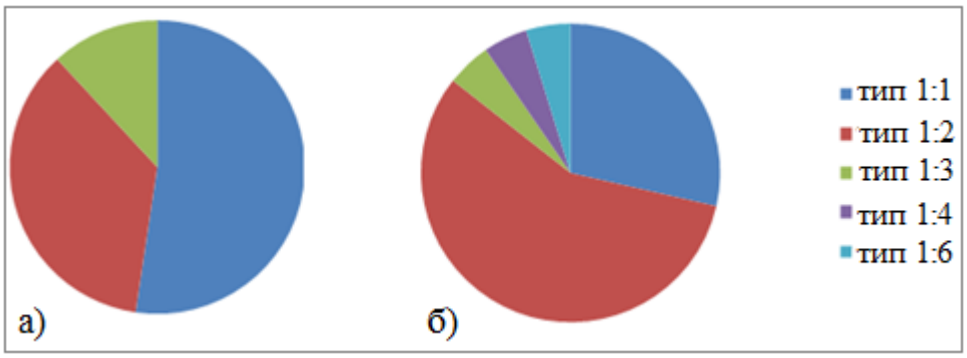


Рисунок 138 - Доля участия разных типов ТПС в составе срединных модельных ветвей особей *S. gmelinii*: а) мужских, б) женских

Таким образом, у женских и мужских особей в структуре срединных ветвей 2 типа ТПС одинаковые: типы 1:1, 1:2. У женских особей преобладает тип ТПС 1:2, а у мужских особей – тип 1:1 (рис. 139).

В составе срединных модельных ветвей женских особей ассимилирующих побегов немного больше, чем у мужских (83 побега у мужских особей и 89 побегов у женских) (табл. 8.19. – в Приложении).

В составе нижних модельных веток мужских особей исследовано 22 ТПС, относящихся к 2 типам: 1:1 (14 – 63,6 %), 1:2 (8 – 36,4 %); у женских особей изучено 21 ТПС, относящихся к 3 типам: 1:1 (6 – 28,6 %), 1:2 (14 – 66,7 %), 1:3 (1 – 4,8 %) (рис. 140; табл. 8.16-8.18. – в Приложении).

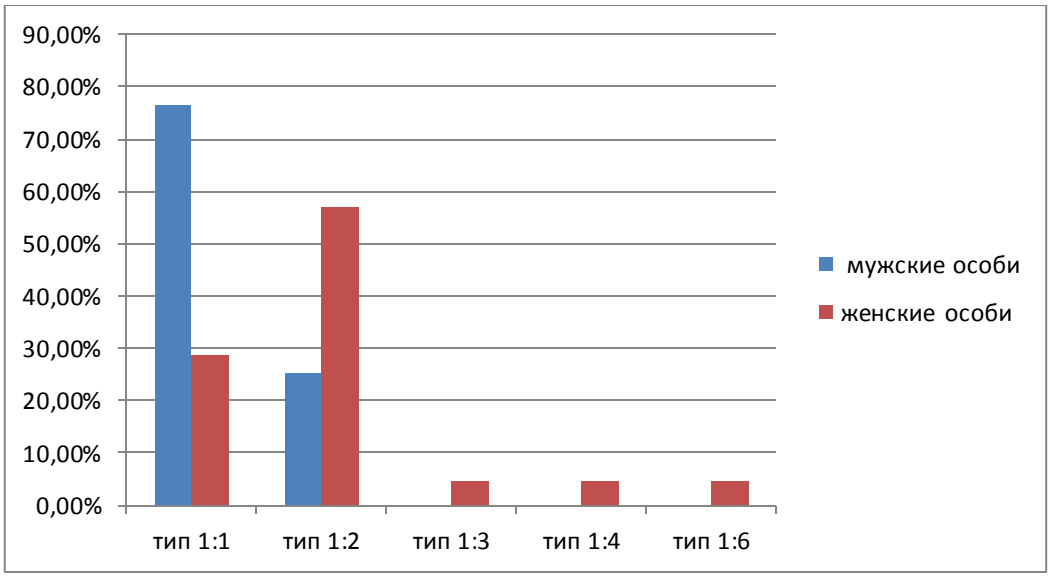


Рисунок 139 - Соотношение разных типов ТПС в составе срединных модельных ветвей особей *S. gmelinii*

Одинаковые у женских и мужских особей в составе нижних модельных ветвей – 2 типа ТПС: типы 1:1, 1:2; у женских особей преобладает тип ТПС 1:2, а у мужских – тип ТПС 1:1 (рис. 140, 141).

В составе нижних модельных ветвей ассимилирующих побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских (50 побегов у мужских особей и 65 побегов у женских) (табл. 8.19. – в Приложении).

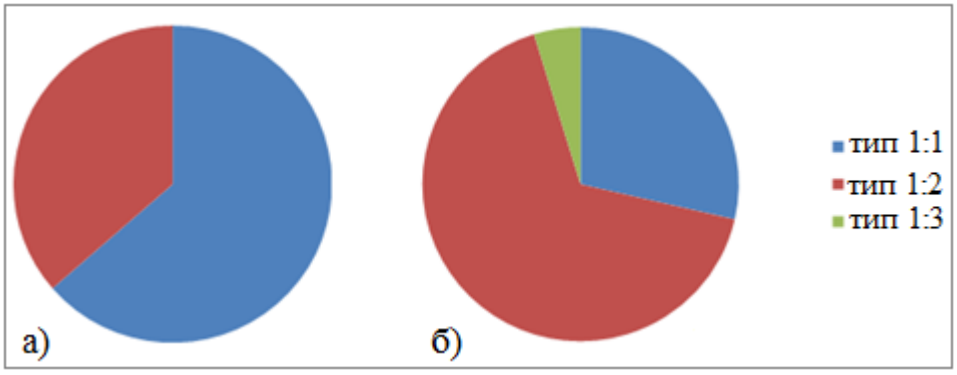


Рисунок 140 - Доля участия разных типов ТПС в составе нижних модельных ветвей особей *S. gmelinii*: а) мужских, б) женских

Таким образом, у *S. gmelinii* в структуре всех модельных ветвей у мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – тип ТПС 1:2 (рис. 142).

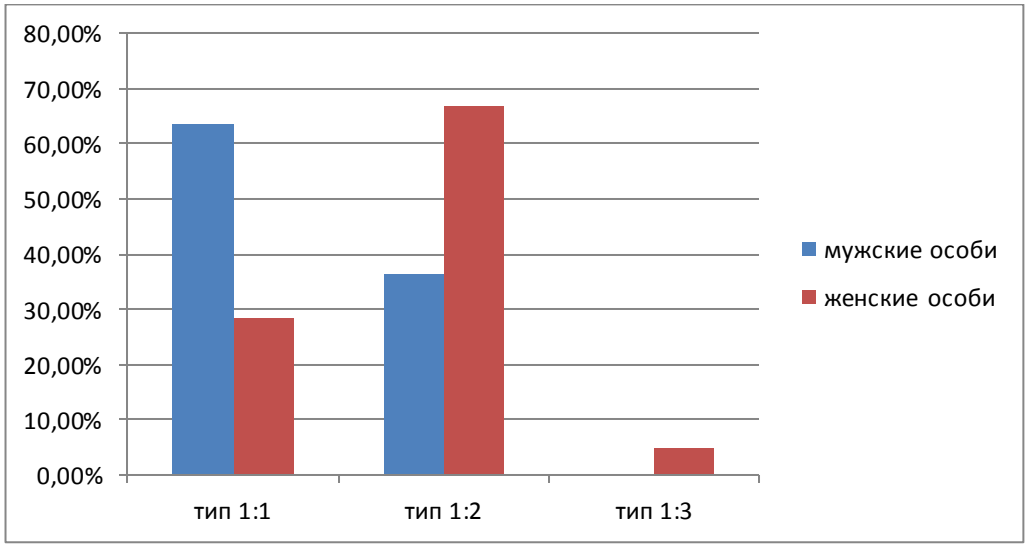


Рисунок 141 - Соотношение разных типов ТПС в составе нижних модельных ветвей особей *S. gmelinii*

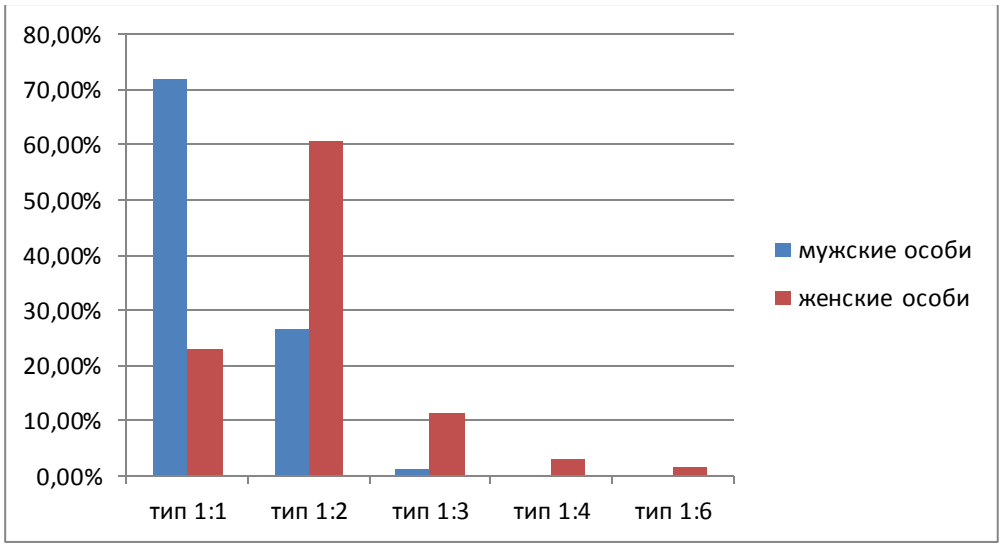


Рисунок 142 - Соотношение разных типов ТПС в составе кроны модельных ветвей особей *S. gmelinii*

В целом, в составе кроны ассимилирующих побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских (206 побегов у мужских особей и 261 побегов у женских) (табл. 8.19. – в Приложении).

При анализе формул побегообразования ТПС установлено, что двулетние побеги отходят от трехлетних не всегда из верхних соседних узлов (рис. 143, 144, табл. 53; табл.8.17-8.19. – в Приложении).

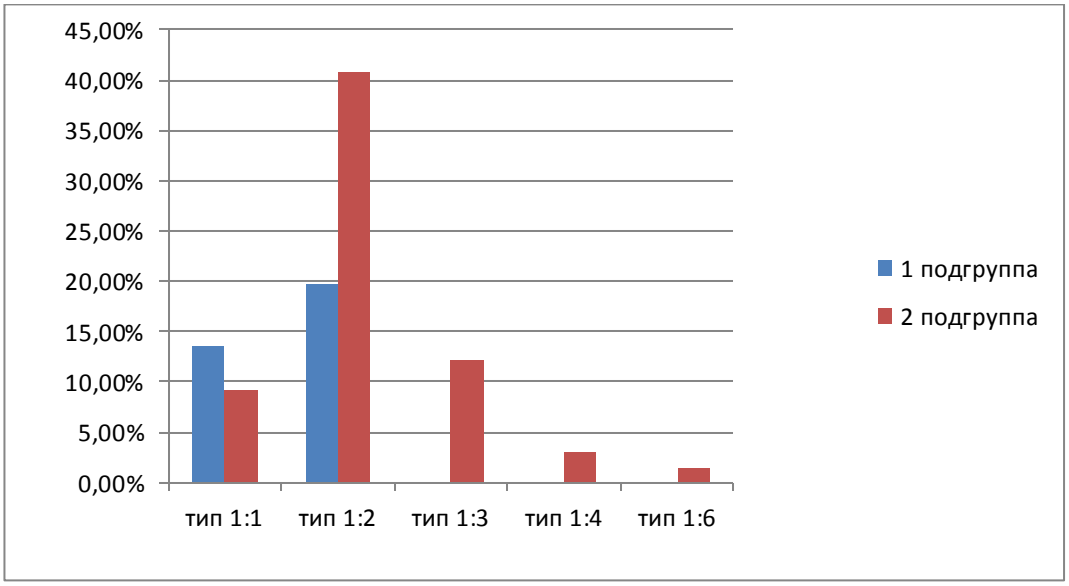


Рисунок 143 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов женских особей *S. gmelinii*

В типе ТПС 1:1 выявлено, что у мужских и женских особей в большинстве случаев двулетние побеги развиваются из верхних соседних почек трехлетних побегов.

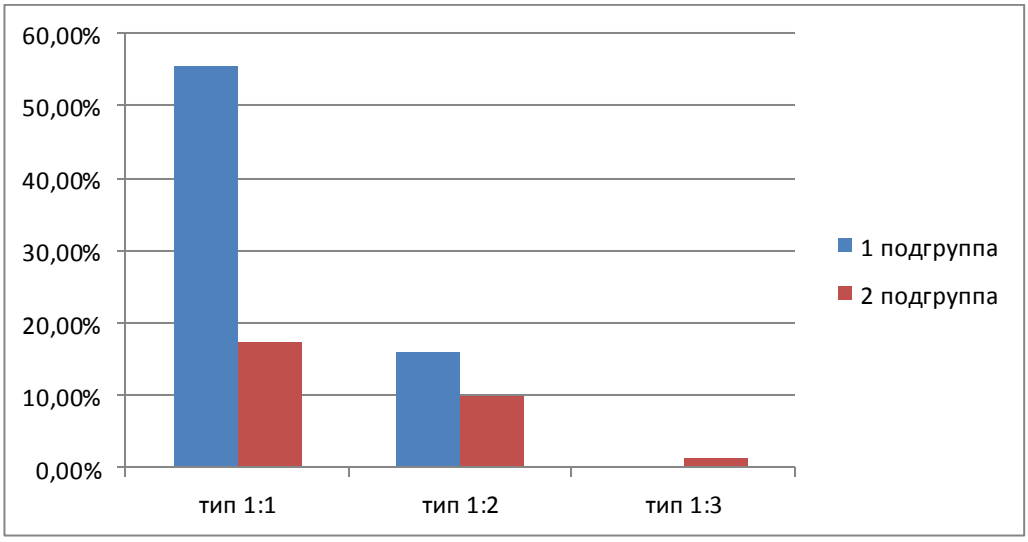


Рисунок 144 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов мужских особей *S. gmelinii*

Таблица 53 - Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов *S. gmelinii*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:6	
Подгруппа ТПС		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен.	n	9	6	13	27	0	8	0	2	0	1
	%	13,6	9,1	19,7	40,9		12,1		3,03		1,52
муж.	n	45	14	13	8	0	1	0	0	0	0
	%	55,6	17,3	16,1	9,87		1,24				

В типе ТПС 1:2 у женских особей преобладают двулетние побеги, развивающиеся из более нижних узлов трехлетних, у мужских преобладают двулетние побеги, которые развиваются из верхних соседних почек трехлетних побегов.

В типе ТПС 1:3 у женских особей преобладают двулетние побеги, развивающиеся из более нижних узлов трехлетних.

В целом, у мужских особей, по сравнению с женскими, преобладают ТПС 1 подгруппы (рис. 145).

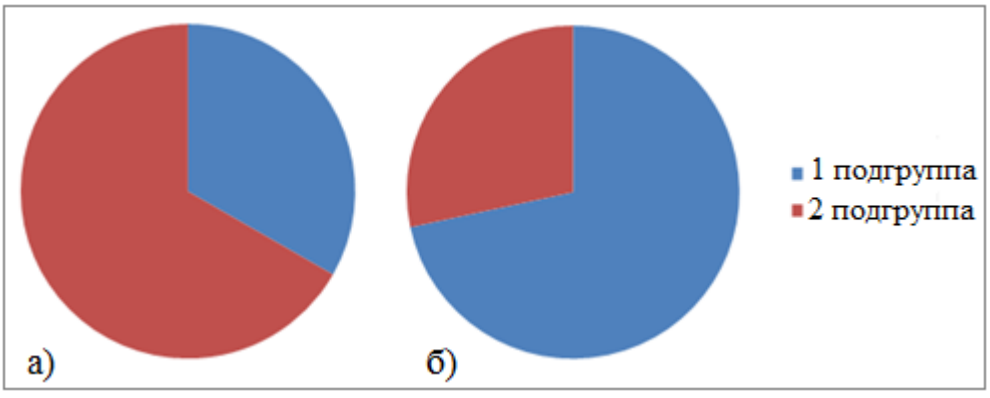


Рисунок 145 - Доля участия ТПС 1 и 2 подгрупп особей *S. gmelinii*: а) женских, б) мужских

Из 147 ТПС в 11 ТПС часть годичных побегов развивается из спящих почек, что составляет 7,5 %.

Анализируя вышесказанное, можно видеть, что в пределах крон женских и мужских особей верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (по числу типов ТПС) и количественно (доля участия типов ТПС). У женских особей наибольшее число типов ТПС характерно для верхних (4 типа ТПС) и срединных модельных ветвей (5 типов ТПС).

У мужских особей наибольшее число типов ТПС (3 типа) представлено в составе верхних модельных ветвей, а наименьшее (по 2 типа) – в средних и нижних. У мужских особей тип ТПС 1:1 преобладает в составе всех модельных ветвей, в большем числе встречаетсчя в составе срединных и верхних модельных ветвей (по 76 %) и немного в меньшем числе – в нижних (66 %); тип ТПС 1:2 наименее представлен в составе верхних модельных ветвей (20 %) и наиболее – в составе нижних (36 %); тип ТПС 1:3 встречается в небольшом числе в составе верхних модельных ветвей (4 %). У женских особей тип ТПС 1:2 представлен в составе всех модельных ветвей, но преобладает в составе нижних (66,7 %); тип ТПС 1:1 в большем числе представлен в составе срединных и нижних модельных ветвей (по 28,6 %), и в меньшем встречается в составе верхних (12,5 %); тип ТПС 1:3 в меньшем числе развивается в срединной и нижней частях кроны (по 4,8 %), а в наибольшем – в верхней (25 %); тип ТПС 1:4 встречается только в верхней и средней частях кроны в незначительном числе (4,2-4,8 %); тип ТПС 1:6 встречен только в составе срединных модельных ветвей (4,8 %).

Таким образом, у *S. gmelinii* в структуре всех модельных ветвей мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – тип ТПС 1:2. Причем у мужских особей в типах ТПС 1:1 и 1:2 двулетние побеги в большем числе случаев развиваются из верхних соседних узлов, а у женских в типах ТПС 1:2, 1:3, 1:4 и 1:6 – из более нижних узлов. В целом, в составе кроны женских особей ассимилирующих побегов в 1,3 раза больше, чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и их кроны более плотные. Вероятно, эта особенность в строении кроны позволяет женским особям формировать большее количество репродуктивного материала.

Различные части кроны *S. gmelinii* отличаются соотношением ассимилирующих побегов: наибольшее их число находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней части.

У *S. gmelinii* ассимилирующие побеги иногда развиваются из спящих почек (7,5 %).

Сравнение типов ТПС высоких кустарников и деревьев. Архитектоника высоких кустарников изучена на примере *S. acutifolia* и *S. gmelinii.*

В составе крон этих видов изучено 333 ТПС, из них 176 ТПС мужских особей и 157 ТПС – женских. У годичных побегов отмирают 1-2 верхних метамера из 16-26 их общего числа на побеге.

В зависимости от освещенности в разных частях кроны у *S. acutifolia* и *S. gmelinii* развиваются разные типы ТПС в различных количествах (рис. 146, 147, 148, 149).

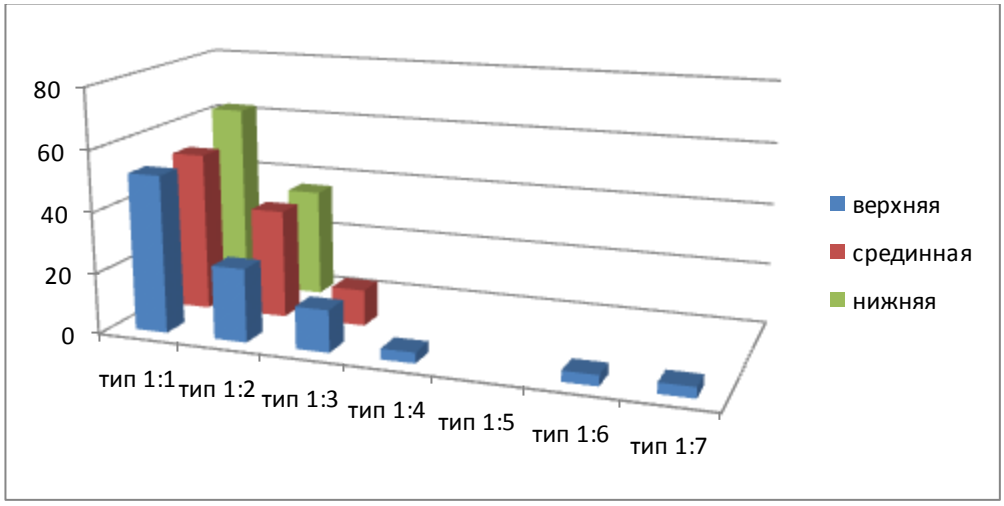


Рисунок 146 - Соотношение типов ТПС в составе модельных ветвей мужских особей *S. acutifolia*
Условные обозначения: цветом обозначены модельные ветки

Таким образом, в структуре крон *S. acutifolia* и *S. gmelinii* выявлены одинаковые тенденции: наибольшее разнообразие типов ТПС характерно для верхней и средней частей кроны, а наименьшее – для нижней; причем, у мужских особей в кроне преобладает тип ТПС 1:1, у женских – тип 1:2.

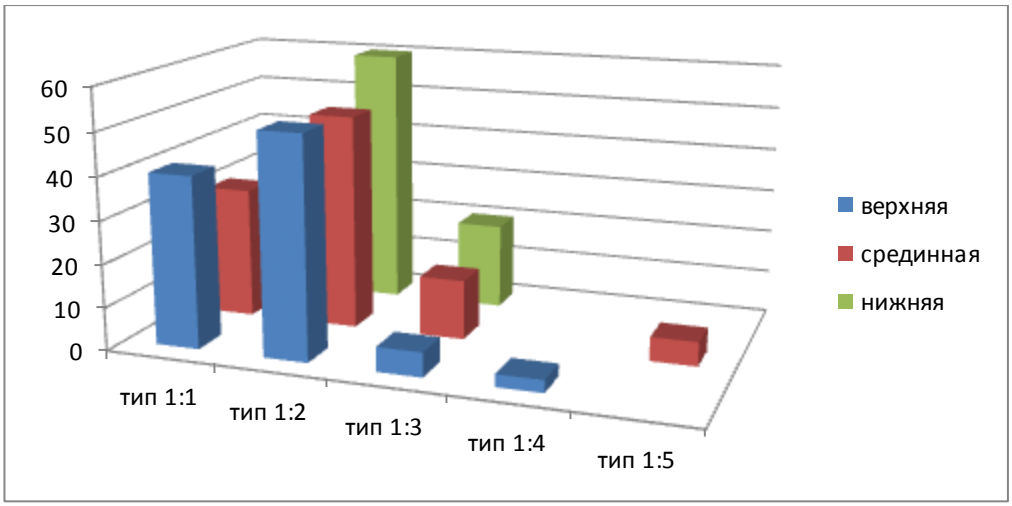


Рисунок 147 - Соотношение типов ТПС в составе модельных ветвей женских особей *S. acutifolia*

Условные обозначения: цветом обозначены модельные ветки

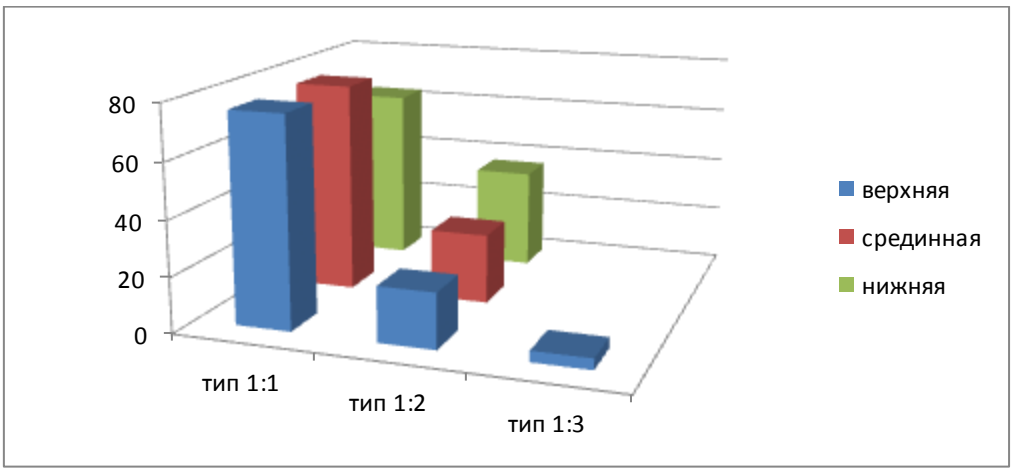


Рисунок 148 - Соотношение типов ТПС в составе модельных ветвей мужских особей *S. gmelinii*

Условные обозначения: цветом обозначены модельные ветки

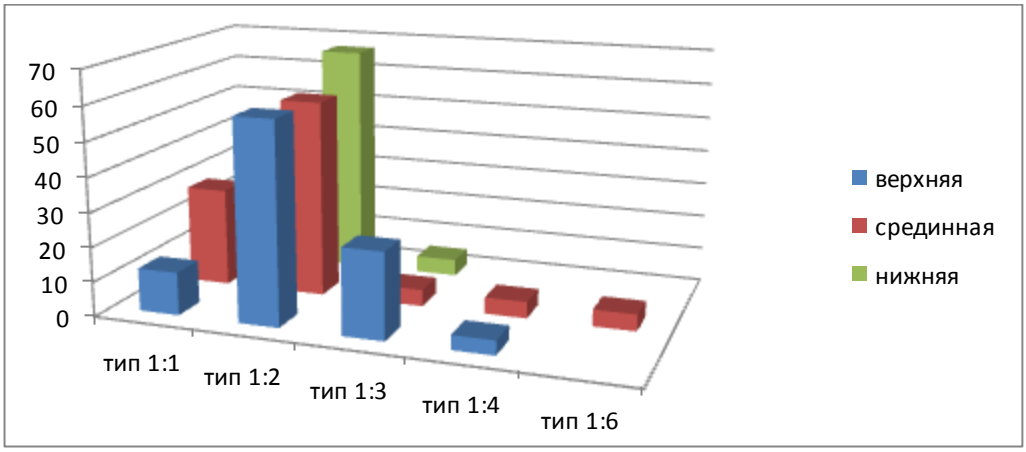


Рисунок 149 - Соотношение типов ТПС в составе модельных ветвей женских особей *S. gmelinii*

Условные обозначения: цветом обозначены модельные ветки

Такие же закономерности характерны и для изученных деревьев (табл. 54, рис. 150, 151, 152, 153, 154, 155).

Таблица 54 - Доля участия типов ТПС в разных частях кроны особей ив деревьев и высоких кустарников

Тип ТПС / Вид	1:1	1:2	1:3	1:4	1:5	1:6	1:7	1:8	1:12
Верхняя модельная ветка									
S.caprea	* 30,3	33,3	18,2	6	6	3	3		
	** 9,4	21,9	12,5	21,9	15,6	9.4	6,3		3,1
S. euxina	34,4	56,3	6,25	3,1					
	16	68	4	8	4				
S.acutifolia	51,7	24,1	13,8	3,5		3,5	3,5		
	40	51,4	5,7	2,9					
S. gmelinii	76	20	4						
	12,5	58,3	25	4,2					
Срединная модельная ветка									
S.caprea	37,5	40,6	15,6		6,25				
	13,3	40	30	10			3,3	3,3	
S. euxina	51,5	36,4	9,1	3					
	23,3	50	20	6,7					
S.acutifolia	52,4	35,7	11,9						
	30,6	50	13,9		5,6				
S. gmelinii	76,5	25,3							
	28,6	57,1	4,8	4,8		4,8			
Нижняя модельная ветка									
S.caprea	48,6	25,7	14,3	8,6	2,9				
	32,1	35,7	21,4		7,1	3,6			
S. euxina	55,2	37,9	6,9						
	20,7	41,4	27,6	3,5		3,5			
S.acutifolia	62,5	37,5							
	20	60	20						
S. gmelinii	63,6	36,4							
	28,6	66,7	4,8						

Примечания: данные приведены для мужских особей – *, для женских – **

По сравнению с деревьями, у высоких кустарников доля участия ТПС в кроне увеличивается в типе ТПС 1:1 и уменьшается в типах 1:2 и 1:3.

В кронах женских особей этих видов ТПС 1 подгруппы преобладает только в типе ТПС 1:1, мужских – в типах 1:1 и 1:2.

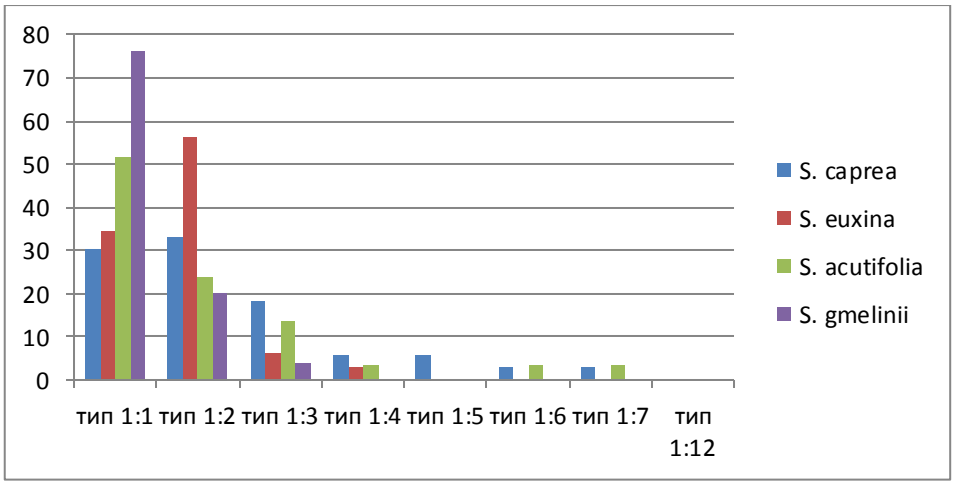


Рисунок 150 - Соотношение типов ТПС в составе верхних модельных ветвей мужских особей видов ив

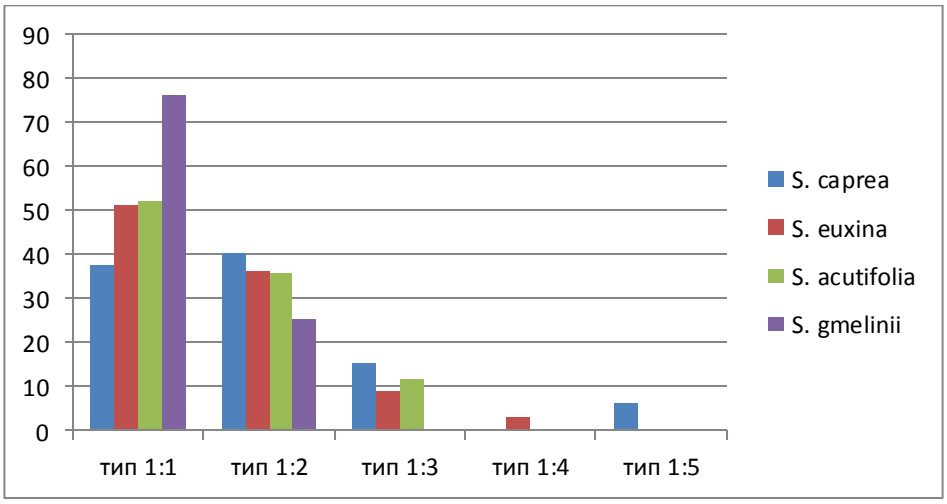


Рисунок 151 - Соотношение типов ТПС в составе срединных модельных ветвей мужских особей видов ив

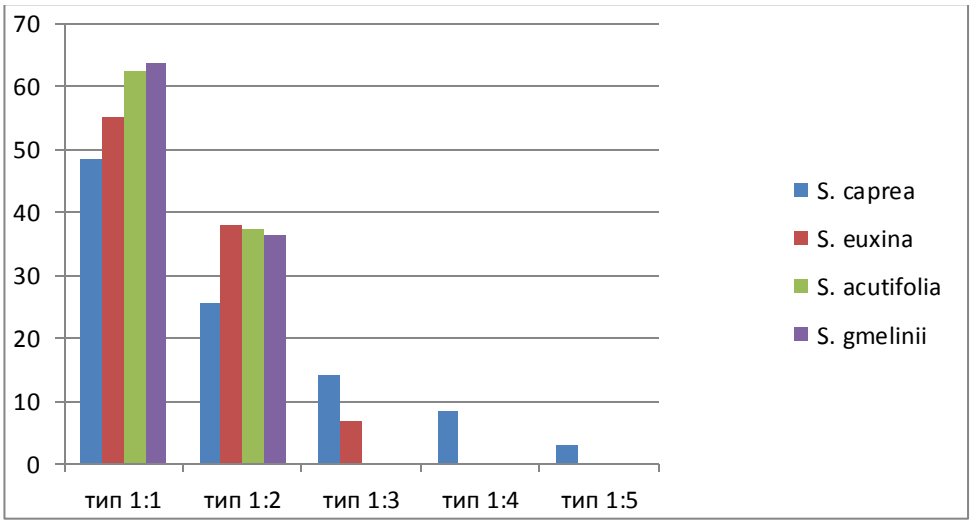


Рисунок 152 - Соотношение типов ТПС в составе нижних модельных ветвей мужских особей видов ив

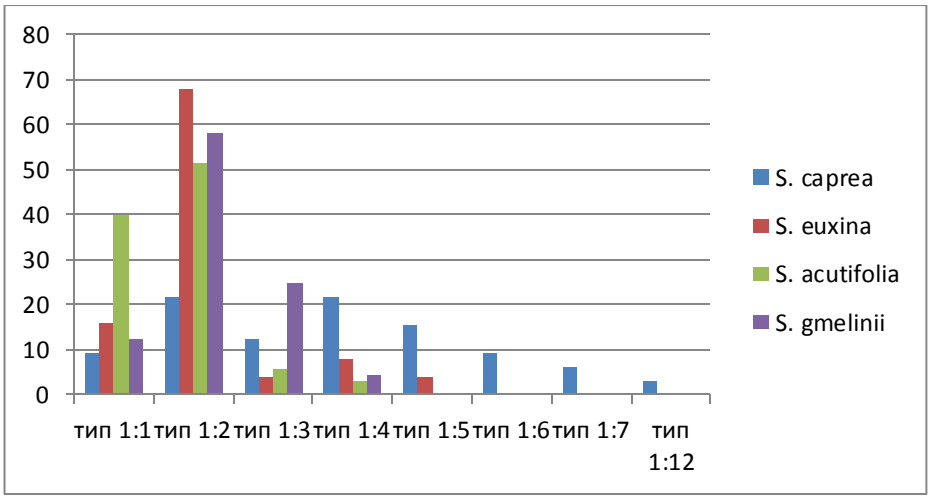


Рисунок 153 - Соотношение типов ТПС в составе верхних модельных ветвей женских особей видов ив

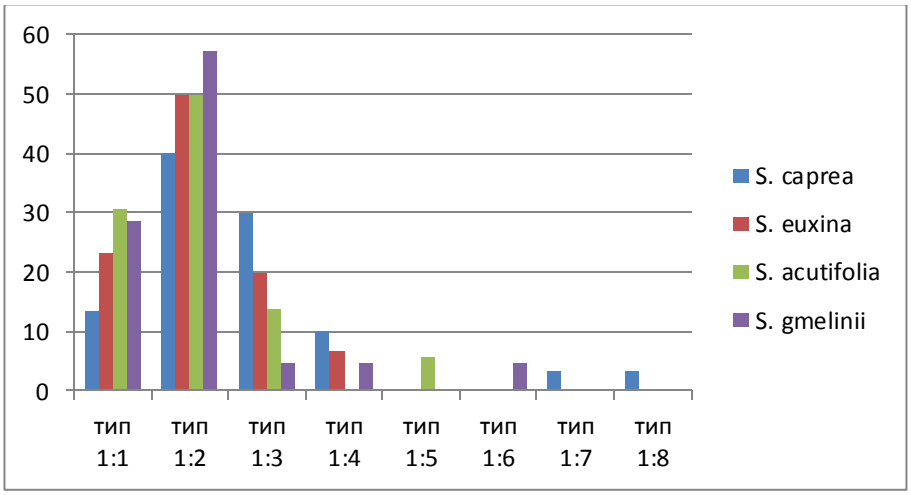


Рисунок 154 - Соотношение типов ТПС в составе срединных модельных ветвей женских особей видов ив

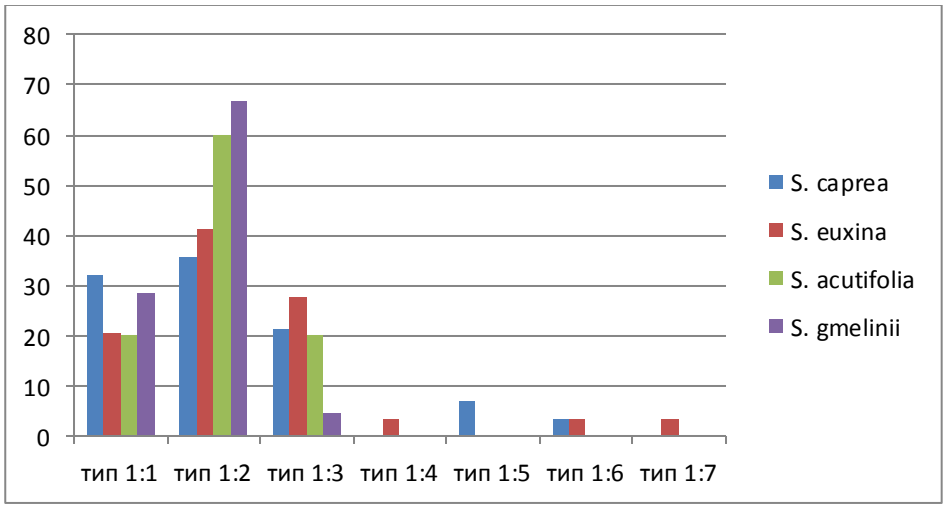


Рисунок 155 - Соотношение типов ТПС в составе нижних модельных ветвей женских особей видов ив

У женских особей деревьев и высоких кустарников ассимилирующих побегов больше, чем у мужских в 1,3-1,4 раза.

8.3. Типы ТПС кустарников средней величины *S. cinerea* и *S. triandra*

Архитектоника кустарников средней величины была изучена на особях *S. cinerea* и *S. triandra* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник. Кроме того, у *S. cinerea* для сравнения была изучена архитектоника особей жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик.

Типы ТПС *S. cinerea* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Полевой материал собран в окрестностях г. Арзамаса Нижегородской области в течение 2014-2015 гг. Изучено 6 молодых генеративных особей (по 3 особи женского и мужского пола) жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник высотой 2-2,5 м. Всего изучено 121 ТПС.

В составе кроны мужских особей исследовано 65 ТПС, относящихся к 5 типам ТПС: 1:1 (34 – 52,3 %), 1:2 (24 – 36,9 %), 1:3 (4 – 6,2 %), 1:5 (1 – 1,54 %), 1:6 (2 – 3,1 %) (рис. 156; табл. 8.20-8.23. – в Приложении).

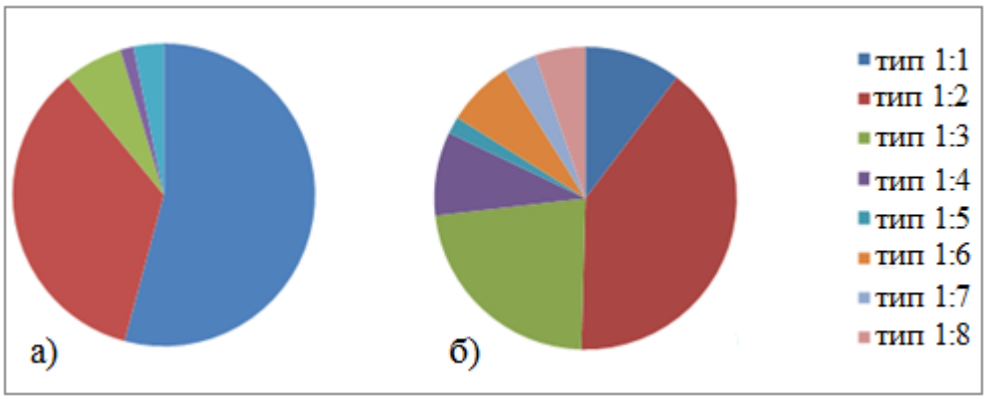


Рисунок 156 - Доля участия типов ТПС в составе кроны особей *S. cinerea*: а) мужских, б) женских

В составе кроны женских особей изучено 56 ТПС, относящихся к 8 типам ТПС: 1:1 (6 – 10,72 %), 1:2 (24 – 42,9 %), 1:3 (13 – 23,2 %), 1:4 (5 – 8,9 %), 1:5 (1 – 1,8 %), 1:6 (4 – 7,1 %), 1:7 (2 – 3,6 %), 1:8 (1 – 1,8 %) (рис. 156; табл. 8.20.-8.23. – в Приложении). То есть по сравнению с мужскими особями ТПС женских более разветвленные.

Одинаковые у особей разного пола 5 типов ТПС, среди которых в % отношении преобладают типы 1:1, 1:2 и 1:3. Причем, в типе ТПС 1:1 преобладают мужские особи, а в типах 1:2 и 1:3 – женские (рис. 157).

В целом, в составе кроны, число ассимилирующих побегов у женских особей в 1,4 раза больше, чем у мужских (290 побегов у мужских особей и 417 побегов – у женских) (табл. 8.24. – в Приложении).

При анализе формул побегообразования ТПС (табл. 4 – в Приложении) установлено, что 72 ТПС относятся к 1 подгруппе, из них 52 ТПС – мужские (80 %) и 20 ТПС – женские (35,7 %); 49 ТПС относятся ко 2 подгруппе, из которых 13 ТПС – мужские (20 %) и 36 ТПС – женские (64,3 %).

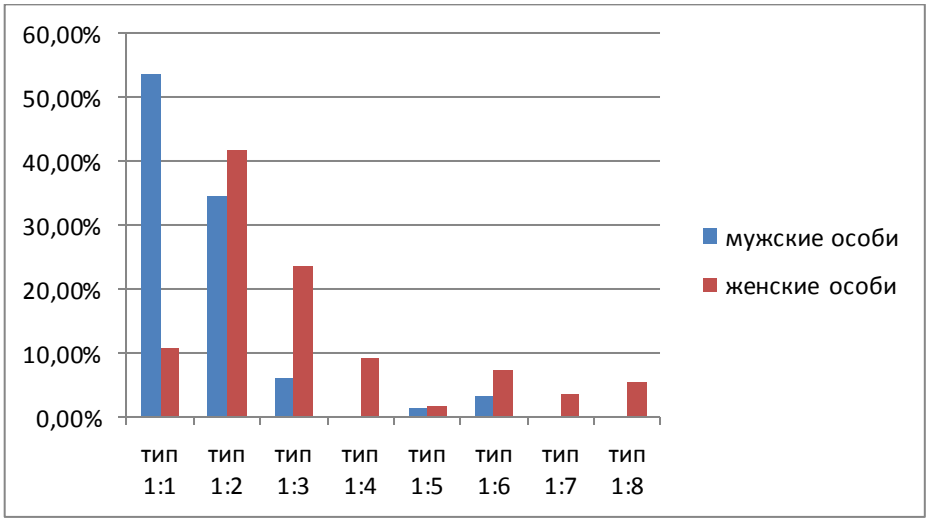


Рисунок 157 - Соотношение типов ТПС в составе кроны особей *S. cinerea*

В каждом типе ТПС проведен детальный анализ формул побегообразования (табл. 55), из которого следует, что у мужских особей в структуре ТПС преобладают ТПС 1 подгруппы, а у женских особей преобладают ТПС 2 подгруппы (кроме типа ТПС 1:2) (рис.158, 159).

Таблица 55 - Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов *S. cinerea*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7		1:8	
Под группа ТПС		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен	n	3	3	15	9	2	11	-	5	-	1	-	4	-	2	-	1
	%	5,4	5,4	26,8	16	3,6	19,6		8,9		1,8		7,1		3,6		1,8
муж	n	30	4	21	3	1	3	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-
	%	46,2	6,2	32,3	4,6	1,5	4,6				1,5		3				

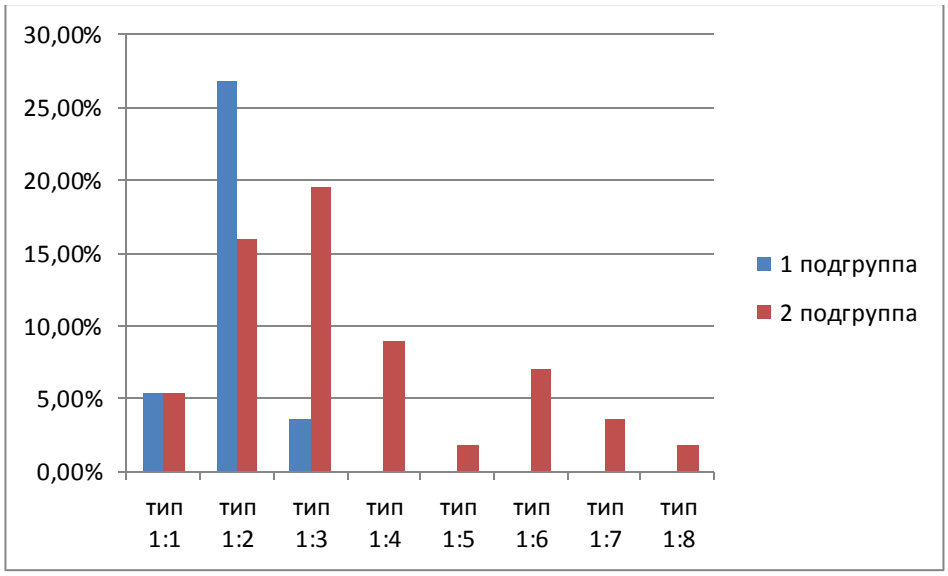


Рисунок 158 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов женских особей *S. cinerea*

Из 121 ТПС в 14 ТПС некоторые годичные побеги развиваются из спящих почек (11,6 %).

Таким образом, в структуре крон женских особей *S. cinerea* представлено 8 типов ТПС (1:1, 1:2, 1:3, 1:4, 1:5, 1:6, 1:7, 1:8), а мужских – 5 типов (1:12, 1:2, 1:3, 1:5, 1:6).

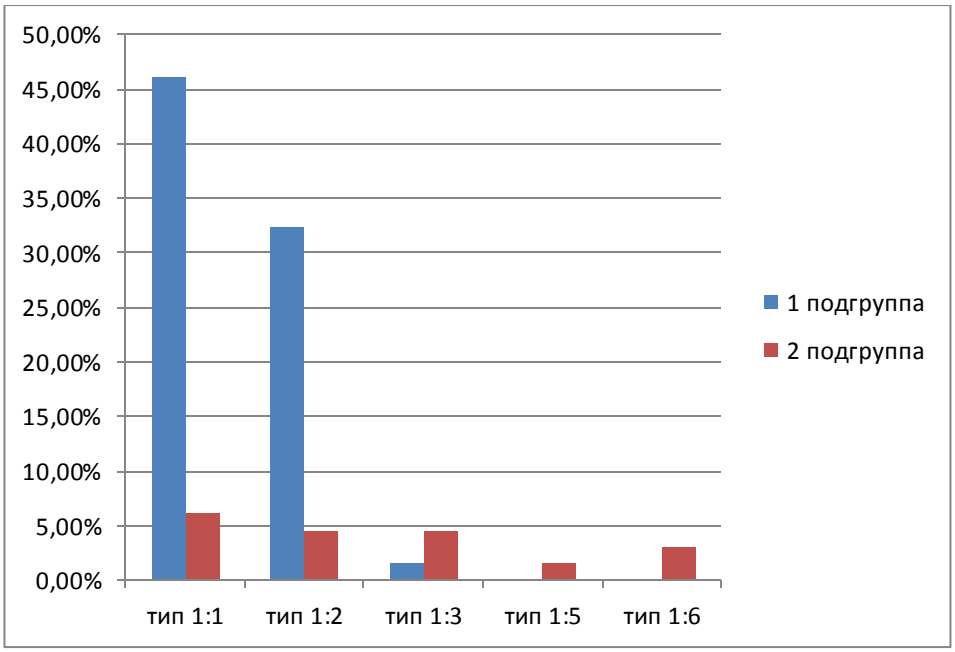


Рисунок 159 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов мужских особей *S. cinerea*

У мужских особей преобладает тип ТПС 1:1 и 1:2, а у женских – 1:2 и 1:3 и более высоких порядков. Разница между женскими и мужскими особями в архитектурном типе 1:1 статистически достоверна (табл. 8.20. – в Приложении). Кроме того, у мужских особей преобладают ТПС 1 подгруппы, а у женских особей – ТПС 2 подгруппы. В составе кроны женских особей число ассимилирующих побегов в 1,4 раза больше, чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и имеют более плотную крону. Некоторые ассимилирующие побеги развиваются из спящих почек (11,6 %).

Типы ТПС особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик

Полевой материал собран в прибрежной зоне Пустынских озер на глубине до 1 м в 2-7 м от берега: 1) в протоке на озеро Свято, 2) на озере Глубоком, 2) на озере Паровом Арзамасского района Нижегородской области в течение 2013-2015 гг.

Изучено 2 молодые генеративные особи мужского пола высотой 1-1,3 м. Всего изучено 7 основных скелетных осей и в их составе 38 ТПС (табл. 8.25-8.26. – в Приложении).

Изученные ТПС относятся к 3 типам: 1:1 (35 – 92 %), 1:2 (2 – 5,3 %), 1:3 (1 – 2,6 %) (рис. 160).

По сравнению с особями жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник у особей этой жизненной формы снижается разнообразие типов ТПС, среди которых значительно преобладает тип 1:1 (рис. 161).

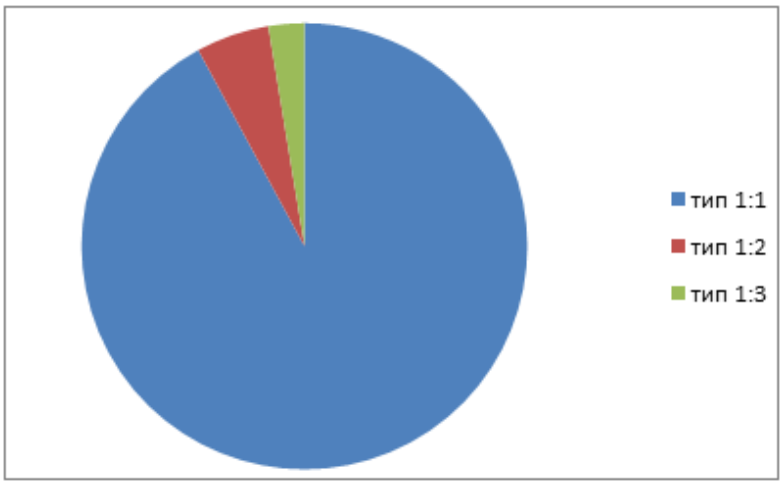


Рисунок 160 - Доля участия типов ТПС в составе кроны мужских особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик

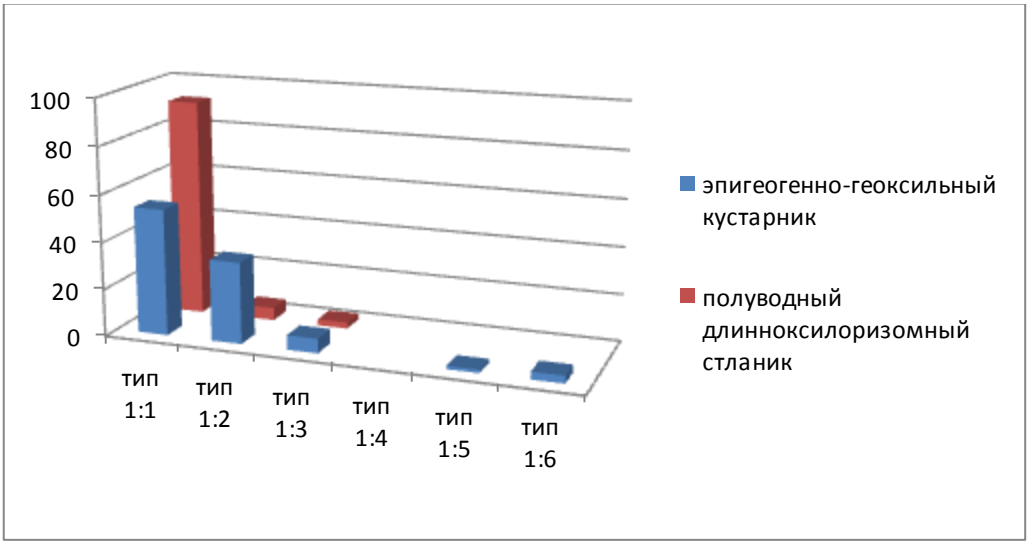


Рисунок 161 - Доля участия типов ТПС в составе крон мужских особей *S. cinerea* различных жизненных форм

Разделение ТПС по подгруппам примерно одинаковое (табл. 8.26. – в Приложении).

Кроме того, у особей данной жизненной формы 25 ТПС имеют побеги, развивающиеся из спящих почек (65,8 %) (табл. 8.26. – в Приложении).

Типы ТПС *S. triandra*

Полевой материал собран в окрестностях г. Арзамаса Нижегородской области в течение 2014-2015 гг. Изучено 6 молодых генеративных особей (по 3 особи женского и мужского пола) жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник высотой 2-2,5 м. Всего изучено 105 ТПС.

В составе кроны мужских особей изучено 53 ТПС, относящихся к 4 типам ТПС: 1:1 (25 – 47,2 %), 1:2 (15 – 28,3 %), 1:3 (8 – 15,1 %), 1:4 (5 – 9,4 % (рис. 162; табл. 8.27. – в Приложении).

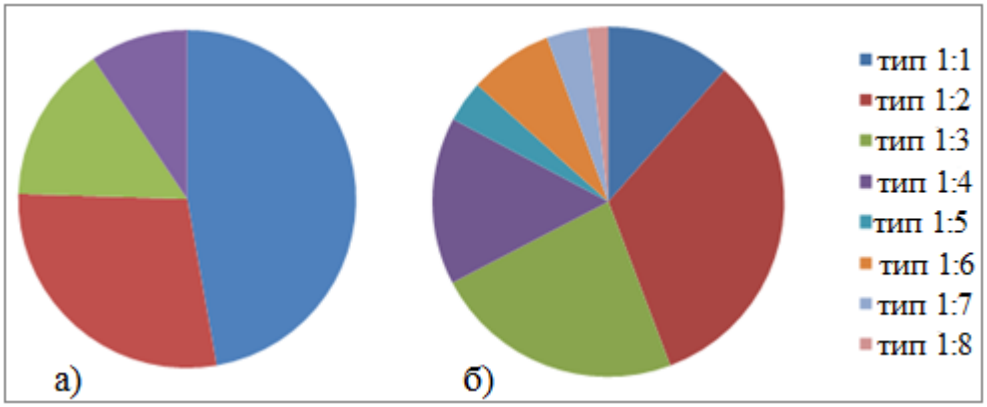


Рисунок 162 - Доля участия типов ТПС в составе кроны особей *S. triandra*: а) мужских, б) женских

В составе кроны женских особей изучено 52 ТПС, относящихся к 8 типам ТПС - 1:1 (6 – 11,5 %), 1:2 (17 – 32,7 %), 1:3 (12 – 23,1 %), 1:4 (8 – 15,4 %), 1:5 (2 – 3,8 %), 1:6 (4 – 7,7 %), 1:7 (2 – 3,8 %), 1:8 (1 – 1,9 %) (рис. 162; табл. 8.27.-8.30. – в Приложении). Таким образом, по сравнению с мужскими ТПС женских особей более разветвленные. Одинаковыми у особей разного пола являются 4 типа ТПС, среди которых в % отношении преобладают типы ТПС 1:1, 1:2 и 1:3. Причем, в

типе 1:1 преобладают мужские особи, а в типах ТПС 1:2 и 1:3 – женские (рис. 163).

В целом, в составе кроны, число ассимилирующих побегов у женских особей в 1,6 раза больше, чем у мужских (414 побегов у мужских особей и 653 побега – у женских) (табл. 8.31. – в Приложении).

При анализе формул побегообразования ТПС (табл. 8.31. – в Приложении) установлено, что 57 ТПС относятся к 1 подгруппе, из них 34 ТПС – мужские (64,2 %) и 23 ТПС – женские (44,23 %); 48 ТПС относятся ко 2 подгруппе, из которых 19 ТПС – мужские (35,9 %) и 29 ТПС – женские (55,8 %).

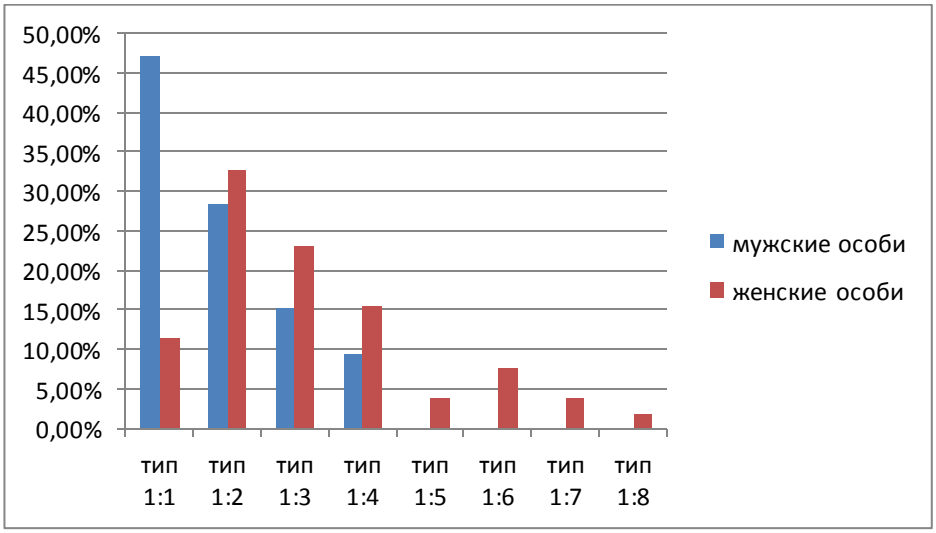


Рисунок 163 - Соотношение типов ТПС в составе кроны особей *S. triandra*

В каждом типе ТПС проведен детальный анализ формул побегообразования (табл. 56), из которого следует, что у мужских особей в структуре ТПС преобладают ТПС 1 подгруппы, а у женских особей преобладают ТПС 2 подгруппы (кроме типа ТПС 1:2) (рис.164, 165, табл.56).

Из 105 ТПС в 12 ТПС развитие некоторых годичных побегов происходит из спящих почек (11,4 %).

Таким образом, крона женских особей *S. triandra* представлена 8 типами ТПС (1:1, 1:2, 1:3, 1:4, 1:5, 1:6, 1:7, 1:8), а мужских – 4 типами (1:1, 1:2, 1:3, 1:4).

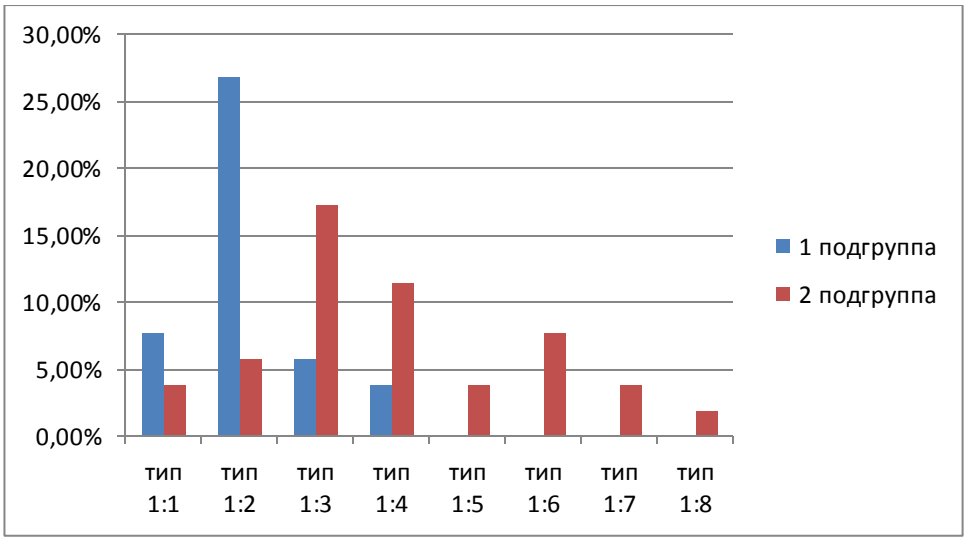


Рисунок 164 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов женских особей *S. triandra*

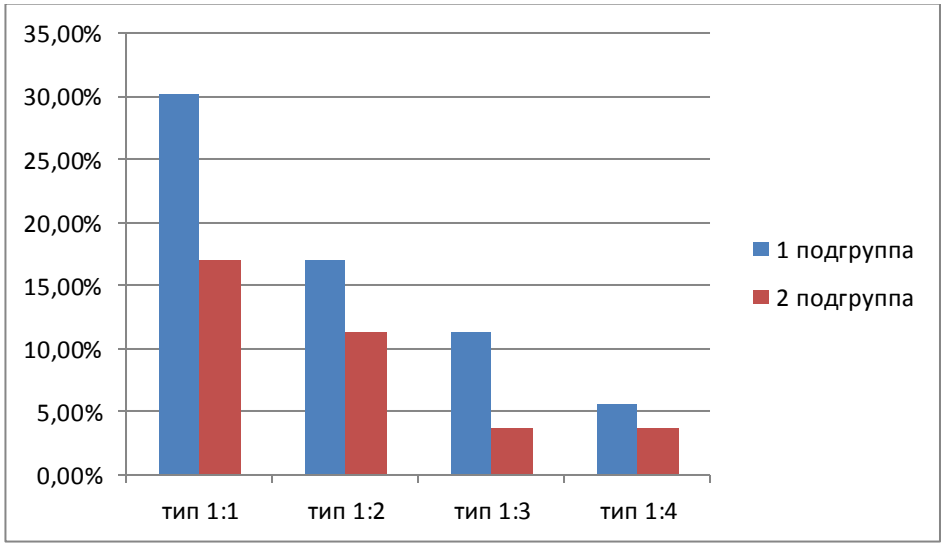


Рисунок 165 - Соотношение типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов мужских особей *S. triandra*

У мужских особей преобладает тип ТПС 1:1 и 1:2, а у женских – 1:2 и 1:3 и более высоких порядков. Разница между женскими и мужскими особями в типе ТПС 1:1 статистически достоверна (табл. 8.27. – в Приложении).

Кроме того, у мужских особей преобладают ТПС 1 подгруппы, а у женских особей – ТПС 2 подгруппы.

Число ассимилирующих побегов в составе крон женских особей в 1,6 раза больше, чем у мужских.

Таблица 56 - Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1 подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов *S. triandra*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7		1:8	
Подгруппа ТПС		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен	n	4	2	14	3	3	9	2	6	-	2	-	4	-	2	-	1
	%	7.7	3.8	26.9	5.8	5.8	17.3	3.8	11.5		3.8		7.7		3.8		1.9
муж	n	16	9	9	6	6	2	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-
	%	30.2	17	17	11.3	11.3	3.8	5.7	3.8								

Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и имеют более плотную крону.

Сравнение типов ТПС кустарников средней величины и высоких кустарников

В составе крон особей *S. cinerea* и *S. triandra* изучено 226 ТПС, из них 118 ТПС мужских особей и 108 – женских. Кроме того изучено 38 ТПС мужских особей S. *cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик.

У мужских особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик по сравнению с особями жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник снижается разнообразие типов ТПС, среди которых значительно преобладает тип ТПС 1:1 (рис. 166) и увеличивается число побегов, развивающихся из спящих почек до 65,8 % (11,6 % – у особей эпигеогенно-геоксильный кустарник).

В целом у *S. cinerea* и *S. triandra* в структуре крон отмечены одинаковые тенденции: наибольшее разнообразие типов ТПС характерно для женских особей, а наименьшее – для мужских; причем, у мужских особей в кроне преобладает тип ТПС 1:1, у женских – тип 1:2, 1:3 и др. (рис. 166, 167).

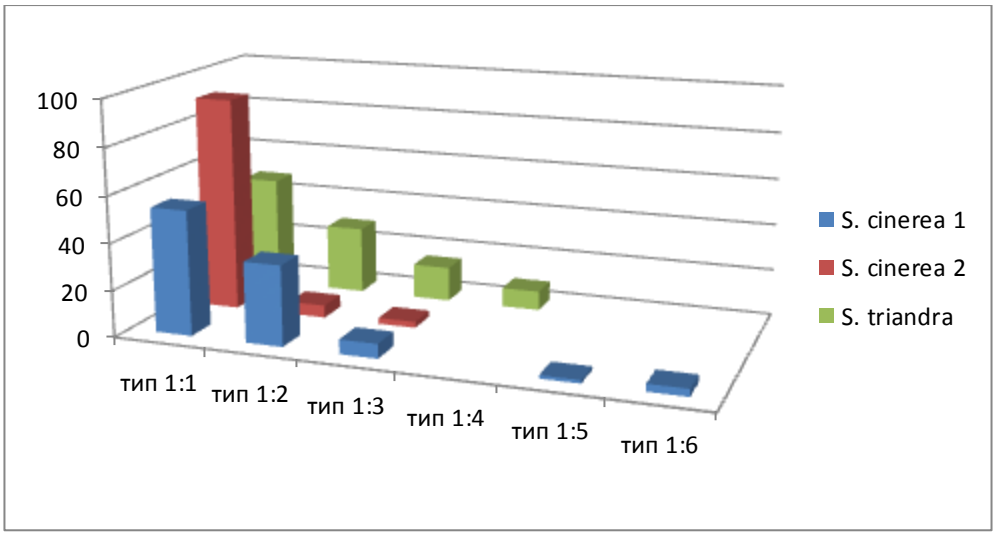


Рисунок 166 - Соотношение типов ТПС в составе кроны мужских особей *S. cinerea* и *S. triandra*

Условные обозначения: *S. cinerea* 1 – жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник, 2 – полуводный длинноксилоризомный стланик

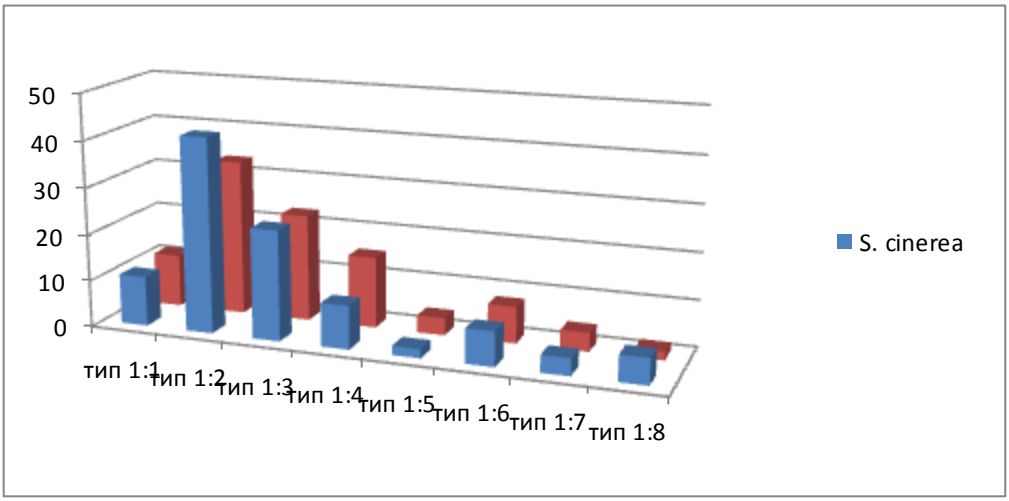


Рисунок 167 - Соотношение типов ТПС в составе кроны женских особей *S. cinerea* и *S. triandra*

По сравнению с высокими кустарниками доля участия ТПС в кроне уменьшается в типе ТПС 1:1 и увеличивается в типах ТПС 1:3 и 1:4 (рис. 168,169).

В кронах женских и мужских особей *S. cinerea*, женских особей *S. triandra* ТПС 1 подгруппы преобладают в типах ТПС 1:1 и 1:2; у мужских особей *S. triandra*– во всех типах ТПС (рис.168, 169).

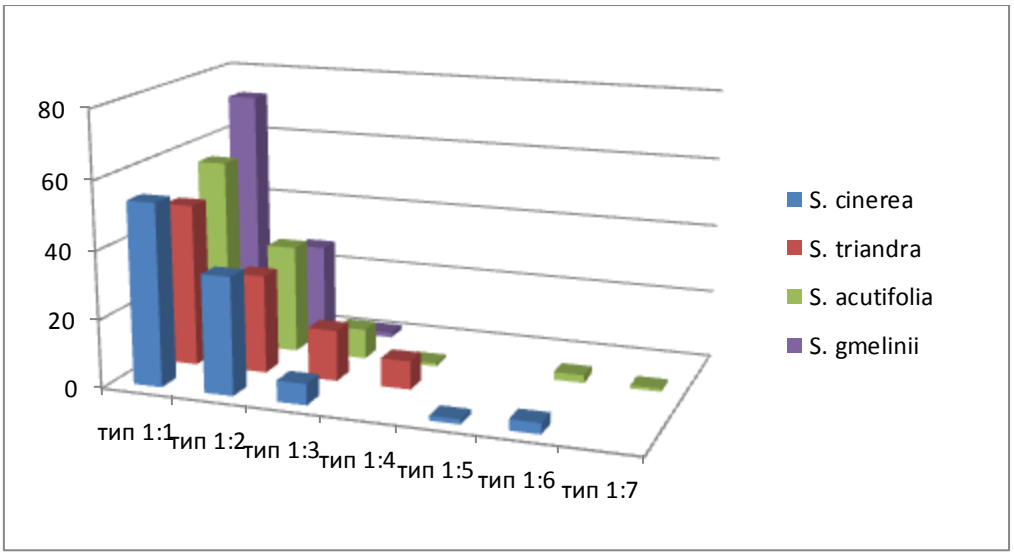


Рисунок 168 - Соотношение типов ТПС в составе кроны мужских особей *S. cinerea, S. triandra, S. acutifolia, S. gmelinii*

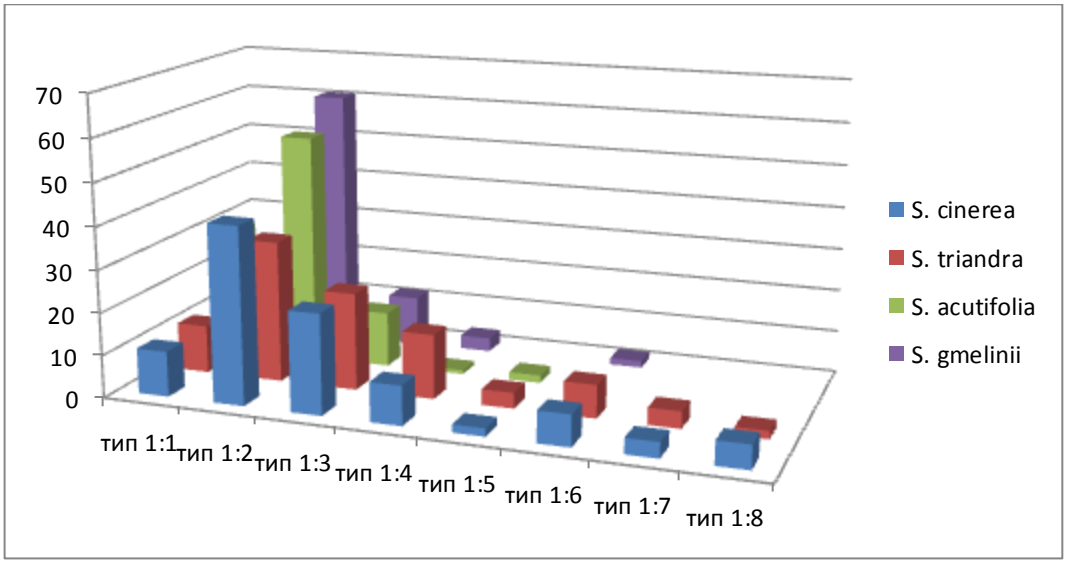


Рисунок 169 - Соотношение типов ТПС в составе кроны женских особей *S. cinerea, S. triandra, S. acutifolia, S. gmelinii*

Также, как и у высоких кустарников, в кронах кустарников средней величины число ассимилирующих побегов у женских особей больше, чем у мужских и даже несколько увеличивается (в 1,4-1,6 раз у *S. cinerea*, *S. triandra*, в 1,3 раза – у *S. acutifolia*, *S. gmelinii*).

8.4. Типы ТПС низких кустарников *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana*

Типы ТПС *S. rosmarinifolia*

Полевой материал был собран в течение 2014 года в окрестностях с. Троицкое Вадского района Нижегородской области.

Было изучено 10 молодых генеративных особей (по 5 особей женского и мужского пола, у которых изучены по 2 скелетных оси) жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, высотой 1,2-1,7 м. Всего исследовано 132 ТПС.

В составе кроны мужских особей изучено 65 ТПС, относящихся к 4 типам ТПС: 1:1 (37 – 56,92 %), 1:2 (15 – 23,07 %), 1:3 (13 – 20 %), 1:4 (1 – 1,54 %), (табл. 8.32. – в Приложении; рис.170).

В составе кроны женских особей изучено 67 ТПС, относящихся к 3 типам ТПС: 1:1 (26 – 38,8 %), 1:2 (25 – 37,31 %), 1:3 (16 – 23,88 %), (рис. 170; табл. 8.32. - 8.35. – в Приложении).

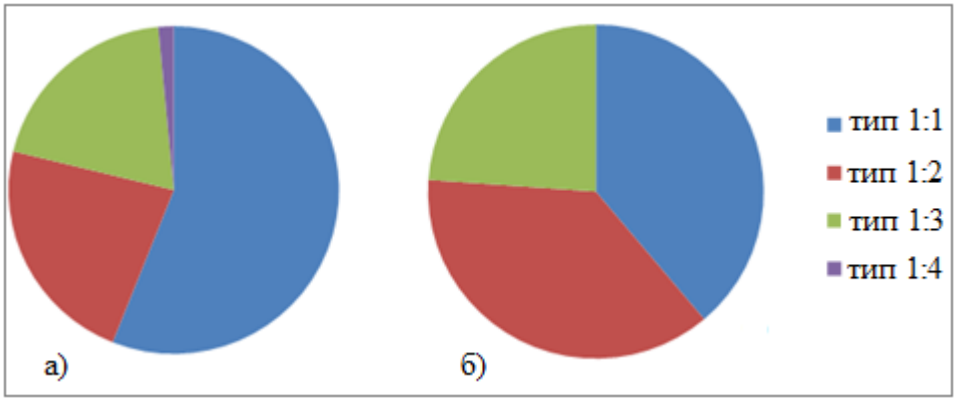


Рисунок 170 - Доля участия типов ТПС в составе кроны особей *S. rosmarinifolia*: а) мужских, б) женских

Одинаковые у особей разного пола – 3 типа ТПС, среди которых в % отношении преобладают типы ТПС 1:1 и 1:2. Причем, в типе ТПС 1:1 преобладают мужские особи, а в типах ТПС 1:2 и 1:3 – женские (рис. 171).

Число ассимилирующих побегов в составе ТПС у особей разного пола примерно одинаковое (506 побегов у мужских особей и 524 побега – у женских) (табл. 8.36. – в Приложении).

В целом, женские и мужские особи *S. rosmarinifolia* по формулам побегообразования не имеют отличий.

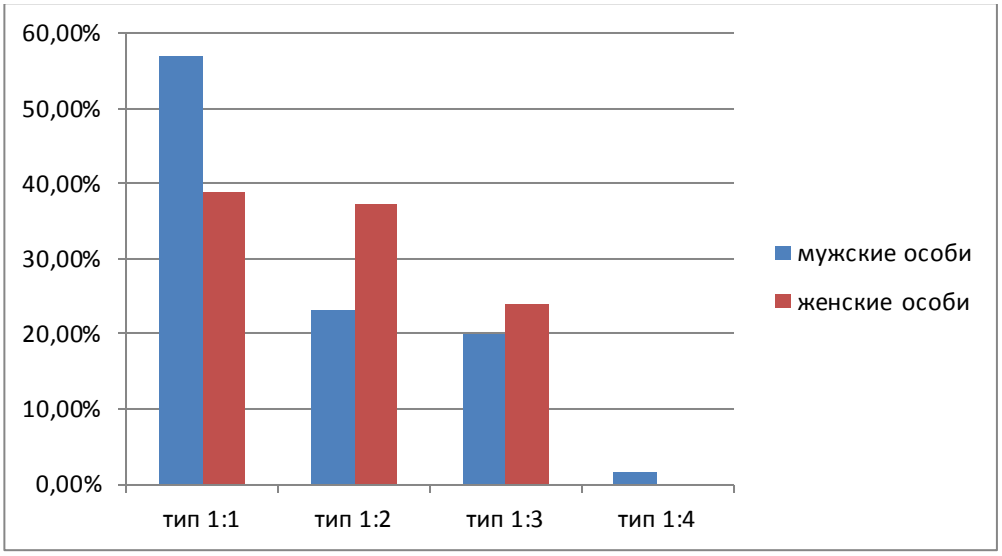


Рисунок 171 - Соотношение типов ТПС в составе кроны особей *S. rosmarinifolia*

Это связано с биологической особенностью этого вида, заключающейся в ежегодном отмирании до 5-7-9 верхних метамеров побегов (табл. 57, рис. 172, 173).

Таблица 57 - Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов *S. rosmarinifolia*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3	
Подгруппа ТПС		1	2	1	2	1	2
жен.	n	2	23	-	25	-	16
	%	3.03	34.85		37.87		24.24
муж.	n	2	36	-	15	-	14
	%	2.98	53.73		22.38		20.89

Из 133 ТПС в 24 ТПС развитие части годичных побегов происходит из спящих почек, что составляет 18 %.

Таким образом, у *S. rosmarinifolia* в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – типы ТПС 1:2 и 1:3. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и имеют более плотную крону.

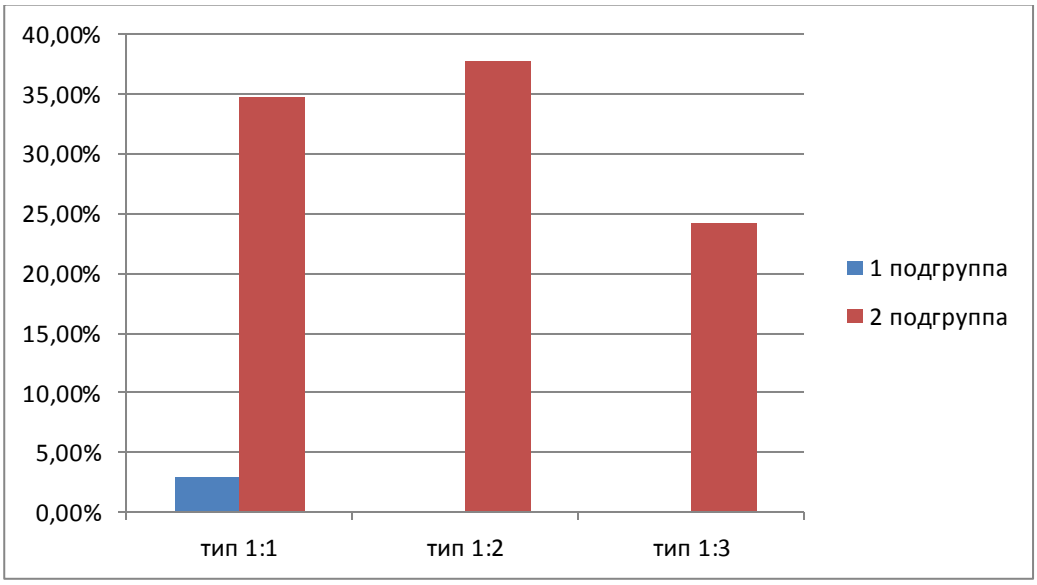


Рисунок 172 - Соотношение типов ТПС 1 и 2 подгрупп женских особей *S. rosmarinifolia*

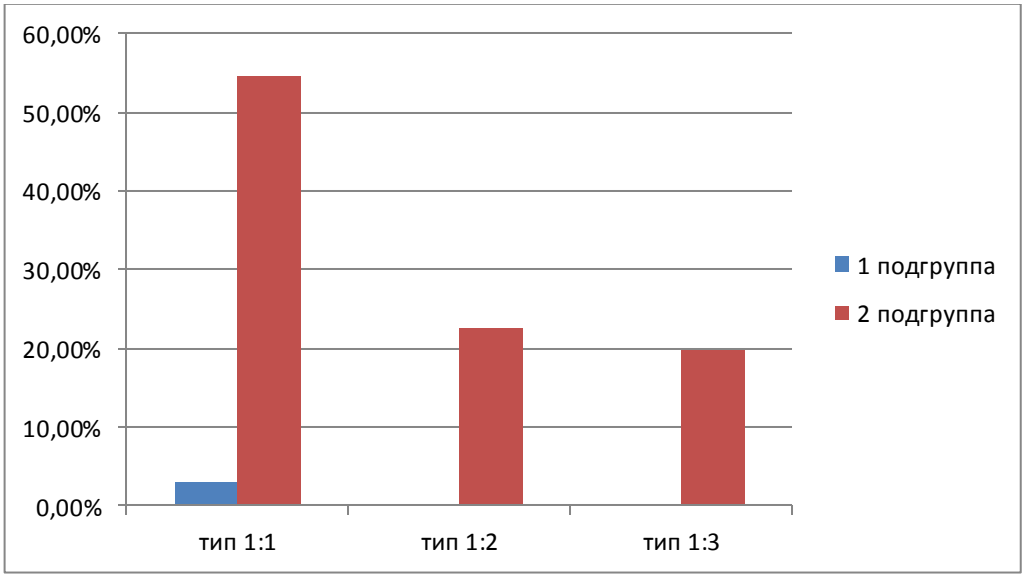


Рисунок 173 - Соотношение типов ТПС 1 и 2 подгрупп мужских особей *S. rosmarinifolia*

Число ассимилирующих побегов в составе ТПС у особей разного пола примерно одинаковое, что вероятно связано с очень плотным расположением побегов в составе ТПС (угол отхождения побегов 15-20°).

Типы ТПС *S. starkeana*.

Полевой материал собран в течение 2015 года на опушке соснового леса в окрестностях с. Ковакса Арзамасского района Нижегородской области.

Изучено 10 молодых генеративных особей (по 5 особей женского и мужского пола, у которых изучались по 2 скелетных оси) жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, высотой 1,3-1,8 м. Всего было исследовано 149 ТПС.

В составе кроны мужских особей изучено 72 ТПС, относящихся к 5 типам ТПС: 1:1 (34 – 47,2 %), 1:2 (20 – 27,8 %), 1:3 (13 – 18,1 %), 1:4 (4 – 5,6 %), 1:5 (1 – 1,4 %) (рис. 166; табл. 8.37. – в Приложении).

В составе кроны женских особей изучено 77 ТПС, относящихся к 6 типам ТПС: 1:1 (10 – 13,0 %), 1:2 (29 – 37,7 %), 1:3 (19 – 24,7 %), 1:4 (10 – 13,0 %), 1:5 (6 – 7,8 %), 1:6 (3 – 3,9 %) (рис. 174; табл. 8.37.-8.41. – в Приложении).

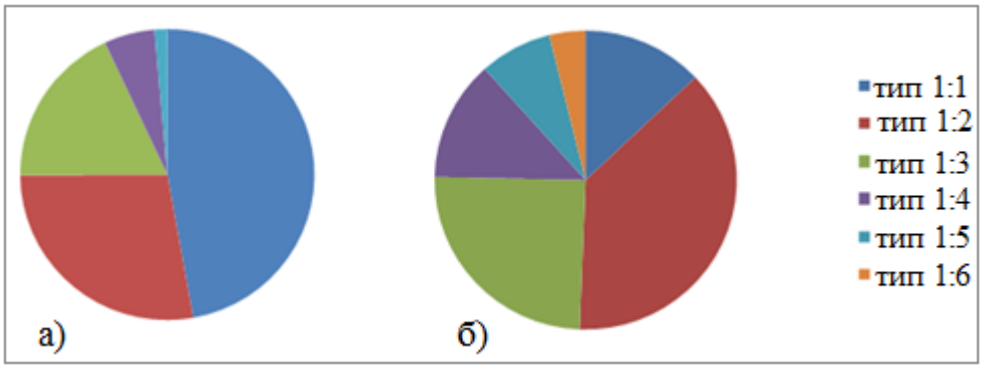


Рисунок 174 - Доля участия типов ТПС в составе кроны особей *S. starkeana*: а) мужских, б) женских

Одинаковые у особей разного пола – 5 типов ТПС, среди которых в % отношении преобладают типы ТПС 1:1, 1:2 и 1:3. Причем, тип ТПС 1:1 преобладает у мужских особей, а все остальные типы – у женских (рис. 175).

В целом, в составе кроны ассимилирующих побегов у женских особей в 1,7 раза больше, чем у мужских (471 побег у мужских особей и 812 побегов – у женских) (табл. 8.42. – в Приложении).

При анализе формул побегообразования ТПС (табл.8.38.-8.42. – в Приложении), выявлено, что двулетние побеги отходят от трехлетних почти

всегда не из верхних соседних узлов, а из более нижних узлов (2 подгруппа формул побегообразования) (табл. 58, рис. 176, 177).

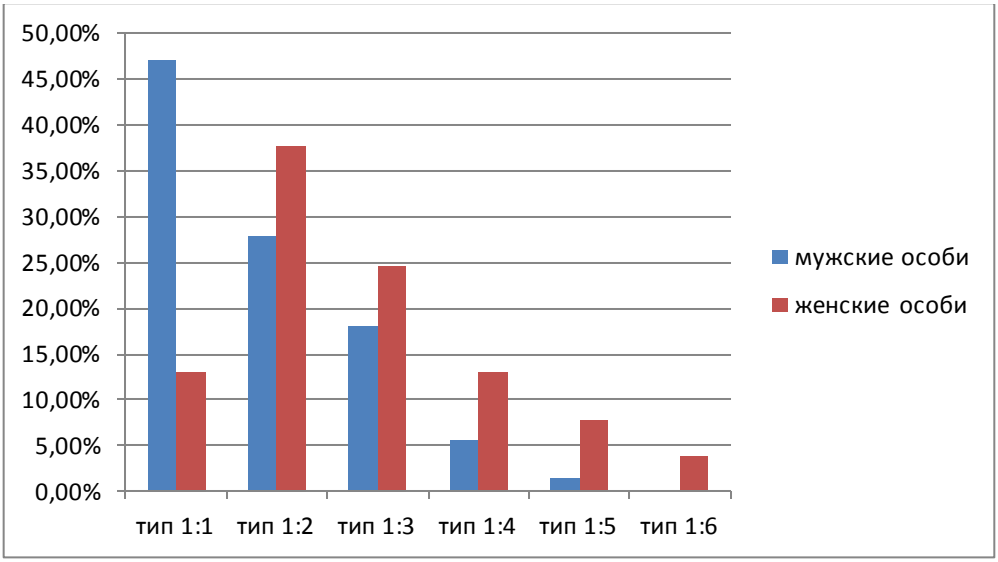


Рисунок 175 - Соотношение типов ТПС в составе кроны особей *S. starkeana*

Таблица 58 - Качественный и количественный состав ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних соседних узлов (1подгруппа) или более нижних узлов (2 подгруппа) трехлетних побегов *S. starkeana*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6	
Подгруппа ТПС		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
жен	n	1	9	6	23	1	18	2	8	0	6	0	3
	%	1.3	11.7	7.8	29.9	1.3	23.4	2.6	10.4		7.8		3.9
муж	n	2	32	6	14	0	13	1	3	0	1	0	0
	%	2.8	44.4	8.3	19.4		18.1	1.4	4.2		1.4		

В целом, женские и мужские особи ивы приземистой по формулам побегообразования не имеют отличий. Это связано с биологической особенностью этого вида, заключающейся в ежегодном отмирании до 5-13 верхних метамеров побегов.

Таким образом, у *S. starkeana* в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – типы ТПС 1:2, 1:3 и остальные.

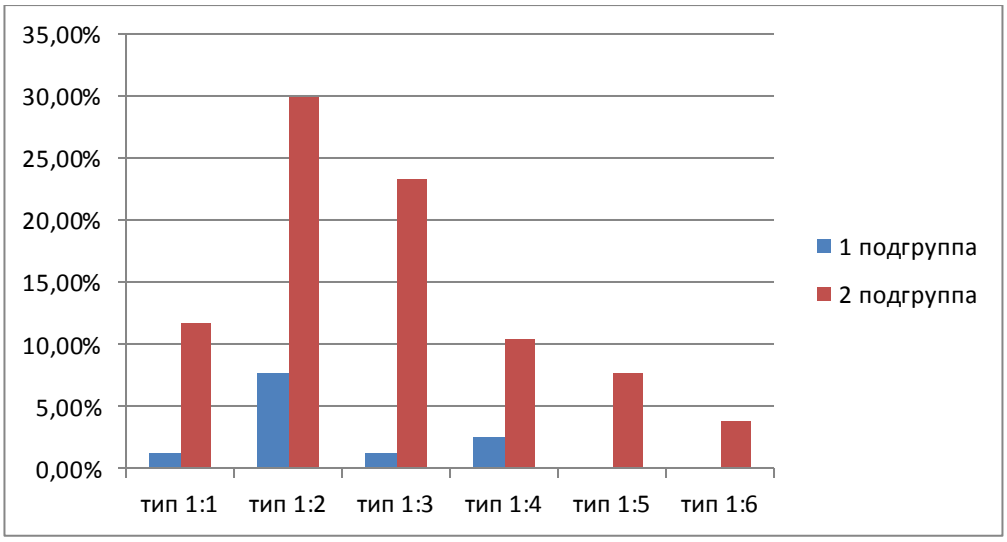


Рисунок 176 - Соотношение типов ТПС 1 и 2 подгрупп женских особей *S. starkeana*

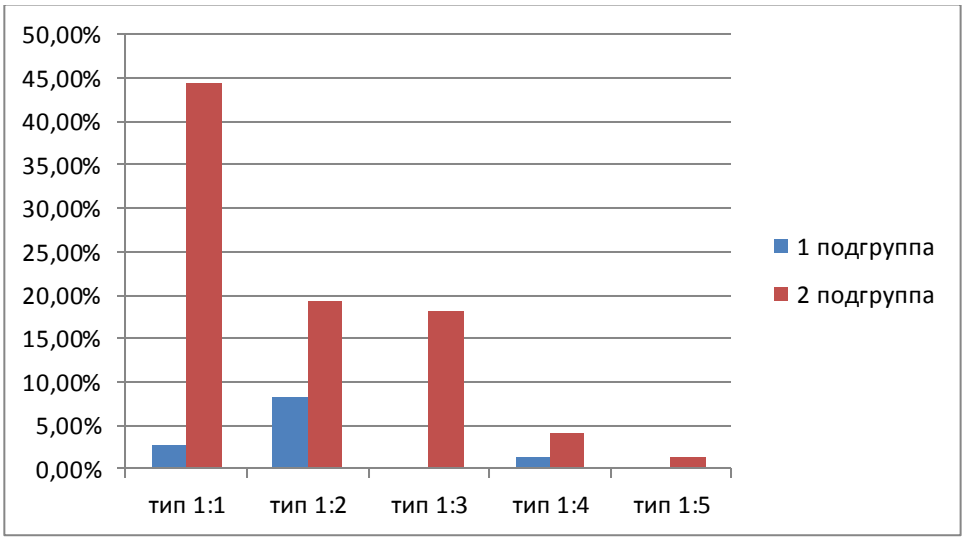


Рисунок 177 - Соотношение типов ТПС 1 и 2 подгрупп мужских особей *S. starkeana*

Из 149 ТПС *S. starkeana* в 25 ТПС развитие части годичных побегов происходит из спящих почек, что составляет 16,8 %.

Число ассимилирующих побегов в составе ТПС у женских особей в 1,7 раза больше чем у мужских. Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и имеют более плотную крону.

Сравнение типов ТПС *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana*. В кронах этих видов изучено 282 ТПС, из них 138 ТПС мужских особей и 144 ТПС – женских.

В кроне мужских особей *S. starkeana* выделено 5 типов ТПС: 1:1 (34 – 47,2 %), 1:2 (20 – 27,8 %), 1:3 (13 – 18,1 %), 1:4 (4 – 5,6 %), 1:5 (1 – 1,4 %), в кроне *S. rosmarinifolia* – 4 типа ТПС: 1:1 (37 – 56,92 %), 1:2 (15 – 23,07 %), 1:3 (13 – 20 %), 1:4 (1 – 1,54 %) (рис.178).

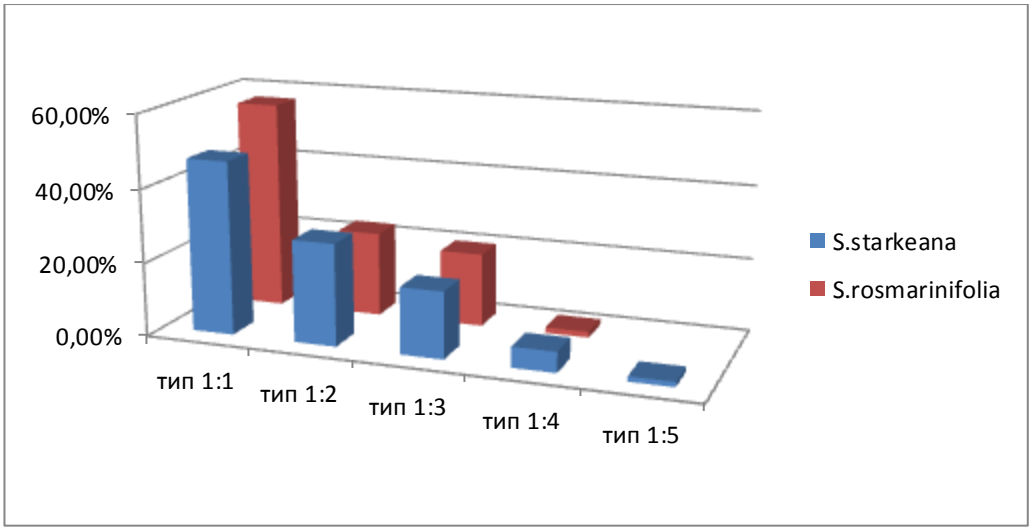


Рисунок 178 - Соотношение типов ТПС в кронах мужских особей *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana*

В кроне женских особей *S. starkeana* изучено 6 типов ТПС: 1:1 (10 – 13 %), 1:2 (29 – 37,7 %), 1:3 (19 – 24,7 %), 1:4 (10 – 13 %), 1:5 (6 – 7,8 %), 1:6 (3 – 3,9 %), *S. rosmarinifolia*– 3 типа ТПС: 1:1 (26 – 38,8 %), 1:2 (25 – 37,31 %), 1:3 (16 – 23,88 %) (рис. 179).

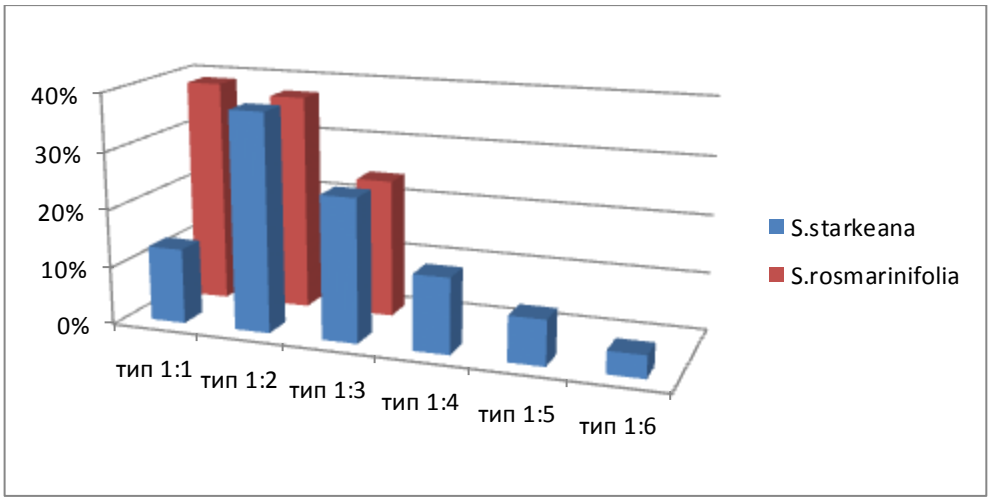


Рисунок 179 - Соотношение типов ТПС в кронах женских особей *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana*

Различие в числе ТПС представителей разных полов данных видов, видимо, связано с различной экологией. В частности, *S. starkeana* более лесной вид (изучена на опушке соснового леса при наличии бокового затенения), а *S. rosmarinifolia* встречается на открытых пространствах (на заливных лугах).

Кроме того, угол отхождения побегов этих видов различный. В частности, у *S. rosmarinifolia* угол отхождения побегов 15-25°, а ивы приземистой – 60° и даже 90°. Возможно, в связи с более плотным ветвлением у *S. rosmarinifolia*, по сравнению с *S. starkeana*, отмечено наименьшее разнообразие типов ТПС.

Сравнивая соотношение типов ТПС 1 и 2 подгрупп, можно констатировать, что у данных видов преобладают ТПС 2 подгруппы, что обусловлено отмиранием большого числа верхних метамеров побега (от 7 до 13), приводящее к мезо- и базитонии. Именно по этой причине у данных видов отмечен наибольший процент развития побегов из спящих почек в различных типах ТПС: из 149 ТПС *S. starkeana* в 25 ТПС развитие части годичных побегов происходит из спящих почек, что составляет 16,8 %; у *S. rosmarinifolia* такие ТПС составляют 18 % (24 ТПС из 133).

Сравнение типов ТПС низких кустарников и кустарников средней величины

В целом, у *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana* в составе крон выявлены одинаковые тенденции: наибольшее разнообразие типов ТПС характерно для женских особей, а наименьшее – для мужских; причем, у мужских особей в кроне преобладает тип ТПС 1:1, у женских – типы ТПС 1:2, 1:3 и др. (рис. 180, 181).

Нужно отметить, что у женских особей *S. rosmarinifolia* ТПС 1:1 и ТПС 1:2 образуются почти в равных количествах, что связано с компактностью расположения побегов внутри кроны, обусловленной малым углом отхождения (15˚-20˚).

По сравнению с кустарниками средней высоты разнообразие типов ТПС кроны *S. rosmarinifolia* меньше (рис. 182, 183).

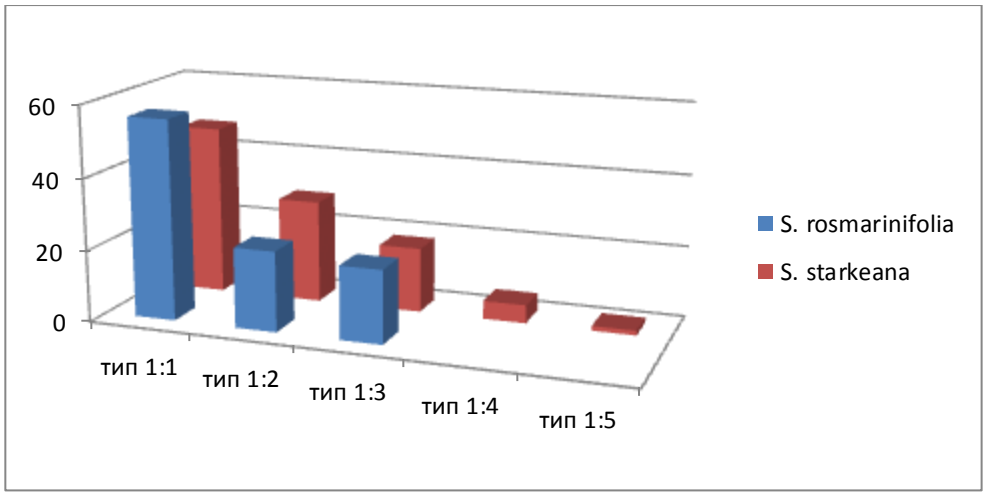


Рисунок 180 - Соотношение типов ТПС в составе кроны мужских особей *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana*

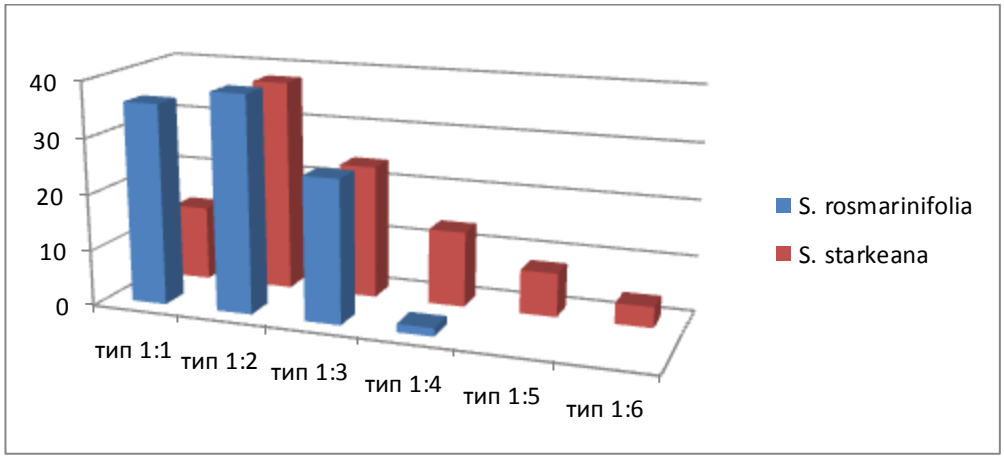


Рисунок 181 - Соотношение типов ТПС в составе кроны женских особей *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana*

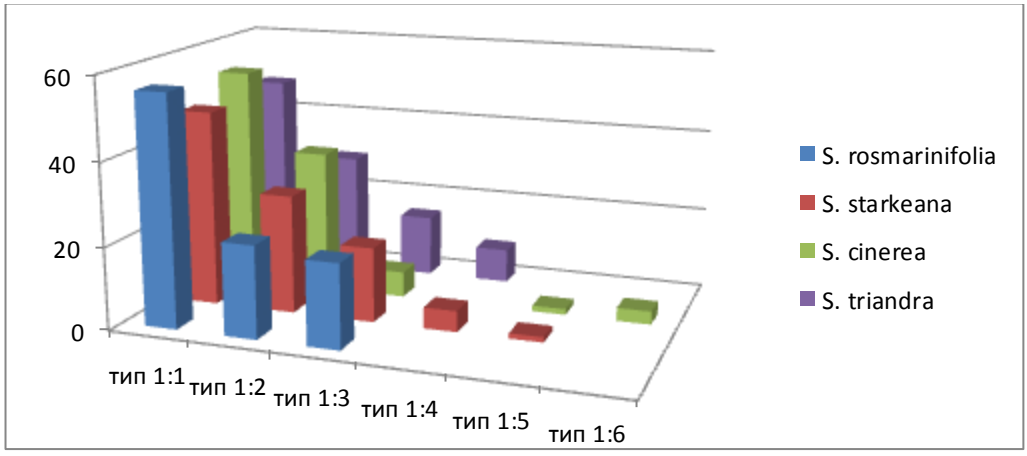


Рисунок 182 - Соотношение типов ТПС в составе кроны мужских особей *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana*, *S. cinerea*, *S. triandra*

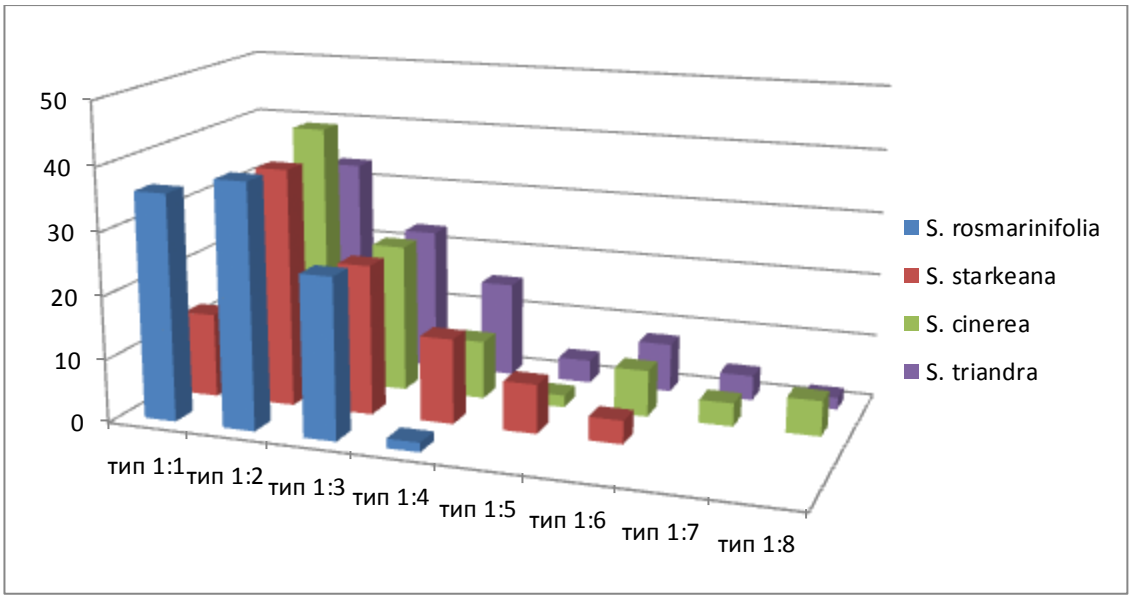


Рисунок 183 - Соотношение типов ТПС в составе кроны женских особей *S. rosmarinifolia* и *S. starkeana, S. cinerea, S. triandra*

Сравнивая соотношение типов ТПС 1 и 2 подгрупп, можно констатировать, что у данных видов преобладают ТПС 2 подгруппы, что обусловлено отмиранием большого числа верхних метамеров побега (от 7 до 13), приводящее к мезо- и базитонии.

8.5. Сравнение типов ТПС изученных видов ив. Архитектурные модули

У исследованных видов было изучено 1247 ТПС, из них 664 ТПС мужских особей и 583 ТПС женских.

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 ТПС), а наименьшее – для *S. rosmarinifolia* (4 типа ТПС) (табл.59).

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. 60).

Таблица 59 - Соотношение типов ТПС женских и мужских особей ив

Тип ТПС / Вид	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

Таблица 60 - Соотношение ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей изученных видов ив

Признаки / Вид	Число ассимилирующих побегов	
	Мужские особи	Женские особи
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 %)

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. 61).

Таблица 61 - Доля участия ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей высоких жизненных форм

Признаки / Вид	Число ассимилирующих побегов	
	Мужские особи	Женские особи
Верхняя модельная ветка		
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		
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 срединная ветка		
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 %)

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. 184).

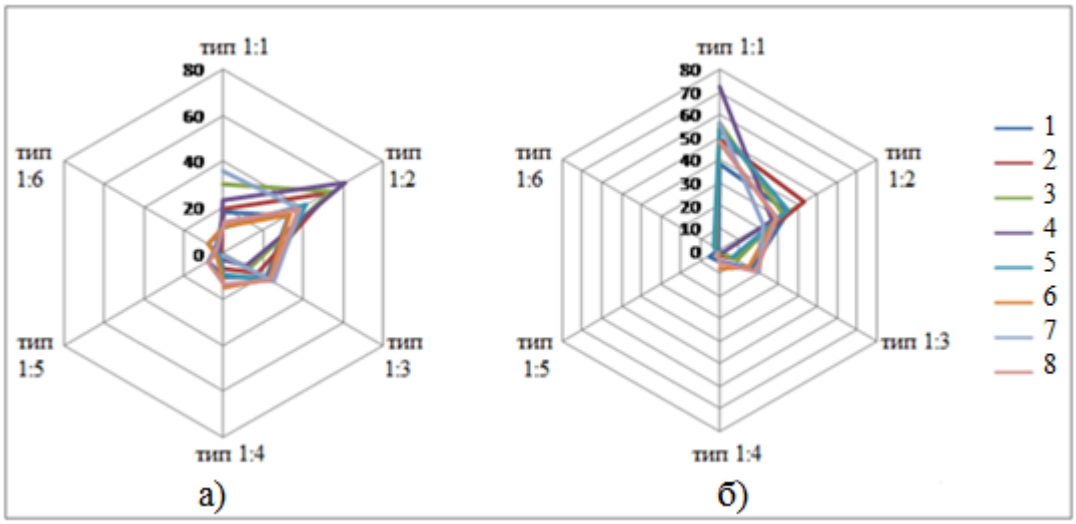


Рисунок 184 - Соотношение различных типов ТПС в кронах женских и мужских особей изученных видов ив

Условные обозначения: а) женские, б) мужские;1– *S. caprea*, 2 – *S. euxina*, 3 – *S. acutifolia*, 4 – *S. gmelinii*, 5 – *S. cinerea*, 6 – *S. triandra*, 7 – *S. rosmarinifolia*, 8 – *S. starkeana*

У кустарников в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских – тип ТПС 1:2 (рис. 184). 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 нахождение большого числа разветвленных побегов было бы затруднительно.

Различные доли участия типов ТПС в кронах женских и мужских особей наглядно демонстрирует и многомерная ординация (рис. 185, 186).

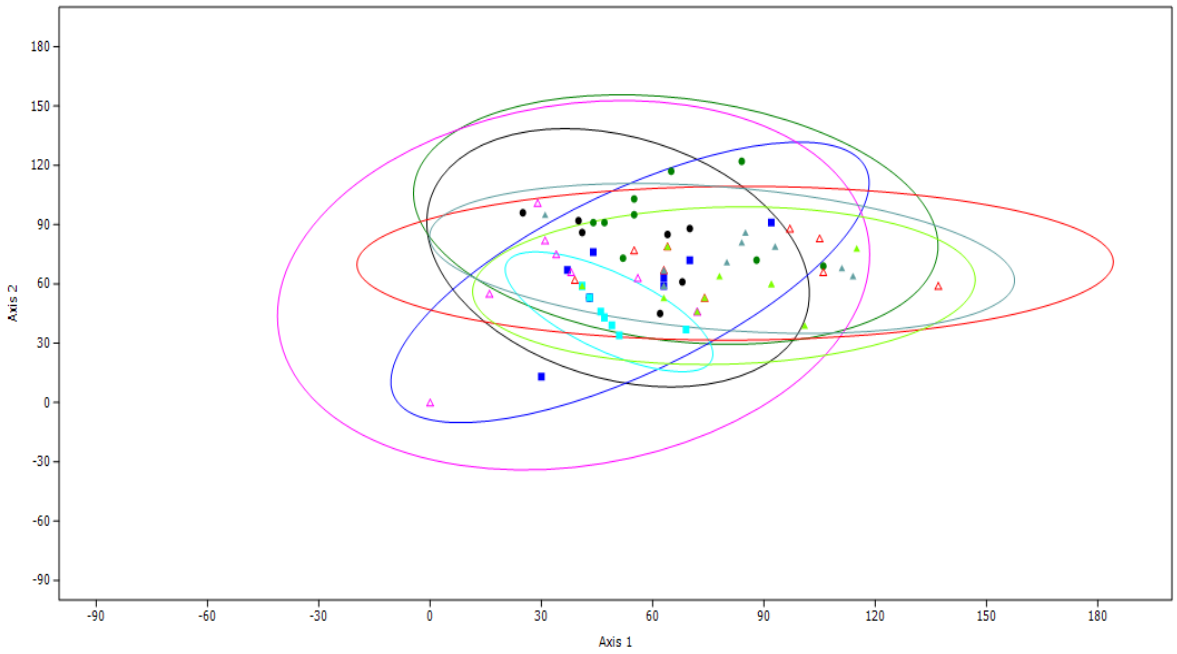


Рисунок 185 - Многомерная ординация типов ТПС в кронах мужских особей изученных видов ив

Условные обозначения: черным цветом показана *S. euxina*, зеленым – *S. caprea*, синим – *S. acutifolia*, бирюзовым – *S. gmelinii*, розовым – *S. cinerea*, красным – *S. triandra*, салатовым – *S. rosmarinifolia*, серым – *S. starkeana*

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. 187).

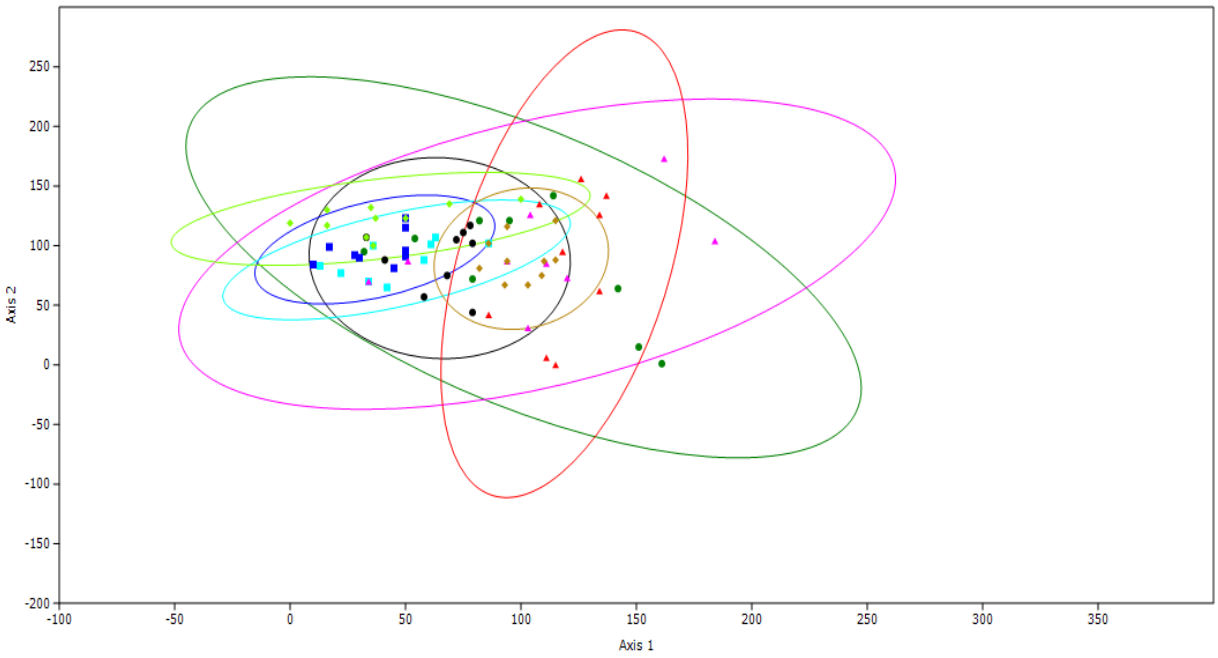


Рисунок 186 - Многомерная ординация типов ТПС в кронах женских особей изученных видов ив

Условные обозначения: черным цветом показана *S. euxina*, зеленым – *S. caprea*, синим – *S. acutifolia*, бирюзовым – *S. gmelinii*, розовым – *S. cinerea*, красным – *S. triandra*, салатовым – *S. rosmarinifolia*, горчичным – *S. starkeana*)

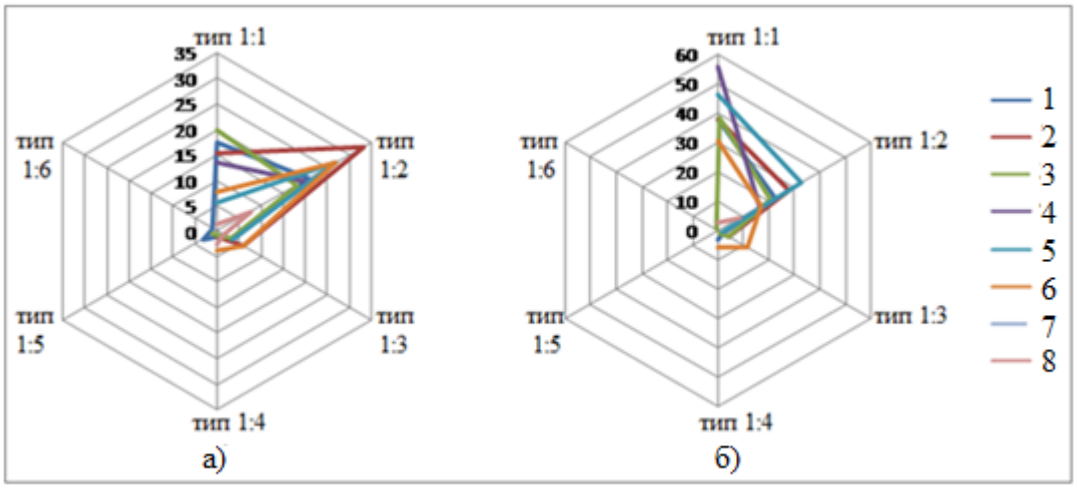


Рисунок 187 - Соотношение типов ТПС 1 подгруппы особей изученных видов ив: а) женских, б) мужских

Условные обозначения: а) женские, б) мужские;1– *S. caprea*, 2 – *S. euxina*, 3 – *S. acutifolia*, 4 – *S. gmelinii*, 5 – *S. cinerea*, 6 – *S. triandra*, 7 – *S. rosmarinifolia*, 8 – *S. starkeana*

В типах ТПС 2 подгруппы женских особей преобладает тип ТПС 1:2 и 1:3 (рис. 187); у мужских особей большинства видов также преобладает тип ТПС 1:1, но у *S. euxina*– тип ТПС 1:2, *S. caprea*– тип ТПС 1:3 (рис. 188).

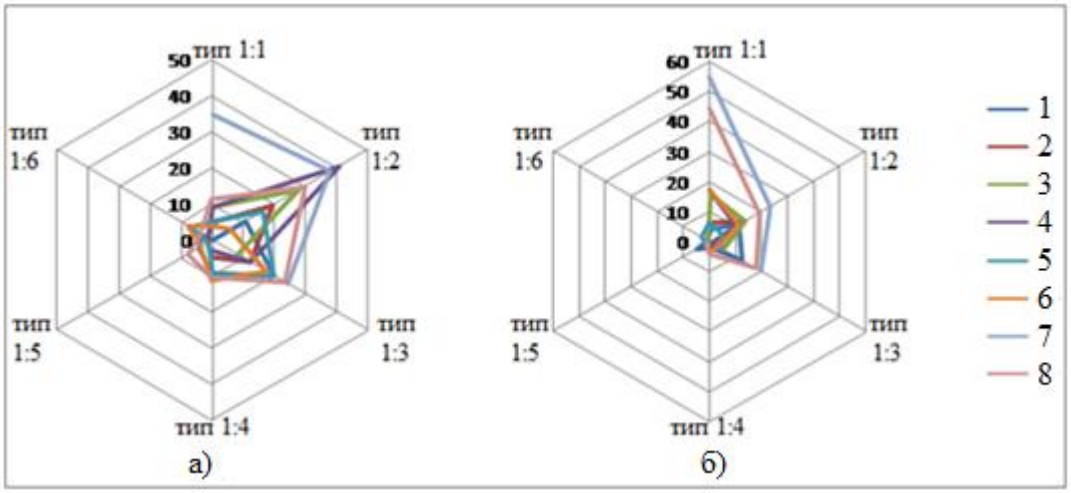


Рисунок 188 - Соотношение типов ТПС 2 подгруппы особей изученных видов ив: а) женских, б) мужских

Условные обозначения: а) женские, б) мужские;1– *S. caprea*, 2 – *S. euxina*, 3 – *S. acutifolia*, 4 – *S. gmelinii*, 5 – *S. cinerea*, 6 – *S. triandra*, 7 – *S. rosmarinifolia*, 8 – *S. starkeana*

Годичные побеги, развивающиеся из спящих почек, встречаются у низких кустарников в 3-6 раз чаще, чем у деревьев (рис. 189, 190).

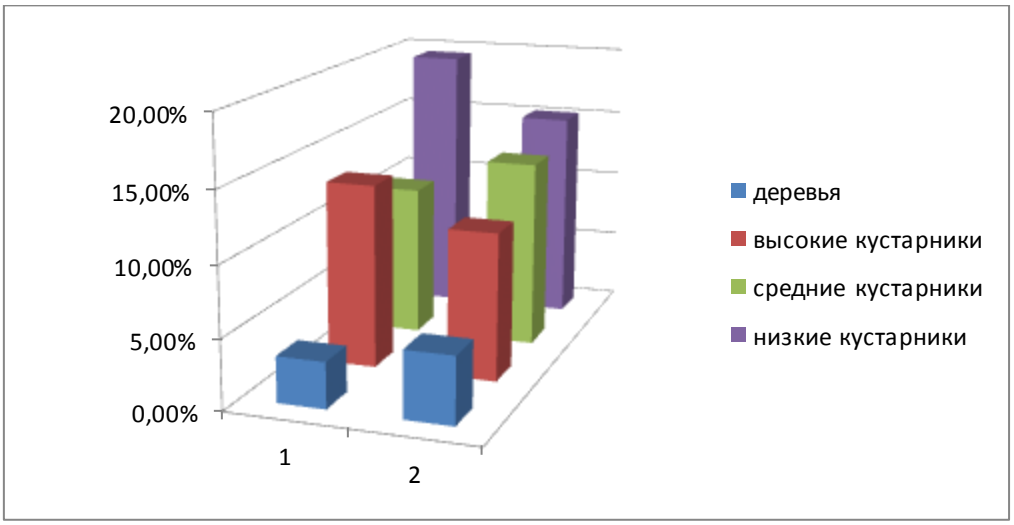


Рисунок 189 - Соотношение ТПС с годичными побегами, развивающимися из спящих почек у женских особей ив

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*

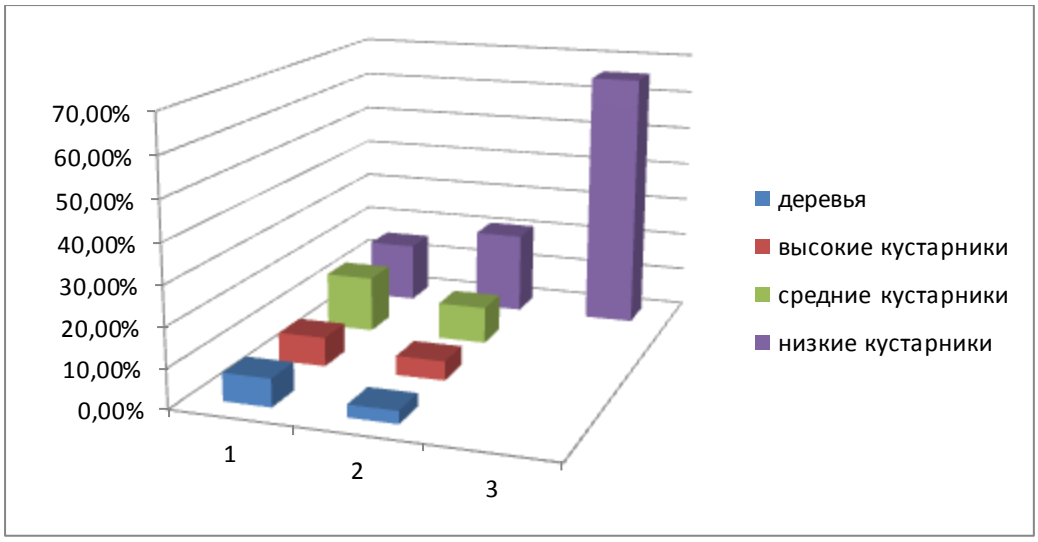


Рисунок 190 - Соотношение ТПС с годичными побегами, развивающимися из спящих почек у мужских особей ив.

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*, 3 – *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик

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. 62, рис. 191).

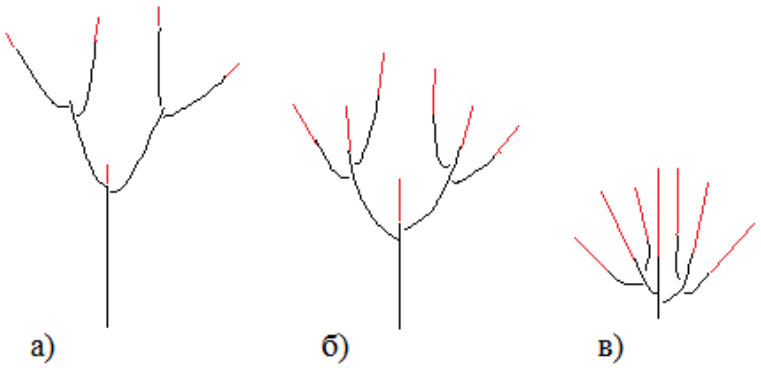


Рисунок 191 - Соотношение отмирающих метамеров годичных побегов в системе ТПС видов ив разных жизненных форм:

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

Таблица 62 - Соотношение отмирающих метамеров годичных побегов видов ив

вид / признаки	Общее число метамеров побега	Число отмирающих верхних метамеров	% отмирающих метамеров
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
S. triandra	21-24	3-4	14,3-16,7
S. rosmarinifolia	17-24	7-12	41,2-50
S. starkeana	16-25	5-13	31,3-52

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. 63) и условно-неопадающие (у мужских особей *S. pentandra* нижняя олиственная часть генеративных побегов, а у женских особей и коробочки с семенами остаются в составе кроны до весны).

Таблица 63. Признаки нижних частей вегетативно-генеративных побегов некоторых видов ив

Признаки / Вид	Длина нижней части генератив ного побега (см)	Число листьев на нижней части генератив ного побега	Листовые пластинки нижней части генеративного побега	
			Длина (см)	Ширина (см)
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 (табл. 64):

Таблица 64 - Признаки архитектурных типов (ТПС) изученных видов ив

ЖФ	Деревья			кустарники					
высота	высокие			высокие		средние		низкие	
Вариант ветвления	акротония			акротония		мезотония		базитония	
Этапность опадения генер. побегов	Одноэтапные	Двуэтапные	Неопадающие	Одноэтапные	Двуэтапные	Одноэтапные	Двуэтапные	Одноэтапные	Двуэтапные
Примеры	*S. caprea*	*S. alba* *S. euxina*	*S. pentandra*	*S. vinogradovii* *S. gmelinii* *S. acutifolia* *S. viminalis*	*S. myrsinifolia*	*S. aurita*	*S. triandra* *S. cinerea*	*S. lapponum*	*S. starkeana,* *S. rosmarinifolia* *S. myrtilloides*

1 – модуль I, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-опадающими генеративными побегами. Характерен для высоких кустарников и деревьев (*S. caprea, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. acutifolia, S. viminalis*) (рис. 192);

2 – модуль II, основанный на акротонии с двуэтапно-опадающими генеративными побегами. Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. alba, S. euxina, S. myrsinifolia*) (табл. 64, рис. 193);

3 – модуль III, основанный на акротонии с условно-неопадающими генеративными побегами. Характерен для *S. pentandra* (табл. 64, рис. 194)*;*

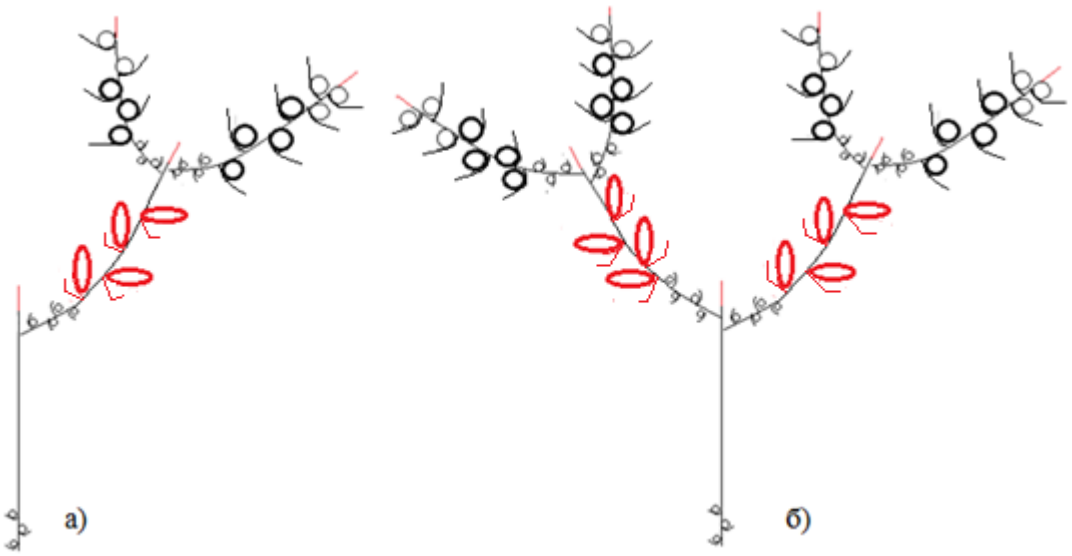


Рисунок 192 - Архитектурный модуль I

Условные обозначения к рисункам 192-198: (красным цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)

- спящая почка,
- вегетативная почка,
- генеративная почка,
- лист,
- почечная чешуя,
- соцветие,
- вегетативная часть генеративного побега

4 – модуль IV, основанный на мезотонии с одноэтапно-опадающими генеративными побегами. Характерен для кустарников средней величины (*S. aurita*, рис. 195);

5 – модуль V, основанный на мезотонии с двуэтапно-опадающими генеративными побегами. Характерен для кустарников средней величины (*S. triandra*,*S. cinerea*) (табл. 64, рис. 196);

6 – модуль VI, основанный на базитонии с одноэтапно-опадающими генеративными побегами. Характерен для низких кустарников (*S. lapponum*) (табл. 64, рис. 197);

7 – модуль VII, основанный на базитонии с двуэтапно-опадающими генеративными побегами. Характерен для низких кустарников *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides* (табл. 64, рис.198);

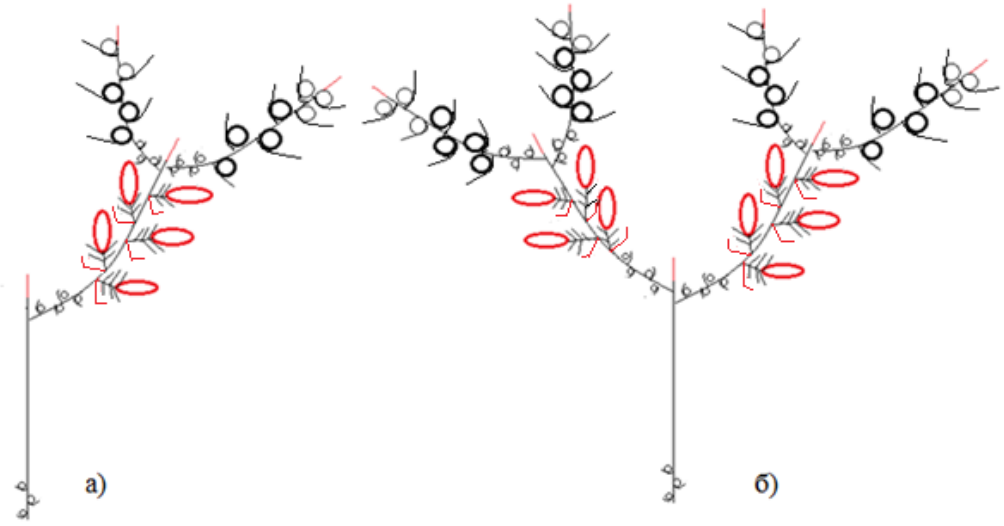


Рисунок 193 - Архитектурный модуль II



Рисунок 194 - Архитектурный модуль III

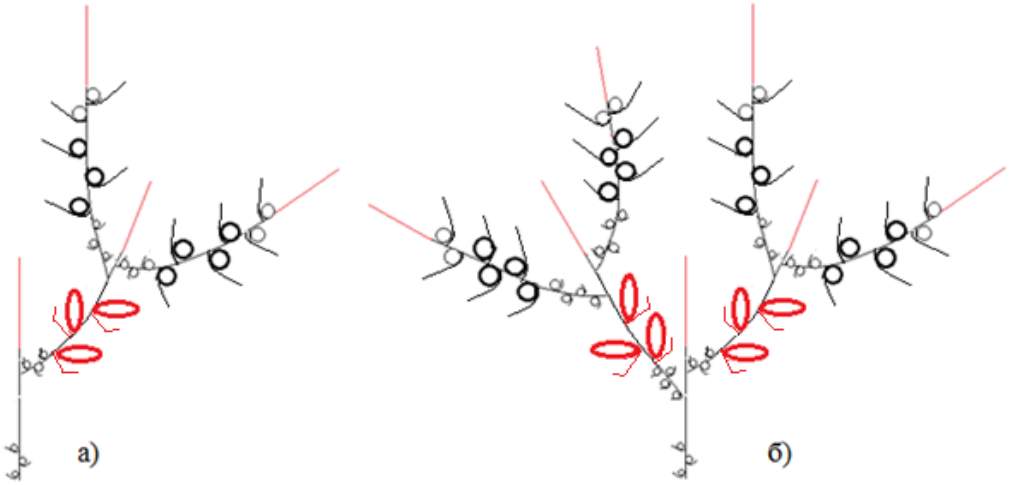


Рисунок 195 - Архитектурный модуль IV

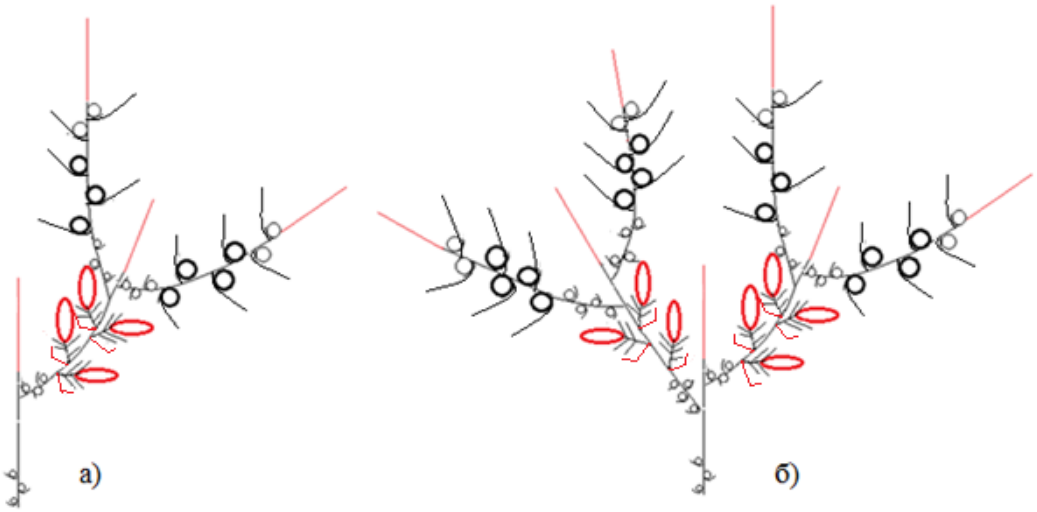


Рисунок 196 - Архитектурный модуль V

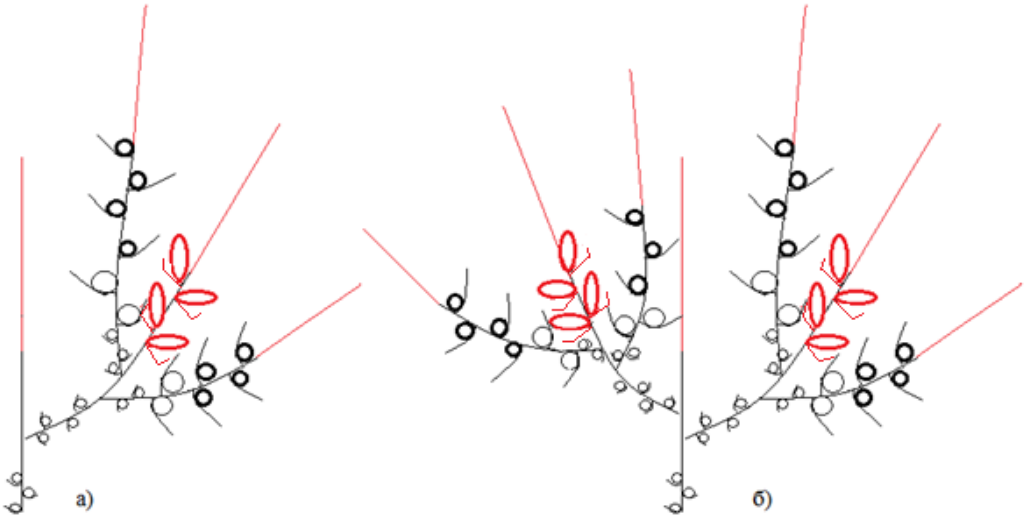


Рисунок 197 - Архитектурный модульVI

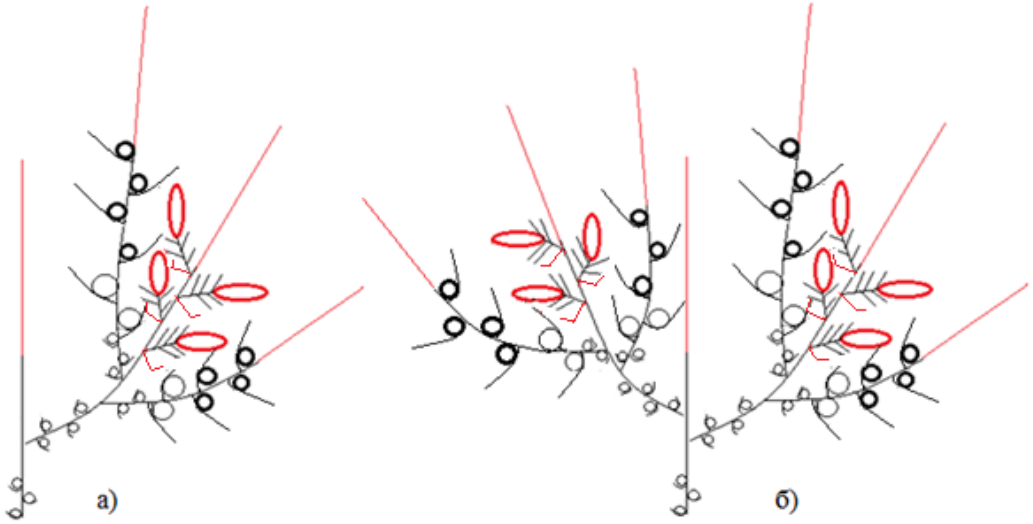


Рисунок 198 - Архитектурный модульVII

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. 65).

Таблица 65 - Жизненные формы и архитектурные модули бореальных видов ив

Арх. модуль	Жизненные формы																		
	1		2		3		4	5		6	7			8			9	10	11
	а	б	а	б	а	б	в	а	б	а	а	б	в	а	б	в	в	в	в
I		+		+		+		+		+	+								+
II	*		*		*		*	+		+									
III		*		*		*													
IV									+			+			+				
V										*	*	+		*	+			+	*
VI																	+		
VII									+				+			+	+		

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

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

Жизненные формы видов 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: модуля I (*S. caprea, S. vinogradovii, S. gmelinii, S. acutifolia, S. viminalis*), модуля II (*S. myrsinifolia*), модуля IV (*S. aurita*), модуля V (*S. cinerea*), модуля VI (*S. lapponum*), модуля VII (*S. starkeana, S. rosmarinifolia*) (табл. 65).

8.6. Возможные пути эволюционного развития архитектурных модулей жизненных форм бореальных видов ив

Архитектурный модуль III характерен только для *S. pentandra* (секция *Pentandra*) из подрода *Salix*. Секция *Pentandra*, к которой относится этот вид, несмотря на произрастание в холодном климате и неаллювиальные местообитания (осоково-вейниковые лесные болота) морфологически более примитивна, чем секция *Salix* (*S. alba, S. euxina*) (Богдановская-Гиенэф, 1946). Современные методы генетического анализа с использованием молекулярных маркеров (ITS-данные) подтверждают близкородственные связи секций *Pentandra* и *Salix*, так как виды этих секций *S. alba* и *S. pentandra* группируются в одном кластере (BP 92 %) (Баркалов, Козыренко, 2014). По мнению А.К. Скворцова (1968) секция *Salix* берет свои корни от секции *Pentandra* (рис.199).

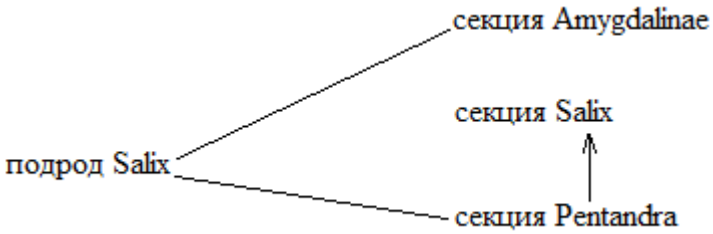


Рисунок 199 - Филогенетические связи видов ив изученных секций подрода *Salix* (по А.К. Скворцову, 1968)

В дендрограммах *S. triandra*, принадлежащая к секции *Amygdalinae*, по результатам молекулярных исследований образует отдельную ветвь среди различных групп рода *Salix* (Abdollahzaden et al., 2011; Agaji et al., 2012; Przyborowski et al., 2013; Баркалов, Козыренко, 2014). По мнению В.Ю. Баркалова, М.М. Козыренко (2014), возможно, это связано с тем, что секция *Amygdalinae* образовалась от примитивных секций подрода *Vetrix*, у которых сохранились признаки подрода *Salix*. Учитывая это, можно предположить, что архитектурный модуль III наиболее древний и от него возникли модули II и V (рис. 200). Происходит смена акротонии на мезотонию и условно-неопадающие генеративные побеги сменяются на двуэтапно-опадающие.

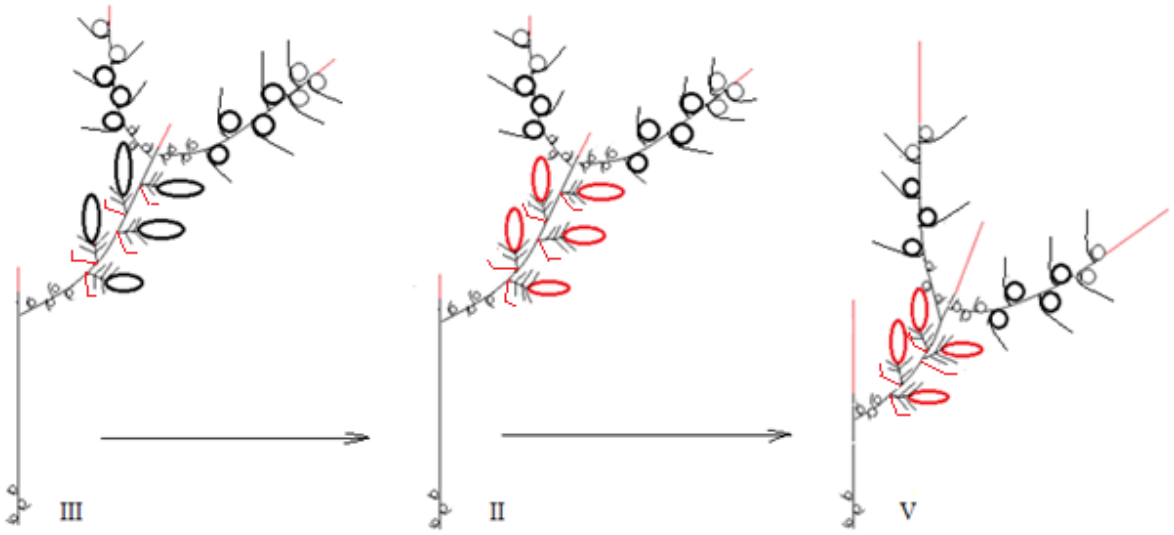


Рисунок 200 - Возможный путь эволюции архитектурных модулей в подроде *Salix*

Архитектурные модули II и V являются общими и встречаются у представителей обоих подродов. Архитектурные модули I, IV, VI, VII характерны только для представителей подрода *Vetrix*, вероятно в ходе эволюции они возникли позднее, чем у подрода *Salix*.

Учитывая, что более молодые (холодовыносливые) виды подрода *Vetrix* имеют арктомонтанное прошлое, мы проанализировали жизненные формы и характерные для них генеративные побеги у 8 видов ив данного подрода, обитающих в условиях Уральских гор. По данным И.В. Беляевой (2006) для большинства этих видов характерна жизненная форма низкого кустарника и кустарничка с плотными генеративными побегами, при этом нет данных, как они опадают: одноэтапно или двуэтапно. На основании этого мы предполагаем, что примитивные архитектурные модули для холодовыносливых видов ив подрода *Vetrix* были VI и VII типов. Такие архитектурные модули основаны на базитонии как с одноэтапно- так и двуэтапно-опадающими генеративными побегами, а от них возникли модули, основанные на мезо- и акротонии с такими же типами генеративных побегов (рис. 201).

По мнению А.К. Скворцова (1968) бореальные секции *Glabrella* A.K. Skvortsov, *Nigricantes* и *Hastatae* A.Kern. составляют ядро подрода *Vetrix*, а *Glabrella* и *Nigricantes* близкородственны (рис.202).

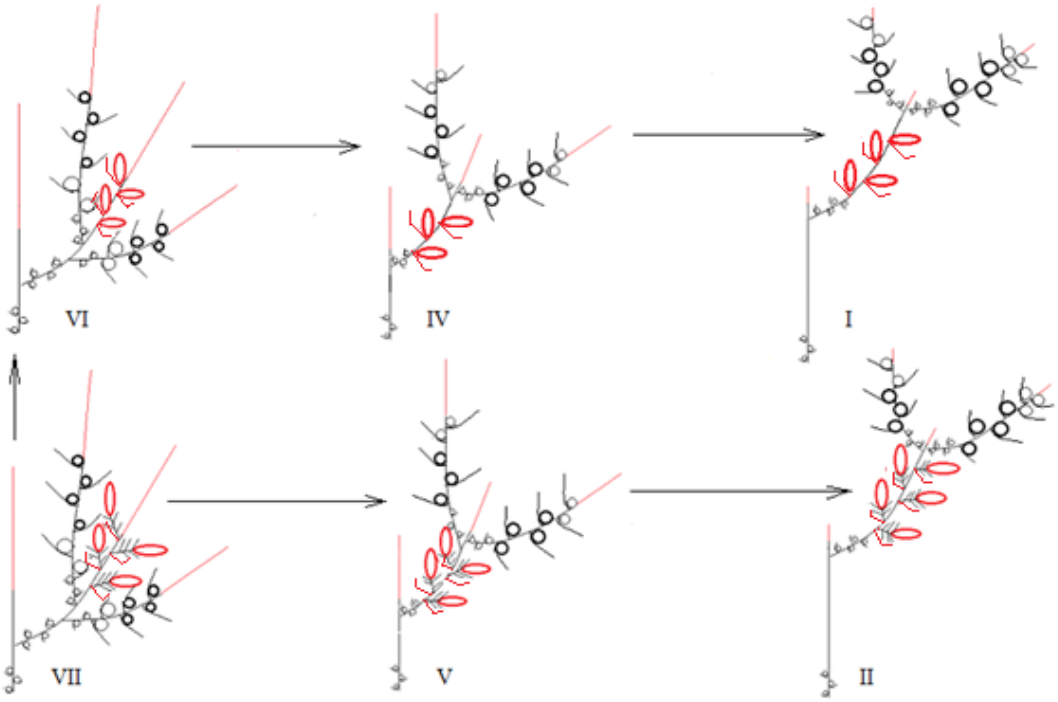


Рисунок 201 - Трансформация архитектурных модулей холодолюбивой ветви бореальных видов подрода *Vetrix* в ряду жизненных форм: кустарничек – кустарник – дерево

Секция *Glabrella* имеет связи с секцией *Arbuscella*, а от нее связи прослеживаются с секцией *Vimen*, с которой связана секция *Villosae*; от секции *Nigricantes* прослеживаются связи к секции *Vetrix*. Нечеткие родственные связи прослеживаются между секциями *Incubaceae* и *Daphnella*.

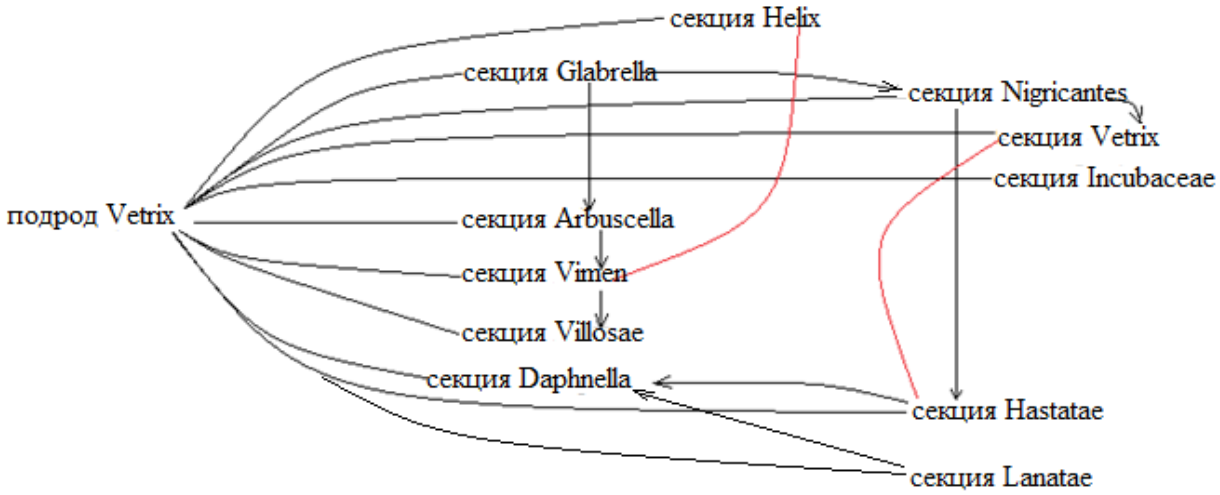


Рисунок 202 - Филогенетические связи видов ив изученных секций подрода *Vetrix* по А.К. Скворцову (1968)
Условные обозначения: красным цветом показаны связи близкородственных секций, основанные на данных молекулярной генетики

Тесные связи имеют секции *Incubaceae* и *Vetrix*. Секция *Daphnella* по некоторым морфологическим признакам (например, по строению сережки) сближается с секцией *Lanatae*, а по строению листа с секцией *Hastatae*. Особняком стоит евразиатская секция *Helix*, представителем которой является *S. vinogradovii*, возникшая в третичный период от примитивных (теплолюбивых) предков подрода *Vetrix* (Скворцов, 1968).

Доказательств филогенетических связей бореальных видов ив различных секций подрода *Vetrix*, основанных на цитогенетических методах, в литературе очень мало. Это связано с тем, что виды этого подрода имеют низкий полиморфизм и не дифференцируются как ядерной, так и хлоропластной ITS, поэтому имеют почти одинаковые нуклеотидные последовательности (Полякова и др., 2016). В литературных источниках приводятся только данные о близкородственных связях *S. pyrpurea* из секции *Helix, S. gmelinii* и *S. viminalis* из секции *Vimen* (Ngantcha, 2010), а также *S. bebbiana* из секция *Vetrix* и *S. hastata* из секции *Hastatae (*Azuma et al., 2000; Chen et al., 2010*)*.

По данным А.К. Скворцова (1968), в некоторых секциях подрода *Vetrix* эволюция жизненных форм шла от дерева к кустарнику, как, например, в секции *Vetrix*.

Опираясь на работы А.К. Скворцова (1968), мы предполагаем, что у бореальных видов ив подрода *Vetrix* выделяются 2 линии эволюции жизненных форм: 1– холодовыносливая, более молодая, возникшая от аркто-монтанных видов, в которой эволюция жизненных форм шла от кустарничков и кустарников к деревьям, 2 – теплолюбивая, видимо, не уходившая в горы, в которой эволюция жизненных форм происходила от дерева к кустарнику.

Такая эволюция жизненных форм основана на эволюции архитектурных модулей. В связи с этим мы выделяем схему трансформаций архитектурных модулей от теплолюбивой ветви подрода *Vetrix* (рис. 203).

Таким образом, анализируя архитектонику бореальных видов ив, мы приходим к выводу, что:

Каждой группе ив, относящихся к разным жизненным формам, присущи свои архитектурные модули. Всего выделено 7 архитектурных модулей: 3 модуля у деревьев и высоких кустарников (одно-, мало- и многоствольные деревья, аэроксильные и эпигеогенно-геоксильные кустарники), 2 модуля у кустарников средней величины (геоксильные кустарники, деревце, полуводный длинноксилоризомный стланик) и 2 модуля у низких кустарников (деревце, низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник).

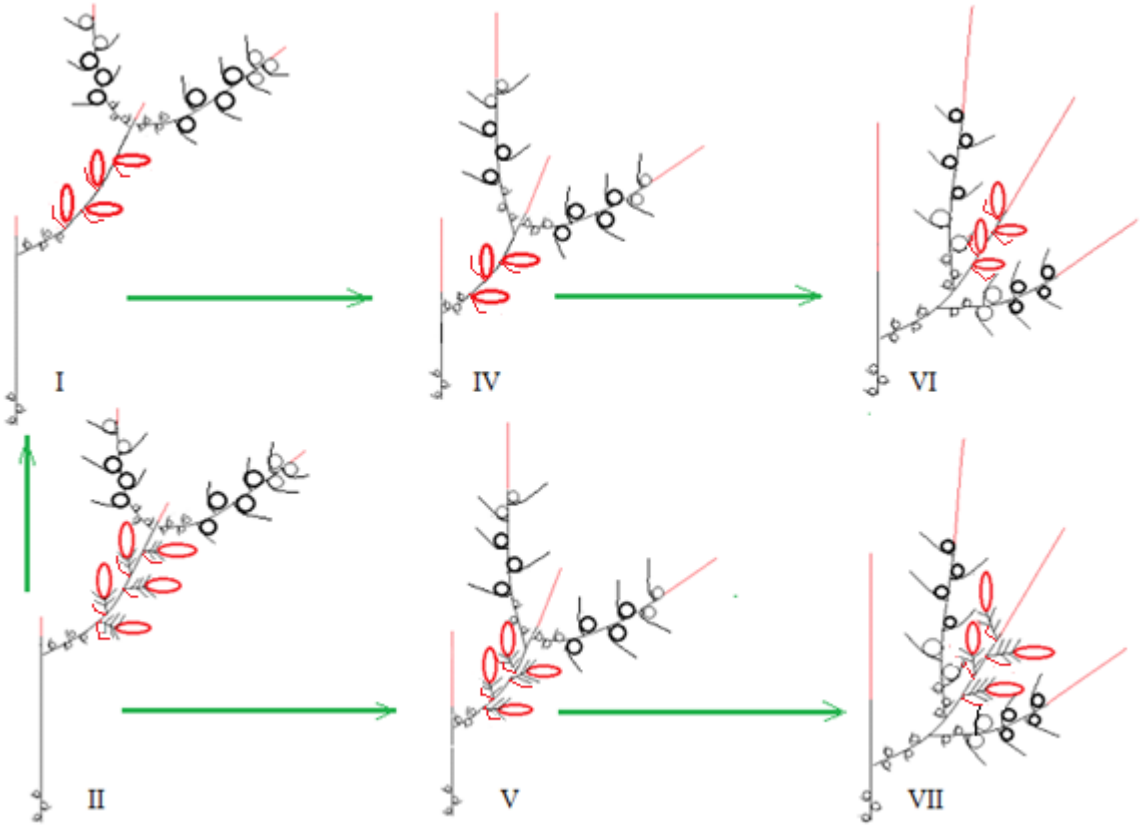


Рисунок 203 - Трансформация архитектурных модулей бореальных видов подрода *Vetrix* в ряду жизненных форм: дерево – кустарник – кустарничек

Архитектурные модули обусловлены интенсивностью отмирания верхних метамеров побегов, связанным с ней вариантом ветвления, а также долговечностью вегетативных частей генеративных побегов.

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).

Архитектурные модули имеют гендерные отличия, проявляющиеся в большей степени разветвленности и большем числе годичных ассимилирующих побегов у женских особей. У особей 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.

Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе различных архитектурных модулей, наибольшее разнообразие которых характерно для представителей подрода *Vetrix*. Особи жизненных форм аллювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей, а *Vetrix* – шести.

Эволюция архитектурных модулей в подродах *Salix* и *Vetrix* тесно связана с эволюцией жизненных форм и шла в разных направлениях: в подроде *Salix* – от акротонного модуля с олиственными двуэтапно-опадающими генеративными побегами к мезотонному модулю; в подроде *Vetrix* – в первой линии от акротонного модуля с олиственными двуэтапно-опадающими генеративными побегами к модулям, основанным на базитонии с одно- или двуэтапно-опадающими генеративными побегами; во второй линии подрода *Vetrix* – от бази- к мезо- и акротонии с генеративными побегами одно- или двуэтапно-опадающими.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование онтогенезов бореальных видов ив позволило детализировать и дополнить пути адаптаций видов *Salix*, предложенные в литературе. По совокупности нашей работы и работ других авторов (Афонин, 2006; Гетманец, 2011) можно констатировать, что бореальные виды ив эволюционировали в следующих адаптивных зонах: низких и высоких участках пойм, прирусловых валах крупных рек, более сухих внепойменных местообитаниях (лесных биоценозах, различных вторичных местообитаниях), болотах, стоячих водоемах (рис. 204).

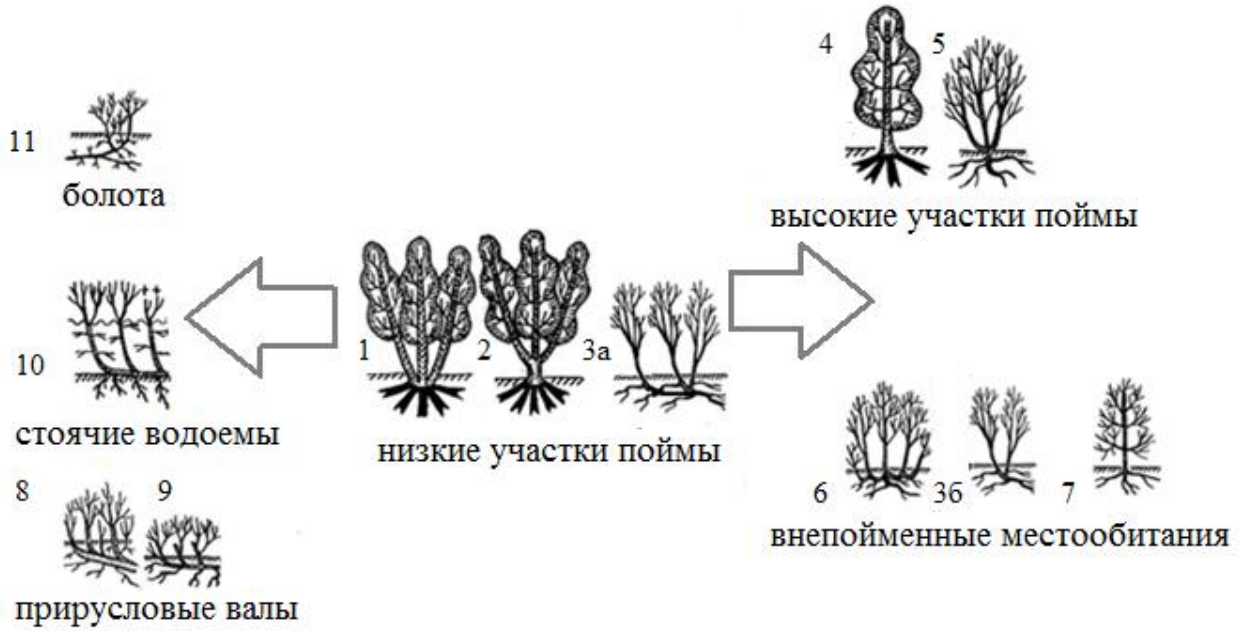


Рисунок 204 - Направления адаптивной радиации жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*
Условные обозначения: стрелка слева – гигрофильная линия, стрелка справа – ксерофильная линия

В каждой зоне сформировались жизненные формы, наиболее полно соответствующие тем или иным экологическим условиям. В поймах у бореальных видов ив сформировались жизненные формы одно-, мало- и многоствольных деревьев, а также высоких аэроксильных и гипогеогенно-геоксильных кустарников. Причем на низких участках поймы сформировались жизненные формы мало- и многоствольных деревьев (1, 2), а также высоких гипогеогенно-

геоксильных кустарников (3 а); на возвышенных, более сухих участках поймы сформировалась жизненная форма одноствольного дерева (4) и аэроксильного кустарника (5).

Выходя за пределы пойм, жизненные формы ив стали претерпевать изменения. На открытых увлажненных опушках березово-сосновых лесов, на лугах с увлажненными субстратами формировалась вегетативно-подвижная жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник (6). При этом кустарники становились более низкими, базальные части их анизотропных стволиков укоренялись придаточными корнями. На затененных, увлажненных участках лесов образовалась жизненная форма гипогеогенно-геоксильного кустарника (3 б) более низкой высоты, чем в поймах. Данные жизненные формы характерны в основном для неаллювиальных видов: *S. rosmarinifolia, S. aurita, S. starkeana.* На сухих субстратах под пологом древесного яруса сформировалась жизненная форма «деревце» (*S. aurita, S. starkeana*) (7). Особи данной жизненной формы небольшой высоты, с одним стволиком и низкорасположенной кроной с небольшим числом вариантов побегов.

В условиях прирусловых валов крупных рек сформировались стланиковые формы роста, которые характеризуются быстрым развитием. Так, в связи с произрастанием в условиях механического воздействия паводковой воды у ив происходит полегание стволов и ветвей и образуется жизненная форма факультативного стланика (8, 9). У стланиковой жизненной формы в связи с экстремальными условиями выработались следующие приспособления: небольшая продолжительность онтогенеза, большая скорость роста и ветвления побегов при их меньшем разнообразии в кроне, придаточное укоренение и возникновение придаточных корней на затапливаемых половодьем стволах, небольшая высота особей.

В условиях малопроточных водоемов некоторые неаллювиальные виды (*S. cinerea*) стали вести полуводный образ жизни. В связи с этим у них образовалась жизненная форма полуводный длинноксилоризомный стланик (10). Нижняя часть таких особей находится под водой до уровня 1 м, поэтому у них выражены

морфологические и анатомические признаки гидрофитных растений. Данная жизненная форма характеризуется малой продолжительностью жизни, небольшой высотой и уменьшением разнообразия побегов и побеговых систем в кроне. Кроме того, важны приспособления в корневой системе: на длинных ксилоризомах, лежащих на дне, образуется большое число укореняющих придаточных корней, а на границе с воздушной средой в воде на стволиках – дыхательные корни.

На болотистых субстратах скелетные оси погружались в моховую подушку, укоренялись там с помощью придаточных корней, образуя жизненную форму низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник (11). Растения *S. myrtilloides* данной жизненной формы произрастают в условиях бедных минеральными веществами болотистых субстратов, в условиях которых наблюдается стояние воды на поверхности. Болотные виды имеют небольшую продолжительность онтогенеза, выработали следующие приспособления: способность быстрого укоренения, образование длинных ксилоризомов, небольшую высоту особей и уменьшение разнообразия побегов и побеговых систем в кроне.

Таким образом, у бореальных видов ив в условиях вне поймы трансформация жизненных форм шла в 2 разных направлениях: 1) от переувлажненных участков до обитания в стоячих водоемах (увеличение гигрофильности); 2) от переувлажненных участков до мезофильных участков лесов и открытых сухих возвышенных местообитаний (увеличение ксероморфности) (рис.203).

Условия обитания существенным образом отразились на биологии и морфологии ив, и в первую очередь, на структуре их побегов. Для изучения побегов и побеговых систем, а также архитектоники кроны в работе использована методика, основанная на 5 модулях: 1 метамер 2 – одноосный побег, 3 – ТПС (архитектурный модуль), 4 – ветвь от ствола, 5 – крона в целом. Общее теоретически допустимое число возможных вариантов побегов в кронах ив составило 12 (6 вариантов вегетативных побегов и 6 вариантов побеговых

систем), но реально обнаружено 5-10 вариантов, то есть меньше, чем теоретически возможное (табл.66). Это доказывает, что в кроне постоянно идут процессы отмирания.

Таблица 66 - Варианты побегов и побеговых систем теоретически возможные и реально встречающиеся в кронах бореальных видов ив различных жизненных форм

Длина	Укороченный				Средней длины				Удлиненный			
Возраст	Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний		Однолетний		Многолетний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
Вариант	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Деревья, аэроксильные кустарники												
S. alba, S. euxina	+				+	+	+	+	+	+		+
S. pentandra	+				+	+	+	+	+	+		+
S. caprea	+				+	+	+	+	+	+		+
S. gmelinii	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+
S. vinogradovii	+		+	+	+	+	+	+	+			+
S. viminalis	+				+	+	+	+	+			+
S. acutifolia	+		+		+	+	+	+	+			+
S. triandra	+		+	+	+	+	+	+	+			+
Геоксильные кустарники												
S. cinerea	+				+	+	+	+	+	+		+
S. myrsinifolia	+		+	+	+	+	+	+	+			+
S. aurita	+		+	+	+	+	+	+				
S. starkeana	+		+	+	+	+	+	+				
Низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, стланики												
S. alba, S. euxina	+				+			+	+			+
S. cinerea (полув.стл.)	+		+	+	+		+	+				
S. aurita	+		+	+	+		+	+				
S. starkeana	+		+	+	+		+	+				
S. rosmarinifolia	+		+	+	+	+	+	+				
S. lapponum	+	+			+	+	+	+				
S. myrtilloides	+		+	+	+	+	+	+				

В кронах высоких кустарников и деревьев наблюдается от 8 до 10 вариантов побегов и побеговых систем, а у низких кустарников только 5-7. От деревьев к

кустарникам сроки развития систем побегов сокращаются за счет уменьшения числа и длины побегов и побеговых систем.

В отличие от неаллювиальных видов в кронах аллювиальных в незначительном количестве присутствуют удлиненные побеги (до 3,86 %), содержание побегов средней длины больше на 15-30 %, а содержание укороченных меньше на 30 %.

У изученных видов ив выделено 3 варианта генеративных побегов: регулярного возобновления, силлептические и пролептические. Среди генеративных побегов регулярного возобновления выделены одноэтапно-опадающие и двуэтапно-опадающие, а среди силлептических генеративных побегов выделено 5 подвариантов. Выделение силлептических и пролептических генеративных побегов обусловлено вторичным цветением некоторых видов. Возможно, вторичное цветение индуцируется благоприятными погодными условиями. По мнению некоторых авторов (Аксенова и др., 1973; Levy, Dean, 1998), вторичное цветение отражает возможность возврата к исходно непрерывному цветению растений бессезонного климата.

Одноэтапно-опадающие генеративные побеги регулярного возобновления и силлептические генеративные опадают после цветения и не принимают участия в формировании кроны. Нижняя олиственная часть двуэтапно-опадающих генеративных побегов фотосинтезирует в составе двулетних побегов кроны до осени, и они тождественны (по функции и времени существованияв составе побеговых систем) силлептическим вегетативным побегам.

Многообразие побегов и побеговых систем обусловлено метамерной поливариантностью вегетативных побегов. В составе годичного вегетативного побега выделены 13 вариантов метамеров, различающихся структурно и функционально, которые соответствуют элементарному модулю (по Н.П. Савиных, 2008, 2012)

В качестве основной структурной единицы побеговой системы ив мы рассматриваем трехлетнюю побеговую систему (ТПС), которая соответствует ЭПС – элементарной побеговой системе (по И.С. Антоновой, 1999). На основе

ТПС с учетом 3 признаков: вариант ветвления, размер зоны отмирания вегетативных побегов, долговечность вегетативных частей сережек мы выделяем 7 архитектурных модулей.

Каждой группе ив, относящихся к разным жизненным формам, присущ свой архитектурный модуль. Причем степень отмирания верхних метамеров годичных побегов коррелирует с развитием побегов из спящих почек: у низких гипогеогенно-геоксильных кустарников и стлаников (отмирает 31,3-52 % метамеров побегов) такие побеги развиваются в 4-6 раз чаще, чем у жизненных форм деревьев и аэроксильных кустарников (отмирает 5,6-9,1 % метамеров побега). Именно эта особенность (развитие побегов из спящих почек и увеличивающийся процент отмирания верхних метамеров побега) позволила ивам сформировать жизненные формы различных кустарников и стать более приземистыми.

В ходе работы впервые было выявлено, что архитектурные модули имеют гендерные отличия, проявляющиеся в большей степени разветвленности и большем числе годичных ассимилирующих побегов у женских особей. Женские растения, в отличие от мужских, тратят органические вещества не только на формирование цветков, но и на образование семян и плодов, а для этого им нужна большая поверхность ассимиляции. Вероятно, поэтому женские растения более разветвлены по сравнению с мужскими. Выявление этой закономерности стало возможным благодаря выделению среди ТПС различных типов, которые характеризуют отношение числа трехлетних побегов к числу двулетних (именно на этом соотношении было проведено сравнение архитектоники женских и мужских особей). На примере двулетней побеговой системы, впервые предложенной И.С. Антоновой (1999), а впоследствии выделенной у ив Урала И.А. Гетманец (2011) этого сделать невозможно, так как вегетативные двулетние побеги женских и мужских особей не имеют признаков отличий. По нашему мнению, по сравнению с двулетней побеговой системой (ДПС) более универсальной системой модулей следует считать трехлетнюю побеговую систему (ТПС), позволяющую более подробно проследить дальнейшую тактику

побегов нарастания, их более точное соотношение в системе побега нарастания, так как конструктивные признаки, по мнению М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова (2008), определяются более долговечными осевыми органами растения.

Основываясь на филогении рода, изложенной А.К. Скворцовым (1968) и частично доказанной методами молекулярной генетики, нам представляется, что эволюция жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix и Vetrix* шла в разных направлениях: в подроде *Salix* – от дерева к кустарнику и кустарничку, а в подроде *Vetrix*, учитывая две линии филогенеза, еще от кустарничка к кустарнику и к дереву. При этом нужно учитывать, что аллювиальные виды подрода *Salix* проявляют небольшую лабильность в освоении новых адаптивных зон: их основные местообитания в основном приурочены к пойме или увлажненным внепойменным участкам. Неаллювиальные виды подрода *Vetrix* более лабильны в плане освоения новых местообитаний: они освоили кроме пойменных и внепойменных условий (подлесок лесов, опушки, склоны, нарушенные местообитания) еще и условия болот, стоячих водоемов (рис.203).

По мнению А.К. Скворцова (1968), принимая во внимание реверсию аркто-монтанных видов подрода *Vetrix* в условия пойм умеренных широт, некоторых представителей данного подрода (*S. viminalis, S. gmelinii*) нужно считать вторично-аллювиальными видами; а жизненную форму дерева, например, у *S. gmelinii, S. caprea* – вторичной. Среди бореальных видов ив наибольшее число вариантов жизненных форм характерно для видов подрода *Vetrix* (10 вариантов). Жизненная форма факультативный стланик есть только у представителей подрода *Salix*, а жизненные формы деревце, низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник и полуводный длинноксилоризомный факультативный стлани характерны только для видов подрода *Vetrix*.

Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе разных архитектурных модулей, относящихся к 7 типам. Среди них исходный архитектурный модуль для рода *Salix* – модуль III, основанный на базе акротонии с условно неопадающими сережками, как у *S. pentandra* (подрод *Salix*).

На основе филогенетических связей секций изученных видов ив общую схему эволюции архитектурных модулей для бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* можно представить следующим образом (рис.205):

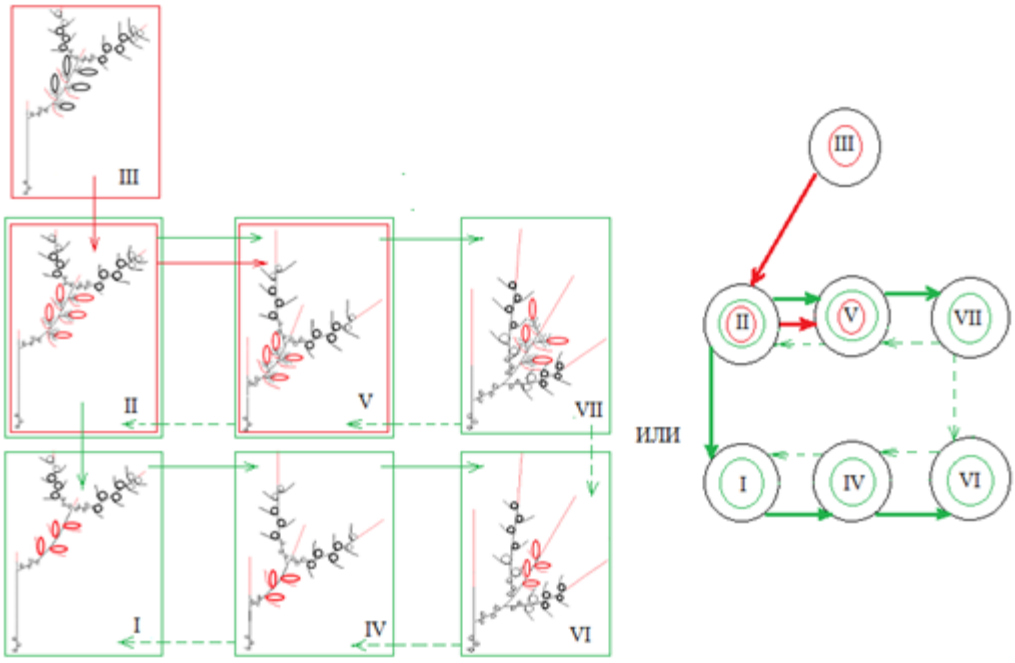


Рисунок 205 - Схема эволюции архитектурных модулей жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*

Условные обозначения: красным цветом показано направление эволюции в подроде *Salix*, а зеленым – в подроде *Vetrix*; пунктирной зеленой линией возможная эволюция аркто-монтанных видов от жизненной формы кустарника к дереву; сплошной линией - эволюция видов от жизненной формы дерева к кустарнику

Эволюция архитектурных модулей в подродах *Salix* и *Vetrix* тесно связана с эволюцией жизненных форм и шла в разных направлениях: в подроде *Salix* – от акротонного модуля с олиственными двуэтапно-опадающими генеративными побегами к мезотонному модулю; в подроде *Vetrix* – в первой линии от акротонного модуля с олиственными двуэтапно-опадающими генеративными побегами к модулям, основанным на базитонии с одно- или двуэтапно-опадающими генеративными побегами; во второй линии подрода *Vetrix* – от бази- к мезо- и акротонии с генеративными побегами одно- или двуэтапно опадающими.

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, отличаюшихся 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.

9. 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. – № 11. – С. 67-78.

10. 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.

11. 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. – № 25 (85). – С.10-15.

12. 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.

13. 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.

14. Антонова, И.С. Элементарная побеговая система как единица структуры кроны древесных растений умеренной зоны / И.С. Антонова, Н.В. Николаев // Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений», Киров. – 2004. – С.10-12.

15. Антонова, И.С. Изменение кроны *Diospyrus lotus* L. на основе развития в онтогенезе некоторых типов побеговых систем / И.С. Антонова, Е.В. Фатьянова // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология, 2009. –№ 12. – С.65-76.

16. Антонова, И.С. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos (Tiliaceae)* трех возрастных состояний в условиях умеренно континентального климата / И.С. Антонова, М.М. Шаровкина // Ботанический журнал. – 2012. – Том 97. – Вып. 9. – С. 1192-1205.

17. Анциферов, Г.И. Ива / Г.И. Анциферов. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 101 с.

18. Арсеньева, Г.С. Особенности развития годичных побегов у гортензии метельчатой и спиреи японской / Г.С. Арсеньева // Науч. Труды Академии комунального хозяйства. – 1979. – Вып. 171. – С.39-43.

19. Атлас Московской области // М., 1976. – 16 с.

20. Афонин, А.А. Изменчивость ив брянского лесного массива и перспективы их селекции на устойчивость и продуктивность: автореф. дис. ... доктора сельск. наук: 06.03.01 / Афонин Алексей Алексеевич. – Брянск, 2006. – 46 с.

21. Байкова, Е.В. Использование концепции «архитектурная модель» при описании структуры растения / Е.В. Байкова // Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. – Киров: Изд-во Вят ГУ, 2008. – С.69-82.

22. Баканина, Ф.М. Заповедные места Нижегородской области / Ф.М. Баканина, Е.В. Лукина, Н.И. Насонова. – Нижний Новгород: Волго-Вятское кн. изд-во, 1991. –192 с.

23. Бакка, С.В. Красная книга Нижегородской области / С.В. Бакка, И.В. Боряков, С.С. Веретенников и др. [ответст. редактор д.б.н., проф. Охапкин А.Г]. – Нижний Новгород, 2005. – 328 с.

24. Балахонов, С.В. Онтогенез волчьего лыка обыкновенного (*Daphne mezereum* L.) / С.В. Балахонов // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 1997. – С.40-47.

25. Баранов, В.И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде / В.И. Баранов // Ученые записки Казанского университета. – 1950. – Вып. 110. – кн. 6. – 237 с.

26. Баркалов, В.Ю. Филогенетические отношения видов *Salix* L. subg. *Salix* (*Salicaceae*) по данным секвенирования межгенных спейсеров хлоропластного генома и ITS ядерной рибосомальной ДНК / В.Ю. Баркалов, М.М. Козыренко // Генетика [Russian Journal of Genetics, 2014. – Т.50 [50]. – № 8. – С.940-949.

27. Барыкина, Р.П. Морфолого-анатомические исследования барбариса обыкновенного и барбариса Гумберга в связи с вопросом преобразования жизненных форм в семействе барбарисовых / Р.П. Барыкина // В кн. Морфология цветковых растений. – М.: Наука, 1971. – С.95-126.

28. Барыкина, Р.П. Элементарный метамер побега цветкового растения / Р.П. Барыкина, М.А. Гуленкова // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1983. – Т.84. – Вып.4. – С.114-124.

29. Беляева, И. В. Ивы Урала: атлас-определитель / И. В. Беляева, О. В. Епанчинцева, А. А. Шаталина, Л. А. Семкина. – Екатеринбург: УрО РАН, 2006. – 173 с.

30. Бобкова, Е.В. Жизненые формы и онтогенез *Alnus incana* (*Betulacaea*) в подзоне хвойно-широколиственных лесов европейской части России / Е.В. Бобкова // Ботанический журнал. – 2001. – Том 86. – № 4. – С.75-86.

31. Бобровская, Н.Е. Модель детальной структуры лиственного дерева / Н.Е. Бобровская, М.В. Бобровский // Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны: Научные труды МЛГИ. – 1991. – Вып. 242. – С.38-42.

32. Богдановская-Гиенэф, И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии / И. Д. Богдановская-Гиенэф // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – Вып. 2. – С. 425-468.

33. БСЭ – Т.7. – М.: Сов. энциклопедия, 1972. – 1829 с.

34. БСЭ – Т. 17. – М.: Сов. энциклопедия, 1972. – 1806 с.

35. Буланая, М.В. Варианты жизненных форм черемухи обыкновенной *Prunus padus* L. (в разных частях ареала) / М.В. Буланая // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. – С.81-85.

36. Буланая, М.В. Биология и фитоценотическая роль черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) в разных частях ареала: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Буланая Марина Владимировна. – М., 1989. – 17 с.

37. Булыгин, Н.Е. Динамика формирования цветочных зачатков у древесных растений в Ленинграде: автореферат дис. … кандидата биол. наук: 03.00.05 / Булыгин Николай Евгеньевич. – Л., 1965. – 21 с.

38. Буч, Т.Г. Опыт хранения семян, быстро теряющих всхожесть / Т.Г. Буч // Лесное хозяйство. – 1957. – №8. – С.81-82.

39. Буч, Т.Г. Вопросы хранения семян ив и тополей / Т.Г. Буч // Исследования по биологии и биохимии прорастания. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С.219-239.

40. Буч, Т.Г. Режим хранения семян ивовых в связи с их биологическими особенностями: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Буч Тамара Георгиевна. – М., 1961. -–18с.

41. Быков, С.П. Леса Московской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.01 / Быков Степан Петрович. – М., 1953. – 15 с.

42. Валягина-Малютина, Е.Т. Ивы европейской части России / Е.Т. Валягина-Малютина // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 217 с.

43. Васильев, А.В. Ботаника. Анатомия и морфология растений / А.В. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.И. Серебрякова, Н.И. Шорина. – М.: Просвещение, 1978. – 478 с.

44. Васильченко, И.Т. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения / И.Т. Васильченко // Флора и систематика высших растений. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – Вып. 3. – 60 с.

45. Вахрамеева, М.Г. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена / М.Г. Вахрамеева // Вестник Московского ун-та. – Сер. 6. – 1975. – № 6. – С.116-119.

46. Воронцова, Л.И., Гатцук Л.Е., Чистякова А.А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, А.А. Чистякова // Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1987. – С. 7-24.

47. Восточноевропейские широколиственные леса / Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова, С.И. Чумаченко и др. / под ред. О.В. Смирновой. – М.: Наука, 1994. – 364 с.

48. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / О.В. Смирнова, А.А. Агафонова, М.В. Бобровский и др. / под ред. О.В. Смирновой. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.; Кн.2. – 575 с.

49. Гаврилова, М.Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций ракитника русского в республике Марий Эл / М.Н. Гаврилова // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – Вып. 4. – С.117-121.

50. Гатцук, Л.Е. Элементы структуры жизненных форм гаммаксилярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.): автореф. дис. … канд. биол. наук: 094 / Гатцук Людмила Евгеньевна. – М., 1970. – 21 с.

51. Гатцук, Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела / Л.Е. Гатцук // Бюллетень МОИП. Отдел биологический, 1974. – Т.79. – Вып 1. – С.100-113.

52. Гатцук, Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне / Л.Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С.18-19.

53. Гатцук, Л.Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структуро-биологических единиц / Л.Е. Гатцук // Современные подходы к описанию структуры растений. – Киров, 2008. – С.26-47.

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

55. Гетманец, И.А. Морфологические особенности побегов и жизненные формы *Salix rosmarinifolia* L., *Salix repens* L. / И.А. Гетманец // Межвуз. сборник научных трудов: Успехи экологической морфологии растений. – М.: Прометей, 1994. – С. 20-21.

56. Гетманец, И.А. Биоморология ив секции *Incubaceae* Kerner. рода *Salix* L.: автореферат … канд биол. наук, М., 1998 – 16 с.

57. Гетманец, И.А. Метамерная организация побегового тела растений на примере ив секции *Incubaceae* Kerner. / И.А. Гетманец // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений посв. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 1999. – С. 64-65.

58. Гетманец, И.А. Биоморфологические адаптации ивы (*Salix*) к экстремальным условиям Южного Урала и Западной Сибири / И.А. Гетманец // Бюллетень ГБС. – М.: Наука, 2006. – Вып. 191. – С.149-156.

59. Гетманец, И.А. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала) / И.А. Гетманец // Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. –Киров, 2008. – 355 с.

60. Гетманец, И.А. Морфологическая поливариантность биоморф ив и ее эволюционное значение / И.А. Гетманец // Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М.: Прометей, 2009. – Т.1. – С.123-125.

61. Гетманец, И.А. Ивы Южного Урала: биоморфы, экоморфы, ландшафтные группы / И.А. Гетманец // Вестник Тюменского гос. университета. – 2010. – № 3. – С.39-45.

62. Гетманец, И.А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: дис. ... доктора биол. наук: 03.02.08 – экология. – Омск, 2011. – 330 с.

63. Глотов, Н.В. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений / Н.В. Глотов, Л.А. Жукова // Экология популяций: структура и динамика. Ч.1. – М., 1995. – С.203-215.

64. Гниловская, А.А. Поливариантность крушины ломкой в условиях южной части ареала / А.А. Гниловская // Труды 8 Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 2009. – С.126-130.

65. Голубев, В.Н. О морфогенезе деревянистых растений и путях морфологической эволюции от деревьев к травам / В.Н. Голубев // Бюллетень МОИП. Отд. Биол., 1959. – Т.64. – В. 5. – С. 49-60.

66. Голубев, В.Н. Морфогенетический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм от деревьев к травам / В.Н. Голубев // Бюллетень МОИП. Отд. Биологический, 1973. – Т. 78. – Вып. 5. – С. 90-106.

67. Голубев, В.Н. Сравнительный морфогенетический анализ поликарпической системы побегов деревянистых и травянистых форм безрозеточных растений покрытосеменных / В.Н. Голубев // Бюллетень МОИП. Отд. Биологический, 1974. – Т. 79. – Вып. 4. – С. 120-136.

68. Гомошевич, М.А. Мучнистая роса сибирских видов р. *Salix* L. / М.А. Гомошевич, И.Г. Воробьева // Сибирский экологический журнал. – 2005. – №4. – С.771-775.

69. Горобец, А.М. Экспериментально-экологическое изучение прорастания семян *Salix pentandra* L. / А.М. Горобец // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1973. – №9. – С.59-64.

70. Горчаковский, П.Л. Растения европейских широко- лиственных лесов на восточном пределе их ареала / П.Л. Горчаковский // Труды ин-та экологии растений и животных. – Свердловск, 1968. – Вып.59. –208 с.

71. Горшков, В.Г. Биотический насос атмосферной влаги, его связь с глобальной атмосферной циркуляцией и значением для круговорота воды на суше: препринт № 2655 / В.Г. Горшков, А.М. Макарьева. – Гатчина ин-т ядерной физики РАН, 2006. – 49 с.

72. Грудзинская, И.А. К систематике рода *Ulmus* (секция *Blepharocarpus* Dumort.) / И.А. Грудзинская // Ботанические материалы гербария ботанического института им. В.Л. Комарова Акад. Наук СССР. – М.-Л., 1957. – Т. 18. – С. 51-72.

73. Грудзинская, И.А. О периодичности развития (побегообразование у дуба) / И.А. Грудзинская // Итоги и перспективы исследований растений. – М.-Л., 1959. – С. 82-102.

74. Грудзинская, И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация / И.А. Грудзинская // Ботанический журнал. – 1960. – Т. 45. – № 7. – С. 968-978.

75. Губанов, И.А. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 2 / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. – М., 2003. – 665 с.

76. Гурский, А.В. Основные итоги интодукции растений в Памирском ботаническом саду / А.В. Гурский, И.В. Каневская, Л.Ф. Остапович // Труды АН Тадж. ССР. – Душамбе, 1953. – Т.16. – С.1-95.

77. Дервиз-Соколова, Т.Г. Изменение в морфологическом строении *Salix reticulata* L. В зависимости от экологических условий / Т.Г. Дервиз-Соколова // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический, 1962. – Вып 3. – С.124-128.

78. Дервиз-Соколова, Т.Г. Морфологическое и анатомическое строение однолетнего побега *Salix reticulata* L. / Т.Г. Дервиз-Соколова // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. – 1963. – Вып.4. – С.64-71.

79. Дервиз-Соколова, Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlebophylla* Anderss. / Т.Г. Дервиз-Соколова // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. – 1966. – Т.71. – Вып.2. – С.28-38.

80. Дервиз-Соколова, Т.Г. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *S. viminalis* L. / Т.Г. Дервиз-Соколова // Биологические науки. – 1967. – № 11. – С.64-70.

81. Дервиз-Соколова, Т.Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) / Т.Г. Дервиз-Соколова // Бюлетень МОИП. Отдел Биологический. – 1974. – № 2. – С.71-81.

82. Дервиз-Соколова, Т.Г. Морфология ив Северо-Востока СССР в связи с проблемами жизненных форм покрытосеменных растений: автореф. дис. … доктора биологических наук: 03.00.05 / Татьяна Георгиевна Дервиз-Соколова. – М., 1982 а. – 53 с.

83. Дервиз-Соколова Т.Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Ботанический журнал. – 1982 б. – Т. 67. – № 7. – С.975-982.

84. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей. Ч.1 / под ред. О.В. Смирновой. – М.: прометей, 1989. – 102 с.

85. Диденко Е.Г. Особенности онтогенеза и жизненных форм бузины красной в хвойно-широколиственных лесах Неруссо-Деснянского полесья / Е.Г. Диденко, О.И. Евстигнеев // Бюлетень МОИП. Отдел биологический. – 2002. – Т. 107. – Вып. 3. – С. 63–69.

86. Дорофеев, П.И. О плиоценовых отложениях во флоре р. Курейка / П.И. Дорофеев, А.А. Межвилк // Докл. АН СССР. – 1956. – Т.110. – №13. – С.449-452.

87. Евстигнеев, О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье / О.И. Евстигнеев // Лесоведение. – 2014. – № 2. – С. 69-77.

88. Ермакова, И.М. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых фитоценозах / И.М. Ермакова, Л.А. Жукова // Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – С.110-126.

89. Жиленко, В.Ю. Некоторые особенности онтогенеза *Berberis vulgaris* L. в условиях Белгородской области / В.Ю. Жиленко, В.Н. Сорокопудов // Наука и современность. – 2014. – Вып. № 33. – С.19-23.

90. Жмылев, П.Ю. Биоморфология растений (иллюстрированный словарь): учебное пособие / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина и др. – М.: 2005. – 256 с.

91. Жмылев, П.Ю. Вторичное цветение: индукция и нарушения развития / П.Ю. Жмылев, Е.А. Карпухина, А.П. Жмылев // Журнал общей биологии. – 2009. – Том 70. – № 3. – С.262-272.

92. Жукова, Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.

93. Жукова, Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л.А. Жукова // Экология. – 2001. – №3. – С.169-176.

94. Жукова, Л.А. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений / Л.А. Жукова, А.С. Комаров // Журнал общей биологии. – 1990. – № 4. – С.450-461.

95. Жукова, Л.А. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. / Л.А. Жукова, О.П. Ведерникова, С.Я. Файзулина и др. // Экология. – 1996. – № 6. – С. 445-453.

96. Жукова, Л.А. Морфологическая пластичность подземных органов у особей *Plantago lanceolata (Plantaginaceae)* / Л.А. Жукова, Г.О. Османова // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84. – № 12. – С. 80-86.

97. Зайцев, Г.Н. Результаты интродукции видов жимолости в Ленинграде / Г.Н. Зайцев // Бюллетень главного ботанического сада. – 1959. – № 33. – С. 18-28.

98. Закржевский, Б.С. Экологические особенности главнейших растений / Б.С. Закржевский, Е.П. Коровин // Труды Среднеазиатского ун-та. – 1935. – Сер. 8. – Ботаника. – Вып. 23. – 74 с.

99. Заугольнова, Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного *Fraxinus escelsior* L. / Л.Б. Заугольнова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их ценопопуляций, 1968. – С. 81-102.

100. Заугольнова, Л.Б. Анатомо-морфологическое строение листьев и почек у разных возрастных групп ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). / Л.Б. Заугольнова // Биологические науки. – 1971. – № 9. – С.56-64.

101. Заугольнова, Л.Б. Ясень обыкновенный (Биологическая флора Московской области) / Л.Б. Заугольнова. – М.: МГУ, 1974. – В. 1. – С. 142-159.

102. Заугольнова, Л.Б. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 183 с.

103. Злобин, Ю.А. Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород / Ю.А. Злобин // Лесоведение. – 1979. – № 6. – С. 72-79.

104. Злобин, Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Казань: Изд-во КГУ, 1989. – 146 с.

105. Злобин, Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография / Ю.А. Злобин. – Сумы (Украина): Университетская книга, 2009. – 263 с.

106. Иванова, А.В. Варианты организации онтогенетической траектории дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях Самарской области / А.В. Иванова, М.Т. Мазуренко // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98. – № 8. – С. 1014-1030.

107. Ившин, Н.В. Исследование природных популяций подвидов *P. major* L.:*ssp. majorssp. pleiosperma* Pilger.: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 и 03.02.01 / Ившин Николай Викторович. – Йошкар-Ола, 1999. – 109 с.

108. Ильинская, И.А. *Salix protopaniculata* (*Salicaceae*) из нижнего миоцена Приморья / И.А. Ильинская, Р.С. Климова // Ботанический журнал. – 2006. – Т.91,. – № 8. – С.1242-1243.

109. Илюшечкина, Н.В. Поливариантность онтогенеза и особенности структуры ценопопуляций *Valeriana officinalis* L. и *Polemonium caeruleum* L.: автореф. дис. …канд биол. наук: 03.02.01 / Илюшечкина Нелли Валентиновна. – Сыктывкар, 1998. – 26 с.

110. Иорданская, Н. Н. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере бересклета бородавчатого - *Euonymus verrucosa* Scop. / Н.Н. Иорданская, И.Г. Серебряков // Ботанический журнал. – 1954. – Т. 39. – № 5. – С. 768-773.

111. Истомина, И.И. Морфологическая пластичность и ценотическая роль некоторых лесных кустарников / И.И. Истомина, Н.Н. Богомолова, М.А. Шашурина // Межвузовский сборник научных трудов: Морфогенез и ритм развития высших растений. – М., 1987. – С. 116-117.

112. Истомина, И.И. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников / И.И. Истомина, Н.Н. Богомолова // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. – 1991. – Т.96. – Вып. 4. – С.68-78.

113. Каплина, Н.Ф. Прирост и продукция ветвей сосны (*Pinus sylvestris* L.) по периодам онтогенеза в сложных сосняках Подмосковья / Н.Ф. Каплина, В.Ф.

Лебков // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева. – М., 2006. – С.195-212.

114. Кардо-Сысоева, Е.Н. О гинандроморфизме у *Salix cinerea* L. / Е.Н. Кардо-Сысоева // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. – 1924. – Т.54. – Вып. 3. – С.41-44.

115. Киричок, Е.И. Онтогенез можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* M. Bieb) в редколесьях Черноморского побережья Крыма и Кавказа / Е.И. Киричок // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1(3). – P.1-22.

116. Кирпотин, С.Н. О целесообразности использования физиономического подхода и принципов теории симметрии при выделении и изучении жизненных форм растений / С.Н. Кирпотин // Krylovia. – 1999. – Т.1. – № 1. – С.15-25.

117. Кожевникова, Н.Д. Морфологиеская характеристика возрастных этапов онтогенеза ели Шренка в высокосомкнутых ельниках средней части лесного пояса / Н.Д. Кожевникова // Биоэкологичские исследования в еловых лесах Тянь-Шаня. – Фрунзе: Илим, 1981. – С.93-112.

118. Колищук, В.Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений / В.Г. Колищук // Ботанический журнал. – 1968. – Т.53. – № 8. – С.1029-1042.

119. Костина, М.В. Морфологическое разнообразие годичных побегов у некоторых представителей рода *Prunus* L. / М.В. Костина // Бюллетень ГБС – 1997. – Вып. – 174. – С.93-104.

120. Костина, М.В. Основные типы элементарных побегов / М.В. Костина // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – С.21-22.

121. Костина, М.В. Формирование устойчивых интродуктивных популяций: абрикос, черешня, черемуха, жимолость, смородина, арония / М.В. Костина // К 60-летию Главного ботанического сада им. В.В. Цицина. –РАН; ГБС им. И.В. Цицина. – М.: Наука, 2005. – 187 с.

122. Костина, М.В. Строение и динамика развития генеративных побегов в роде *Ulmus (Ulmaceae)* / М.В. Костина // Ботанический журнал. – 2006. – Т.91. – № 7. – С.1044-1057.

123. Костина, М.В. Иерархическая классификация конструктивных единиц (модулей) древесных растений умеренной зоны / М.В. Костина // Вестник Тверского ГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С. 114-118.

124. Костина, М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: автореф. дис. ... доктора биол. наук: 03.00.05 / Костина Марина Викторовна. – М., 2009. – 40 с.

125. Костина, М.В. Природа почечных чешуй в семействе *Salicaceae* / М.В. Костина // Ботанический журнал. – 2012. – Т.97. – № 5. – С.583-592.

126. Костина, М.В. О биологии клена ясенелистного в зеленых насаждениях Москвы / М.В. Костина, Н.О. Минькова, О.И. Ясинская // Российский журнал биологических инвазий. – 2013. – № 4. – С. 32-43.

127. Костина, М.В. Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания / М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова, Г.В. Битюгова, О.И. Ясинская, А.М. Дубах // Сибирский экологический журнал. – 2015. – № 5. – С.56-70.

128. Костина М.В. Изучение кроны клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с позиций концепции архитектурных моделей и реитерации / М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова, О.И. Ясинская // Вестник Удмурдского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. – 2016. – Вып.4. – С. 32-42.

129. Красильников, П.К. Классификация корневых систем деревьев и кустарников / П.К. Красильников // Лесоведение. – 1970. – №3. – С.35-44.

130. Криштофович, А.Н. Каталог растений ископаемой флоры СССР / А. Н. Криштофович. – М., Л.: Изд-во АН СССР. – 1941. – 566 с.

131. Криштофович, А.Н. История палеоботаники в СССР / А.Н. Криштофович. – М.: изд-во АН СССР, 1956. – 111 с.

132. Криштофович, А.Н. Палеоботаника / А.Н. Криштофович. – Л.: Гостоптехиздат, 1957. – 650 с.

133. Крылов, А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов / А.Г. Крылов. – Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1984. – 181 с.

134. Кудряшов, А.В. Морфогенез и старение взрослых растений, относящихся к жизненной форме стланиковых кустарников / А.В. Кудряшов, Р.П. Барыкина // Всесоюз. симпозиум морфологич. основ онтогенеза высших травянистых растений. Реферат доклада. – Ставрополь, 1970. – С. 38-41.

135. Кузнецов, В.В. География Владимирской области: учебное пособие / под ред. В.В. Кузнецова; О.В. Гаврилова В.В. Кузнецов; О.В. Гаврилов – М.: Изд-во МГУ, 2009. – 40 с.

136. Кузнецова, Т.В. О применении метода комплиментарных моделей в ботанической морфологии / Т.В. Кузнецова // Журнал общей биологии, 1991. – Т.52. – № 2. – С.222-230.

137. Кузнецова, Т.В. О комплиментарных подходах в морфологии соцветий / Т.В. Кузнецова // Ботанический журнал. – 1992. – Т.77. – №12. – С.7-24.

138. Кулагин, А.Ю. Биологические особенности некоторых видов ив в техногенных местообитаниях Предуралья и Южного Урала: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Кулагин Алексей Юрьевич. – Томск, 2003. – 18 с.

139. Кутьина, И.С. Биология и ценотическая роль граба и ильма в лесах УССР / И.С. Кутьина // Популяционная экология растений. – М.: Наука, 1987. – С.131-135.

140. Леса Западного Подмосковья / А.В. Абатуров, А.Д. Вакуров, С.А. Ильинская; отв. ред. Л.П. Рысин. – М.: Наука. – 1982. – 236 с.

141. Логинова, Л.А. Продуктивность ивовых ценозов в Центральном Черноземье и перспективы создания энергетических плантаций: автореф. дисс. … канд. сельскохоз. наук: 03.00.16 / Логинова Людмила Александровна. – Воронеж. – 2007. – 19 с.

142. Логинова, Л.А. Продуктивность и энергетический потенциал ивовых ценозов на примере Воронежской области: дис. ... кандидата биолог. наук:03.02.08 / Логинова Людмила Александровна. – Воронеж, 2010. – 148 с.

143. Любименко, В.П. О спящих почках / В.П. Любименко // Труды СПб общества естествоиспытателей. Отдел биологический. 1900. – Т. 30. – Отд. Биол. – Вып. 3. – 66 с.

144. Маевский, П.Ф. *Salix* L. // Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. – 9 изд-е. – Л.: Колос, 1964. – С.188-192.

145. Мазуренко, М.Т. Системы побегов и циклы их развития у кустарников семейства жимолостных: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Мазуренко Майя Темофеевна. – М., 1973, – 31 с.

146. Мазуренко, М.Т. Онтогенез жимолости камчатской в условиях глубокого затенения. / М.Т. Мазуренко // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1978 а. – Вып. 1. – С.99-105.

147. Мазуренко, М.Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений / М.Т. Мазуренко // Ботанический журнал. – 1978 б. – Том 63. – №4. – С.593-603.

148. Мазуренко, М.Т. Рододендроны Дальнего Востока, структура и морфогенез / М.Т. Мазуренко. – М.: Наука, 1980. – 232 с.

149. Мазуренко, М.Т. Онтогенез багульника стелющегося в различных экологических условиях / М.Т. Мазуренко // Экология. – 1981. – № 1. – С.27-32.

150. Мазуренко, М.Т. Биоморфологическая изменчивость северных кустарничков в зависимости от субстрата / М.Т. Мазуренко // Экология. – 1984. – № 5. – С.73-76.

151. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. / М.Т. Мазуренко. – М., 1986. – 196 с.

152. Мазуренко, М.Т. Аллюевиефиллы — новая экологическая группа растений / М.Т. Мазуренко // Труды VI Международной научной конференции по морфологии растений памяти И.Г. И Т.И. Серебряковых. – М., 1999. – С. 135.

153. Мазуренко, М.Т. Флювиаты — новая экологическая группа растений / М.Т. Мазуренко // Биология внутренних вод. – 2001. – № 2. – С. 36-42.

154. Мазуренко, М.Т. Пути соматической эволюции ивы (*Salix* L.) подрода *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov на северо-востоке Азии / М.Т. Мазуренко // Бюллетень ГБС. – М.: Наука, 2007. – В. 193. – С. 106-116.

155. Мазуренко, М.Т. Кустарники рода *Salix L. (Salicaceae)* Северо-Востока России, структура и морфогенез / М.Т. Мазуренко // Бюлетень МОИП. Отдел биол. – 2008. – Т. 113. – В. 5. – С. 36-42.

156. Мазуренко, М.Т. Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде Ива (*Salix, Salicaceae* L.*)* / М.Т. Мазуренко // Бюллетень Ботаническог сада-института ДВО РАН. – 2010. – Вып. 7. – С.4-22.

157. Мазуренко, М.Т. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны восточной Сибири / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. – Владивосток, 1976. – С.3-48.

158. Мазуренко, М.Т. Структура и морфогенез кустарников / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков. – М.: Наука, 1977. – 160 с.

159. Мазуренко, М.Т. Биоморфологическая изменчивость и ее связь с таксонообразованием у растений (на примере семейства вересковых) / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С.12-30.

160. Мазуренко, М.Т. Классы метамеров деревьев / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52. – № 3. – С.409-421.

161. Мазуренко, М.Т. Модульная организация дерева / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений». – Киров, 2004. – С.10-12.

162. Малыченко, Е.В. Анатомия коры ив средней полосы Европейской части СССР: автореф. дисс. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Малыченко Евгения Вячеславовна. – М., 1986. – 22 с.

163. Малютина, Е.Т. О гермафродитизме у ив секции *Vetrix* / Е.Т. Малютина // Лесной журнал. – 1973 а. – Т.1. – С.1-9.

164. Малютина, Е.Т. О причинах изменения пола у *Salix triandra f. Guadrivalvis* / Е.Т. Малютина // Бюллетень ГБС АН СССР. – 1973 б. – Вып 88. – С.59-61.

165. Малютина, Е.Т. Некоторые дополнительные сведения об андрогинии у ив / Е.Т. Малютина // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1974. – Вып. 2. – С.66-72.

166. Марфенин Н.Н. Феномен колониальности / Н.Н. Марфенин. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 239 с.

167. Марфенин, Н.Н. Концепция модульной организации в развитии / Н.Н. Марфенин // Журнал общей биологии. – 1999. – Т.60. – № 1. – С.6-16.

168. Марфенин, Н.Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии / Н.Н. Марфенин // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – С.147-161.

169. Мастинская, Р.А. Морфогенез и некоторые биологичекские особенности ежевики сизой (*Rubuscaesius*L.) на северо-восточной границе ареала: автореф. дис. … канд. биол. наук: 094 / Мастинская Рахиль Анатольевна. – М., 1971. – 15 с.

170. Мильков, Ф.Н. Стелющаяся форма дуба на меловых холмах юго-востока Русской равнины / Ф.Н. Мильков // Природа. - № 6, 1951. – № 6. – С. 49-50.

171. Мильков, Ф.Н. Физическая география СССР: Общий обзор. Европейская часть. Кавказ / Ф.Н. Мильков, Н.А. Гвоздецкий. – М.: Высшая школа, 1986. – 376 с.

172. Минеева, О. Н. Особенности роста и структуры побегов ивы монетолистной в связи с оценкой продуктивности тундровых сообществ / О. Н. Минеева // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. – Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1980. – С. 131-138.

173. Михалевская, О.Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге / О.Б. Михайлевская // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. – М., 1995. – С.70-76.

174. Михалевская, О.Б. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция / О.Б. Михайлевская. – М.: МГПУ, 2002 а. – 66 с.

175. Михалевская, О.Б. О внутри- и внепочечной фазах в развитии элементарных побегов древесных растений / О.Б. Михайлевская // Онтогенез. – 2002 б. – Т.33. – № 4. – С.258-263.

176. Михалевская, О.Б. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. / О.Б. Михайлевская, И.Б. Костина //Бюллетень ГБС. – 1997. – Вып. 174. – С.73-79.

177. Морозов, И.Р. Ивы СССР, их использование и применение в защитном лесоразведении / И.Р. Морозов. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. – 168 с.

178. Морозов, И.Р. Определитель ив СССР и их культура / И.Р. Морозов. – М.: Лесн. пром-сть, 1966. – 254 с.

179. Надежина, Т.Н. Некоторые особенности биологии и экологии тралакантовых астрагалов Копет-Дага как основа для их эксплуатации и перспектив введения в культуру: автореф. дис. … канд. биол. наук: 094 / Надежина Т.Н. – Л., 1956. – 31 с.

180. Назаров, М.И. Род *Salix* // Флора СССР. – 1936. – Т.5. – С. 121-127.

181. Недосеко, О.И. Онтоморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L.: автореф. дисс. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Недосеко Ольга Ивановна. – М.: МПГУ, 1993 а. – 16с.

182. Недосеко, О.И. Онтогенез ивы пятитычинковой (*Salix pentandra* L.). / О.И. Недосеко // Биологические науки. – 1993 б. – № 3. – С.35-46.

183. Недосеко, О.И. Разнообразие жизненных форм у бореальных ив подрода *Salix* и подрода *Vetrix* / О.И. Недосеко. – М., 1993 в – 30 с. – Деп. в ВИНИТИ 07.07.93. – № 1900 – В 93.

184. Недосеко, О.И. Поливариантность жизненных форм у ивы пятитычинковой *Salix pentandra* L. / О.И. Недосеко // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1994. – Т.99. – Вып. 5. – С.105-118.

185. Недосеко, О.И. Онтоморфогенез ивы пепельной (*Salix cinerea* L.). / О.И. Недосеко // Флора и растительность Средней России. – Орел: Труд, 1997. – С. 70-71.

186. Недосеко О.И. Жизненные формы ивы пепельной (*Salix cinerea* L.). / О.И. Недосеко // Перспектива: Сборник научных трудов аспирантов, соискателей и молодых ученых АГПИ. – Арзамас: АГПИ, 1999. – С.107-110.

187. Недосеко, О.И. Типы побегов и побеговых систем у некоторых видов ив / О.И. Недосеко // Материалы конференции молодых ученых АГПИ. Арзамас: АГПИ, 2000 а. – С.67-71.

188. Недосеко, О.И. Разнообразие жизненных форм ивы козьей / О.И. Недосеко // Экологические исследования и проблемы экологического образования в Европейских регионах России. – Арзамас: АГПИ, 2000 б. – С.77-81.

189. Недосеко, О.И. Поливариантность развития ивы пепельной (*Salix cinerea* L.) в связи с экологическими условиями среды / О.И. Недосеко // Экологические и социально-гигиенические аспекты окружающей человека среды: материалы республиканской научной конференции. – Рязань: Поверенный, 2001. – С.286-290.

190. Недосеко, О.И. Онтогенез ивы козьей (*Salix caprea* L.) жизненной формы одноствольного дерева / О.И. Недосеко // Популяции в пространстве и времени. 8 Всероссийский популяционный семинар. – Нижний Новгород, 2005. – С.262-264.

191. Недосеко, О.И. Развитие ивы пепельной (*Salix cinerea* L.) в условиях города Арзамаса / О.И. Недосеко // Экологические проблемы урбанизированных территорий: материалы научно-практической конференции. – Елец, 2007 а. – С.132-135.

192. Недосеко, О.И. Поливариантность развития ивы пятитычинковой (*Salix pentandra* L.) в связи с экологическими условиями / О.И. Недорсеко // 21 Любищевские чтения: Современные проблемы эволюции. – Ульяновск, 2007 б. – С.324-330.

193. Недосеко, О.И. Онтогенез ивы пятитычинковой жизненной формы одноствольного дерева / О.И. Недосеко // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: материалы IV Международной научной конференции. – Санкт-Петербург: СПб, 2007 в. – С.490-492.

194. Недосеко, О.И. Поливариантность жизненных форм ивы козьей *Salix caprea* L. / О.И. Недосеко // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: материалы IV Международной научной конференции. – Санкт-Петербург: СПб, 2007 г. – С.492-493.

195. Недосеко, О.И. Онтогенез ивы пятитычинковой на осоково-вейниковых болотах / О.И. Недосеко // Эколого-географические исследования в Среднем Поволжье: материалы научно-практической конференции по изучению экологии и географии Среднего Поволжья. – Казань: Новые знания, 2008 а. – С.189-191.

196. Недосеко, О.И. Поливариантность жизненных форм у *Salix caprea* L. В условиях Нижегородской области / О.И. Недосеко // Эколого-географические исследования в Среднем Поволжье: материалы научно-практической конференции по изучению экологии и географии Среднего Поволжья. – Казань: Новые знания, 2008 б. – С.191-192.

197. Недосеко, О.И. Болотные виды ив *Salix lapponum, Salix mytrilloides, Salix rosmarinifolia* в Нижегородской области, их биолого-морфологические особенности и жизненные формы / О.И. Недосеко // Биоразнообразие: Проблемы и перспективы сохранения: материалы Международной научной конференции, посвященной 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. – Пенза, 2008 в. – С.58-60.

198. Недосеко, О.И. Отдельные местонахождения ивы Виноградова (*Salix vinogradovii* A. Scvorts.) в Нижегородской области, ее жизненные формы и побеговая структура / О.И. Недосеко // Биоразнообразие: Проблемы и перспективы сохранения: материалы Международной научной конференции, посвященной 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. – Пенза, 2008 г. – С.60-62.

199. Недосеко, О.И. Охраняемые виды ив Нижегородской области, их местонахождения, биолого-морфологические особенности и жизненные формы / О.И. Недосеко // Проблемы биологии, экологии, географии, образования: история и современность: материалы II Международной научно-практической

конференции под ред. В.Н. Скворцова. – СПб: ЛГУ им. А.С. Пушкина, 2008 д. – С.33-35.

200. Недосеко, О.И. Поливариантность жизненных форм у ивы ломкой *Salix fragilis* L. / О.И. Недосеко // 23 Любищевские чтения: Современные проблемы эволюции. – Ульяновск: УГПУ, 2009 а. – С.454-458.

201. Недосеко, О.И. Онтогенез ивы белой жизненной формы одноствольного дерева / О.И. Недосеко // 23 Любищевские чтения: Современные проблемы эволюции. – Ульяновск: УГПУ, 2009 б. – С.449-453.

202. Недосеко, О.И. Охраняемые болотные виды ив *Salix lapponum* L., *Salix myrtilloides* L. в Нижегородской области / О.И. Недосеко // Растительные ресурсы: опыт, проблемы и перспективы: материалы II Всероссийской научно-практической конференции. – Бирск: Бирск. гос. соц.-пед. акад., 2009 в. – С.33-35.

203. Недосеко, О.И. Редкий вид *Salix vinogradovii* A.Scvorts. в пределах Нижегородской области // Растительные ресурсы: опыт, проблемы и перспективы: материалы II Всероссийской научно-практической конференции. – Бирск: Бирск. гос. соц.-пед. акад., 2009 г. – С.40-42.

204. Недосеко, О.И. Ивы Нижегородской области: монография / О.И. Недосеко. – Арзамас: АГПИ им. А.П. Гайдара, 2010. – 171 с.

205. Недосеко, О.И. Поливариантность жизненных форм у ивы ушастой *Salix aurita* L. / О.И. Недосеко // Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования». – 2011 а. – № 4 [29]. – Часть 1. – С.399-401.

206. Недосеко, О.И. Разнообразие жизненных форм ивы козьей (*Salix caprea* L.) / О.И. Недосеко // Бюллетень МОИП. – Отдел биологический. – 2011 б. – Т.116. – Вып.5. – С.55-64.

207. Недосеко, О.И. Жизненные формы ивы приземистой *Salix starkeana* Willd. / О.И. Недосеко // Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования». – 2011 в. – № 6 (31). – Часть 2. – С.390-397.

208. Недосеко, О.И. Новая жизненная форма ивы пепельной *Salix cinerea* L. / Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования». – 2011 г. – № 6 (32). – Часть 2. – С.397-402.

209. Недосеко, О. И. Жизненные формы деревьев бореальных видов рода *Salix* / О.И. Недосеко // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. – 2012 а. – № 2 (1). – С. 110-117.

210. Недосеко, О.И. Однодомная особь ивы чернеющей / О.И. Недосеко // Межд. сб. науч. трудов, посвященный году Германии в России: «Естественные и гуманитарные науки – устойчивому развитию общества». – Альтекс , 2012 б. – С.110-114.

211. Недосеко, О.И. Онтоморфогенез ивы черниковидной *Salix myrtilloides* L. В условиях Нижегородской области / О.И. Недосеко // Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования», 2012 в. – (Ч.1). – № 1(32). – С.302-306.

212. Недосеко, О.И. Типы побегов и побеговых систем в кроне ивы черниковидной *Salix myrtilloides* / О.И. Недосеко // Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования». – 2012 г. – (Ч.1). – № 1(32) – С.306-308.

213. Недосеко, О.И. Жизненные формы ивы розмаринолистной *Salix rosmarinifolia* L. в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Бюллетень МОИП. – Отдел биологический. – 2012 д. – Т.117. – Вып. 2. – С.71-80.

214. Недосеко, О.И. Онтоморфогенез ивы ушастой *Salix aurita* L. в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Вестник ННГУ, 2012 е, № 3(1), С.122-129.

215. Недосеко, О.И. Вторичное цветение бореальных видов ив в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Труды Международной конференции: Систематические и флористические исследования Северной Евразии (к 85-летию со дня рождения А.Г. Еленевского). – М. – 2013. – С.153-155.

216. Недосеко, О.И. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы: монография / О.И. Недосеко. – Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2014 а. – 426 с.

217. 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). Т. 2. / под общей редакцией д.б.н. В.П. Викторова. – Москва. – 2014 б. – С.326-329.

218. Недосеко, О.И. Методика изучения архитектурных моделей в роде *Salix* / О.И. Недосеко // 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). Т. 2. – М.: МПГУ, 2014 в. – С.323-326.

219. Недосеко, О.И. Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* / О.И. Недосеко // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. – 2014 а. – № 1(1). – С.172-179.

220. Недосеко, О.И. Классификация побегов и побеговых систем различных жизненных форм ивы розмаринолистной / О.И. Недосеко // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. – 2014 б. – № 1(1). – С.140-147.

221. Недосеко, О.И. Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*: монография / О.И. Недосеко // Арзамас: Арзамасский филиал ННГУ. – 2015 а. – 247 с.

222. Недосеко, О.И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* / О.И. Недосеко // Вестник КазНу. Серия Экологическая. – 2015 б. – № 2/2(44). – С.673-678.

223. Недосеко, О.И. Методика изучения архитектоники крон на примере бореальных видов ив / О.И. Недосеко / 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. – 2016 а. – С. 145-148.

224. Недосеко, О.И. Влияние световых условий и половой принадлежности на архитектурную модель ивы козьей / О.И. Недосеко / 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. – 2016 б. – С. 142-145.

225. Недосеко, О.И. Новые местонахождения ивы Виноградова (*Salix vinogradovii* A. Scvorts.) в пределах Нижегородской области, ее биолого-морфологические особенности и побеговая структура жизненных форм / О.И. Недосеко, С.Н. Трифонова // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале 21 в. – Петрозаводск, 2008. – С.125-128.

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

227. Недосеко, О.И. Филогенетические связи жизненных форм и архитектурных модулей бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* / О.И. Недосеко, В.П. Викторов // Систематика и эволюционная морфология растений: материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. – М.: МАКС Пресс, 2017 а. – С.277-282.

228. Недосеко, О.И. Архитектурные типы крон женских и мужских особей *Salix acutifolia* L. / О.И. Недосеко, В.П. Викторов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017 б. – № 1(17). – С.14-27.

229. Нечаева, Н.Т. и др. Жизненные формы растений пустыни Каракумы / Н.Т. Нечаева, Н.Т. Трофимова, В.К. Василевская, К.Г. Антонова. – М.: Наука, 1973. – 31 с.

230. Никитин, П.А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области / П.А. Никитин. – М.; Л, 1957. – 206 с.

231. Никитин, С.А. Типы леса Серебряноборского опытного лесничества / С.А. Никитин // Труды лаборатории лесоведения АН СССР. – 1961. – Т. 2. – С. 11-174.

232. Никишин, Ф.М. Биологические особенности семян и вегетативное размножение *Salicaceae* умеренной зоны / Ф.М. Никишин // Ботанический журнал. – 1958. – Т.43. – № 10. – С.1473-1478.

233. Николаева, М.Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова. – Л., 1985. – 346 с.

234. Новиков, А.Л. Определитель деревьев и кустарников в безлистном состоянии / А.Л. Новиков. – Минск: Высшая школа, 1965. – 427 с.

235. Нотов, А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов / А.А. Нотов // Журнал общей биологии. – 1999. – Т.60. – № 1. – С.60-79.

236. Нотов, А.А. Концепция фракталов как средство выяснения специфики организщации высших растений / А.А. Нотов // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – С.36-38.

237. Нотов, А.А. Модулярная организация как модельный объект в биологических исследованиях / А.А. Нотов // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып.9. – С.162-176.

238. Нотов А.А. Популяционно-онтогенетический подход и фундаментальные исследования в биоморфологии / А.А. Нотов, Л.А. Жукова // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботаническихз и экологических исследованиях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества 28-31 мая 2014). – Киров: ООО Радуга-ПРЕСС, 2014. – С. 208-217.

239. Нухимовский, Е. Л. О термине и понятии «каудекс». Современное состояние вопроса / Е.Л. Нухимовский // Вестник МГУ. Серия биология-почвоведение. – 1969. – № 1. – С. 55– 62.

240. Нухимовский, Е.Л. Структурная организация и морфогенез некоторых семенных растений: автореф. дисс. … канд. биол. наук: 03.094 / Нухимовский Ефим Львович. – М., 1970. – 15 с.

241. Нухимовский Е.Л. Осевая и побеговая системы семенных растений / Е.Л. Нухимовский // Известия ТСХА. – 1971. – Вып. 1. – С. 54-66.

242. Нухимовский, Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их прорастания. 2. *Rhodiola rosea L.* / Е.Л. Нухимовский // Растительные ресурсы. – 1974-а. – Т. 10. – Вып 4. – С.499-516.

243. Нухимовский, Е.Л. Ветвление и кущение семенных растений / Е.Л. Нухимовский // Известия ТСХА. – 1974-б. – № 2. – С.50-62.

244. Нухимовский, Е.Л. Проблема классификации в биоморфологии семенных растений / Е.Л. Нухимовский // Успехи современной биологии. – 1980. – Вып.2. – С.286-307.

245. Нухимовский, Е.Л. Особенности фенетической организации биоморф семенных растений / Е.Л. Нухимовский // Успехи современной биологии. – 1986. – Том 102. – Вып 2(5). – С.289-306.

246. Нухимовский, Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений / Е.Л. Нухимовский. – М. ОАО: Изд-во Недра, 1997. – Т.1. – 618 с.

247. Павлюткин, Б.И. Неогеновые виды *Salix* и *Chosenia (Salicaceae)* Приморья, Дальний Восток России / Б.И. Павлюткин // Ботанический журнал. – 2002. – Т.87. – № 4. – С.129-138.

248. Паленова, М.М. Эколого-генетический подход к исследованию искусственной популяции клевера ползучего / М.М. Паленова / Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. – Йошкар-Ола, 1991. – С.90.

249. Панов, В.В. Болотные формы *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) / В.В. Панов // Ботанический журнал. – 2007. – Том 92. – № 5. – С.647-659.

250. Папченков, В.Г. Редкие и новые гибридные растения в Среднем Поволжье / В.Г. Папченков // Ботанический журнал. – 2007. – Т.92. – № 6. – С.929-937.

251. Паутов, А.А. Строение удлиненных и укороченных побегов (*Populusalba*) / А.А. Паутов // Вестник ЛГУ. – 1984. – № 15. – Вып. 3. – С. 48-53.

252. Первухина, Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка / Н.В. Первухина // Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1970. – 168 с.

253. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ/ Е.В. Акщенцев и др. / под ред. О.Л. Воскресенской. – Йошкар-Ола, 2006. – 325 с.

254. Полозова, Т.Г. Жизненные формы кустарниковых видов Salix (*Salicaceae*) на острове Врангеля / Т.Г. Полозова // Ботанический журнал. – 1990. – Т.75. – № 12. – С.1700-1712.

255. Полтинкина, И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР / И.В. Полтинкина // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1985. – Т.90. – Вып. 2. – С.79-88.

256. Полякова, Т.А. Молекулярно-генетические исследования *Salix* L. и *Spiraea* L. Якутии на основе секвенирования межгенных спейсеров ITSP ДНК / Т.А. Полякова, А.П. Ефимова, А.В. Шатохина // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2016. – №12. – Ч. 6. – С.965-968.

257. Попцов, А.В. О факторах, способствующих сохранению всхожести семенами ивы / А.В. Попцов, Т.Г. Буч // Доклады АН СССР. – 1952. – Т.83. – № 3. – С.489-492.

258. Природа Горьковской области /науч. ред. Н.В. кузнецов. – Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. – 216 с.

259. Путиванова, Л.Г. Биология цветения двудомного дерева на примере клена ясенелистного *(Acer negundo*) / Л.Г. Путиванова // Вестник Тверского ГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып.10. – С.33-48.

260. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Труды Ботанического института АН СССР им. В.Л. Комарова, Сер.3 (Геоботаника). – 1950. – Вып.6. – С.7-204.

261. Работнов Т.А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений / Т.А. Работнов // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1975. – Т. 80. – Вып. 2. – С.5-17.

262. Растительность Европейской части СССР / под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. – Л.: Наука, – 1980. – 429 с.

263. Рахтеенко, И.Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений / И.Н. Рахтеенко. – Минск, 1963. – 254 с.

264. Ревякина, М.П. Биоморфология и ценотическая роль караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаирском кряже: дисс. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Ревякина Марина Павловна. – Новосибирск, 1988. – 257 с.

265. Романовский, А.М. Поливариантость отогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье / А.М. Романовский // Ботанический журнал. – 2001. – Том 86. – № 8. – С.72-85.

266. Рыжков, О. В. Состояние и развитие дубрав центральной лесостепи / О.В. Рыжков. – Тула: ЦЧГЗ, 2001. – 182 с.

267. Рэфф, Р. Эмбрионы, гены и эволюция / Р. Рэфф, Т. Коффман. – М.: Мир, 1986. – 402 с.

268. Сабинин, Д.А. О ритмичности строения и роста растений / Д.А. Сабинин // Ботанический журнал. – 1957. – Т.42. – № 7. – С. 991-1010.

269. Сабинин, Д.А. Физиология развития растений / Д.А. Сабинин. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 187 с.

270. Савельева, Л.С. Долговечность деревьев и кустарников в защитных лесополосах сухой степи Алтайского края / Л.С. Савельева. - Лесохозяйственная информация. – 1976. – Реферативный выпуск. – 22. – С.24-36.

271. Савиных, Н.П. О модульной оранизации *Veronica* L. / Н.П. Савиных // Материалы X Московского совещания по филогении растений. – М., 1999. – С.144-147.

272. Савиных, Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. … д-ра биол. наук: 03.00.05 / Савиных Наталья Павловна. – М., 2000. – 32 с.

273. Савиных, Н.П. Модули у растений / Н.П. Савиных / Международная конференция по анатомии и морфологии растений. – СПб, 2002 а. – С.95-96.

274. Савиных, Н.П. Ресурсы продуцентов, природопользование и охрана природы / Н.П. Савиных // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы международной научно-практической

конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ (28-31.5. 2002). – Киров, 2002 б. – С.89-91.

275. Савиных, Н.П. О жизненных формах водных растений / Н.П. Савиных // Гидроботаника: методология, методы: материалы школы по гидроботанике. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2003. – С.39-48.

276. Савиных, Н.П. Поливариантность особей и ее эволюционное значение / Н.П. Савиных / Методы популяционной биологии: сб. материалов докладов VII Всероссийского популяционного семинара. – Сыктывкар, 2004. – Ч.1. – С.186-187.

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

278. Сагалакова, Л.С. Онтогенез *Hippophae rhamnoides* / Л.С. Сагалакова, Л.К. Бардонова // Вестник Бурятского государственного университета. – 2011. – Вып. 4. – С.88-92.

279. Серебряков, И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений / И.Г. Серебряков // Бюлл. МОИП. Отдел Биологический. – 1948. – Т. 53. – Вып. 2. – С. 49-66.

280. Серебряков, И.Г. Материалы по фенологии подмосковных лесов и зарастающих вырубок / И.Г. Серебряков // Вестник МГУ, Серия физико-математических и естественных наук. – 1949. – № 6. – С. 159-176.

281. Серебряков, И.Г. Некоторые данные о симподиальном ветвлении наших деревьев и кустарников / И.Г. Серебряков // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1950. – Т. 4. – Вып. 4. – С. 63-67.

282. Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г. Серебряков. – М.: Советская наука, 1952. – 391 с.

283. Серебряков, И.Г. Побег / И.Г. Серебряков // Большая Советская энциклопедия, 1955. – Т.33. – С.329-331.

284. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – М: Высшая школа, 1962. – 378 с.

285. Серебряков, И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И.Г. Серебряков // Полевая геоботаника. – М.-Л., 1964. – Т. 3. – С.146-205.

286. Серебряков, И.Г. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере орешника / И.Г. Серебряков, Н.П. Доманская, Л.С. Родман // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1954. – Т. 69. – № 2. – С.57-70.

287. Серебряков, И.Г. О двух типах формированимя корневищ у травянистых многолетников / И.Г. Серебряков, Т.И. Серебрякова // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1965. – Т. 70. – Вып. 2. – С. 67-81.

288. Серебрякова, Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1971. – 360 с.

289. Серебрякова, Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых ратений и модусах преобразования / Т.И. Серебрякова // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1977. – Т. 82. – № 5. – С. 112-125.

290. Серебрякова, Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Т. И.Серебрякова // Жизненная форма, структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161-179.

291. Ситников, К.С. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и встречаемость жизненных форм *Alnus incana* (L.) Moench в условиях пойм и надпойменных террас / К.С. Ситников // Вестник Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова. – 2014. –Т.20. – В. №5. – С.21-23.

292. Ситникова, О.А. О причинах быстрой потери всхожести семян тополя и ивы / О.А. Ситникова // Доклады АН СССР. – 1950. – Т.70. – № 4. –С.719-722.

293. Скворцов, А.К. *Salix purpurea* L. и родственные ей виды / А.К. Скворцов // Новости систематики высших растений. – 1966. – С. 48-66.

294. Скворцов, А.К. Ивы СССР (систематический и географический обзор) / А.К. Скворцов. – М.: Наука, 1968. – 255 с.

295. Скочилова, Е. А. Применение демографо-онтогенетических параметров для оценки состояния и рационального использования популяций *Chelidonium majus* L.: автореф. дис. …канд. биол. наук: 11.00.11 / Скочилова Елена Анатольевна. – Йошкар-Ола, 1999. – 26 с.

296. Смирнова, Е.С. Типы морфологического строения вегетативной сферы / Е.С. Смирнова // Тропические и субтропические растения. – М., 1974. – С.197-203.

297. Смирнова, Е.С. Морфологические типы многолетних цветковых растений тропиков и субтропиков / Е.С. Смирнова // Журнал Обшей биологии. – 1970. – Т. 31. – № 5. – С. 578-588.

298. Смирнова, О. В. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений / О.В. Смирнова, А.А. Чистякова, И.И. Истомина // Журнал общей биологии, 1984. -Т. 45. – № 2. - С. 216-225.

299. Смирнова, О.В. Онтогенез дерева / Смирнова О.В., Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б. и др. // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84. – № 12. – С. 8-19.

300. Смирнова, О.В. Общие представления популяционной биологии и экологии растений / О.В. Смирнова, Н.А. Торопова // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. – Ч. 1. – М.: Наука, 2004. – С. 154–164.

301. Соловьева, Н.В. Особенности развития вегетативных органов *Betula pendula* Roth. в разных условиях произрастания / Н.В. Соловьева // Четвертые Вавиловские чтения. Ч.3. – Йошкар-Ола: Маар ГТУ, 2000. – С.105-107.

302. Ставрова, Н.И. Онтогенез ели сибирской *Picea obovata* (*Pinaceae*) в малонарушенных северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах / Н.И. Ставрова, В.В. Горшкова, А.Е. Мишко // Ботанический журнал. – 2017. – Т. 102. – № 2. – С. 163-185.

303. Стешенко, А.П. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира / А.П. Стешенко // Труды Ботанического института АН Тадж. ССР. – 1956. – Т. 50. – С. 152-157.

304. Сукачев, В.Н. О некоторых новых засухоустойчивых ивах / В.Н. Сукачев // Доклады АН СССР. – 1952. – Т.84. – № 2. – С.23-45.

305. Телятников, М.Ю. Широтные и долготные изменения в соотношении жизненных форм сосудистых растений в ценофлорах Ямала и Таймыра / М.Ю. Телятников // Сибирский экологический журнал. – 2007. – № 6. – С. – 897-912.

306. Тимонин, А.К. Ботаника: в 4 т. Т.3. Высшие растения: учебник для высших учебных заведений / А.К. Тимонин. – М.: Академкнига, 2007. – 352 с.

307. Тихомиров, Б.А. Значение мохового покрова в жизни растений Крайнего Севера / Б.А. Тихомиров // Ботанический журнал. – 1952. – Вып.37. – № 5. – С.629-638.

308. Толмачев, А.И. История Арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана / А.И. Толмачев, Б.А. Юрцев // Северный Ледовитый океан и его побережье в Кайнозое. – Л.: Гидрометеоиздат, 1970. – С.87-100.

309. Угольникова, Е.В. Особенности репродуктивной биологии видов *Salix (Salicaceae)* в Саратовской области / Е.В. Угольникова, А.С. Кашин // Ботанический журнал. – 2013. – Т.98. – №6. – С.723-731.

310. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С.7-34.

311. Усманов, А.У. Ивы Средней Азии и Казахстана /А.У. Усманов // Дендрология Узбекистана. Т.5. – Ташкент: Фан, 1973. – С.193-240.

312. Уткина, И.А. Влияние архитектурных моделей растений на их взаимодействие с насекомыми-фитофагами / Уткина И.А., Рубцов В.В. // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С.262-266.

313. Федоров, А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений / А.А. Федоров, М.Э. Кирпичников, З.Т. Артюшенко. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 352 с.

314. Федоров, А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие / А.А. Федоров, З.Т. Артюшенко. – Л.: Наука, 1979. – 296 с.

315. Федорова, А.И. Тополя в озеленении городов / А.И. Федорова // Экология большого города: альманах. Вып. 8. – М.: ОАО Прима, 2003. – С.126-129.

316. Флоровский, А.М. Корневая система вербы в плавнях / А.М. Флоровский // Лесное хозяйство. – 1951. – № 5. – С.46-49.

317. Хохряков А.П. Ивы подсекции *Sempervirentes* секции *Myrtosalix* на северо-востоке Азии / А.П. Хохряков // Новости систематики высших растений. – 1979. – Т.15. – С.93-97.

318. Хохряков, А.П. Эволюция биоморф растений / А.П. Хохряков // М.: Наука, 1981. – 168 с.

319. Хохряков, А.П. Биоморфология репродуктивных органов растений / А.П. Хохряков // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 121-122.

320. Хохряков, А.П. Соцветия и генеративно-репродуктивные органы растений как объект биоморфологии / А.П. Хохряков // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. – М.: Прометей, 1995. – С.103-109.

321. Хохряков, А.П. Однолетние растения Южной Колхиды / А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко // Бюллетень ГБС. – 1993. – Вып. – 167. – С.59-65.

322. Цельникер, Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений / Ю.Л.Цельникер. – М.: Наука,1978. – 215 с.

323. Цвелев, Н.Н. О значении дивергенции и конвергенции в эволюции организмов / Н.Н. Цвелев // Вопросы развития эволюционной теории в 20 в. – Л.: Наука, 1979. – 217 с.

324. Ценопопуляции растений (основные понятия и структуры). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

325. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с.

326. Цепляев, В.П. Леса СССР / В.П. Цепляев. – М.: Госсельхозиздат, 1961. – 456 с.

327. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. – СПб: Мир и семья, 1996. – 992 с.

328. Чистякова, А.А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной / А.А. Чистякова // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1978. – Т.83. – Вып.2. – С.129-137.

329. Чистякова, А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. / А.А. Чистякова // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1979. – Т. 84. – Вып. 1. – С.85-98.

330. Чистякова, А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов / А.А. Чистякова // Популяционная экология растений. – М: Наука, 1987. – С.39-43.

331. Чистякова, А.А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) / А.А. Чистякова // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1988. – Т.93. – Вып. 6. – С.93-105.

332. Шаровкина, М.М. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. В разных экологических условиях / М.М. Шаровкина, И.С. Антонова // Вестник Санкт-Петербургского университета. – 2013. – Сер. 3. – Вып. 3. – С.26-36.

333. Шафранова, Л.М. Об общих принципах организации автотрофного растения / Л.М. Шафранова // Тезисы докладов VI Делегатского Съезда ВБО (Кишенев). – М.:Наука, 1978. – 34 с.

334. Шафранова, Л.М. О метамерности и метамерах у растений / Л.М. Шафранова // Журнал общей биологии. – 1980. – Т.41. – № 3. – С.437-447.

335. Шафранова, Л.М. Ветвление растений: процесс и результат / Л.М. Шафранова // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М.: Наука, 1981. – С.179-213.

336. Шафранова, Л.М. Растение как жизненная форма / Л.М. Шафранова // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 1. – С. 72-80.

337. Шафранова, Л.М. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) сисмема / Л.М. Шафранова, Л.Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии растений и ее влияие на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С.6-7.

338. Шафранова, Л.М. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии / Л.М. Шафранова, Л.Е. Гатцук, Н.И. Шорина. – М., 2009. – 85 с.

339. Шиманюк, А.П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР / А.П. Шиманюк. – М.: Просвещение, 1964. – 479 с.

340. Широков, А.И. Особенности организации синузии кустарников в ненарушенных пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья / А.И. Широков // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология. – 1999. – № 1. – С.15-20.

341. Шитт, П.Г. Биологические основы агротехники плодоводства / П.Г. Шит. – М.: Сельхозгиз, 1952. – 360 с.

342. Юрцев Б.А. Жизненные формы – один из узловых объектов ботаники / Б.А. Юрцев // Проблемы экологической морфологии растений. Труды МОИП. Отдел Биологический. – Сер. Ботаника. – 1976. – Т. 42. – С. 9-44.

343. Янишевский, Д.Е. Увеличение продолжительности жизни быстро теряющих всхожесть семян / Д.Е. Янишевский, Н.В. Первухина // Современная ботаника 1941. – № 3. – С.80-86.

344. Янчевский, К. Об особенностях прорастания семян осины и некоторых видов ив / К. Янчевский // Известия Императорского лесного института. – 1904. – Вып. 11. – 24 с.

345. Abdollahzaden, A. Molecular phylogeny of the genus *Salix* (*Salicaceae*) with an emphasize to its species in Iran / A. Abdollahzaden, Osaloo S. Kazempour, A.A. Maassoumi // Iran. J. Bot. – 2011. – V.17. – № 2. – P.244-253.

346. Agaji, S.A. Study of genetic variation in *Salix* using molecular markers / S.A. Agaji, F. Ghahremaninejad, S.F. Mousavi, F.M. Tabrizi // Adv. Environ. Biol. – 2012. – V. 6. – № 11. – P. 2982-2985.

347. Andersson, N.J. Salix – In De Candolle. Progromus Systematis naturalis regni vegetabilis / N.J. Andersson // Geneve. – 1868. – V.16. – P.2. – S. 190-323.

348. Argus, G.W. Infrageneris classification of *Salix* (*Salicaceae*) in the new world / G.W. Argus // Systematic Botany Monographs. – 1997. – Vol. 52. – P. 1-121.

349. Azuma, T. Phylogenetic relationships of *Salix* (*Salicaceae*) based on *rbcL* seguence data / T. Azuma, T. Kajita, J. G. Ohashi. // Amer. J. Bot. – 2000. – 87. – P. 67-75.

350. Balandier, P. SIMWAL: A structural-funktional model simulating single walnut tree growth in response to climateand pruning / P. Balandier, A. Lacointe, Le Roux. et.al. // Ann. For. Sci.. – 2000. – Vol. 57. – P.571-585.

351. Bartak, M. Cronenstructureof dominant Turkey onk in an oac-hozuleamforest stand Ecologia / M. Bartak. (GSSR). – 1989. – № 8. – S.123-130.

352. Barthelemy, D. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants / D. Barthelemy // Acta Biothoretica. – 1991. – Vol. 39. – P.839-921.

353. Barthelemy, D. Architecture, gradients morphogenetiqueset age physiologique chez les vegetaux / D. Barthelemy, Y. Caraglio, E. Costes // Modelisationet simulation de l'Architecture des vegetaux. Sciences Update. Paris. – 1997. – P. 89–136.

354. 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.

355. Belyaeva I. Nomenclature of *Salix fragilis* L. and a nev species. *S. euxina* (*Salicaceae*) // Taxon 58(4). – November 2009. – S.1344-1348.

356. Belyaeva I., Sennikov A. Typification of Pallas' names in *Salix* / I. Belyaeva, A. Sennikov // Kew Bulletin. – 2008. – Vol. 63. – S. 277-287.

357. Caraglio, Y. Revue critique des termesrelatifs a la croissanceet a la ramification des tiges des vegetaux vasculaires / Y. Caraglio, D. Barthelemy // Modelisanion et simulation de l'Architecture des vegetaux. – 2007. – P. 11–88.

358. Chen, J.H. Cladistic analysis of the genus *Salix* (*Salicaceae*) / J.H. Chen , H. Sun , Y.P. Yang // Acta Bot. Yunnan. – 2008. – № 30. – P. 1-7.

359. Chen, J.H. Molecular phylogeny and classification of *Salix* / J.H. Chen, H. Sun, Y.P. Yang // Taxon. – 59(1). – February. – 2010. – P.29-37.

360. Corner, E.J.H. The Durian-theory of the origin of the modern tree / E.J.H. Corner //Ann. Bot. N.S. – 1949. – V. 13. – №. 52. – P. 23-66.

361. Csapody, V. Keimungsbestimmungsbuch der Dicotyledonen / V. Csapody // Budapest, 1968. – 83 s.

362. Dode, L.A. Extra its d une monographie unedite du genere *Populus* / L.A. Dode // Extra its des Mem. Soc. Histoire nater. Autumm. – Paris, 1905. – T. 18.

363. Durand, J.-B. Analysis of plant architecture via tree-structured statistical models: the hidden Markov tree models / J.-B. Durand, Y. Guedon, Y. Caraglio, E. Costes // New Phytologist. – 2005. – Vol. 166. – P. 813–827.

364. Evstigneev, O.I. Ontogenetic stages of trees: an overview / O.I. Evstigneev, V.N. Korotkov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). – P. 1-31.

365. Fischer, M.J. Themorphology and anatomy of the flovers of the *Salicaceae* / M.J. Fischer // Amer. J. Bot.. – 1928. – Vol.15. – P.308-313.

366. Fischer, J.B. How Predictive are computer simrilations of tree srchitecture / J.B. Fischer // Int/ J/ Plant. Sci. – 1992. – V.153(3). – S. 137-146.

367. Gatzuk, L. E. Hierarchic system of shoot body units in seed plants / L. E. Gatzuk // XII Международный ботанический конгресс: Тезисы докладов. – 1975. – С. 214.

368. Gatsuk, L.E. Plant as space-time metamer (modular) system / L.E. Gatsuk, L.M. Shafranova // Growth and form of modular organism. Discus. Meet. Royal Soc. Poster Abstract. London, 1985. – P.1102-1118.

369. Godin, C., Functional-structural plant modeling / C. Godin, H. Sinoquet // New Phytologist, 2005. – Vol. 166. – P. 705–708.

370. Graham, A. Origin and evolution of the biota of S.E. / A. Graham // North America. Evolution. – 1964. – 18. – S.571-585.

371. Greenwood, M. S. Juvenility and maturation in conifers: current concepts / M. S. Greenwood // Tree physiology, 1995. – Vol. 15. - P. 433–438.

372. Halle, F. The concept of architectural models in vascular plants / F. Halle // XII Международный Ботанический конгресс. Тезисы доклада. – Л.: Наука. – 1975. – Т.1. – С.216.

373. Hallé, F. Modular growth in seed plants / F. Halle // Phil. Trans. R. Soc. Lond., 1986. – B. 313. – P. 77–87.

374. Halle, F.Essai surl architecture et la dinamique de croissance des arbres tropicaux / F. Halle, R.A.A. Oldemann // Paris: Masson, 1970. – 178 p.

375. Halle, F. Tropical trees and Forest / F. Halle, R.A.A. Oldemann, P.B. Tomlinson // An Architectural Analysis With. 111 Figures. N.V.: Springer-Verlag, 1978. – 312 p.

376. Halle, F. Eloge de plante / F. Halle // Pour une nouvelle biologie. – Paris, 2004. – 117p.

377. Hammer, Ø. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // Paleontol., 2001. – Vol. 4, iss. 1. – P. 1-9.

378. Harper, J.L. Population biology of plant / J.L. Harper // L.; New York. – 1977. – 892 p.

379. Juntilla, O. Seed germination and viability in five *Salix* species / O. Juntilla // Astarte. – 1976. – Vol. 6. – P.19-24.

380. Jkeno, S. On hybridization of some species of *Salix* / S. Jkeno // Ann. Bot. –1922. – Vol.36. –№ 141. –P. 175-191.

381. Karrenberg, S. Phenotypic trade-offs in the sexual reproduction of *Salicaceae* from flood plains / S. Karrenberg, M. Suter / Amer. J. Bot, 2003. – Vol. 90. – № 5. – P. 749-754.

382. Klaus, M. Untersuchungen des jugendwachtums der Berguime (UlmusglabraHuds.). Teil 2 / M. Klaus // Die Strosache.-Wiss. Z.Pad. Yochsch. K. Riebknecht. – Potsdam, 1986. – 30, 1. – S. 43-56.

383. Kunstler, P. The role of Acer negundo L. in the structure of floodplain forests in the middle course of the Vistula river / P. Kunstler // Proceedings of the 5-th International Conference on the Ecology of the Invasive Alien Plants. La Maddalena. – Sardinia. – Italy, 1999. – P.798-815.

384. Levy, Y.Y. The transition to flowering / Y.Y. Levy, C. Dean // Pl. Cell., 1998. – V.10. – P.1973-1985.

385. Linne, C. Species plantarum / C. Linne // 2 ed. Holmiae, 1763. – P.1019-1022.

386. Lupke, B.V. Die Esche-Wertvolle Baumartim Buchenmischwald / B.V. Lupke // Allg. Forstz., 1989. – T. 44. – (38-39). – S. 1040-1042.

387. Maillette, L. Structural dynamics af silver birch. 1. The fates of buds / L. Maillette // Schobl of Plant Biologi U.C.N.W. Bangor. Gwyhead. – V.K.L.L. -572 UW. - Journof applied ecologi, 1982. – 19(1). – P.203-218, 219-238.

388. Maroder, H.L., Prego I.A., Facciuto G.R., Maldonado S.B. Storage behaviour of *Salix alba* and *Salix matsudana* seed / H.L. Maroder, I.A. Prego, G.R. Facciuto, S.B. Maldonado // Ann. Bot. – 2000. – Vol. 86. – № 5. – P.1017-1021.

389. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree species of the temperate forest / J. Millet, A. Bouchard, C. Edelin // Can. J. Bot. – 1998. – Vol. 76. – P. 2100-2118.

390. Morton, F. Die Stumpfolattige Weide. Pioner und Flugkünstler des Hochgebirges [Text] / F. Morton. – Natur und Volk, 1957. – Bd.87. – H.3. – S. 94-98.

391. Ngantcha, A.C. DNA fingerprinting and genetic relationships among willow (salix spp.) / A.C. Ngantcha // Cjpyright Alain Claude Ngantcha, March, 2010. – Allrights reserved. – P.87.

392. Neumann, M. Eintluss von Standortsfaktoren auf der Kronen-zustand / M. Neumann // Air Pollut. And Forest Deceine: Proc. 14 th. Int. Meet. Spec. Air Pollut. Eff. Forest. Ecocyst. Int. Union Forest Res. Organ. Project Group, 1988. – Vol. 1. – Birmensdorf, 1989. – S. 209-214.

393. Nilson, N.N. *Salix* frones physiologi / N.N. Nilson // Bot. Notiser. –1928. – № 1. – P. 210-218.

394. Ohashi, H. *Salicaceae* of Japan / H. Ohashi // Sci.Rep. Tohoku Imp. Univ., 2001. – Ser.4. – Biol. 40. – P.269-396.

395. Oldeman, R.A.A. L'architecture de la foretguyanaise / R.A.A. Oldeman // Mem. O.R.S.T.O.M., 1974. – № 73. – P. 1-204.

396. Ortmann, Ch. Kurzer Beitrag zur Frage arteigener Wurzel-typen bei *Salix*-arch / Ch. Ortmann // Fortwessen. – 1958. – Bd.7. – H.10/11. – S.888-910.

397. Poetig, R. S. Phase change and the regulation of development timing in plants / R. S. Poetig // Science. – 2003. – Vol. 301. – P. 923–930.

398. Prevost, M. F. Architecture del quelques Apocynacees ligneuses / M. F. Prevost // Mem. Soc. Bot. Fr. –1967. – Vol.4. – P. 24-36.

399. Prévost M. F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants / M. F. Prevost // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. – P. 223-321.

400. Przyborowski, J.A. Phylogenetic relationships between four *Salix* L. species based on DArT markers / J.A. Przyborowski, P. Sulima, A. Kuszewska et al. // Int. J. Mol. Sci., 2013. – V. 14. – P.24113-24125.

401. Remphey, W.R. Growh architecture of narixlaricina saplings: Production and disposition of folisge and theiz simulation / W.R. Remphey, G.R. Powell // Can. J. Bot., 1988. – 66, (11). – S.2234-2246.

402. Roloff, A. Morphologie der Kronenentwicklung von Fagus Sylvatica L. (Rotbuche) unter besonderer Berucksichtigung Moglicher weisen euartiger veranderungen. Ber. Forschyungzentrum Wald okosysteme / A. Roloff // Wald Sterben Univ. Gottingen, 1986. –18 (1). – S. 177.

403. Roloff A. Entwicklung und Flexibilitat der Baumkrone und ihre Bedeutungals Vitalitatsweiser 1 / A. Roloff // Schweiz., L. Forstwes, 140 (1989-a). – 9. – S. 775-789.

404. Roloff, A. Entwicklung und Flexibilitat der Baumkrone und ihre Bedeutungals Vitalitatsweiser 2 / A. Roloff // Schweiz., L.Forstwes, 140 (1989-b). – 11. – S. 943-963.

405. Runkel, M. Schadstufenbei der BucheimInfrarot / M. Runkel, A. Roloff // Farbluftbild. Allg. Forstz. 40, (1985). – S. 789-792.

406. Skvortsov, A. K. Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision / A. K. Skvortsov. – Joensuu: University of Joensuu, 1999. – 307 p.

407. Smirnova, O.V. Ontogenyof a tree / O.V. Smirnova, A.A. Chistyakova, L.B. Zaugolnova, O.I. Evstigneev, R.V. Popadiouk, A.M. Romanovskii // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84. – № 12. – С. 8-19.

408. Spath, H.L. Der Johannistrieb / H.L. Spath // Berlin, 1912. – 91 s.

409. Sugaya, S. Bearing of the cataphyllotaxy on theinterpretation of the nectary structures in the flowers of the *Salicaceae* / S. Sugaya // Sci. Rept. Tohoru Univ., 1960. – Ser. 4. – Vol. 26. – № 1. – P. 9-24.

410. Timm, R. Einige Bemerkungen uber Sommer triebe an Holzgewachsen und uder Periodizitat / R. Timm // Mitt. Der deutsch. Dendrol. Gesellsch., 1915. – (24). – S. 55-80.

411. Tomlinson, F.B. Branching and axis differentiation in tropical trees / F.B. Tomlinson // Tropical trees as living sistems. – Gambridge: Univ. Press., 1978. – F.187-207.

412. Trautvetter, E. R. Flora riparia Kolymensis / E. R. Trautvetter // Acta Horti Petropol. – 1878. – Vol.5. – №5. – S. 495-574.

413. Trautvetter, E. R. Flora terrae Tschuktschorum / E. R. Trautvetter // Acta Horti Petropol. – 1879. – Vol.6. – №1. – S. 1-40.

414. Troll, W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellungim Aufbau des Vegetationskorpers / W. Troll // Jena. – 1964. – Bd. 1. – 615 s.

415. Troll, W. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellungim Aufbau des Vegetationkörper. Bd. II. T. 1. / W. Troll. – Jena, 1969. – 630 s.

416. Velenovsky, M. Vergleichende Studien uber der *Salix*-Blute / M. Velenovsky // Beih, 1904. – Bot. Gentrbl. – Bd. 17. – S.123-128.

417. Warming, E. Om Jørdudloebene / E. Warming. - Kgl. Danske vid. selskab. Biol. Skr. Kjøbenhaven, 1918. – Ser. 8. II. – № 6. – S. 117-140.

418. Wimmer, F. Salices Europaeae / F. Wimmer. Vrayislaviae, 1866. – 114 s.

419. Young J.A., Young Ch.J. Seeds of woody plants in North America / J.A. Young , Ch.J. Young. – Portland, 1992. – 407 p.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

акросимподиальное нарастание: Симподиальное нарастание, которое происходит из верхней пазушной почки, поэтому скелетная ось формируется в результате перевершинивания (при отмирании верхушечной почки) и представлена составной осью (симподием), состоящей из нескольких многолетних частей побегов замещения, отходящих от верхних частей материнских (Жмылев и др., 2005).

акротония: (греч. akros – верхушка, tonos – сила) – Один из типов симметрии побега, который связан с увеличением вдоль продольной оси стебля снизу вверх длиной междоузлий, размеров почек или побегов ветвления; акротонное ветвление особенно характерно для деревьев (Ботаника..., 1988; Серебряков, 1962; Серебрякова, 1971 а).

аллювиальные виды: Это виды, которые нуждаются в хорошо аэрируемом субстрате и проточном увлажнении и поэтому селятся на наносах вдоль рек, ручьев или ложбин стока, они не выносят заболоченности (Скворцов, 1968).

аэроксильные мало- и многоствольные деревья: Деревья с несколькими стволами, которые образуются надземно в результате раннего пробуждения спящих почек материнского ствола выше уровня почвы и обычно не укореняются.

базитония: (греч. basis – основание, tonos – сила) Один из типов симметрии побега, который связан с уменьшением вдоль продольной оси стебля снизу вверх размеров почек, побегов ветвления и длины междоузлий; базитонное ветвление характерно для многих злаков и кустарников (Ботаника, 1988; Серебрякова, 1971 а).

геоксильные мало- и многоствольные деревья: Деревья с несколькими стволами, которые образуются подземно в результате раннего пробуждения спящих почек материнского ствола ниже уровня почвы и обычно укореняются.

дерево: Многолетнее древесное растение с отчетливо выраженной одной (или несколькими) главной скелетной осью – стволом, сохраняющимся до конца жизни, и кроной, образованной боковыми ветвями. Деревья всегда обладают более или менее развитым многолетним стволом, сохраняющимся в продолжение

всего онтогенеза растения, который может быть в различной степени одревесневающим, разветвленным или неветвящимся (Серебряков, 1962). По степени вегетативной подвижности и внешнему облику выделяют: одноствольное дерево, порослеобразующее дерево, малоствольное дерево, многоствольное дерево, куртинообразующее дерево (Чистякова, 1988).

дерево одноствольное: Вегетативно-неподвижное дерево с единственным стволом, существующим в течение всей жизни.

дерево порослеобразующее: Вегетативно-неподвижное дерево, у которого в базальной части ствола из спящих почек развиваются порослевые побеги, значительно уступающие по своим размерам лидерной оси и не имеющие собственных придаточных корней.

дерево малоствольное: Вегетативно-малоподвижное дерево с двумя или тремя не укореняющимися стволами, которые образуются в результате раннего пробуждения спящих почек основания ствола.

дерево многоствольное: Вегетативно-малоподвижное дерево, имеющее более трех стволов, которые образуются в результате раннего пробуждения спящих почек в основании ствола (Чистякова, 1978).

Малоствольные и многоствольные деревья по происхождению могут быть аэроксильные (дополнительные стволы возникают из надземных спящих почек основания материнского ствола) и геоксильные (дополнительные стволы возникают из подземных спящих почек основания материнского ствола) (Недосеко, 1993).

дерево куртинообразующее: Вегетативно-подвижное многоствольное дерево с диффузно разнесенными по площади стволами, которые развиваются из почек ксилоризома (Чистякова, 1978).

деревце (древовидная форма): Жизненная форма кустарника, которая характеризуется наличием выраженного стволика и кроны, косовосходящим или ортотропным направлением ветвей (Истомина, Богомолова, 1991). Продолжительность жизни ствола деревца такая, как у скелетной оси кустарника (до 20 лет).

индивид простой: Особь, у которой морфологическая целостность преобладает над автономностью ее частей и отсутствует ясно выраженная морфологическая дезинтеграция (Левин, 1961). Например, вегетативно-неподвижное одноствольное дерево.

индивид сложный: Особь, у которой автономность ее частей преобладает над морфологической целостностью и явно выражена морфологическая дезинтеграция (Левин, 1961). Например, куртинообразующее дерево.

катафилл: Видоизмененный лист низовой формации с редуцированной пластинкой; обычно выполняет функцию специализированной почечной чешуи (Жмылев и др., 2005).

ксилоризом: (xylorrhizoma, от греч. xylo – древесина и корневище) Специализированные побеги, возникающие из спящих почек на подземных скелетных частях растения (Дервиз-Соколова, 1966); многолетнее, одревесневающее гипогеогенное корневище с междоузлиями удлиненными и диагеотропное на большем своем протяжении; иногда ксилоризомами называют также и погребенные, полегающие ветви кустарников и кустарничков (Жмылев и др., 2005).

кустарник: Многолетнее древесное растение, у которого главный ствол выделяется только в начале жизни, а потом он прекращает свой рост и не выделяется среди одинаковых скелетных осей (стволиков), которые образуются в течение онтогенеза в результате кущения. Надо отметить, что разделение крупного кустарника и многоствольного дерева условно. Так, по данным М.П. Ревякиной (1987), куст караганы достигает своего максимального развития в средневозрастном генеративном состоянии, при этом длительность жизни осей 60-70 лет. В литературе не отмечено такой большой длительности жизни скелетных осей у кустарников. Этот признак сближает карагану с деревом. Кроме того, последовательной смены нескольких порядков скелетных осей, характерной для кустарников (Серебряков, 1962), у данной жизненной формы караганы не происходит. Обычно куст содержит оси 1-3 порядка одновременно. У типичных кустарников: орешника, розы колючей, бересклета – самый интенсивный рост

происходит в первые 10 лет жизни оси (Серебряков и др., 1954; Иорданская, Серебряков, 1954; Родман, 1957). В последующие годы прирост резко сокращается, а ось быстро отмирает. У караганы же кульминация роста материнской оси наступает в 20-30 лет, затем прирост сокращается, но материнская ось продолжает жить вместе с осями возобновления, не выделяясь среди них размерами. Таким образом, биоморфа аэроксильный кустарник у караганы сочетает признаки, которые характеризуют кустарники – многоосность и деревья – большую длительность жизни осей и их постепенное нарастание в третьем десятилетии жизни (Ревякина, 1987).

кустарник аэроксильный: Кустарник, у которого стволики (скелетные оси) образуются в результате надземного кущения. По степени вегетативной подвижности они делятся на вегетативно-неподвижные (основные скелетные оси располагаются плотно, не образуя на своей поверхности придаточные корни) и вегетативно-подвижные (представляют собой систему парциальных кустов, которые имеют корнеотпрысковое происхождение; при этом парциальные кусты могут состоять как из одиночных стволиков (деревца), так и кустарников) (Истомина, Богомолова, 1991).

кустарник геоксильный: Кустарник, у которого стволики образуются в результате подземного или приземного кущения. У геоксильных кустарников выражено укоренение стволиков с помощью придаточных корней и наличие специализированных корневищ, с помощью которых происходит вегетативное разрастание. Геоксильные кустарники делят на эпигеогенно-геоксильные и гипогеогенно-геоксильные (Истомина, Богомолова, 1991).

кустарник эпигеогенно-геоксильный: Кустарник, у которого нижние участки надземно расположенных основных скелетных осей, затем втягиваются с помощью придаточных корней в подстилку, при этом образуется компактный куст. Постепенное втягивание и укоренение скелетных ветвей (возникновение эпигеогенных корневищ) с дальнейшим образованием на них новых стволиков приводит к формированию рыхлых геоксильных длиннокорневищных кустарников (Истомина, Богомолова, 1991).

кустарник гипогеогенно-геоксильный: Кустарник, основные скелетные оси которого образуются подземно из спящих почек в нижней части кустарника (компактная форма) или из верхних почек ксилоризомов, которые развиваются подземно из спящих почек в основании стволиков, – «рыхлый» длиннокорневищный кустарник (Истомина, Богомолова, 1991).

кущение: Интенсивное ветвление побега в области его нижних (приземных или подземных) укороченных междоузлий с образованием вокруг него компактной группы из нескольких боковых побегов (Жмылев и др., 2005).

мезотония: (греч.mesos – средний, tonos – сила) Один из типов симметрии побега, который связан с уменьшением размеров почек, побегов ветвления и длины междоузлий так, что более крупные из них находятся в середине стебля (Ботаника, 1988; Серебрякова, 1971 а).

метамер: Участок побега, который включает узел с листом, пазушной почкой и нижележащее междоузлие.

модель архитектурная: Видимое выражение генетической программы развития растения, которое проявляется во взаимном местоположении модулей (побегов) в границах общей «конструкции» взрослой особи растения (Жмылев и др., 2005).

модуль: Повторяющиеся элементы структуры растений разного уровня; термин Prevost, 1967 (Жмылев и др., 2005).

модуль архитектурный: Повторяющийся элемент архитектурной модели.

морфогенез: (morphogenesis, от греч. morphe – вид, форма, genesis – происхождение, возникновение) Процесс формообразования (заложение, рост и развитие) у растительных структур различного уровня; органов (органогенез), тканей (гистогенез) и клеток (цитогенез) (Жмылев и др., 2005).

нарастание: Увеличение размеров растения или его части; различают моноподиальное и симподиальное нарастание.

нарастание моноподиальное: Рост растения, в течение которого скелетная ось формируется в результате неопределенно продолжительной деятельности

одной и той же апикальной меристемы и представляет собой вегетативный побег, состоящий из нескольких приростов (моноподий) (Жмылев и др., 2005).

нарастание симподиальное: Рост растения, в течение которого основная скелетная ось составная (симподий) образуется в следствие перевершинивания и состоит из многолетних частей нескольких побегов замещения (Жмылев и др., 2005).

неаллювиальные виды: Виды ив, которые могут селиться на разнообразных субстратах: песчаном, глинистом, торфянистом и пр. Эти виды менее требовательны к аэрации субстрата и часто произрастают в местах с застойным увлажнением и заболачиванием или на умеренно увлажненных обычных луговых или лесных почвах (Скворцов, 1968).

онтогенез: (ontogenesis; от греч. on – существо, genesis – происхождение, возникновение) Генетически обусловленная последовательность этапов развития особи от ее зарождения в результате полового (полный онтогенез) или вегетативного размножения (сокращенный онтогенез) до ее естественного отмирания или преждевременной смерти (сокращенный онтогенез) (Жмылев и др., 2005).

онтоморфогенез: (ontomorphogenesis; от греч. on – существо, morphe – вид, genesis – происхождение, возникновение) Генетически обусловленная последовательность этапов развития жизненной формы особи в ходе онтогенеза (от прорастания до ее естественного отмирания или преждевременной смерти).

ось скелетная: Мощный боковой стебель, возникший в результате кущения из приземных или подземных спящих почек материнского побега (Жмылев и др., 2005).

период онтогенеза: Промежуток времени индивидуального развития особи, охватывающий определенный, законченный этап возрастных морфологических, анатомических, физиологических и др. изменений. В ходе онтогенеза выделяют латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный периоды.

период эмбриональный: (periodus embryonalis, от греч. embryon – зародыш; англ.: embryonal (period) stage) Период развития зародыша от момента

его возникновения до отделения от материнской особи; иногда в эмбриональный период включают и латентный период (Жмылев и др., 2005).

период онтогенеза латентный: Период жизни, в течение которого растение находится в состоянии первичного покоя внутри семени, плода или иного зачатка (Работнов, 1945).

период онтогенеза прегенеративный: Период жизни растения от прорастания диаспоры до первого цветения или формирования луковичек и клубеньков вместо цветов (псевдовивипария) (Жмылев и др., 2005). В ходе прегенеративного периода выделяют возрастные состояния: проросток, ювенильное растение, имматурное растение, виргинильное растение (Ценопопуляции..., 1976).

период онтогенеза генеративный: Период жизни растения от первого до последнего формирования генеративных органов или их видоизменений, например, при псевдовивипарии (Жмылев и др., 2005). В этом периоде у древесных растений выделяют 3 возрастных состояния: молодое генеративное, среднегенеративное, старое генеративное.

период онтогенеза сенильный: Период жизни растения от последнего цветения (или образования диаспор при псевдовивипарии) до полного отмирания (Жмылев и др., 2005).

побег (лат. cormus): Основной вегетативный орган высших растений, который состоит из стебля (оси) и расположенных на нем листьев и почек (зачатков новых побегов, возникающих в определенном порядке на оси). Почки обеспечивают нарастание и ветвление побега, т.е. образование системы побегов.

побег вегетативно-генеративный: (cormus mixtus – побег смешанный) – Стебель которого несет только катафиллы или катафиллы и листья, цветок или цветки, собранные в простое соцветие (Жмылев и др., 2005).

побег генеративный: (cormus generativus) – Побег ветвления с редуцированными листьями (брактеями или чешуями) или безлистный, несущий один или несколько цветков, собранных в простое соцветие (Жмылев и др., 2005).

побег генеративный одноэтапно-опадающий (у ив): Мужские генеративные побеги отмирают сразу после цветения, женские чуть позднее - после созревания и рассеивания семян. Генеративные побеги опадают обычно вместе со своей короткой нижней частью и катафиллами, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега.

побег генеративный двуэтапно-опадающий (у ив): После цветения мужских и плодоношения женских отчленяется в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – остальная олиственная часть генеративного побега.

побег годичный: Побег, развивающийся из почки возобновления в течение одного вегетационного периода (Серебряков, 1952).

побег «Иванов»: Второй за вегетационный период прирост побега древесного растения, который образуется из почки возобновления главной оси за один квант видимого роста.

побег пролептический вегетативный: Вегетативный побег ветвления, развивающийся из боковой вегетативной пазушной почки, которая некоторое время находилась в состоянии покоя.

побег пролептический генеративный: Генеративный побег ветвления, развивающийся из боковой генеративной пазушной почки, которая некоторое время находилась в покоющемся состоянии.

побег силлептический: Побег ветвления, развивающийся из боковой пазушной почки, которая не находилась в периоде покоя при одновременном продолжающемся росте материнского побега.

побег силлептический вегетативный: Вегетативный побег ветвления, развивающийся из боковой вегетативной пазушной почки без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом материнского побега.

побег силлептический генеративный: Генеративный побег, развивающийся из боковой генеративной или вегетативно-генеративной пазушной почки без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом материнского побега.

побег многолетний: Побег, живущий несколько лет.

побеги формирования: Мощные побеги, образующиеся из спящих почек дерева или кустарника вслед за старением или уничтожением материнской оси. На первых этапах онтогенеза, когда наблюдается усиленный рост, или при отмирании побегов и их систем побеги формирования могут образовываться и из обычных почек регулярного возобновления (не спящих почек). Основная их функция — омоложение побеговой системы в той или иной части кроны и завоевание нового пространства. У кустарников и кустарничков они служат той основой, на базе которой развиваются их стволики — основные скелетные оси (Мазуренко, Хохряков, 1977).

побег элементарный: Побег, который образуется за один квант видимого роста (Грудзинская, 1960).

поливариантность развития: Осуществление вариантов общей программы онтоморфогенетического развития в разных экологических условиях среды, отражающих биоморфологическую изменчивость (Заугольнова и др, 1988; Жукова, 2001; Жмылев и др., 2005).

С позиций концепции поливариантности развития особей (Заугольнова и др., 1988) онтоморфогенез – это не последовательно определяемые этапы, а сложно организованные взаимопереходящие ряды.

Поливариантность онтогенеза – широко распространенный адаптационный механизм популяционного уровня, определяющий гетерогенность, а следовательно, и устойчивость популяции растений в экосистеме (Жукова, 2001).

Поливариантность развития заключается в способности особи проявлять в любом возрастном состоянии широкий диапазон изменчивости структурной организации, жизненности, способов размножения и темпов развития в пределах генетической программы онтогенеза, свойственной данному виду (Глотов, Жукова, 1995). Современная классификация поливариантности включает два надтипа: 1 – структурный и 2 – динамический (Жукова, 2001). Первый включает три типа: размерную, морфологическую поливариантность и поливариантность развития. Ко второму относят ритмологическая и поливариантность темпов развития (Жукова, Комаров, 1990; Жукова, 1995).

система побеговая: Обозначает единицы структуры разного уровня; от системы побега до системы побегов индивида сложного, отдельные части которой (например, кусты парциальные) связаны между собой (Жмылев и др., 2005).

ствол: Основной многолетний стебель дерева (основная скелетная или лидерная ось), видоизмененный в результате вторичного утолщения; развивается из почечки зародыша и нарастает моноподиально или симподиально прямо вверх в течение нескольких десятков лет и сохраняется в течение всей жизни дерева (Жмылев и др., 2005).

стволик: Основная скелетная ось кустарника, кустарничка, полукустарника, полукустарничка.

стланик: Жизненная форма кустарника, которая характеризуется наличием плагиотропно нарастающих побегов, при этом период ортотропного роста побегов непродолжительный (1-2 года); а вновь сформировавшиеся стволики полегают и укореняются с помощью придаточных корней (Истомина, Богомолова, 1991).

схема побегорасположения: Взаимное расположение на плоскости побегов разного возраста с указанием длины и границ годичных приростов, угла отхождения, наличия силлептических побегов.

торчок: Жизненная форма деревьев; молодые особи деревьев, не имеющие достаточных световых условий для развития, переходят на сублетальный уровень (по терминологии Т.А. Работнова, 1975, это квазисенильные особи); при этом они имеют хорошо сформированную корневую системоу и запас спящих почек в нижней части растения.

торчок одноствольный: Угнетенные, длительно живущие особи деревьев с единственным стволиком и зонтиковидной кроной; жизненная форма вегетативно-неподвижная (Смирнова и др., 1984).

торчок многоствольный: Жизненная форма вегетативно-малоподвижного дерева, которая образуется в результате роста спящих почек (приземных и подземных) одноствольных торчков; вначале вновь формирующиеся системы побегов дополняют «лидерную» ось, а затем сменяют ее, при этом часть

дополнительных скелетных осей может укорениться самостоятельно (Смирнова и др., 1984).

факультативный стланик: Жизненная форма вегетативно-подвижного дерева, представленная диффузно-расположенными скелетными осями угнетенного, длительно живущего подроста, не вступающего в пору плодоношения (Чистякова, 1988).

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.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 3.1. - Биолого-морфологические особенности побегов изученных видов ив

Признаки / Виды	Цвет побегов	Толщина побегов и опушение	Угол отхождения побега	Наличие валиков и рубцов на древесине
S. acutifolia	красно-бурые или ярко-красные, покрыты сизым, легко стирающимся налетом	тонкие, голые	45-50˚	
S. alba	оливково-зеленые, буроватые или красноватые	тонкие, голые, молодые на концах опушенные	30-50˚	
S. aurita	красно-бурые или зеленовато-бурые	средней толщины, опушенные	35-45˚	развитые рубцы
S. caprea	желто или серо-зеленые	толстые, голые	45-50˚	
S.cinerea	пепельно-серые	толстые, серо-войлочные	35-45˚	продольные густые рубчики до 1,5 см
S. gmelinii	серо-бурые или оливковые	толстые, густо-войлочные	45-60˚	короткие рубцы
S. euxina	серовато-желтые	тонкие, гладкие	60-90˚	
S. lapponum	темно-красные	тонкие, густо беловойлочные	30-40˚	
S. myrsinifolia	разных оттенков от красноватых до зеленых	средней толщины, коротко-опушенные или голые	45-60˚	короткие рассеянные рубцы
S. myrtilloides	оранжево-красные или буровато-фиолетовые	тонкие, голые или слабоопушенные	30-45˚	
S. pentandra	желтоватые, бурые, коричневые и до темно-красных оттенков, блестящие, будто лакированные	тонкие, голые	45-50˚	
S. rosmarinifolia	светло-бурые	тонкие, темно-шерстисто-волосистые	15-25˚	
S. starkeana	красноватые	тонкие, почти голые	45-70˚	короткие рассеянные рубцы
S. triandra	желтого или красно-бурого цвета	тонкие, голые	40-45˚	
S. viminalis	желто или серо-зеленые	тонкие, голые	35-40˚	
S. vinogradovii	светло-желтые, буроватые или цвета слоновой кости, иногда с красноватыми пятнами	тонкие, голые	45-50˚	

Таблица 3.2. - Биолого-морфологические особенности листьев изученных видов ив

Признаки / Виды	Прилистники	Форма листовой пластинки	Индекс листовой пластинки	Цвет листовой пластинки, опушение	Край листа
S. acutifolia	ланцетные, железисто-зубчатые, приросшие к черешку	узколанцетные	8:1	сверху темно-зеленые, блестящие, снизу сизые	неравномерно железисто-пильчатый
S. alba	узколанцетные,серебристо-пушистые, рано опадающие	ланцетные, линейно-ланцетные	5:1	сверху темно-зеленые, почти голые, снизу густо опушены прижатыми шелковистыми волосками	мелко-железисто-пильчатый
S. aurita	крупные, почковидные, напоминающие уши сохраняющиеся до осени	обратнояйцевидные, ромбические	2-2,5:1	сверху тускло-зеленые, опушенные или почти голые, матовые, морщинистые от вдавленных жилок, снизу серые, курчаво волосистые	волнисто-выемчатый
S. caprea	почковидные или косо-яйцевидные, рано опадающие	эллиптические до округлых и ланцетных	2,5-3:1	сверху темно-зеленые, морщинистые от вдавленных жилок, голые, снизу серовато-белые от густого войлока	волнисто-выемчатый или цельный
S.cinerea	почковидные, железисто-зубчатые, войлочные, остающиеся	обратнояйцевидные до ланцетных	2,5-3:1	сверху грязно-зеленые, немного морщинистые, почти голые, снизу серо-зеленые курчаво волосистые	цельнокрайний
S. gmelinii	крупные, серповидные, железисто-зубчатые, остающиеся	широколанцетные или длинно-эллиптические	5:1	темно-зеленые, снизу серовато- или беловато-войлочные	мелковыемчато-зубчатый
S. euxina	яйцевидные	широколанцетовидные или узко-ланцетные	5:1	сверху темно-зеленые, блестящие, снизу светло-зеленые, матовые	железисто-пильчатый
S. lapponum	отсутствуют	широколанцетовидные до узколанцетных	2:1	сверху спутано-волосистые или почти голые, тускло-зеленые, слегка морщинистые, снизу беловойлочные	реснитчатый
S. myrsinifolia	хорошо развитые,	эллиптические до	2:1	сверху слегка блестящие, зеленые,	железисто-

	почковидные, железисто-зубчатые, долгосохраняющиеся	ланцетных		снизу бледно-зеленые или сизые, бело-точечные, но почти всегда с зеленой верхушкой, при сушке чернеющие	зубчатый или цельнокрайний
S. myrtilloides	отсутствуют	яйцевидные до продолговато-эллептических	2:1	сверху зеленые, снизу сизые, голые	Цельнокрайний, реже зубчатый
S. pentandra	продолговато-яйцевидные, железисто-зубчатые, рано опадающие	широколанцетные или яйцевидно-продолговатые	2,5-3:1	сверху блестящие, темно-зеленые, плотные, глянцевые; снизу бледно зеленые	густо железисто-пильчатый
S. rosmarinifolia	узколанцетные,	линейно-ланцетные	5-10:1	сверху темно-зеленые, шелковисто-опушенные; снизу сероватые, с белыми шелковистыми, прижатыми волосками	цельнокрайний
S. starkeana	мелкие, листовидные, быстроопадающие	узкоэллептические или широколанцетовидные	2:1	сверху темно-зеленые, снизу сизо-зеленые с хорошо заметной сетью жилок, голые	цельнокрайние или мелко-неравнозубчатые
S. triandra	ланцевидно-ланцетные, железисто-зубчатые, долго неопадающие	продолговатые или длинно-эллиптические	4:1	сверху темно-зеленые, слегка блестящие; снизу беловатые, голые	мелко-железисто-пильчатый
S. viminalis	очень мелкие, линейные, железисто-зубчатые, скоро опадающие	линейно-ланцетные	6-15:1	сверху темно-зеленые, слабо морщинистые опушенные, снизу серебристо-блестящие от прижатых волосков	завернутые края, цельнокрайние, волнистые
S. vinogradovii		ланцетные или обратно-ланцетные	5:1	сверху темно-зеленые, снизу голубоватые	цельнокрайние или неравно-зубчатые в верхней части листа

Таблица 3.3. - Биолого-морфологические особенности почек изученных видов ив

Признаки / Виды	Длина генеративных почек (мм)	Ширина генеративных почек (мм)	Форма почек	Цвет, опушение почек
S. acutifolia	10-19	4-6	генеративные почки ланцетные, постепенно заостренные, крупные; вегетативные почки значительно мельче	буроватые или красноватые, вначале мохнатые, позже голые, вытянутые в острый, голый, нередко согнутый в сторону носик
S. alba	5-8	1,5-3	генеративные и вегетативные почки почти не отличаются размерами: ланцетно-продолговатой формы, прижатые к побегу	буроватые, красновато-желтые, шелковистые
S. aurita	4-7	2-3	генеративные почки широко-треугольные, туповатые; вегетативные почки в 2 раза мельче	красно-бурые или оранжево-красные, голые или слабоопушенные
S. caprea	7-15	3-6	генеративные почки яйцевидные не сплюснутые, отстоящие от побега, в 2 раза крупнее вегетативных	красноватые или каштановые, голые
S.cinerea	6-11	2-3,5	генеративные почки яйцевидные крупные, вегетативные значительно мельче	коричневато- или рыжевато-бурые с заостренной и немного отогнутой назад верхушкой, покрыты густым, темным, бархатистым войлоком
S. gmelinii	9-15	3-5	генеративные почки широколанцетовидные, крупные, вегетативные в 2-3 раза мельче	красноватые или рыжеватые, опушенные или реже голые, большей частью прижатые к побегу
S. euxina	4-10	1,5-3	Генеративные и вегетативные почки почти не отличаются размерами: ланцетовидные или конические	желтовато-бурые или темно-бурые, к весне черноватые с желтоватым пояском у основания, голые или слабо опушенные, с заостренной верхушкой
S. lapponum	7-15	3-5	генеративные почки очень крупные, яйцевидные или ланцетные с вытянутым носиков, прижатым к верхушке; вегетативные намного мельче	беловойлочные
S. myrsinifolia	5-10	2-3	генеративные почки яйцевидные или	серо-войлочные, красноватых оттенков

			ланцетные с тупой верхушкой; вегетативные почки значительно мельче	
S. myrtilloides	3-5	1,3-1,5	генеративные почки яйцевидно-ланцетные или яйцевидные на верхушке туповатые, вегетативные почки немного мельче	оранжево-красные или буровато-фиолетовые, голые или с едва заметным опушением
S. pentandra	7-9	2-3	генеративные почки треугольно-ланцетовидные почти не отличаются от вегетативных	желтоватые или красноватые, но не черные, наверху изогнутые, почти четырехгранные, голые и блестящие, близ основания с узким красноватым или темноватым пояском, отстоящие от побега под прямым углом
S. rosmarinifolia	3-6	2,3-2,7	генеративные почки яйцевидные, вегетативные в 2 раза мельче	красно-бурые или желтовато-бурые, редко опушенные, отстоящие от побега под острым углом
S. starkeana	3-6	1,5-2,5	генеративные треугольно-ланцетные, вегетативные в 2 раза мельче	красноватые, голые, прижатые к побегу
S. triandra	4-9	1,5-2,5	генеративные и вегетативные почки почти не отличимы по размерам: ланцетные или продолговатые прижатые к побегу, с прямой и туповатой верхушкой	голые и лоснящиеся
S. viminalis	7-9	2-3	генеративные почки яйцевидно-продолговатые, вегетативные почки в 2 раза мельче и тоже прижаты к побегу	желтые или красно-бурые, серо-волосистые
S. vinogradovii	4-7	1,8-2,5	генеративные почки овальные или яйцевидные, в 2 раза крупнее вегетативных	красноватого оттенка с желтоватым пояском близ основания

Таблица 3.4. - Биолого-морфологические особеннности генеративных побегов изученных видов ив

Признаки / Виды	Форма соцветия	Длина генерат. побега (мм)	Длина ножн. части (мм)	Олиственность нижней части	Прицветные чешуи (цвет, опушение)
S. acutifolia	цилиндрические или овальные, плотные, почти сидячие, пушистые	25-40	1-2	2 мелких густоопушенных чешуевидных листочка	неопадающие, без железок, широко-яйцевидные, сильно волосистые, с вытянутой, черноватой верхушкой
S. alba	цилиндрические, редко цветковые	30-50	10-15	4-5 листочков в основании	желтоватые или немного красноватые, в основании и по спинке курчаво волосистые
S. aurita	продоговато-яйцевидные или округлые	10-20	3-4	с 4-7 небольшими листочками в основании	язычковидные, туповатые, одноцветные или реже с буроватой верхушкой
S. caprea	плотные, густо-опушенные: мужские продолговато-яйцевидные, женские цилиндрические	до 40	1-2	2 чешуевидных опушенных листочка в основании	обратно-ланцетные, в основании рыжие, на верхушке черные, волосистые
S.cinerea	густо-цветковые, женские удлиненно-яйцевидные, мужские коротко яйцевидные,	15-30	3-4	с 3-4 листочками в основании	продолговато-яйцевидные, на верхушке черноватые
S. gmelinii	многоцветковые, женские толстые, цилиндрические мужские овальные	30-60	1-2	2-3 мелких чешуевидных густоопушенных листочка	яйцевидные или обратнояйцевидные, в основании светлее, на верхушке темно-бурые или черноватые, острые, густо-волосистые
S. euxina	цилиндрические, не густо цветковые	30-50	10-15	4-5 листочков	желтоватые, одноцветные, по спинке редковолосистые, рано опадающие
S. lapponum	толстые, сидячие, густоцветковые, овальные или цилиндрические, опушенные	20-30	1-2	в основании с 1-2 чешуевидными, густоопушенными листочками	обратнояйцевидные, бурые, наверху почти черные, густо-волосистые

S. myrsinifolia	округло-цилиндрические, рыхлые	15-35	5-10	с 2-4 листочками в основании	продолговато-обратнояйцевидные, волосистые, с темно-бурой верхушкой, в основаниижелтовато-зеленые
S. myrtilloides	редкоцветковые удлиненно-яйцевидные	18-30	15-25	3-5 крупных листочков	бледные неопадающие
S. pentandra	цилиндрические, плотные, густо-цветковые очень ароматные,	25-40	25-45	5-8 крупных листочков	желтоватые, на верхушке с железками, от основания до середины спинки с короткими волосками; женские опадающие
S. rosmarinifolia	маленькие округло-овальные или почти шаровидные	15-17	3-4	2-3 листочка в основании	обратно-яйцевидные, буро-пурпурные с темной верхушкой, волосистые
S. starkeana	овально-цилиндрические или продолговатые, редкоцветковые	20-40	10-15	с 3-5 листочками в основании	продолговатые или эллептические, одноцветные, бледно-желтые, остающиеся при плодах
S. triandra	цилиндрические, рыхлые	50-80	10-15	3-6 листочков в основании	продолговато-яйцевидные, одноцветные
S. viminalis	продолговатые или цилиндрические, густо-цветковые	30-50	2-3	2 мелких листочка	яйцевидные, бурые, на верхушке тупые и темноватые, рыхло опушенные
S. vinogradovii	тонко-цилиндрические, сидячие	20-30	3-4	с 2-3 небольшими листочками в основании	с тупой и буроватой верхушкой, с немногочисленными короткими волосками

Таблица 3.5. - Биолого-морфологические особенности цветков изученных видов ив

Признаки / Виды	Число тычинок	Опушение тычиночной нити	пестик			Число нектарников в цветках
			Форма завязи, опушение	Длина ножки, опушение	Число лопастей рыльца	
S. acutifolia	2	голые	узко-коническая, голая, сжатая с боков	короткая, голая	2	по 1 нектарнику в цветках
S. alba	2	опушена в нижней части	яйцевидно-конической формы, голая,	очень короткая, голая	4	в мужских цветках 2, в женских - 1
S. aurita	2	опушена до половины длины	яйцевидно-коническая, опушенная	длинная, голая	2	по 1 нектарнику в цветках
S. caprea	2	голые	яйцевидно-коническая, шелковисто-войлочная	длиннная, короткоопушенная	4	по 1 нектарнику в цветках
S.cinerea	2	опушена в нижней части	яйцевидно-коническая, прижато шелковисто-войлочная	средней длины, короткоопушенная	2	по 1 нектарнику в цветках
S. gmelinii	2	голые	кеглевидно-суженная, бело-волосистая	короткая, короткоопушенная	4	по 1 нектарнику в цветках
S. euxina	2	опушена в нижней части	яйцевидно-коническая, голая	средней длины, голая	4	2 в мужских, 1 - в женских
S. lapponum	2	голые	яйцевидно-коническая, беловойлочная	очень короткая, короткоопушенная	4	по 1 нектарнику в цветках
S. myrsinifolia	2	опушена в нижней части	конусовидная, голая или изредка опушенная	средней длины, короткоопушенная	2	по 1 нектарнику в цветках
S. myrtilloides	2	голые	яйцевидно-коническая, голая	длинная, голая	2	по 1 нектарнику в цветках
S. pentandra	5-10	опушена до половины	узко-коническая, голая	короткая, голая	2	1 в женских и 3 в мужских

		длины				
S. rosmarinifolia	2	голые	узко-конической формы, войлочная	длиннная короткоопушенная	2	по 1 нектарнику в цветках
S. starkeana	2	голые	яйцевидно-коническая, прижато-шелковисто-волосистая,	длиннная короткоопушенная	4	по 1 нектарнику в цветках
S. triandra	3	опушена до половины длины	яйцевидно-коническая, голая	средней длины. голая	4	у женских цветков 1, у мужских 2
S. viminalis	2	голые	узко-конической формы, густо-серебристая	очень короткая, короткоопушенная	2	по 1 нектарнику в цветках
S. vinogradovii	2 сросшиеся	голые	овально-яйцевидной формы, шелковисто-опушенная	короткая, голая	2	по 1 нектарнику в цветках

Таблица 4.1. - Биоморфологические показатели особей *S. alba* жизненной формы одноствольное дерево в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-3 мес.	0,08-0,22	-	0,1-0,3	1	8-22	-	5-10	0,05-0,08	4,0-3,5
j	1 2	1-4 2-6	0,24-0,45 0,15-0,3	- -	0,3-0,6 0,2-0,5	1	12-18,2 8,5-13,5	- -	10-15 8-12	0,08-0,35 0,05-0,25	5,0-4,7
im-1	1 2	3-6 5-8	0,45-2,0 0,3-1,4	0,1-0,3 0,1-0,2	0,8-3,5 0,6-2,8	2-3	18,0-42,5 10,5-37,2	0,25-0,8 0,15-0,6	15-50 10-35	0,3-0,9 0,15-0,7	6,18-6,0
im-2	1 2	5-8 7-12	1,2-4,0 0,85-3,0	0,2-0,6 0,15-0,4	3,5-5,5 2,3-4,2	3-4	30,5-68,9 20,8-44,8	0,6-1,5 0,45-0,9	30-65 25-50	0,9-1,4 0,7-1,1	6,33-6,18
v-1	1 2	8-12 10-15	3,6-12,5 2,1-10,0	0,5-0,8 0,2-0,6	4,5-13,0 3,2-9,5	4-5	52,4-82 41-63	1,8-4,5 1,1-3,5	60-100 50-90	1,2-3,0 0,9-2,7	6,75-6,5
v-2	1 2	10-15 15-20	10,6-15,5 8,1-10,3	0,8-1,75 0,6-1,2	13,0-21,0 9,5-18,5	5-6	63,8-115 47,3-82	4,1-6,5 3,5-4,7	80-150 65-110	3,0-4,2 2,0-3,0	7,0-6,75
g-1	1 2	15-35 20-40	12,0-18,5 9,5-15,5	1,7-3,5 1,2-1,8	21,0-57,0 17,0-42,0	6-7-8	35,8-57,5 20,3-42,5	5,5-8,5 3,8-6,6	150-220 95-170	2,7-5,0 1,7-4,0	8,37-7,0
g-2	1 2	30-60 35-60	15,5-25,5 12,0-19,0	3,0-4,5 1,8-2,7	55,0-105 40,0-90,0	7-8-9	28,5-33,5 15,5-27,8	7,1-12,5 5,0-8,0	220-330 165-270	4,5-8,0 3,5-6,0	8,5-8,37
g-3	1 2	55-95 45-70	21,5-30 17,5-24,5	3,5-6,5 2,0-3,7	115-150 86,5-130	8-9-10	15,3-25,2 9,0-17,5	10,5-14,0 7,0-10,8	250-370 200-300	5,5-8,3 4,2-6,5	8,37-7,0
s	1 2	90-100 65-70	12,5-14,5 8,5-10,5	3,0-3,5 2,5-3,0	150	6-7	10,3-17,1	3,5-5,5			7,35-7,0

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.2. - Биоморфологические показатели особей *S. euxina* жизненной формы одноствольное дерево в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-3 мес.	0,08-0,19	-	0,1-0,25	1	8-22	-	5-10	0,05-0,08	
j	1 2	1-4 2-6	0,2-0,35 0,15-0,3	- -	0,3-0,55 0,2-0,45	1	12-17,5 8,5-13,5	- -	8-15 5-12	0,08-0,35 0,05-0,25	3,66-3,55
im-1	1 2	3-6 5-8	0,35-1,7 0,3-1,4	0,1-0,3 0,1-0,2	0,8-3,5 0,6-2,8	2-3	16,0-32,5 10,5-27,5	0,35-1,5 0,25-1,2	10-50 8-30	0,3-0,9 0,15-0,7	4,0-3,85
im-2	1 2	5-8 7-12	1,2-3,0 0,85-2,3	0,2-0,8 0,15-0,5	3,5-5,5 2,3-4,2	3-4	25,5-48,9 17,8-34,8	1,0-2,5 0,65-1,9	20-60 15-50	0,9-1,4 0,7-1,1	4,45-4,0
v-1	1 2	8-12 10--15	3,0-,5,5 2,1-4,0	0,5-1,0 0,35-0,9	4,5-11,0 3,2-9,5	4-5	32,4-62 21-43	2,8-5,5 2,1-4,0	50-100 40-90	1,2-3,0 0,9-2,7	4,72-4,45
v-2	1 2	10-15 15-20	4,6-7,5 4,1-5,3	0,8-1,5 0,5-1,0	11,0-18,0 9,0-15,5	5-6	43,8-65 27,3-52	4,1-7,5 3,5-5,7	70-150 55-100	3,0-4,2 2,0-3,0	5,55-4,72
g-1	1 2	15-35 20-40	7,5-13,5 7,5-11,5	1,5-2,7 1,0-2,0	18,0-37,0 15,0-32,0	6-7-8	35,8-53,5 20,3-42,5	6,5-12,5 6,0-11,0	100-200 65-150	2,7-5,0 1,7-4,0	6,25-5,55
g-2	1 2	30-60 35-60	13,5-20,5 12,0-17,0	2,2-3,2 1,7-2,7	37,0-70 42,0-85	7-8-9	28,5-33,5 15,5-25,8	15,1-22,5 11,0-16,0	200-300 105-250	4,5-6,5 3,5-5,0	6,58-6,31
g-3	1 2	55-80 45-70	17,5-22,5 13,5-18,5	3,0-3,5 1,8-2,5	70-100 75-90	8-9-10	15,3-26,2 9,0-18,5	16,5-24,0 13,0-18,8	250-350 200-250	5,0-7,3 4,2-5,5	6,0-5,73
s	1 2	75-85	12,5-14,5	3,0-3,5	100	6-7	10,3-16,5	3,5-5,5			

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4. 3. - Биоморфологические показатели особой *S. triandra* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,05	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	3,8-3,4
j	1 2	1-2 1-4	0,07-0,25 0,07-0,15	---	0,2-0,3 0,15-0,25	1	10-15 7-10,5	---	5-8 3-7	0,05-0,15 0,03-0,08	4,0-3,5
im-1	1 2	2-4 3-5	0,3-0,5 0,2-0,4	0,15-0,25 0,05-0,1	0,3-0,7 0,25-0,45	2-3	9-12 7-9,5	0,04-0,1 0,03-0,08	8-10 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	4,88-4,33
im-2	1 2	3-5 3-7	0,5-0,9 0,45-0,6	0,2-0,35 0,15-0,2	0,7-1,5 0,4-1,2	3-4	17-30 14-17,8	0,1-0,35 0,08-0,25	10-15 7-11	0,2-0,5 0,15-0,35	4,88-4,66
v-1	1 2	5-8 6-8	0,7-1,25 0,5-0,9	0,25-0,37 0,2-0,3	1,5-2,4 1,2-2,0	4-5	25-53 17-38	0,35-0,8 0,25-0,6	15-25 10-15	0,5-1,3 0,35-1,0	5,25-4,8
v-2	1 2	6-9 6-10	1,15-2,2 0,7-1,5	0,3-0,45 0,2-0,35	2,4-3,0 1,6-2,7	5-6	37-67 25-42	0,6-1,0 0,5-0,75	25-35 15-25	1,2-2,0 0,8-1,5	5,41-5,25
g-1	1 2	8-15 10-18	2,0-3,65 1,5- 2,5	0,45-0,75 0,25-0,45	3,0-6,5 2,4-5,5	6-7	30-55 20-35	1,0-2,0 0,7-1,35	30-45 25-40	1,7-2,4 1,5-2,2	5,5-5,25
g-2	1 2	15-22 17-24	3,5-5,0 2,2-3,7	0,5-0,9 0,3-0,5	6,5-8,5 4,5-7,0	7-8	15-28 13- 19	2,0-3,05 1,35-2,1	40-55 20-40	2,2-2,5 1,8 -2,2	5,25-4,72
g-3	1 2	20-27 22-25	5,0-6,0 3,5-5,2	0,9-1,25 0,5-0,9	7,8-11,0 5,5-9,5	8-9	13,5-16 9,0-11,9	3,05-4,0 2,1-3,5	50-70 40-55	2,5-2,85 2,0-2,5	5,07-4,72
s	1 2	25-30 22-27	2,5-3,0 1,5-2,0	1,05 0,85	11,8 9,5	5-6-7	7-10 6,0-8,5			1,61-1,53	4,0

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.4. - Биоморфологические показатели особей *S. triandra* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,05	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	3,8-3,4
j	1 2	1-2 1-4	0,07-0,25 0,07-0,15	---	0,2-0,3 0,15-0,25	1	10-15 7-10,5	---	5-8 3-7	0,05-0,15 0,03-0,08	4,0-3,5
im-1	1 2	2-4 2-5	0,3-0,5 0,2-0,4	0,15-0,25 0,05-0,1	0,3-0,7 0,25-0,45	2-3	12-20 10-17,5	0,04-0,1 0,03-0,08	8-10 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	4,25-4,0
im-2	1 2	3-5 4-7	0,5-0,9 0,45-0,7	0,25-0,35 0,15-0,25	0,7-1,5 0,4-1,2	3-4	17-30 14-17,8	0,1-0,35 0,08-0,25	10-20 8-15	0,2-0,5 0,15-0,35	4,78-4,25
v-1	1 2	5-7 6-8	0,9-2,0 0,7-1,4	0,35-0,5 0,25-0,5	1,5-2,5 1,2-2,0	4-5	25-57 17-42	0,35-0,8 0,25-0,6	20-35 15-30	0,5-1,5 0,35-1,0	5,07-4,78
v-2	1 2	6-9 6-10	2,0-3,0 1,4-2,2	0,5-0,85 0,4-0,65	2,5-4,0 2,0-3,5	5-6	42-80 35-62	0,8-1,2 0,6-0,9	35-40 30-35	1,4-2,0 0,9-1,7	5,61-5,2
g-1	1 2	9-18 10-16	3,0-5,65 2,2-4,5	0,75-1,15 0,55-0,95	4,0-8,5 3,4-6,5	6-7	30-65 20-55	1,2-2,5 0,9-1,65	40-50 35-45	1,9-2,55 1,6-2,2	5,61-5,5
g-2	1 2	17-25 16-22	5,5-7,0 4,2-6,0	0,9-1,25 0,75-1,05	7,5-12,5 6,5-11,0	7-8	22-38 15- 29,5	2,5-3,55 1,5-2,6	50-65 40-50	2,5-2,75 2,2 -2,5	5,53-5,25
g-3	1 2	23-30 20-25	7,0-8,5 5,5-7,2	1,05-1,5 0,8-0,98	11,8-14,0 10,5-12,5	8-9	13,5-16 9,0-12,0	3,5-4,35 2,5-3,7	60-80 50-65	2,5-3,0 2,5-2,75	5,25-4,72
s	1 2	30-35 25-27	2,5-3,0 1,5-2,0	0,75	12,5-14,0	5-6-7	7-10				4,33

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженная;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.5. - Биоморфологические показатели особей *S. triandra* жизненной формы аэроксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,05	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	3,8-3,4
j	1 2	1-2 1-4	0,07-0,25 0,07-0,15	---	0,2-0,3 0,15-0,25	1	10-13 7-11	---	5-8 3-7	0,05-0,15 0,03-0,08	4,0-3,5
im-1	1 2	2-4 3-5	0,3-0,5 0,2-0,4	0,15-0,25 0,05-0,1	0,3-0,7 0,25-0,45	2-3	11-18 9-16	0,04-0,09 0,03-0,07	8-10 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	4,66-4,33
im-2	1 2	3-5 3-7	0,5-0,9 0,45-0,6	0,2-0,35 0,15-0,2	0,7-1,5 0,4-1,2	3-4	15-28 12-17,8	0,1-0,25 0,08-0,15	10-15 7-11	0,2-0,5 0,15-0,35	4,72-4,66
v-1	1 2	5-8 6-8	0,7-1,25 0,5-0,9	0,3-0,4 0,2-0,35	1,5-2,4 1,2-2,0	4-5	25-50 17-38	0,25-0,6 0,15-0,45	15-25 10-15	0,5-1,3 0,35-1,0	5,25-4,88
v-2	1 2	6-9 6-10	1,15-2,2 0,7-1,5	0,3-0,5 0,25-0,35	2,4-3,0 1,6-2,7	5-6	32-67 21-52	0,6-1,0 0,5-0,7	25-35 15-25	1,2-2,0 0,8-1,5	5,7-5,07
g-1	1 2	7-14 9-16	2,0-3,5 1,5-2,5	0,5-0,75 0,35-0,55	3,0-6,0 2,4-5,5	6-7	20-45 14-35	1,0-2,0 0,7-1,65	30-45 25-40	1,7-2,4 1,5-2,2	5,87-5,7
g-2	1 2	12-19 14-20	3,5-4,5 2,2-3,7	0,5-0,9 0,4-0,6	6,0-8,0 4,5-7,0	7-8	15-28 13- 19	2,0-3,0 1,55-2,15	40-50 20-40	2,2-2,5 1,8-2,2	5,7-5,2
g-3	1 2	18-23 18-23	4,3-5,0 3,5-4,2	0,9-1,25 0,5-0,9	7,8-9,5 5,5-9,5	8-9	11,5-15,5 9,0-10,5	2,8-3,7 1,9-3,1	50-60 40-55	2,5-2,65 2,0-2,5	5,7-4,66
s	1 2	22-25	2,5-3,0 1,5-2,0	1,05 0,85	11,8 9,5	5-6-7	7-10 6,0-8,5			1,61-1,53	4,0

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;
2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.6. - Биоморфологические показатели особей *S. vinogradovii* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,05	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	3,8-3,4
j	1 2	1-2 1-3	0,1-0,35 0,07-0,2	---	0,2-0,5 0,15-0,35	1	10,5-20 8,7-15,5	---	7-10 5-8	0,05-0,15 0,03-0,08	4,91
im-1	1 2	2-4 3-5	0,3-0,5 0,25-0,4	0,15-0,25 0,05-0,18	0,5-0,9 0,25-0,75	2-3	9-12 7-9,5	0,05-0,1 0,03-0,05	8-10 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	4,33-4,0
im-2	1 2	3-5 3-7	0,5-1,1 0,45-0,85	0,2-0,35 0,15-0,2	0,7-1,5 0,5-1,2	3-4	15-29 12-18,5	0,1-0,3 0,08-0,25	10-17 8-15	0,2-0,5 0,15-0,35	4,33-4,0
v-1	1 2	5-8 6-8	0,9-1,25 0,7 -0,95	0,25-0,4 0,2-0,3	1,5-2,4 1,2-2,0	4-5	25-55 17,8-38,5	0,3-0,6 0,25-0,45	15-25 10-15	0,5-1,0 0,35-0,8	4,0-3,5
v-2	1 2	6-9 6-10	1,2-2,3 0,8-1,8	0,3-0,45 0,2-0,35	2,4-3,0 1,6-2,7	5-6	32-65 25-42	0,5-0,8 0,4-0,65	25-40 15-25	1,2-1,7 0,8-1,5	4,0-3,5
g-1	1 2	8-15 10-18	2,3-3,65 1,8-3,1	0,5-0,7 0,35-0,55	3,0-5,5 2,4-5,0	6-7	22-47 28-35	0,8-1,0 0,6-0,9	30-45 25-40	1,7-2,1 1,5-2,0	4,16-3,88
g-2	1 2	15-22 17-24	3,5-5,5 2,8-4,5	0,7-1,1 0,5-0,8	4,5-6,5 4,0-7,0	7-8	15-22 12- 16	1,0-1,5 0,8-1,3	40-55 20-40	2,0-2,4 1,8-2,2	4,5-4,4
g-3	1 2	20-27 22-25	4,7-6,5 4,2-5,8	0,9-1,4 0,65-1,1	5,8-8,0 5,5-7,5	8-9	10,5-16 8,0-12,7	1,5-2,5 1,3-2,2	50-70 40-55	2,2-2,55 2,0-2,4	4,9-4,72
s	1 2										

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.7. - Биоморфологические показатели особей *S. vinogradovii* жизненной формы аэроксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состо-яние	Жизне н-ность	Пределы абсолютно го возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикреп-ления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвле-ния	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проник-новения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,05	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	3,8-3,4
j	1 2	1-2 1-3	0,1-0,35 0,07-0,25	---	0,3-0,5 0,25-0,35	1	13,5-20 10,7-17,5	---	7-10 5-8	0,1-0,15 0,03-0,08	4,91
im-1	1 2	2-4 3-5	0,3-0,8 0,25-0,55	0,15-0,25 0,05-0,18	0,5-0,9 0,3-0,75	2-3	19-32 12-19,5	0,15-0,25 0,1-0,2	8-12 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	5,66-5,5
im-2	1 2	3-6 3-7	0,8-1,5 0,5-1,1	0,2-0,35 0,15-0,27	0,7-1,7 0,5-1,5	3-4	25-51 17-38,5	0,25-0,5 0,2-0,35	10-17 8-15	0,2-0,5 0,15-0,4	5,75-5,66
v-1	1 2	5-8 6-8	1,2-1,75 0,98 -1,45	0,25-0,4 0,2-0,3	1,7-2,7 1,5-2,45	4-5	35-65 27,8-48,5	0,5-0,9 0,3-0,75	15-25 12-20	0,5-1,0 0,4-0,8	6,41-5,5
v-2	1 2	7-12 6-10	1,75-2,5 1,3-2,1	0,3-0,45 0,2-0,3	2,5-3,5 2,2-3,2	5-6	42-76 35-52	0,8-1,15 0,6-0,9	25-40 20-30	1,2-1,84 0,8-1,5	6,41-5,75
g-1	1 2	12-19 10-18	2,3-4,2 1,9-3,7	0,5-0,77 0,35-0,6	3,5-6,5 3,0-5,5	6-7	32-55 28-38	1,1-2,0 0,9-1,7	35-50 30-45	1,7-2,3 1,5-2,0	6,46-6,41
g-2	1 2	18-25 15-20	4,0-6,5 3,4-5,5	1,1-1,5 0,8-1,2	6,5-8,5 5,2-7,5	7-8-9	24-32 18-26	2,1-3,0 1,6-2,7	50-65 40-50	2,0-2,5 1,8-2,2	6,33-5,66
g-3	1 2	22-27 22-25	6,5-8,0 4,7-6,5	1,4-2,2 0,9-1,5	8,0-11,0 6,5-9,0	9-10-11	10,5-16 8,0-12,7	3,0-4,3 2,3-3,2	60-80 50-65	2,3-2,75 2,0-2,5	5,71-4,71
s	1 2										

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.8. - Биоморфологические показатели особей *S. acutifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,05	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	2,5-3,0
j	1 2	1-2 1-3	0,1-0,35 0,07-0,25	---	0,2-0,5 0,15-0,35	1	10,5-20 8,0-15,0	---	8-12 5-8	0,05-0,15 0,03-0,08	6,5
im-1	1 2	2-4 3-5	0,3-0,6 0,25-0,4	0,15-0,25 0,05-0,18	0,5-0,9 0,25-0,75	2-3	17-22 7-9,5	0,05-0,1 0,03-0,05	8-10 5-8	0,15-0,4 0,1-0,25	6,5-6,11
im-2	1 2	3-5 3-7	0,5-1,1 0,45-0,85	0,25-0,48 0,15-0,3	0,7-1,5 0,5-1,2	3-4	31-35 22-28,5	0,1-0,3 0,08-0,25	10-17 8-15	0,2-0,75 0,15-0,5	6,58-5,58
v-1	1 2	5-8 6-8	0,9-1,5 0,7-0,95	0,25-0,4 0,2-0,3	1,5-2,4 1,2-2,0	4-5	42-66 30,8-48,5	0,3-0,65 0,25-0,5	15-25 10-15	0,5-1,3 0,35-0,9	5,58-5,13
v-2	1 2	6-9 6-10	1,2-2,8 0,8-2,2	0,4-0,55 0,3-0,35	2,4-3,5 2,0-3,0	5-6	57-75 35-62	0,5-0,85 0,4-0,65	25-40 15-25	1,2-1,9 0,8-1,6	5,22-5,13
g-1	1 2	8-15 10-18	2,5-4,5 1,8-3,5	0,5-0,7 0,4-0,55	3,5-8,5 2,5-7,0	7-8	38-65 28-53	0,8-1,2 0,6-0,9	30-45 25-40	1,9-2,5 1,5-2,2	5,13-5,06
g-2	1 2	15-22 17-24	4,0-6,0 2,8-5,0	0,7-1,1 0,5-0,9	8,5-14,0 7,0-12,0	8-9	25-37 18-28	1,2-1,7 0,8-1,45	40-55 20-40	2,0-2,8 1,8-2,5	5,58-5,06
g-3	1 2	20-27 22-25	5,5-7,5 4,2-5,8	0,9-1,5 0,65-1,2	13,0-18,0 11,5-16,5	9-10	10,5-21 8,0-15,7	1,5-2,5 1,3-2,2	50-70 40-55	2,5-3,5 2,0-2,7	6,58-5,58
s	1 2	25-30	4,3	0,65	18,0	5-6	8,3-10,2	1,75			5,84-5,58

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.9. - Биоморфологические показатели особей *S. acutifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,05	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	2,5-3,0
j	1 2	1-2 1-3	0,15-0,35 0,07-0,25	---	0,3-0,5 0,25-0,35	1	13,5-20 10,5-15,0	---	7-12 5-8	0,1-0,15 0,03-0,08	6,5-6,11
im-1	1 2	2-4 3-5	0,35-0,8 0,25-0,55	0,25-0,35 0,15-0,18	0,5-0,9 0,3-0,75	2	19-32 12-19,5	0,1-0,2 0,05-0,15	10-15 5-8	0,25-0,6 0,1-0,15	7,44-7,33
im-2	1 2	4-6 3-7	0,8-1,35 0,5-1,1	0,4-0,45 0,25-0,37	0,7-1,7 0,5-1,5	2-3	25-51 17-38,5	0,15-0,3 0,1-0,2	15-30 8-15	0,6-0,9 0,15-0,4	7,33-6,22
v-1	1 2	6-9 6-8	1,2-1,75 0,98-1,45	0,5-0,65 0,3-0,45	1,7-2,7 1,5-2,45	4-5	38-75 27,8-50,5	0,3-0,6 0,2-0,45	30-40 15-30	0,8-1,3 0,4-0,8	7,33-6,92
v-2	1 2	8-12 6-10	1,75-2,8 1,3-2,1	0,6-0,8 0,4-0,5	2,5-4,0 2,2-3,5	5-6	50-120 35-65	0,6-1,0 0,4-0,8	35-50 20-40	1,2-1,9 0,8-1,5	6,92-6,49
g-1	1 2	12-19 10-18	2,8-5,0 1,9- 3,7	0,7-1,0 0,45-0,7	3,5-11,5 3,0-7,5	6-7	35-73 28-45	1,0-1,5 0,9-1,3	50-60 30-45	1,8-2,5 1,5-2,0	6,61-6,49
g-2	1 2	18-25 15-20	5,0-8,0 3,4-6,5	0,8-1,2 0,5-1,0	10,5-18,0 6,2-14,5	7-8	28-47 18- 35	1,5-2,5 1,2-2,0	55-65 40-50	2,2-2,7 1,8-2,2	6,35-6,0
g-3	1 2	22-27 22-25	7,0-10,0 4,7-7,5	1,0-1,5 0,7-1,0	18,0-25,0 13,5-19,0	8- 9	17-32 10,0-22,7	2,5-3,5 2,0-3,0	60-80 50-65	2,5-3,5 2,0-2,7	6,0-5,71
s	1 2	25-30	6,5	0,3	12,0-25	5-6	14,0				5,84-5,07

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.10. - Биоморфологические показатели особей *S. viminalis* жизненной формы аэроксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,07	---	0,2-0,3	1	5-7,5	---	3-5	0,02	5,0
j	1 2	1-2 1-3	0,25-0,5 0,15-0,45	---	0,4-0,8 0,3-0,7	1	23-35 15-25,5	---	7-10 5-8	0,3-0,55 0,15-0,4	5,75-5,0
im-1	1 2	2-4 3-5	0,5-0,95 0,35-0,65	0,15-0,4 0,15-0,38	0,6-1,1 0,5-1,0	2-3	26-38 19-29,5	0,25-0,45 0,2-0,4	8-12 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	5,58-5,4
im-2	1 2	4-6 5-7	0,9-1,4 0,65-1,1	0,3-0,5 0,25-0,4	0,8-1,5 0,8-1,6	3-4	31-45 27-36,5	035-0,5 0,3-0,5	10-17 8-15	0,2-0,5 0,15-0,4	
v-1	1 2	6-8 7-9	1,5-2,0 1,1-1,7	0,4-0,65 0,3-0,5	1,2-2,0 1,3-2,2	4-5	42-71 25,8-48,5	0,5-0,65 0,4-0,6	15-25 12-20	0,5-1,0 0,4-0,8	
v-2	1 2	8-12 9-14	2,0-2,8 1,6-2,4	0,5-0,85 0,4-0,6	2,0-3,5 2,0-3,2	5-6	60-83 45-60	0,6-0,85 0,5-1,0	25-40 20-30	1,2-1,84 0,8-1,5	9,05-7,6
g-1	1 2	10-18 11-20	2,8-4,5 2,2-3,9	1,15-1,5 0,85-1,1	3,5-5,0 3,0-4,5	6-7-8	37-48 28-42	0,85-1,2 0,7-1,1	35-50 30-45	1,7-2,3 1,5-2,0	9,5-8,66
g-2	1 2	15-23 16-23	4,0-6,0 3,5-5,0	1,2-2,2 0,8-1,6	4,5-6,5 4,0-6,2	7-8-9	15-33 12-25	1,0-1,5 0,8-1,3	50-65 40-50	2,0-2,5 1,8-2,2	8,1-6,47
g-3	1 2	22-27 22-25	5,5-7,0 5,0-6,2	2,2-3,1 0,9-1,9	7,0-9,0 6,5-8,0	9-10	8,0-12,0 6,0-9,7	1,2-1,7 1,0-1,8	60-80 50-65	2,3-2,75 2,0-2,5	7,2-5,14
s	1 2	27-30	5,3	1,05	9,0	6-8	6,0-9,0	1,2			5,44

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 4.11. - Биоморфологические показатели особей *S. gmelinii* жизненной формы аэроксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,1-0,25	---	0,2-0,5	1	5-7,5	---	3-5	0,02	
j	1 2	1-2 1-3	0,35-0,8 0,2-0,55	---	0,5-1,0 0,35-0,7	1	29-38 15-27,5	---	7-10 5-8	0,3-0,55 0,15-0,4	5,45-5,3
im-1	1 2	2-4 3-5	0,8-1,3 0,55-0,95	0,35-0,5 0,15-0,38	0,8-1,8 0,6-1,5	2-3	30-42 19-29,5	0,45-0,65 0,3-0,6	8-12 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	5,48-5,2
im-2	1 2	4-6 5-7	1,3-1,7 0,8-1,5	0,4-0,65 0,25-0,47	1,8-2,5 1,5-2,2	3-4	35-51 27-38,5	0,6-0,85 0,5-0,65	10-17 8-15	0,2-0,5 0,15-0,4	4,66-3,6
v-1	1 2	6-8 7-9	1,5-2,2 1,2 -1,9	0,55-0,7 0,32-0,5	2,2-3,7 2,0-3,5	4-5	40-68 25,8-48,5	0,8-1,15 0,6-0,95	15-25 12-20	0,5-1,0 0,4-0,8	4,53-4,0
v-2	1 2	8-12 9-13	2,2-3,5 1,6-2,7	0,7-1,0 0,5-0,8	3,5-4,5 3,0-4,2	5-6-7	74-108 55-80	0,9-1,25 0,8-1,1	25-40 20-30	1,2-1,84 0,8-1,5	4,15-4,0
g-1	1 2	10-18 11-20	3,5-5,0 2,5-3,9	0,9-1,2 0,65-1,0	4,5-9,0 4,0-7,5	6-7-8	57-71 38-52	1,6-2,2 1,2-2,0	35-50 30-45	1,7-2,3 1,5-2,0	4,1-3,62
g-2	1 2	15-23 16-23	4,5-6,0 3,6-5,7	1,0-1,4 0,8-1,2	9,0-15,5 7,5-13,5	7-8-9	32-48 25-36	2,0-2,5 1,8-2,3	50-65 40-50	2,0-2,5 1,8-2,2	3,75
g-3	1 2	22-27 22-25	5,5-7,0 5,0-6,2	1,2-1,5 0,9-1,3	15,0-19,0 13,5-17,0	9-10	10-16 8,0-12,7	2,2-3,0 2,0-2,8	60-80 50-65	2,3-2,75 2,0-2,5	3,6-3,57
s	1 2	27-30	5,3	1,05	19,0	6-8	6-8,2	1,8			3,48-3,3

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 5.1. - Биоморфологические показатели особей *S. caprea* жизненной формы одноствольное дерево в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота Особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-3 мес.	0,03-0,1	-	0,1-0,3	1	3-10	-	3-4	0,03-0,04	-
j	1 2	1-4 1-8	0,1-0,4 0,05-0,25	- -	0,3-0,5 0,1-0,3	1	6-15,2 2,5-6,5	- -	4-10 3-6	0,04-0,35 0,03-0,25	2,55-1,73
im-1	1 2	2-6 5-11	0,3-1,5 0,15-1,0	0,1-0,15 0,1-0,12	0,5-1,8 0,3-1,6	2-3	10,5-32,0 4,8-15,5	0,3-0,6 0,15-0,4	10-30 5-15	0,3-0,6 0,15-0,4	2,72-2,5
im-2	1 2	4-10 8-18	1,4-4,0 0,7-3,0	0,15-0,8 0,12-0,5	0,65-4,5 0,45-3,2	3-4	14,2-48,0 6,5-24,8	0,6-1,2 0,4-0,7	25-50 15-30	0,6-1,4 0,4-0,8	2,12-1,92
v-1	1 2	7-16 12-22	3,6-6,5 2,1-5,0	0,8-1,6 0,5-1,1	3,0-6,0 2,5-5,0	4-5	23,8-63,0 17,3-32,0	1,1-1,8 0,5-1,1	40-100 25-65	1,2-2,7 0,7-1,25	2.46-2,4
v-2	1 2	10-25 20-30	5,2-12,5 4,0-8,3	1,5-2,5 0,9-1,7	5,5-14,0 4,0-7,5	5-6	36,7-81 20,5-42,0	1,7-3,5 1,0-2,5	75-150 50-85	2,5-4,2 1,2-3,0	2,54-2,4
g-1	1 2	20-35 25-40	10,0-13,5 7,5-9,5	2,0-3,0 1,5-2,0	11,0-17,0 7,0-12,0	6-7	15,8-47,5 10,3-22,5	2,5-4,5 1,8-3,6	100-200 65-90	2,7-5,0 1,7-4,0	2,52-2,3
g-2	1 2	30-60 35-60	12,5-15,5 9,0-12,0	2,5-3,2 1,8-2,7	15,0-25,0 12,0-17	7-8	8,5-23,5 5,5-17,8	4,1-6,5 3,0-5,0	200-300 85-150	4,5-8,0 3,5-6,0	2,0-1,88
g-3	1 2	55-95 45-70	13,5-17,5 10,5-14,5	3,0-3,5 2,5-3,0	25,0-50 16,5-30	8-9	5,3-10,2 5,0-9,5	5,5-7,0 4,0-5,8	250-350 100-220	5,5-8,3 4,2-6,5	1,8-1,5
s	1 2	90-100 65-75	12,5-14,5 8,5-10,5	3,0-3,5 2,5-3,0	30-50 20-30	6-7	5,3-7,1 5,0-6,2	3,5-5,5 3,0-4,5	200-250 80-150	3,7-5,5 2,5-4,2	1,31-1,11

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У pl - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м;

Таблица 5.2. - Биоморфологические показатели особей *S. caprea* жизненной формы геоксильное мало- или многоствольное дерево в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-3 мес.	0,03-0,1	-	0,1-0,3	1	3-10	-	3-4	0,03-0,04	–
j	1 2	1-2 1-4	0,1-0,4 0,05-0,25	- -	0,1-0,5 0,1-0,3	1	6-15,2 2,5-6,5	- -	4-10 3-6	0,04-0,35 0,03-0,25	2,55-1,73
im-1	1 2	2-6 3-8	0,4-1,0 0,25-0,7	0,1-0,15 0,05-0,11	0,5-1,0 0,3-0,8	2-3	12,1-32,5 6,8-10,2	0,15-0,3 0,1-0,15	10-25 5-10	0,3-0,5 0,15-0,3	2,7-2,61
im-2	1 2	4-7 6-10	0,8-1,5 0,5-1,0	0,11-0,2 0,08-0,15	1,0-2,2 0,6-1,5	3-4	15,2-49,3 7,8-20,1	0,3-0,8 0,2-0,5	25-45 10-25	0,6-1,2 0,3-0,5	2,3-2,08
v-1	1 2	5-8 8-15	1,5-3,0 0,8-1,7	0,15-0,35 0,11-0,2	2,0-3,5 1,2-2,5	4-5	23,5-75,6 16,3-29,5	0,8-1,5 0,5-1,0	35-80 20-50	1,0-2,5 0,5-1,1	2,51-2,44
v-2	1 2	8-15 13-22	2,5-4,0 1,5-2,5	0,2-0,5 0,15-0,3	3,0-6,0 2,0-4,0	5-6	40,5-83,5 31,5-48,6	1,0-2,5 0,8-1,5	65-120 50-70	2,0-3,7 1,2-2,5	2,57- 2,4
g-1	1 2	15-25 20-35	3,5-7,0 2,0-4,5	0,35-1,0 0,2-0,7	4,5-10,0 2,5-6,5	6-7	38,0-58,5 22,8-32,4	1,5-3,5 1,2-2,0	90-150 60-90	2,5-4,0 1,5-3,5	2,53-2,5
g-2	1 2	20-45 30-45	5,0-10,0 4,0-7,5	1,0-1,5 0,7-1,2	10,0-15,0 6,0-9,0	7-8	15,8-42,1 10,5-23,4	3,0-5,5 2,0-4,0	120-200 75-130	3,5-6,0 3,0-5,0	2,28-2,12
g-3	1 2	40-65 40-55	9,0-11,0 7,0-9,0	1,5-2,0 1,2-1,5	13,5-17,0 9,0-15,0	8-9	8,5-23,5 5,5-15,8	4,5-6,0 3,5-4,5	150-230 90-170	4,8-6,5 4,0-5,5	1,8-1,71
s	1 2	65-75 55-60	7,5-9,0 5,8-7,0	(1,75) (1,35)	15,5-20,0 10,5-16,5	6-7	5,3-9,1 5,0-7,2	3,0-5,0 2,0-3,5	120-200 70-150	4,5-6,0 3,5-5,0	1,31-1,11

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м;

Таблица 5.3. - Биоморфологические показатели особей *S. caprea* жизненной формы аэроксильное многоствольное дерево в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-3 мес.	0,03-0,1	-	0,1-0,3	1	3-10	-	3-4	0,03-0,04	–
j	1 2	1-2 1-4	0,1-0,4 0,05-0,25	- -	0,1-0,5 0,1-0,3	1	6-15,2 2,5-6,5	- -	4-10 3-6	0,04-0,35 0,03-0,25	2,55-1,73
im-1	1 2	2-6 3-8	0,4-1,0 0,25-0,7	0,1-0,15 0,06-0,11	0,4-0,9 0,25-0,7	2-3	11,5-28,5 6,0-10,2	0,15-0,2 0,1-0,15	10-20 5-10	0,3-0,5 0,15-0,3	2,7-2,61
im-2	1 2	4-7 6-10	0,9-1,5 0,5-1,0	0,11-0,2 0,08-0,15	0,9-2,0 0,6-1,2	3-4	14,2-35,6 7,4-18,3	0,3-0,7 0,2-0,4	20-40 10-25	0,6-1,0 0,3-0,5	2,3-2,08
v-1	1 2	5-9 8-15	1,5-3,0 0,8-1,7	0,15-0,35 0,11-0,25	2,0-3,2 1,2-2,4	4-5	22,0-58,3 15,5-27,8	0,6-1,3 0,4-0,9	30-70 20-50	0,8-2,0 0,5-1,0	2,51-2,44
v-2	1 2	8-15 13-20	2,5-4,0 1,5-2,5	0,2-0,5 0,15-0,3	3,0-5,5 2,0-4,0	5-6	55,0-75 30,1-45,4	1,0-2,2 0,7-1,4	60-110 50-70	2,0-3,5 1,0-2,2	2,57-2,4
g-1	1 2	15-25 20-35	3,5-6,5 2,0-4,5	0,35-1,0 0,25-0,7	4,0-8,0 2,5-5,5	6-7	38,4-55,6 22,5-30,1	1,5-3,0 1,2-2,0	80-140 60-80	2,5-4,0 1,5-3,0	2,53-2,5
g-2	1 2	20-45 30-45	5,0-9,0 4,0-7,0	1,0-1,5 0,7-1,2	8,0-12,5 5,0-8,0	7-8	15,5-40,0 10,0-22,5	2,5-5,0 1,5-3,5	120-180 75-130	3,5-5,5 2,5-4,5	2,28-2,12
g-3	1 2	40-65 40-60	8,5-10,0 6,0-8,5	1,5-1,9 1,2-1,4	12,0-15,5 8,0-13,5	8-9	8,0-23,2 5,5-15,5	4,0-5,5 3,0-4,0	150-200 100-150	4,5-6,0 3,5-5,0	1,8-1,71
s	1 2	65-70 55-60	6,5-8,5 5,0-7,0	(1,7) (1,3)	15,0-17,0 12,0-15,0	6-7	5,2-8,5 4,8-7,0	3,5-5,0 2,0-3,5	120-180 80-130	4,5-5,5 3,5-4,5	1,31-1,11

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м

Таблица 5.4. - Биоморфологические показатели особей *S. pentandra* жизненной формы одноствольное дерево в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-3 мес.	0,03-0,15	-	0,1-0,2	1	3-15	-	4-6	0,03-0,05	–
j	1 2	1-2 2-4	0,15-0,5 0,1-0,25	- -	0,2-0,5 0,1-0,3	1	13,0-19 4-9	- -	6-10 4-8	0,05-0,2 0,04-0,1	4,2-4,05
im-1	1 2	2-6 4-10	0,5-1,0 0,2-0,4	(0,11) (0,12)	0,5-1,5 0,3-1,6	2-3	20-33,4 8-13	0,13-0,3 0,1-0,2	10-30 5-15	0,3-0,6 0,1-0,4	4,15-3,45
im-2	1 2	4-8 6-15	0,5-1,5 0,3-0,9	0,1-0,15 0,1-0,14	0,8-4,0 0,4-2,7	3-4	32-38,6 12-20,4	0,25-0,5 0,2-0,4	20-50 10-20	0,5-1,3 0,2-0,6	3,94-3,41
v-1	1 2	6-12 12-25	2,0-4,0 0,7-2,0	0,1-0,4 0,12-0,16	3,5-6,0 2,5-5,0	4-5	40-57 15-23,2	0,5-1,5 0,4-0,6	50-100 20-35	1,1-2,2 0,52-1,0	4,04-3,65
v-2	1 2	9-20 20-30	3,5-6,5 1,0-3,5	0,2-0,5 0,15-0,2	5,7-15,0 4,2-7,0	5-6	55,6-69 19-30	1,0-2,5 0,5-1,0	70-150 25-50	2,0-3,8 0,9-2,2	4,04-3,65
g-1	1 2	13-35 25-45	6,5-10,0 2,5-6,5	0,5-1,0 0,15-0,5	13,0-17,0 6,5-12,0	6-7	35,0-52,6 12,4-18	2,5-4,0 0,8-2,0	130-200 50-80	3,0-5,0 1,5-3,5	4,06-3,68
g-2	1 2	30-60 40-60	10,0-15,0 6,0-10,0	0,6-1,2 0,4-0,5	15,0-25,0 11,0-16,5	7-8	19,5-29 9-14	3,5-5,5 1,8-3,2	150-220 70-120	4,5-7,3 2,5-4,5	4,0-3,5
g-3	1 2	55-95 50-70	15,0-18,0 10,-12,0	1,0-2,5 0,5-0,7	24,5-50 16,0-30	8-9	6,4-13,0 5,6-7,0	5,0-6,0 3,0-4,5	170-250 60-120	6,8-7,3 3,7-4,3	3,53-2,9
s	1 2	90-100 65-75	6,0-10,0 5,0-7,0	(1,3) (0,6)	30-50 17-30	6-7					

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м

Таблица 5.5. - Биоморфологические показатели особей *S. pentandra* жизненной формы геоксильное малоствольное дерево-куст в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-3 мес.	0,03-0,15	-	0,1-0,2	1	3-15	-	4-6	0,03-0,05	–
j	1 2	1-2 1-4	0,15-0,5 0,1-0,25	- -	0,2-0,5 0,1-0,3	1	13,0-16 4-9	- -	5-8 3-7	0,05-0,2 0,04-0,1	3,4-3,0
im-1	1 2	2-4 3-8	0,5-1,0 0,2-0,4	0,1-0,12 0,11-0,13	0,5-1,5 0,3-1,6	2-3	15-27,8 5-15	0,15-0,3 0,1-0,2	15-25 7-15	0,3-0,7 0,2-0,4	3,7-3,5
im-2	1 2	4-8 6-15	0,5-1,5 0,3-0,9	0,1-0,25 0,1-0,15	0,8-4,0 0,4-2,7	3-4	20-27 10-19,8	0,25-0,5 0,2-0,35	20-50 10-25	0,5-1,3 0,35-0,6	3,65-3,41
v-1	1 2	6-12 12-20	1,0-2,5 0,7-2,0	0,1-0,35 0,12-0,18	4,0-6,0 2,5-5,0	4-5	32-48,6 17,8-29	0,6-1,7 0,4-0,9	40-80 20-45	1,2-2,5 0,7-1,4	4,04-3,65
v-2	1 2	9-15 20-30	2,5-5,0 1,0-3,0	0,2-0,6 0,15-0,4	5,5-12,0 4,2-6,5	5-6	45,0-59,5 23,5-38	1,5-2,8 0,6-1,5	70-120 40-80	2,0-4,0 1,3-3,0	4,04-3,65
g-1	1 2	10-27 25-45	3,5-8,0 2,5-6,5	0,5-1,5 0,4-0,9	11,0-17,5 6,5-12,0	6-7	30-45 12-23,8	2,5-4,0 1,0-2,7	100-170 70-105	2,5-5,0 1,7-3,2	4,15-3,52
g-2	1 2	25-55 40-60	7,5-9,5 5,5-8,0	0,8-1,9 0,6-1,1	17,0-25,0 11,0-17	7-8	17-24 10,4-17	3,0-4,5 1,9-3,0	150-200 80-120	4,5-7,0 3,0-4,5	3,35-3,27
g-3	1 2	50-75 55-70	9,0-11,0 7,0-9,0	1,0-1,8 0,8-1,1	25,0-40 17,0-28	8-9	9,0-12,5 5,6-9,0	4,0-5,5 3,0-4,6	170-200 90-130	5,0-7,0 3,5-5,2	2,9-2,6
s	1 2	70-80 65-70	5,0-7,0 3,0-5,0	(1,2) (0,7)	30-40,2 25-31,5	6-7					

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

.2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м;

3. Цифры в скобках – средние значения.

Таблица 5.6. - Биоморфологические показатели особей *S. pentandra* жизненной формы аэроксильное многоствольное дерево в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления Кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-3 мес.	0,03-0,15	-	0,1-0,2	1	3-15	-	4-6	0,03-0,05	–
j	1 2	1-2 1-4	0,15-0,5 0,1-0,25	- -	0,2-0,5 0,1-0,3	1	9-14 6-11	- -	6-10 4-8	0,05-0,2 0,04-0,1	3,4-3,0
im-1	1 2	2-4 3-7	0,5-1,0 0,25-0,5	0,1-0,15 0,11-0,14	0,5-1,0 0,3-0,7	2-3	17,8-30 10-18,7	0,15-0,4 0,1-0,2	15-25 7-12	0,4-0,8 0,2-0,5	3,59-3,5
im-2	1 2	4-8 6-12	0,5-1,5 0,4-0,8	0,1-0,2 0,1-0,17	0,8-2,0 0,5-1,2	3-4	20,4-35 12,8-20	0,3-0,7 0,2-0,35	20,5-45 15-28	0,5-1,1 0,3-0,8	3,94-3,41
v-1	1 2	6-10 8-15	1,0-2,5 0,7-1,2	0,1-0,25 0,11-0,2	2,0-5,0 1,5-3,0	4-5	30,6-45 15,3-32	0,5-1,7 0,3-0,9	40-70 30-53	1,0-2,2 0,6-1,5	4,04-3,9
v-2	1 2	7-15 12-20	2,0-3,5 1,3-2,5	0,25-0,5 0,15-0,4	5,0-9,0 2,5-6,0	5-6	49,5-58,3 31,4-45,8	1,5-2,5 0,6-1,5	60-100 40-75	2,0-4,0 1,4-3,2	4,04-3,9
g-1	1 2	8-25 20-38	3,0-6,5 2,0-5,0	0,5-1,0 0,4-0,6	9,0-15,0 6,0-10,0	6-7	38,2-48 23,9-40,3	1,5-3,0 1,5-2,5	100-140 58-100	2,7-4,5 1,8-3,3	3,9-3,5
g-2	1 2	20-40 30-45	6,5-8,5 5,0-7,0	0,8-1,2 0,6-0,8	12,0-20,0 7,0-14	7-8	17-25 10-17,5	3,0-4,0 1,9-3,2	130-170 80-120	4,5-6,5 3,1-5,2	3,48-3,2
g-3	1 2	40-60 45-55	8,5-10,0 7,0-8,5	1,0-1,4 0,8-1,0	18,0-25 12,0-20	8-9	7,5-12,8 5,8-8,6	3,5-5,0 2,5-4,0	150-180 70-150	5,0-6,5 3,5-5,2	3,2-3,0-2,6
s	1 2	60-70 50-60	5,0-6,5 3,5-5,0	(1,1) (0,8)	20-25 15-20	5-7					

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м;

3. Цифры в скобках – средние значения.

Таблица 5.7. - Биоморфологические показатели особей *S. cinerea* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
p		1-2 мес.	0,03-0,07	-	0,1-0,2	1	3-7	-	3-5	0,03	–
j	1 2	1-2 1-4	0,07-0,3 0,05-0,15	- -	0,2-0,3 0,1-0,25	1	10-15,0 5,0-10,0	- -	5-10 3-7	0,05-0,15 0,03-0,1	2,93-2,5
im-1	1 2	2-4 3-6	0,3-0,5 0,15-0,35	0,1-0,15 0,06-0,11	0,3-0,5 0,2-0,3	2-3	15,0-22,0 8,0-12,0	0,1-0,25 0,1-0,15	8-11 5-8	0,2-0,3 0,15-0,2	3,11-2,72
im-2	1 2	3-5 5-8	0,4-0,8 0,4-0,6	0,15-0,2 0,1-0,15	1,0-2,0 0,5-1,2	3-4	17,0-30,0 15,0-17,6	0,25-0,5 0,15-0,3	10-15 7-10	0,25-0,6 0,2-0,35	3,42-3,0
v-1	1 2	4-6 6-10	0,5-1,2 0,4-0,8	0,2-0,25 0,1-0,2	2,0-3,5 1,0-2,5	4-5	15,0-41,0 10,0-27,0	0,5-1,0 0,3-0,6	13-17 10-13	0,7-1,5 0,5-1,0	3,6-3,54
v-2	1 2	5-8 8-12	1,0-2,0 0,6-1,2	0,25-0,3 0,2-0,25	3,5-5,0 2,0-4,0	5-6	16,8-53,0 13,0-28,0	1,0-1,5 0,6-0,9	15-20 10-15	1,0-2,0 0,8-1,5	3,57-3,35
g-1	1 2	8-15 20-35	2,0-3,5 1,0-2,5	0,2-0,5 0,25-0,35	4,0-7,5 2,5-5,0	6-7	27,0-61,0 15,4-35,0	2,5-3,0 0,9-2,0	20-35 15-25	1,5-2,2 1,5-1,8	3,54-3,06
g-2	1 2	15-22 17-25	3,5-4,5 2,0-3,5	0,5-0,75 0,35-0,5	7,5-9,0 4,0-7,0	7-8	15,0-28,0 13,0-19,3	3,0-4,0 2,0-3,0	30-45 25-35	2,0-2,4 1,8-2,0	3,17-2,96
g-3	1 2	20-27 20-25	4,5-5,0 3,5-4,0	0,6-0,8 0,4-0,6	9,0-11,0 6,5-9,0	8-9	14,0-16,0 9,8-12,0	3,5-4,5 2,5-3,7	40-50 30-40	2,3-2,5 2,0-2,2	2,65-1,96
s	1 2	25-30 22-27	2,5-3,0 1,5-2,0			6-7					2,55-2,25

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м

Таблица 5.8. - Биоморфологические показатели особей *S. cinerea* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,07	-	0,1-0,2	1	3,0-7,0	-	3-5	0,03	–
j	1 2	1-2 1-4	0,07-0,3 0,05-0,15	- -	0,2-0,3 0,1-0,25	1	10-15,0 5,0-10,0	- -	5-10 3-7	0,05-0,15 0,03-0,1	2,93-2,5
im-1	1 2	2-4 3-6	0,3-0,6 0,15-0,4	0,1-0,15 0,08-0,1	0,3-0,5 0,2-0,3	2-3	11,0-29,0 8,0-15,8	0,15-0,3 0,07-0,2	10-20 7-15	0,15-0,3 0,1-0,2	2,76-2,05
im-2	1 2	3-5 5-8	0,4-0,8 0,35-0,6	0,15-0,2 0,1-0,15	1,0-2,0 0,5-1,5	3-4	17,0-31,0 11,3-17,4	0,2-0,4 0,15-0,3	20-30 15-20	0,25-0,5 0,15-0,3	3,42-2,74
v-1	1 2	4-6 6-10	0,7-1,2 0,4-0,8	0,2-0,25 0,1-0,15	2,0-3,5 1,0-2,5	4-5	20,1-37,0 10,2-21,9	0,3-0,6 0,2-0,4	25-40 17-25	0,5-1,0 0,3-0,7	3,6-2,96
v-2	1 2	6-8 8-12	1,2-2,0 0,6-1,2	0,25-0,3 0,2-0,25	3,5-5,0 2,0-3,5	5-6	21,0-50,0 13,8-26,4	0,6-1,1 0,3-0,5	30-50 20-30	1,0-2,0 0,7-1,5	3,57-3,02
g-1	1 2	10-18 12-20	2,0-3,5 1,0-2,5	0,3-0,5 0,25-0,3	4,0-7,5 3,0-5,5	6-7	22,0-73,0 15,4-45,6	1,0-2,0 0,5-1,3	40-60 30-40	1,5-2,2 1,0-1,8	3,54-3,00
g-2	1 2	15-24 17-25	3,5-4,5 2,0-3,7	0,5-0,8 0,3-0,5	6,5-9,5 5,0-7,5	7-8	15,0-29,0 9,0-17,3	1,7-2,5 1,1-2,0	50-70 35-50	2,0-2,5 1,5-2,0	3,28-2,85
g-3	1 2	22-30 20-27	4,5-5,5 3,5-4,2	0,6-0,9 0,4-0,65	7,5-11,0 6,5-9,0	8-9	6,0-10,0 4,0-8,0	2,0-3,0 1,7-2,5	50750 40-50	2,2-2,5 1,7-2,0	2,65-1,96
s	1 2	30-35 25-30	1,5-2,0 0,9-1,3			5-6					2,55-1,96

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный, № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м

Таблица 5.9. - Биоморфологические показатели особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик в разных онтогенетических состояниях

Онт. состо-яние	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Диаметр общей кроны (м)	Индекс листа
p					1				---
j	1-2	0,27-0,63	-	0,2-0,4	1	27,0-45,0	-	-	
im-1	2-3	0,45-0,72	0,15-0,27	0,35-0,65	2 - 3	26,3-31,0	0,25-0,37	0,8-1,1	2,45-2,42
im-2	3-5	0,54-0,97	0,25-0,4	0,6-0,9	3 - 4	28,0-36,3	0,35-0,4	1,0-1,4	2,41-2,2
v-1	5-7	0,85-1,05	0,3-0,45	0,8-1,3	4 - 5	20,5-28,0	0,4-0,55	1,4-1,9	2,2-2,18
v-2	6 - 8	0,97-1,1	0,4-0,5	1,2-1,5	5 - 6	16,7-25,0	0,5-0,6	2,0-2,5	2,18-2,13
g-1	7-9	1,0-1,32	0,45-0,7	1,5-2,0	6 - 7	12,5-17,5	0,6-0,9	2,3-2,7	2,1-2,07
g-2	8-11	1,3-1,83	0,6-0,8	1,7-2,3	7 - 8	10,8-16,5	0,75-1,1	2,5-3,0	2,13-2,1
g-3	11-13	1,75-2,0	0,7-1,25	2,0-2,5	8 - 9	7,5-9,0	0,9-1,3	3,0-3,5	2,45-2,13
s	13-15	1,27	0,75	2,5	5 - 6	5,0-7,0	0,6-0,9	1,9	2,56

Таблица 5.10. - Биоморфологические показатели особей *S. rosmarinifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,07	-	0,1-0,15	1	3-7	-	3-5	0,03	-
j	1 2	1 1-2	0,15-0,3 0,10-0,2	- -	0,15-0,3 0,2-0,35	1	10-18 10-15,3	- -	5-10 5-8	0,1-0,3 0,1-0,2	6,5-5,9
im-1	1 2	2-3 2-4	0,35-0,57 0,3-0,45	0,1-0,2 0,1-0,2	0,3-0,40 0,3-0,5	2-3	13-24 12,3-17,8	0,06-0,07 0,05-0,06	10-20 10-18	0,5-08 0,2-0,5	4,8-4,25
im-2	1 2	3-5 3-6	0,42-0,65 0,38-0,5	0,17-0,25 0,15-0,2	0,2-0,4 0,3-0,45	3-4	26-37 17,5-28,2	0,07-0,15 0,05-0,1	15-28 12-25	0,8-1,2 0,5-0,8	4,71-4,4
v-1	1 2	4-6 5-7	0,5-0,85 0,4-0,73	0,2-0,28 0,2-0,25	0,6-1 0,4-0,8	4-5	44-50 34-40	0,09-0,18 0,07-0,15	20-40 15-32	1,2-2,0 0,8-1,5	5,6-5,3
v-2	1 2	5-8 6-9	0,8-1,4 0,78-1,3	0,1-0,46 0,2-0,35	0,7-1,1 0,8-1,0	5-6	64-83 26-41	0,1-02 0,8-0,17	40-60 30-50	2,0-2,5 1,5-2,0	6,42-6,1
g-1	1 2	7-12 7-11	1,2-1,7 1,0-1,35	0,4-0,54 0,28-0,37	1,0-1,5 1,0-1,3	6-7	26-43 17,8-32,5	0,15-0,25 0,12-0,2	50-70 40-60	2,5-2,7 2,0-2,3	5,0-4,5
g-2	1 2	10-15 9-14	1,5-1,85 1,35-1,55	0,4-0,6 0,32-0,45	1,2-1,7 1,1-1,5	6-7-8	11-16 8,5-13,7	0,2-0,37 0,15-0,28	55-75 50-65	2,5-3,0 2,0-2,5	5,7-5,5
g-3	1 2	13-17 12-15	1,7-2,26 1,55-1,75	0,5-0,78 0,5-0,6	1,5-2,0 1,3-1,75	8-9	7,6-9,5 6,0-8,2	0,3-0,45 0,25-0,37	60-80 50-65	3,0-3,5 2,2-2,8	5,5-5,3
s	1 2	17-20	2,26-2,5			8-9					

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

Таблица 5.11. - Биоморфологические показатели особей *S. rosmarinifolia* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,02-0,05	-	0,1-0,15	1	2-5	-	3-5	0,03	-
j	1 2	1-2 1-4	0,05-0,2 0,03-0,15	- -	0,15-0,3 0,2-0,35	1	10,0-15,0 5,0-10,0	- -	5-10 3-7	0,05-0,15 0,03-0,1	4,23-4,09
im-1	1 2	2-4 3-6	0,2-0,47 0,15-0,38	0,15-0,2 0,12-0,18	0,3-4,5 0,3-0,5	2-3	10,5-12,7 7,8-10,1	0,05-0,1 0,05-0,1	15-30 15-23	0,5-0,75 0,4-0,7	4,27-4,18
Im-2	1 2	3-5 5-8	0,45-073 0,35-0,65	0,15-0,2 0,14-0,2	0,4-0,55 0,5-0,65	3-4	12,7-17,0 8,0-14,5	0,1-02 0,1-0,15	25-40 20-35	0,6-0,85 0,5-0,8	4,72-4,69
v-1	1 2	5-7 6-9	0,65-1,06 0,5-0,75	0,18-0,25 0,15-0,2	0,5-0,8 0,65-0,9	4-5	15,0-22,3 10,5-18,3	0,15-,037 0,15-0,3	30-50 27-45	1,2-1,65 1,1-1,45	5,33-5,0
v-2	1 2	6-8 7-10	1,0-1,5 0,7-1,25	0,16-0,38 0,17-025	0,7-1,5 0,9-1,7	5-6	25,3-47,2 15,5-25,5	0,37-0,5 0,3-0,4	40-57 35-50	1,5-2,0 1,2-1,7	7,42-7,22
g-1	1 2	7-12 9-14	1,25-1,85 1,0-1,5	0,2-0,42 0,17-0,32	1,5-2,0 1,5-2,2	6-7	20,0-40,5 12,7-20,2	0,6-0,8 0,5-0,7	45-65 37-55	1,75-2,2 1,5-2,0	7,85-7,62
g-2	1 2	10-16 12-16	1,7-2,5 1,5-2,2	0,45-0,55 0,3-0,42	2,0-2,8 2,0-2,5	6-7-8	19,0-35,0 10,7-17,9	0,9-1,1 0,7-1,0	50-70 45-60	2,0-2,5 1,7-2,0	6,42-6,1
g-3	1 2	15-20 13-18	2,5-3,2 2,0-2,3	0,5-0,75 0,4-0,50	2,8-3,2 2,5-3,0	8-9	18,5-26,0 9,2-18,5	1,0-1,25 0,6-0,9	60-80 50-70	2,5-3,2 2,0-2,7	7,0-6,0
s	1 2	20-25 17-20	3,2 2,5	1,25 0,85	3,2	8-9	7,3 5,8	0,6-0,8	- -	- -	

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный

Таблица 5.12. - Биоморфологические показатели особей *S. aurita* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,07	---	0,1-0,15	1	3-7	---	3-5	0,03	---
j	1 2	1-2 1-3	0,1-0,25 0,1-0,2	---	0,2-0,4 0,15-0,35	1	8-12,5 6,0-10	0,1-0,15 0,8-1,0	5-10 3-7	0,02-0,15 0,03-0,1	2,17-2,03
im-1	1 2	2-4 3-6	0,2-0,67 0,25-0,45	0,05-0,15 0,05-0,11	0,3-0,6 0,25-0,45	2-3	15-28 7,8-17,0	0,15-0,21 0,1-0,18	8-15 6-10	0,2-0,35 0,15-0,2	2,5-2,17
im-2	1 2	3-5 5-8	0,4-0,8 0,35-0,6	0,15-0,2 0,1-0,15	1,0-1,5 0,5-1,2	3-4	17-30 13,5-21	0,25-0,5 0,2-0,4	10-15 10-13	0,25-0,6 0,2-0,45	2,45-2,17
v-1	1 2	4-6 4-7	0,62-0,9 0,45-0,75	0,15-0,25 0,1-0,18	1,1-1,8 1,0-1,6	4-5	15,6-29 8,5-20	0,35-0,6 0,25-0,5	13-20 10-18	0,5-1,2 0,3-1,0	2,16-1,8
v-2	1 2	5-8 7-10	0,8-1,5 0,6-1,1	0,2-0,3 0,2-0,25	1,8-2,5 1,5-2,2	5-6	16,5-32,0 13,0-25,3	0,6-0,9 0,3-0,75	15-20 10,7-15	1,0-2,0 0,8-1,5	2,17-2,03
g-1	1 2	7-14 9-12	1,5-1,9 0,9-1,65	0,25-0,4 0,2-0,3	2,2-4,0 1,5-3,0	6-7	15-21,5 7,8-18,2	1,1-1,5 0,6-1,25	20-35 15-25	1,5-2,2 1,2-1,8	2,53-2,36
g-2	1 2	12-17 10-15	1,9-2,8 1,6-2,3	0,35-0,7 0,3-0,6	4,0-6,0 2,5-4,0	7-8-9	10,8-17 8,0-12,5	1,2-1,9 1,0-1,6	30-45 25-35	2,0-2,3 1,7-2,0	2,6-2,53
g-3	1 2	15-20 13-18	2,7-3,4 2,2-2,6	0,6-0,8 0,4-0,75	5,5-6,8 3,5-5,5	9-10	8,5-10,5 5,5-9,5	1,8-2,5 1,5-1,75	40-50 30-40	2,2-2,5 2,0-2,2	1,87-1,69
s	1 2	20-25 17-20	2,5 1,6	1,15 0,8	6,5-7,0 5,0-6,5	7-8	5,8-8,5 4,0-6,5				1,61-1,53

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 5.13. - Биоморфологические показатели особей *S. aurita* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,05-0,075	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,03	---
j	1 2	1-2 1-4	0,07-0,25 0,07-0,18	---	0,2-0,3 0,15-0,25	1	9-15 7-11,5	---	5-10 3-7	0,05-0,15 0,03-0,1	1,92-1,8
im-1	1 2	2-5 3-6	0,3-0,65 0,2-0,4	0,05-0,2 0,05-0,09	0,3-0,4 0,25-0,35	2-3	17-25 7-16	0,15-0,35 0,1-0,22	10-22 7-17	0,15-0,3 0,1-0,25	2,17-1,86
im-2	1 2	3-6 3-7	0,5-0,7 0,45-0,63	0,15-0,25 0,1-0,2	0,35-0,5 0,3-0,45	3-4	21-28 15-17,8	0,25-0,5 0,15-0,4	20-30 15-25	0,25-0,5 0,15-0,3	2,17-1,86
v-1	1 2	5-8 6-9	0,7-1,0 0,5-0,9	0,3-0,45 0,1-0,25	0,5-1,2 0,4-0,8	4-5	28,5-33 14-27	0,3-0,7 0,2-0,5	25-40 17-30	0,5-1,0 0,3-0,7	2,17-2,03
v-2	1 2	7-9 6-10	1,0-1,3 0,7-0,95	0,35-0,5 0,25-0,45	1-1,5 0,9-1,3	5-6	24,5-37,5 16-23,2	0,4-0,9 0,25-0,7	30-50 20-40	1,0-2,0 0,7-1,5	2,43-2,36
g-1	1 2	8-15 7-13	1,2-2,2 0,9-1,5	0,5-0,75 0,25-0,4	1,5-3,5 0,8-2,0	6-7	19,5-34 11-18,5	0,5-1,1 0,3-0,9	40-60 30-45	1,5-2,2 1-1,85	2,32-2,1
g-2	1 2	15-20 12-16	2,1-3,5 1,5-2,5	0,75-0,9 0,3-0,65	3,2-6,3 2,0-4,5	7-8-9	18,9-24,3 10,5-15	1,2-1,7 1,0-1,5	50-70 35-50	2,0-2,5 1,5-2,0	2,48-2,28
g-3	1 2	19-25 15-22	3,3-4,0 2,8-3,0	0,5-0,7 0,3-0,5	6,0-9,0 4,0-6,5	9-10	8,3-14,7 8,0-11,9	1,6-1,9 1,2-1,75	50-70 40-50	2,2-2,5 1,75-2,2	1,87-1,62
s	1 2	25-28 20-25	2,5 1,75	1,05 0,85		7-9	7-10 6,2-8,5			1,61-1,53	

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Таблица 5.14. - Биоморфологические показатели особей *S. starkeana* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,07	---	0,1-0,15	1	3-7	---	3-5	0,03	---
j	1 2	1-2 1-3	0,1-0,22 0,1-0,2	---	0,2-0,4 0,15-0,3	1	8-12,5 6,0-10	0,1-0,15 0,8-1,0	5-10 3-7	0,02-0,15 0,03-0,1	1,46
im-1	1 2	2-4 3-6	0,2-0,57 0,25-0,45	0,05-0,07 0,03-0,06	0,3-0,5 0,25-0,4	2-3	10-15 8-12,7	0,15-0,23 0,1-0,18	8-15 6-10	0,2-0,35 0,15-0,2	1,69-1,5
im-2	1 2	3-5 5-8	0,4-0,85 0,35-0,6	0,08-0,15 0,06-0,1	0,6-1,0 0,4-0,8	3-4	17-22 13,5-18	0,25-0,5 0,2-0,4	10-15 10-13	0,25-0,6 0,2-0,45	1,75-1,69
v-1	1 2	4-6 4-7	0,62-0,9 0,45-0,75	0,15-0,2 0,1-0,17	1,0-1,3 0,7-1,1	4-5	15,6-26 8,5-20	0,35-0,6 0,25-0,5	13-20 10-18	0,5-1,0 0,3-0,8	1,81-1,75
v-2	1 2	5-8 7-10	0,75-1,5 0,6-1,1	0,2-0,35 0,2-0,25	1,2-1,5 0,9-1,2	5-6	16,5-31 13,0-25,3	0,6-0,9 0,3-0,75	15-20 10,7-15	1,0-1,8 0,8-1,5	1,85-1,8
g-1	1 2	7-14 9-12	1,35-1,8 0,9-1,65	0,4-0,63 0,25-0,45	1,5-2,5 1,2-2,2	6-7	15-21,5 7,8-18,2	1,0-1,25 0,6-1,05	20-35 15-25	1,5-2,2 1,2-1,8	1,85-1,84
g-2	1 2	12-17 10-15	1,8-2,5 1,6-2,2	0,6-1,0 0,3-0,6	2,5-3,8 2,0-3,5	7-8	10,8-17 8,0-12,5	1,15-1,45 1,0-1,15	30-45 25-35	2,0-2,3 1,5-1,8	1,88-1,85
g-3	1 2	15-20 13-18	2,5-3,2 2,2-2,6	1,0-1,3 0,6-0,75	3,5-4,7 3,0-4,2	8-9	7,5-10,5 5,5-9,5	1,3-1,7 1,15-1,45	40-50 30-40	2,0-2,3 1,8-2,0	1,85-1,75
s	1 2	18-23	1,6	0,8	5,0	5-6	5,8-8,0				1,69

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м

Таблица 5.15. - Биоморфологические показатели особей *S. starkeana* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,05-0,075	---	0,1-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,03	---
j	1 2	1-2 1-4	0,07-0,25 0,07-0,18	---	0,2-0,3 0,15-0,25	1	9-15 7-11,5	---	5-10 3-7	0,05-0,15 0,03-0,1	1,46
im-1	1 2	2-5 3-6	0,3-0,65 0,2-0,4	0,05-0,2 0,05-0,09	0,3-0,4 0,25-0,35	2-3	17-23 7-16	0,15-0,35 0,1-0,22	10-20 7-17	0,15-0,3 0,1-0,25	1,5-1,44
im-2	1 2	3-6 3-7	0,5-0,7 0,45-0,63	0,1-0,15 0,08-0,1	0,35-0,5 0,3-0,45	3-4	21-25 15-17,8	0,25-0,5 0,15-0,4	17-24 15-20	0,25-0,5 0,15-0,3	1,5-1,46
v-1	1 2	5-8 6-9	0,7-1,0 0,5-0,9	0,1-0,18 0,1-0,15	0,5-1,4 0,4-0,8	4-5	23,5-30 14-24	0,3-0,7 0,2-0,5	20-30 17-25	0,5-1,0 0,3-0,7	1,58-1,5
v-2	1 2	7-9 6-10	1,0-1,3 0,7-0,95	0,15-0,35 0,1-0,25	1,4-2,0 0,9-1,3	5-6	24,5-32,5 16-23,2	0,4-0,9 0,25-0,7	25-35 20-30	1,0-2,0 0,7-1,5	1,64-1,58
g-1	1 2	8-15 7-13	1,3-2,2 0,9-1,5	0,4-0,75 0,25-0,4	2,5-3,5 1,4-2,5	6-7	19,5-24 11-18,5	0,8-1,15 0,5-0,9	35-45 30-40	1,5-2,2 1-1,85	1,72-1,62
g-2	1 2	15-20 12-16	2,5-3,1 1,5-2,5	0,75-0,9 0,3-0,65	3,8-5,0 2,5-4,0	7-8	15,9-21,3 10,5-15	1,2-1,45 0,9-1,25	45-55 35-50	2,0-2,5 1,5-2,0	1,88-1,74
g-3	1 2	19-25 15-22	3,0-3,66 2,8-3,0	0,9-1,2 0,5-0,9	5,0-5,5 4,0-4,5	8-9	8,3-14,7 8,0-11,9	1,3-1,6 1,0-1,45	50-60 40-50	2,2-2,5 1,75-2,2	1,84-1,74
s	1 2	20-25	1,75	1,05 0,85	5,5	6-7	7-10 6,2-8,5			1,61-1,53	1,69

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м

Таблица 5.16. - Биоморфологические показатели особей *S. myrsinifolia* жизненной формы деревце в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,07	---	0,15-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	---
j	1 2	1-2 1-3	0,15-0,25 0,1-0,2	---	0,25-0,3 0,15-0,25	1	13-18 10-15,5	---	7-10 5-8	0,03-0,55 0,15-0,4	2,5-2,33
im-1	1 2	2-4 3-5	0,25-0,5 0,2-0,35	0,05-0,15 0,04-0,1	0,3-0,7 0,25-0,5	2	15-18 13-16,5	0,06-0,1 0,04-0,08	8-12 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	2,3-2,0
im-2	1 2	4-6 5-7	0,5-1,2 0,35-0,85	0,1-0,2 0,09-0,15	0,6-1,0 0,5-0,8	3	17-24 15-20	0,15-0,55 0,1-0,35	10-17 8-15	0,2-0,5 0,15-0,4	2,0-1,84
v-1	1 2	6-8 7-9	1,2-1,6 0,8-1,3	0,2-0,35 0,15-0,3	1,0-1,5 0,8-1,2	4-5	20-37 16-28,5	0,5-0,8 0,4-0,6	15-25 12-20	0,5-1,0 0,4-0,8	2,03-2,0
v-2	1 2	8-12 9-14	1,5-2,0 1,2-1,7	0,35-0,85 0,4-0,6	1,5-2,5 1,2-2,2	5-6	30-43 25-40	0,8-1,4 0,6-1,3	25-40 20-30	1,0-1,54 0,8-1,2	2,0-1,92
g-1	1 2	10-18 11-20	2,0-3,5 1,6-3,0	0,85-1,5 0,65-1,1	2,5-5,0 2,0-4,5	6-7	17-28 12-22	1,2-1,6 0,7-1,1	35-45 30-40	1,3-1,8 1-1,5	1,96-1,8
g-2	1 2	15-23 16-23	3,5-5,2 3,0-4,6	1,0-2,2 0,8-1,6	5,0-8,0 4,4-6,5	8-9	15-23 10-18	1,5-2,3 1,2-2,0	40-55 35-50	1,6-2,0 1,4-1,8	2,14-2,04
g-3	1 2	22-27 22-25	4,5-6,0 4,0-5,2	1,2-1,5 0,9-1,3	8,0-10,0 6,5-8,0	9-10	8,0-12,0 6,0-9,7	2,3-3,5 2,0-3,0	55-70 50-65	2,0-2,5 1,8-2,2	2,23-2,0
s	1 2	27-30	5,3	1,05	9,0	6-8	6,0-9,0	1,2			2,04-1,95

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м

Таблица 5.17. - Биоморфологические показатели особей *S. myrsinifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состоя-ние	Жизнен-ность	Пределы абсолют-ного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикреп-ления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Поря-док ветвле-ния	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникно вения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,03-0,07	---	0,15-0,2	1	5-7,5	---	3-5	0,02	---
j	1 2	1-2 1-3	0,15-0,25 0,1-0,2	---	0,25-0,3 0,15-0,25	1	13-18 10-15,5	---	7-10 5-8	0,3-0,55 0,15-0,4	2,5-2,33
im-1	1 2	2-4 3-5	0,25-0,5 0,2-0,35	0,05-0,15 0,04-0,1	0,3-0,7 0,25-0,5	2	15-18 13-16,5	0,06-0,1 0,04-0,08	8-12 5-8	0,15-0,2 0,1-0,15	2,3-2,0
im-2	1 2	4-6 5-7	0,5-1,2 0,35-0,85	0,1-0,2 0,09-0,15	0,6-1,0 0,5-0,8	2-3	17-24 15-20	0,15-0,55 0,1-0,35	10-17 8-15	0,2-0,5 0,15-0,4	2,0-1,84
v-1	1 2	6-8 7-9	1,2-1,6 0,8-1,3	0,2-0,35 0,15-0,3	1,0-1,3 0,8-1,1	3-4-5	20-35 16-25,5	0,5-0,8 0,4-0,6	15-25 12-20	0,5-1,0 0,4-0,8	2,03-2,0
v-2	1 2	8-12 9-14	1,5-2,0 1,2-1,7	0,35-0,6 0,3-0,5	1,3-2,0 1,0-1,8	4-5	29-41 21-32	0,8-1,0 0,6-0,8	20-30 20-25	1,0-1,54 0,8-1,2	2,34-2,15
g-1	1 2	10-16 11-18	2,0-3,5 1,6-3,0	0,65-0,8 0,5-0,7	2,0-4,0 1,8-3,5	5-6	17-28 12-22	1,2-1,5 0,7-1,1	25-40 20-35	1,3-1,8 1-1,5	2,45-2,14
g-2	1 2	15-21 14-20	3,5-4,5 3,0-4,2	0,8-1,0 0,6-0,8	4,0-6,0 3,4-5,5	7-8	18-21 10-16	1,5-2,0 1,2-1,7	30-45 25-40	1,6-2,0 1,4-1,8	2,14-2,04
g-3	1 2	20-25 16-22	4,5-5,2 3,8-4,4	1,0-1,2 0,8-1,0	6,0-9,0 5,5-8,0	8-9	9,0-15,0 7,0-9,5	2,0-2,5 1,5-2,0	45-60 40-55	2,0-2,5 1,8-2,2	1,84-1,79
s	1	25	1,5	1,05	9,0	5-6	6,0-9,0	0,8			2,04-1,95

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м

Таблица 5.18. - Биоморфологические показатели особей *S. myrtilloides* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,05-0,1	---	0,1-0,15	1	5-10	---	3-5	0,08	---
j	1 2	1-2 1-4	0,15-0,22 0,07-0,18	---	0,1-0,25 0,15-0,25	1	9-13,5 7-11,5	---	6-10 5-7	0,15-0,3 0,1-0,25	2,91-2,5
im-1	1 2	2-4 3-6	0,2-0,35 0,13-0,25	0,05-0,055 0,04-0,05	0,25-0,3 0,2-0,35	2	12-16 7-13	0,05-0,07 0,04-0,07	5-10 5-10	0,3-0,5 0,25-0,4	2,45-2,33
im-2	1 2	3-6 3-7	0,35-0,65 0,2-0,35	0,08-0,2 0,05-0,15	0,3-0,4 0,25-0,3	2-3	10-18 8-13,5	0,07-0,1 0,05-0,08	8-15 5-20	0,5-1,0 0,4-0,8	2,41-2,25
v-1	1 2	5-7 6-8	0,5-0,7 0,3-0,45	0,2-0,35 0,15-0,25	0,35-0,45 0,3-0,4	4	11--15 5-12	0,08-0,16 0,07-0,09	15-20 13-25	0,9-1,2 0,6-0,9	2,33-1,92
v-2	1 2	6-8 7-9	0,6-0,92 0,4-0,65	0,3-0,45 0,2-0,3	0,45-0,6 0,4-0,5	4-5	24,5-33,5 16,8-23,2	0,2-0,33 0,15-0,25	18-30 20-30	1,0-1,4 0,7-1,1	2,0-1,88
g-1	1 2	7-10 8-11	0,7-0,8 0,5-0,65	0,4-0,5 0,25-0,35	0,5-0,8 0,5-0,7	6	13,5-21 11-15,5	0,3-0,4 0,2-0,33	30-45 25-35	1,3-1,5 1,0-1,3	2,2-2,0
g-2	1 2	9-12 10-12	0,8-0,9 0,55-0,75	0,45-0,6 0,3-0,45	0,6-0,9 0,6-0,8	6-7	6,9-8,3 5,5-7,5	0,4-0,5 0,3-0,45	40-50 35-45	1,35-1,7 1,15-1,4	2,0-1,87
g-3	1 2	10-13 11-13	0,85-1,0 0,65-0,83	0,5-0,7 0,3-0,5	0,75-0,95 0,7-0,9	6-7	8,3-14,7 8,0-11,9	0,45-0,55 0,35-0,45	45-55 40-50	1,4-1,75 1,35-1,5	1,87-1,85
s	1 2	13-15 12-14	0,72 0,55	0,3-0,5	0,7-0,9	5	3,0-5,3 2,2-4,5			1,5-1,65	

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У всех p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы.

Таблица 5.19. - Биоморфологические показатели особей *S. lapponum* жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник в разных онтогенетических состояниях

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1-2 мес.	0,05-0,1	---	0,1-0,15	1	5-10	---	3-5	0,08	3,3-2,5
j	1 2	1-2 1-4	0,15-0,22 0,07-0,18	---	0,1-0,25 0,15-0,25	1	10-15 7-11,5	---	6-10 5-7	0,15-0,3 0,1-0,25	2,23
im-1	1 2	2-4 3-6	0,2-0,35 0,15-0,25	0,05-0,055 0,04-0,05	0,25-0,4 0,2-0,35	2	12-16 7-13	0,05-0,09 0,04-0,07	5-10 5-10	0,3-0,5 0,25-0,4	2,8-2,23
im-2	1 2	3-6 3-7	0,35-0,65 0,2-0,45	0,05-0,08 0,04-0,065	0,35-0,5 0,25-0,3	2-3	12-18 8-13,5	0,07-0,12 0,05-0,09	8-15 5-20	0,5-1,0 0,4-0,8	2,8-2,23
v-1	1 2	5-7 6-8	0,6-0,85 0,4-0,65	0,08-0,1 0,065-0,1	0,4-0,7 0,3-0,5	4	20--25 13-18	0,15-0,26 0,1-0,2	15-20 13-25	0,9-1,2 0,6-0,9	2,93-2,8
v-2	1 2	6-8 7-9	0,8-1,1 0,5-0,8	0,1-0,15 0,08-0,1	0,6-1,0 0,4-0,8	4-5	24,5-33,5 18-25	0,25-0,7 0,15-0,45	18-30 20-30	1,0-1,4 0,7-1,1	2,93-2,8
g-1	1 2	7-10 8-11	1,1-1,35 0,8-1,0	0,15-0,35 0,1-0,25	0,9-1,4 0,7-1,0	6	19-26 11-19	0,5-0,8 0,4-0,63	30-45 25-35	1,3-1,5 1,0-1,3	3,44-2,93
g-2	1 2	9-12 10-12	1,3-1,5 0,9-1,15	0,2-0,4 0,15-0,3	1,4-1,8 0,9-1,5	6-7	13-19 8-11,5	0,65-0,95 0,5-0,75	40-50 35-45	1,35-1,7 1,15-1,4	3,7-3,44
g-3	1 2	10-13 11-13	1,5-1,7 1,1-1,3	0,3-0,5 0,2-0,35	1,8-2,2 1,3-1,7	6-7	8-15 8,0-11,9	0,8-1,1 0,65-0,95	45-55 40-50	1,4-1,75 1,35-1,5	3,73-3,7
s	1 2										

Примечания: 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный;

2. У всех p - im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы.

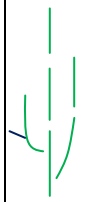
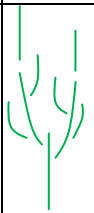
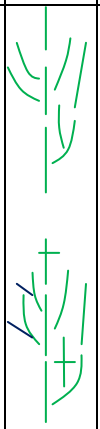
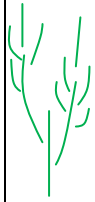
Таблица 8.1. - Качественное и количественное соотношение типов и групп ТПС *S. caprea*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7		1:8		1:12	
пол	n/%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Верхняя модельная ветка																			
Жен.	1	1	10	2	20	1	10	2	20	1	10	1	10	2	20				
	2	2	15,4	2	15,4	2	15,4	3	23,1	2	15,4	2	15,4						
	3			3	33,3	1	11,1	2	22,2	2	22,2							1	11,1
	n	3	8,47	7	22,9	4	12,2	7	21,8	5	15,9	3	8,47	2	6,67			1	3,7
	%	9,37		21,9		12,5		21,9		15,6		9,38		6,25				3,12	
Муж.	1	4	33,3	3	25	3	25			1	8,33			1	8,33				
	2	3	25	5	41,7	2	16,7	1	8,33			1	8,33						
	3	3	30	4	40	1	10	1	10	1	10								
	n	10	29,4	11	35,6	6	17,2	2	6,1	2	6,1	1	2,8	1	2,8				
	%	30,3		33,3		18,2		6,06		6,06		3,03		3,03					
Срединная модельная ветка																			
Жен.	1	1	10	4	40	4	40	1	10										
	2	2	18,2	5	45,5	2	18,2	1	9,09					1	9,09				
	3	1	11,1	3	33,3	3	33,3	1	11,1							1	11,1		
	n	4	13,1	12	39,6	9	30,5	3	10,1					1	3,03	1	3,7		
	%	13,33		40		30		10						3,33		3,33			
Муж.	1	5	41,7	4	33,3	2	16,7			1	8,33								
	2	4	36,4	4	36,4	2	18,2			1	9,09								
	3	3	33,3	5	55,6	1	11,1												
	n	12	37,1	13	41,8	5	15,3			2	5,8								
	%	37,5		40,63		15,63				6,25									
Нижняя модельная ветка																			
Жен.	1	2	20	4	40	3	30					1	10						
	2	4	44,4	3	33,3	1	11,1			1	11,1								

	3	3	33,3	3	33,3	2	22,2			1	11,1								
	n	9	32,6	10	35,5	6	21,1			2	7,4	1	3,33						
	%	32,14		35,71		21,43				7,14		3,57							
Муж.	1	5	45,5	2	18,2	3	27,3	1	9,09										
	2	7	50	4	28,6	1	7,14	2	14,3										
	3	5	50	3	30	1	10			1	10								
	n	17	48,5	9	25,6	5	14,9	3	7,8	1	3,33								
	%	48,57		25,72		14,29		8,57		2,86									
Средние значения %																			
Жен.	M±m	18,04±4,47		32,68±3,19		21,26±3,63		10,61±3,16		7,76±2,72		3,93±2,03		3,23±2,32		1,23±1,23		1,23±1,23	
	P	0,002		0,739		0,223		0,125		0,412		0,197		0,370		0,332		0,332	
муж	M±m	38,36±2,97		34,31±3,619		15,79±2,32		4,64±1,91		5,08±1,62		0,93±0,93		0,93±0,93					
	P	0,002		0,739		0,223		0,125		0,412		0,197		0,370		0,332		0,332	

Примечание: n – число ТПС

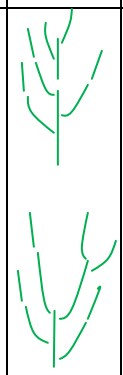
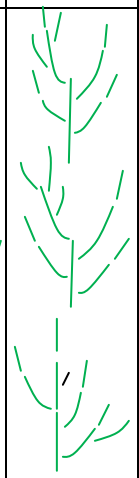
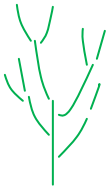
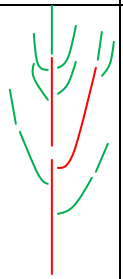
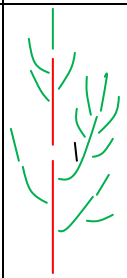
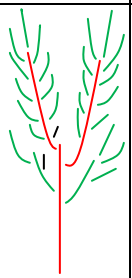
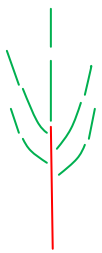
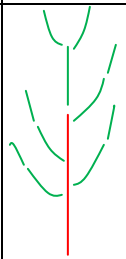
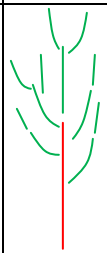
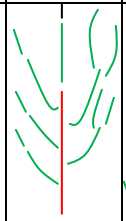
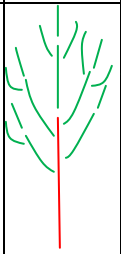
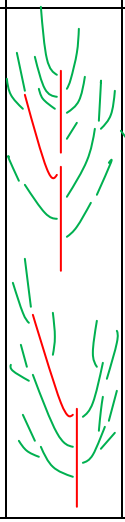
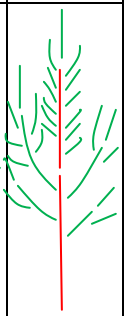
Таблица 8.2. - Варианты ТПС *S. caprea* в типах 1:1, 1:2, 1:3

Тип ТПС		1:1				1:2								1:3							
Группа ТПС		1:1:1	1:1:2	1:1:3	1:1:4	1:2:2	1:2:3	1:2:4	1:2:5	1:2:6	1:2:7	1:2:9	1:2:12	1:3:3	1:3:4	1:3:5	1:3:6	1:3:7	1:3:8	1:3:10	1:3:11
Вариант ТПС																					
Верхняя модельная ветка																					
Жен.	n	1	1		1	2	2		1		1		1		1	2				1	
	№	1	26		50	56-57	74-75		104		113		117		125	131-132				151	
Муж.	n	4	4		2	2	5	2	1		1			1	1	2		2			
	№	2-5	27-30		51-52	58-59	76-80	93-94	105		114			118	126	133-134		145-146			
Срединная модельная ветка																					
Жен.	n	3	1			4	3	3		2				3	2	2					
	№	6-8	31			60-63	81-83	95-97		108-109				119-121	127-128	135-136					

Муж.	n	4	1	6	1	2	5	2	1	1	1	1			2	2	2		1		
	№	9-12	32	41-46	53	64-65	84-88	98-99	106	110	115	116			129-130	137-138	141-142		149		
Нижняя модельная ветка																					
Жен.	n	5	3		1	4	1	3	1	1				1		1		2	1		1
	№	13-17	33-35		54	66-69	89	100-102	107	111				122		139		147-148	150		152
Муж.	n	8	5	3	1	4	3	1		1				2		1	2				
	№	18-25	36-40	47-49	55	70-73	90-92	103		112				123-124		140	143-144				

Примечания:1) n – число ТПС; 2) - номера формул побегообразования

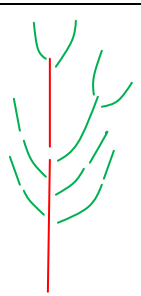
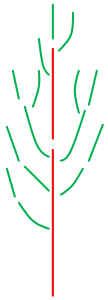
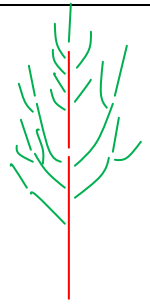
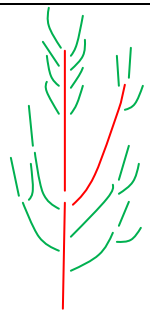
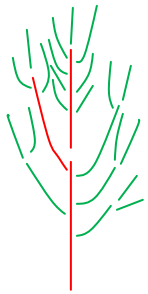
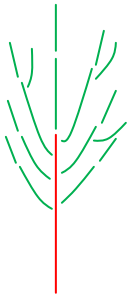
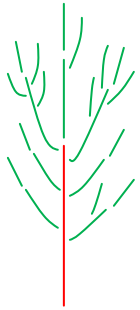
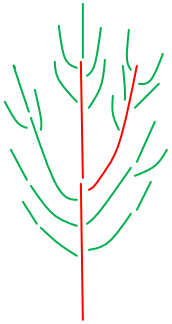
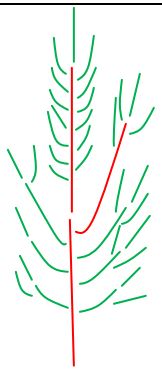
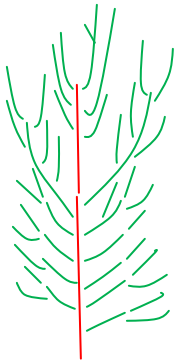
Таблица 8.3. - Варианты ТПС *S. caprea* в типах 1:4, 1:5

Тип ТПС		1:4						1:5								
Группа ТПС		1:4:5	1:4:6	1:4:7	1:4:9	1:4:13	1:4:26	1:5:5	1:5:6	1:5:7	1:5:8	1:5:10	1:5:11	1:5:12	1:5:15	1:5:26
Вариант ТПС																
Верхняя модельная ветка																
жен	n	2	2	1		1	1	1	1	1					1	1
	№	153-154	158-159	163		166	167	168	170	172					178	179
муж	n	1	1									1		1		
	№	155	160									174		176		
Срединная модельная ветка																
жен	n		2		1											
	№		161-162		165											

муж	n								1		1					
	№								171		173					
Нижняя модельная ветка																
жен	n												1	1		
	№												175	177		
муж	n	2		1				1								
	№	156-157		164				169								

Примечания: 1) n – число ТПС, 2) № - номера формул побегообразования

Таблица 8. 4. - Варианты ТПС *S. caprea* в типах 1:6, 1:7, 1:8, 1:12

Тип ТПС		1:6					1:7			1:8	1:12
Группа ТПС		1:6:8	1:6:10	1:6:17	1:6:18	1:6:19	1:7:10	1:7:15	1:7:18	1:8:31	1:12:32
Вариант ТПС											
Верхняя модельная ветка											
жен	n	1	1			1		1	1		1
	№	180	181			184		186	187		190
муж	n			1			1				
	№			182			185				
Срединная модельная ветка											
жен	n								1	1	
	№								188	189	
муж	n										
	№										
Нижняя модельная ветка											
ж	n				1						

	№				183						
муж	n										
	№										

Примечания: 1) n – число ТПС, 2) № - номера формул побегообразования

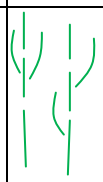
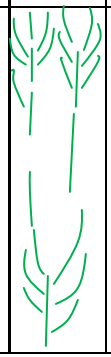
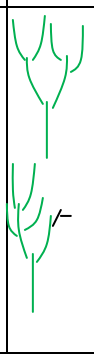
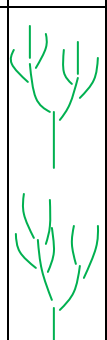
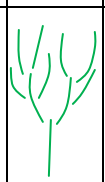
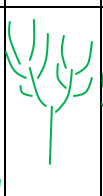
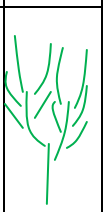
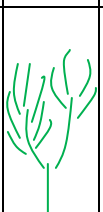
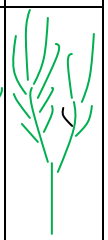
Таблица 8.6. - Качественное и количественное соотношение типов и групп ТПС *S. euxina*

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7	
пол	n	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Верхняя модельная ветка															
жен	1	2	20	7	70	1	10								
	2	1	14,3	4	57,1			1	14,3	1	14,3				
	3	1	12,5	6	75			1	12,5						
	n	4	15,6	17	67,37	1	3,33	2	8,93	1	4,77				
	%	16		68		4		8		4					
муж	1	4	33,3	7	58,3	1	8,3								
	2	3	33,3	6	66,7										
	3	4	36,4	5	44,5	1	9,09	1	9,09						
	n	11	34,33	18	56,5	2	5,8	1	3,03						
	%	34,38		56,25		6,25		3,12							
Срединная модельная ветка															
жен	1	4	33,3	6	50	2	16,7								
	2	2	22,2	3	33,3	3	33,3	1	11,1						
	3	1	11,1	6	66,7	1	11,1	1	11,1						
	n	7	22,2	15	50	6	20,37	2	7,4						
	%	23,33		50		20		6,67							
муж	1	5	38,5	6	46,1	1	7,7	1	7,7						
	2	6	54,5	3	27,3	2	18,2								
	3	6	66,7	3	33,3										
	n	17	53,23	12	35,57	3	8,63	1	2,57						
	%	51,52		36,36		9,09		3,03							
Нижняя модельная ветка															
жен	1	2	20	4	40	3	30	1	10						
	2	2	22,2	3	33,3	3	33,3							1	11,1
	3	2	20	5	50	2	20					1	10		
	n	6	20,73	12	41,1	8	27,77	1	3,33			1	3,33	1	3,33
	%	20,69		41,38		27,59		3,45				3,45		3,45	

муж	1	4	66,7	2	33,33										
	2	7	70	2	20	1	10								
	3	5	38,5	7	53,8	1	7,7								
	n	16	58,4	11	35,71	2	5,9								
	%	55,17		37,93		6,9									
Средние значения %															
жен	M±m	19,51±2,212		52,82±5,191		17,16±4,364		6,556±2,109		1,589±1,589		1,111±1,111		1,233±1,233	
	p	0,000		0,180		0,046		0,073		0,332		0,332		0,332	
муж	M±m	48,66±5,229		42,59±5,119		6,777±2		1,866±1,239							
	p	0,000		0,180		0,046		0,073							

Примечание: n – число ТПС

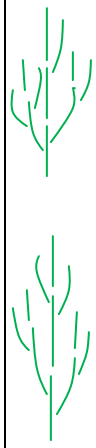
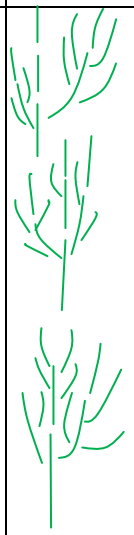
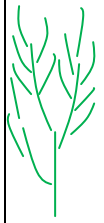
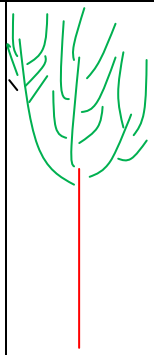
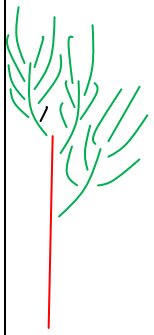
Таблица 8.7. - Варианты ТПС *S. euxina* в типах 1:1, 1:2

Тип ТПС		1:1								1:2									
Группа ТПС		1:1:1	1:1:2	1:1:3	1:1:4	1:1:5	1:1:6	1:1:7	1:1:8	1:2:2	1:2:3	1:2:4	1:2:5	1:2:6	1:2:7	1:2:8	1:2:9	1:2:10	1:2:11	1:2:12
Вариант ТПС																				
Верхняя модельная ветка																				
Жен.	n		2	1	1							4	4	2	6			1		
	№		2-3	17	32							69-72	88-91	110-111	122-127			143		
Муж.	n	1	2	3	2	2		1			2	4	5	4		2	1			
	№	1	4-5	18-20	33-34	44-45		60			64-65	73-76	92-96	112-115		133-134	140			
Срединная модельная ветка																				
Жен.	n		2	1	1	1	1		1			2	5	1	1	2	1		2	1
	№		6-7	21	35	46	54		61			77-78	97-101	116	128	135-136	141		144-145	146
Муж.	n		5	5	4	3				2	1	2	3	3	1					
	№		8-12	22-26	36-39	47-49				62-63	66	79-80	102-104	117-119	129					
Нижняя модельная ветка																				

Жен.	n		2	1		1	2				1	4	1	2	1	2	1			
	№		13-14	27		50	55-56				67	81-84	105	120-121	130	137-138	142			
Муж.	n		2	4	4	3	3				1	3	4		2	1				
	№		15-16	28-31	40-43	51-53	57-59				68	85-87	106-109		131-132	139				

Примечания:1) n – число ТПС, 2) № - номера формул побегообразования

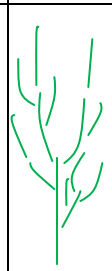
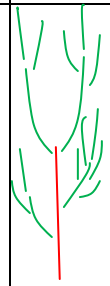
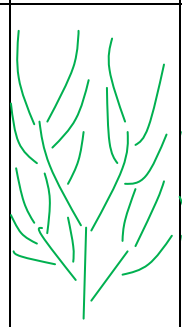
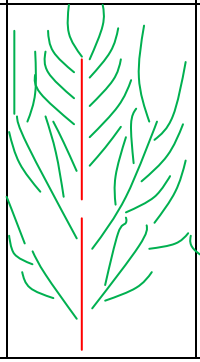
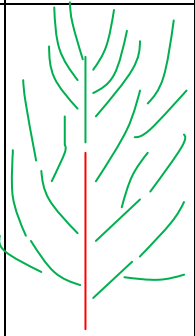
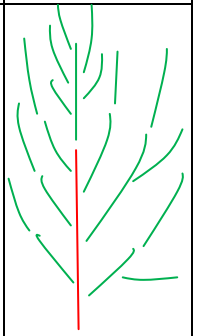
Таблица 8.8. - Варианты ТПС *S. euxina* в типе 1:3

Группа ТПС		1:3:4	1:3:5	1:3:6	1:3:7	1:3:8	1:3:9	1:3:10	1:3:12	1:3:13	1:3:15	1:3:17	1:3:19
Вариант ТПС													
Верхняя модельная ветка													
Жен.	n			1									
	№			150									
Муж.	n			1	1								
	№			151	154								
Срединная модельная ветка													
Ж	n		1	1		1			1		1	1	

	№		148	152		156			163		166	167	
Муж.	n			1	1		1						
	№			153	155		158						
Нижняя модельная ветка													
Жен.	n					1	3	1	1	1			1
	№					157	159-161	162	164	165			168
Муж.	n	1	1										
	№	147	149										

Примечание: n – число ТПС, № - номера формул побегообразования

Таблица 8.9. - Варианты ТПС *S. euxina* в типах 1:4, 1:5, 1:6, 1:7

Тип ТПС		1:4							1:5	1:6	1:7
Группа ТПС		1:4:7	1:4:9	1:4:11	1:4:12	1:4:14	1:4:15	1:4:17	1:5:27	1:6:16	1:7:13
Вариант ТПС											
Верхняя модельная ветка											
жен	n			1			1		1		
	%			171			174		176		
муж	n	1									
	%	169									
Срединная модельная ветка											
жен	n				1	1					
	%				172	173					
муж	n		1								
	%		170								
Нижняя модельная ветка											

жен	n							1		1	1
	%							175		177	178
муж	n										
	%										

Примечания: 1) n – число ТПС, 2) № - номера формул побегообразования

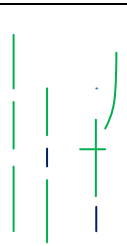
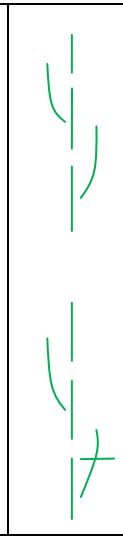
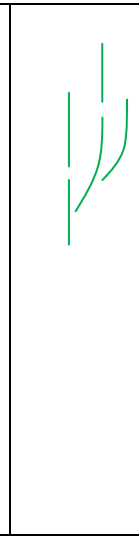
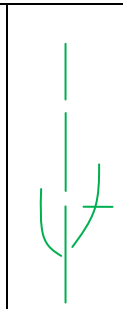
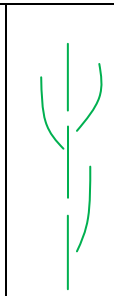
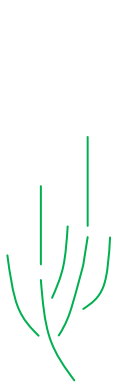
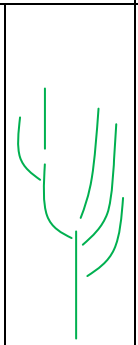
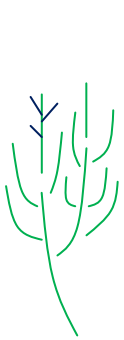
Таблица 8.11. - Качественное и количественное соотношение типов и групп ТПС *S. acutifolia*

Тип ТПС		1:1								1:2								1:3									1:4		1:5	1:6	1:7
Группа ТПС		1:1:1	1:1:2	1:1:3	1:1:4	1:1:5	1:1:9	1:1:10	%	1:2:2	1:2:3	1:2:4	1:2:5	1:2:6	1:2:7	1:2:9	%	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
Верхняя модельная ветка																															
Жен.	1	1	2			1			40	2	2		1		1		60									0					
	2		1	2	1	1			38,5		3	1			1	1	46,2		1							7,7		1			
	3	1		2	1			1	41,7	2	1	1	1			1	50			1						8,3					
	n	2	3	4	2	2		1	40,1	4	6	2	2		2	2	52,1		1	1						5,33		1			
	%	40								51,44								5,71									2,86					
Муж.	1	1	2	2					62,5	1							12,5	1								12,5				1	
	2		3	1					44,5	2			1				33,3			1			1			22,2					
	3	1	4	1					50	2	1						25			1						8,3	1				1
	n	2	9	4					52,3	5	1		1				23,6	1		2			1			14,3	1			1	1
	%	51,7								24,1								13,7									3,45			3,5	3,5
Срединная модельная ветка																															
Жен.	1	2		1					25	1	2	4					58,3			1						8,3			1		
	2			2			1		25	1	3		1	1			50	1	1	1						25					
	3	1	1	2	1				41,7	2	1	2					41,7	1								8,3			1		
	n	3	1	5	1		1		30,6	4	6	6	1	1			50	2	1	2						13,9			2		
	%	30,5								50								13,9											5,6		
Муж.	1	2	3	1	1				53,9	1	3						30,8	1			1					15,4					
	2	2	3	1		1			46,7	2	4	1					46,7					1				6,7					
	3	2	1	4	1				57,1	2		2					28,6		1	1						14,3					
	n	6	7	6	2	1			52,6	5	7	3					35,4	1	1	1	1	1				12,1					
	%	52,38								35,72								11,9													

Нижняя модельная ветка																														
Жен.	1	1							16,7			2		2			66,7							1		16,7					
	2	1	1						28,6		2		1				42,9	1		1						28,6					
	3				1				14,3		2		2	1			71,5			1						14,3					
	n	2	1		1				19,9		4	2	3	3			60,4	1		2				1		19,9					
	%	20								60								20													
Муж.	1	2	2						66,7			2					33,3														
	2	2	4						66,7		2	1					33,3														
	3	1	3	1					55,6	1	2		1				44,4														
	n	5	9	1					63	1	4	3	1				37														
	%	62,5								37,5																					
Средние значения %																														
Жен.	M±m	30,17±3,577								54,14±3,514								13,02±3,042									0,86± 0,86		1,84±1,22	-	-
	p	0,000								0,000								0,313									0,955		0,15	-	-
Муж.	M±m	55,97±2,718								31,99±3,369								8,822±2,646									0,92± 0,92		-	2,31±1,57	0,93±0,93
	p	0,000								0,000								0,313									0,955		-	0,16	0,33

Примечание: n – число ТПС

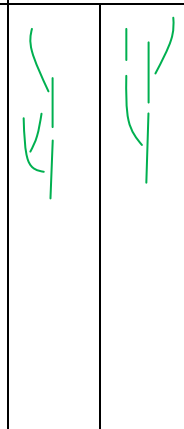
Таблица 8.12. - Варианты ТПС *S. acutifolia* в типе 1:1

Группа ТПС		1:1:1	1:1:2	1:1:3				1:1:4			1:1:5			1:1:9	1:1:10
Вариант ТПС															
Верхняя модельная ветка															
Жен.	n	2	3	3	1			2			1		1		1
	№	1-2	21-23	51-52	64			71-72			77		79		81
Муж.	n	2	9	2	1	1									
	№	8-9	26-34	57-58	66	69									
Срединная модельная ветка															
Жен.	n	3	1	3	1		1		1					1	
	№	3-5	24	54-56	65		70		74					80	
М	n	6	7	4	2			1	1			1			

	№	10-15	35-41	59-62	67-68			73	75			78			
Нижняя модельная ветка															
Жен.	n	2	1							1					
	№	6-7	25							76					
Муж.	n	5	9	1											
	№	16-20	42-50	63											

Примечания: 1) n – число ТПС, 2) № - номера формул побегообразования

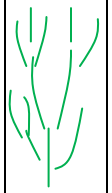
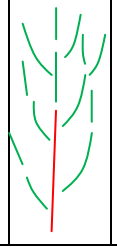
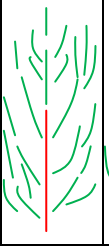
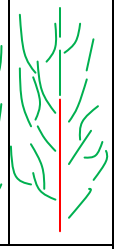
Таблица 8.13. - Варианты ТПС *S. acutifolia* в типе 1:2

Группа ТПС		1:2:2			1:2:3			1:2:4					1:2:5				1:2:6		1:2:7		1:2:9
Вариант ТПС																					
Верхняя модельная ветка																					
Жен.	n	1		3	5	1			1		1		2						1	1	2
	№	82		84-86	101-105	117			130		132		145-146						157	158	159-160
Муж.	n			5		1							1								
	№			91-95		122							148								
Срединная модельная ветка																					
Жен.	n			4	3	3					3	3				1		1			
	№			87-90	106-108	118-120					133-135	141-143				152		155			
М	n		1	4	2	4	1			1	2										

	№		83	96-99	112-113	123-126	128			131	138-139									
Нижняя модельная ветка																				
Жен.	n				3	1					2		1	1	1		2	1			
	№				109-111	121					136-137		147	150	151		153-154	156			
Муж.	n			1	3	1		1			1	1	1								
	№			100	114-116	127		129			140	144	149								

Примечания:1) n – число ТПС,2) № - номера формул побегообразования

Таблица 8.14. - Варианты ТПС *S. acutifolia* в типе 1:3, 1:4, 1:5, 1:6, 1:7

Группа ТПС		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																			
Верхняя модельная ветка																			
Жен	n			1			1								1				
	№			167			174								182				
Муж.	n	1			1	1					1			1				1	1
	№	164			169	172					178			181				185	186
Средняя модельная ветка																			
Жен.	n	2		1		1							1			1	1		
	№	161-162		168		170							180			183	184		
Муж.	n	1	1			1			1	1									
	№	165	166			173			176	177									
Нижняя модельная ветка																			
Жен	n	1				1		1				1							
	№	163				171		175				179							
Муж	n																		
	№																		

Примечания: 1) n – число ТПС, 2) № - номера формул побегообразования

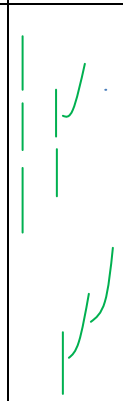
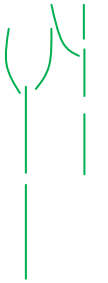
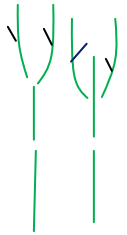
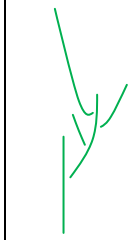
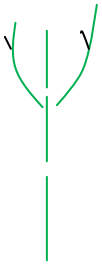
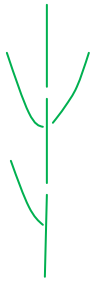
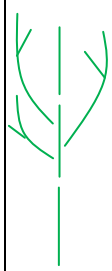
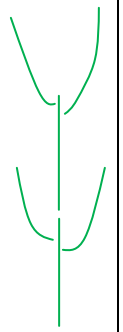
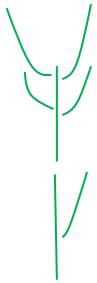
Таблица 8.16. - Качественное и количественное соотношение типов и групп ТПС *S. gmelinii*

Тип ТПС		1:1						1:2								1:3							1:4			1:6	
Группа ТПС		1:1:1	1:1:2	1:1:3	1:1:4	1:1:5	%	1:2:2	1:2:3	1:2:4	1:2:5	1:2:6	1:2:7	1:2:8	%	1:3:3	1:3:4	1:3:5	1:3:6	1:3:7	1:3:8	%	1:4:8	1:4:9	%	1:6:18	%
Верхняя модельная ветка																											
женские	1			1			11,1		2	1	2			1	66,7		1	1				22,2					
	2		1				14,3		2	1					42,9			1		1		28,6		1	14,3		
	3	1					12,5		1	3	1				62,5	1					1	25					
	n	1	1	1			12,6		5	5	3			1	57,4	1	1	2		1	1	25,3		1	4,77		
	%	12,5						58,3								25							4,2				
мужские	1	2	1	3		1	77,8	1			1				22,2												
	2	2	2		2		75				1				12,5			1				12,5					
	3	1	3	2			75			1	1				25												
	n	5	6	5	2	1	75,9	1		1	3				19,9			1				4,2					
	%	76						20								4											
Срединная модельная ветка																											
женские	1	2					28,6		2	2	1				71,4												
	2	1				1	28,6		2			1			42,9			1				14,3	1		14,3		
	3	1	1				28,6		1	2	1				57,1											1	14,3
	n	4	1			1	28,6		5	4	2	1			57,1			1				4,77	1		4,77	1	4,77
	%	28,5						57,1								4,8							4,8			4,8	
мужские	1	2	5	2			81,8	2							18,2												
	2	2	4	3			75		1	1		1			25												
	3	3	2	2	1		72,7		1	1	1				27,3												
	n	7	11	7	1		76,5	2	2	2	1	1			23,5												
	%	76,5						23,5																			
Нижняя модельная ветка																											
же	1		2				28,6	2		1	1				57,1				1			14,3					
	2	1					16,7		1	1		2	1		83,3												

	3	2		1			37,5	1	1	2	1				62,5												
	n	3	2	1			27,6	3	2	4	2	2	1		67,6				1			4,77					
	%	28,57						66,67								4,76											
мужские	1	2	2		1		62,5		1	1	1				37,5												
	2	3	1				66,7	1		1					33,3												
	3	2	3				62,5	1	1	1					37,5												
	n	7	6		1		63,9	2	2	3	1				36,1												
	%	63,6						36,4																			
Средние значения %																											
жен	M±m	22,94±3,125						60,71±4,294								11,6±3,968								3,178±2,102		1,6±1,59	
	p	0,000						0,000								0,027								0,150		0,332	
муж	M±m	72,13±2,242						26,5±2,83								1,389±1,389								-		-	
	p	0,000						0,000								0,027								-		-	

Примечание: n – число ТПС

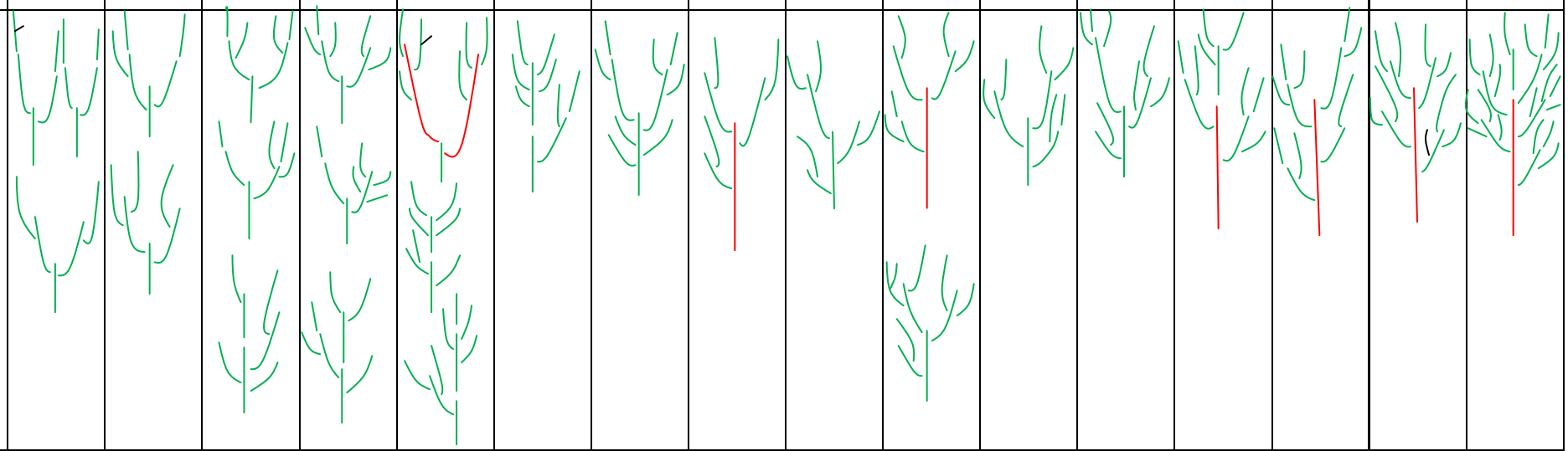
Таблица 8.17. - Варианты ТПС *S. gmelinii* в типе 1:1

Группа ТПС		1:1:1	1:1:2			1:1:3					1:1:4			1:1:5	
Вариант ТПС															
Верхняя модельная ветка															
Жен.	n	1	1				1								
	№	1	28				53								
Муж.	n	5	4			6				1			2	1	
	№	9-13	32-35			55-60				61			69-70	74	
Срединная модельная ветка															
Жен.	n	4	1												1
	№	2-5	29												73
Муж.	n	7	8	2	1	5		1	1			1			
	№	14-20	36-43	44-45	46	62-66		67	68			71			
Нижняя модельная ветка															
Ж	n	3	2			1									

	№	6-8	30-31			54									
Муж.	n	7	4		2						1				
	№	21-27	47-50		51-52						72				

Примечания: 1) n – число ТПС, 2) № - номера формул побегообразования

Таблица 8.18. - Варианты ТПС *S. gmelinii* в типах 1:2, 1:3, 1:4, 1:6

Группа ТПС		1:2:2	1:2:3	1:2:4	1:2:5	1:2:6	1:2:7	1:2:8	1:3:3	1:3:4	1:3:5	1:3:6	1:3:7	1:3:8	1:4:8	1:4:9	1:6:18
Вариант ТПС																	
Верхняя модельная ветка																	
жен	n		6	5	2			1	1	1	2		1	1		1	
	№		83-88	100-104	119-120			135	136	137	138-139		143	144		146	
муж	n	1		1	3						1						
	№	78		113	125-127						141						
Срединная модельная ветка																	
жен	n		5	4	2	1					1				1		1
	№		89-93	105-108	121-122	130					140				145		147

муж	n	2	2	2	1	1											
	№	79-80	96-97	114-115	128	133											
Нижняя модельная ветка																	
жен	n	3	2	4	2	2	1					1					
	№	75-77	94-95	109-112	123-124	131-132	134					142					
муж	n	2	2	3	1												
	№	81-82	98-99	116-118	129												

Примечания:1) n – число ТПС, 2) № - номера формул побегообразования

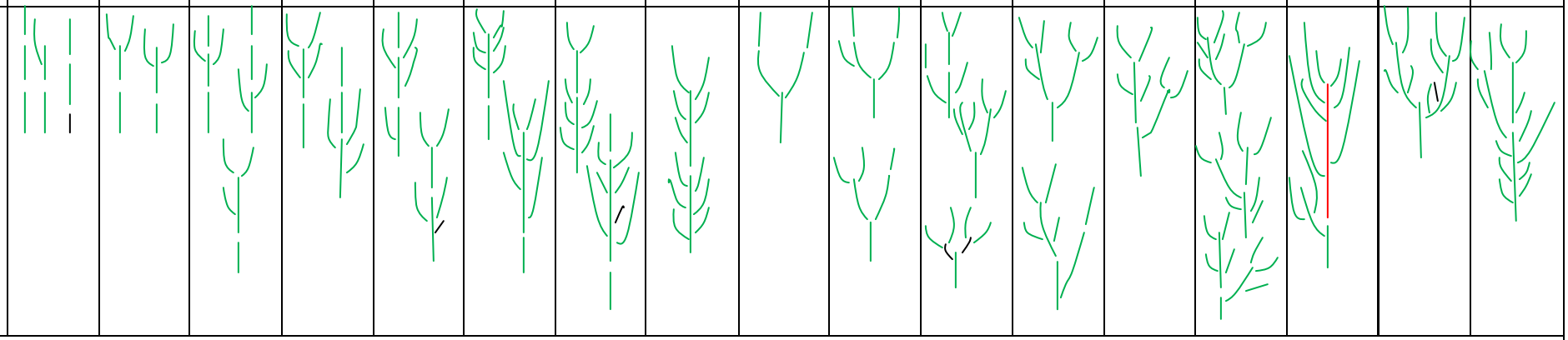
Таблица 8.20. - Качественный и количественный состав типов ТПС *S. cinerea* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Тип ТПС		1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7		1:8	
пол	№	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
женские	№ скелетной оси 1	1	16,7	2	33,3	2	33,3					1	16,7				
	№ скелетной оси 2	1	16,7	5	83,3												
	№ скелетной оси 3	1	16,7	2	33,3	1	16,7			1	16,7	1	16,7				
	№ скелетной оси 4			1	16,7	3	50	1	16,7							1	16,7
	№ скелетной оси 5	1	16,7	1	16,7	2	33,3	1	16,7					1	16,7		
	№ скелетной оси 6			1	16,7	2	33,3	1	16,7			2	33,3				
	№ скелетной оси 7			4	66,7			2	33,3								
	№ скелетной оси 8	1	12,5	6	75	1	12,5										
	№ скелетной оси 9	1	16,7	2	33,3	2	33,3							1	16,7		
	№ скелетной оси 10																
	n	6		24		13		5		1		4		2		1	
	%	10,71		42,86		23,21		8,93		1,79		7,14		3,57		1,79	
мужские	№ скелетной оси 1	4	66,7	1	16,7	1	16,7										
	№ скелетной оси 2	4	66,7	1	16,7							1	16,7				
	№ скелетной оси 3	4	66,7	1	16,7	1	16,7										
	№ скелетной оси 4	4	50	3	30	1	10										
	№ скелетной оси 5	4	44,4	5	55,6												
	№ скелетной оси 6	3	37,5	4	50	1	12,5										
	№ скелетной оси 7	3	50	3	50												
	№ скелетной оси 8	4	50	3	37,5							1	12,5				
	№ скелетной оси 9	4	50	3	37,5					1	12,5						
	№ скелетной оси 10																
	n	34		24		4				1		2					
	%	52,31		36,92		6,15				1,54		3,08					
Средние значения %																	
ж	M±m	10,67±2,705		41,67±8,781		23,6±5,723		9,267±4,036		1,856±1,856		7,411±4,035		3,711±2,455		5,567±1,856	

	p	0,000	0,493	0,013	0,036	0,843	0,377	0,150	0,332
	M±m	53,56±3,556	34.52±5,157	6,211±2,546	-	1,389±1,389	3,244±2,174	-	-
	p	0,000	0,493	0,013	-	0,843	0,377		

Примечание: n – число ТПС

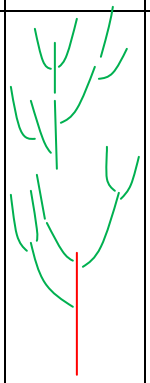
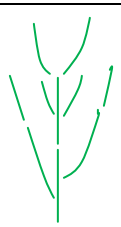
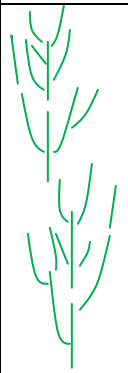
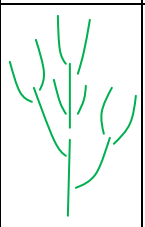
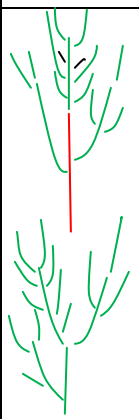
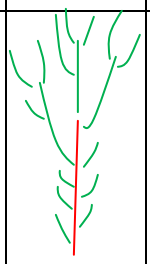
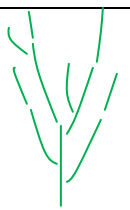
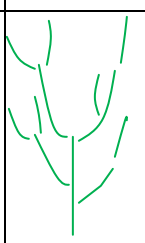
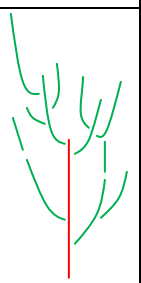
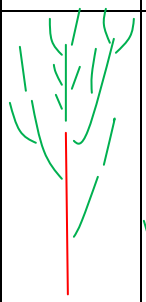
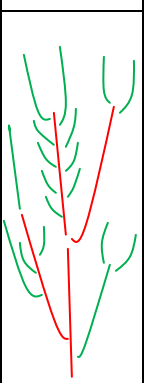
Таблица 8.21. - Варианты ТПС *S. cinerea* ивы пепельной жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в типах 1:1 и 1:2

Группа ТПС	1:1:1	1:1:2	1:1:3	1:1:4	1:1:5	1:1:6	1:1:8	1:1:11	1:2:2	1:2:3	1:2:4	1:2:5	1:2:6	1:2:7	1:2:9	1:2:10	1:2:13
Вариант ТПС																	
Женские особи																	
1			1								1		1				
			(18)								(59)		(76)				
2								1		1				2			2
								(40)		(46)				(80-81)			(87-88)
3			1								2						
			(19)								(60-61)						
4													1				
													(77)				
5				1								1					
				(22)								(71)					
6										1							
										(47)							
7											2		1	1			
											(62-63)		(78)	(82)			
8	1									3		2	1				
	(1)									(48-50)		(72-73)	(79)				

9						1				1		1					
						(36)				(51)		(74)					
Мужские особи																	
1		1	1	1			1									1	
		(9)	(20)	(23)			(38)									(86)	
2		1	1	1	1					1							
		(10)	(21)	(24)	(34)					(52)							
3				2	1		1				1						
				(25-26)	(35)		(39)				(64)						
4	2	2								1	2						
	(2-3)	(11-12)								(53)	(65-66)						
5	2	2							4	1							
	(4-5)	(13-14)							(41-44)	(54)							
6	1	1				1			1	3							
	(6)	(15)				(37)			(45)	(55-57)							
7	2			1						1	1			1			
	(7-8)			(27)						(58)	(67)			(83)			
8		1		3							1	1			1		
		(16)		(28-30)							(68)	(75)			(84)		
9		1		3							2				1		
		(17)		(31-33)							(69-70)				(85)		

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

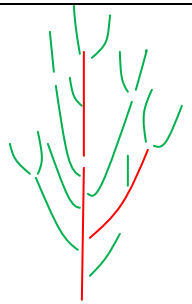
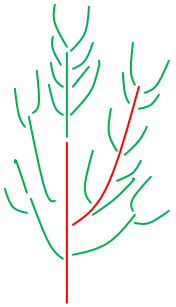
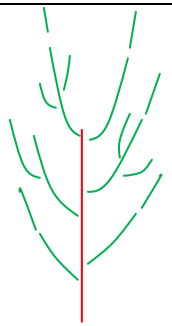
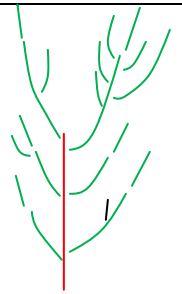
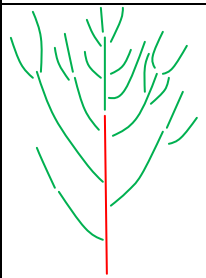
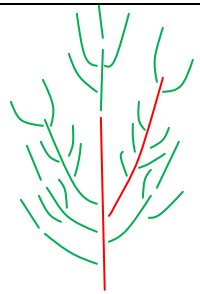
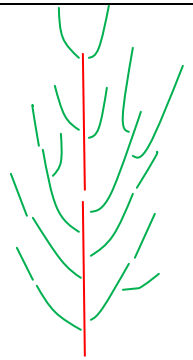
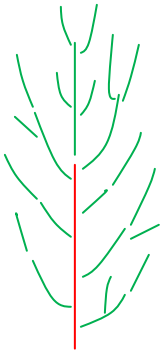
Таблица 8.22. - Варианты ТПС *S. cinerea* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в типах 1:3 и 1:4

Группа ТПС	1:3:3	1:3:4	1:3:5	1:3:6	1:3:7	1:3:8	1:3:13	1:3:14	1:4:6	1:4:7	1:4:8	1:4:11	1:4:17
Вариант ТПС													
Женские особи													
1							2						
							(102-103)						
2													
3	1												
	(89)												
4			1	1	1				1				
			(96)	(98)	(99)				(106)				
5			1			1					1		
			(97)			(101)					(108)		
6	2									1			
	(90-91)									(107)			
7												1	1
												(109)	(110)
8		1											
		(93)											
9		1			1								

		(94)			(100)								
Мужские особи													
1							1						
							(104)						
2													
3		1											
		(95)											
4								1					
								(105)					
5													
6	1												
	(92)												
7													
8													
9													

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

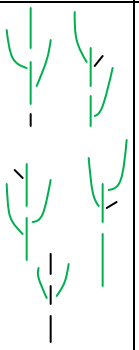
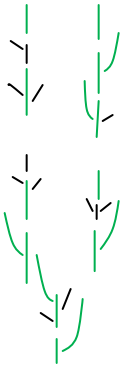
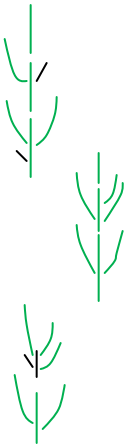
Таблица 8.23. - Варианты ТПС *S. cinerea* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник в типах 1:5, 1:6, 1:7 и 1:8

Группа ТПС	1:5:13	1:5:23	1:6:10	1:6:14	1:6:17	1:6:23	1:7:13	1:8:15
Вариант ТПС								
Женские особи								
1					1			
					(115)			
2								
3		1				1		
		(112)				(117)		
4								1
								(121)
5							1	
							(119)	
6			1		1			
			(113)		(116)			
7								
8								
9							1	
							(120)	

Мужские особи								
1								
2				1				
				(114)				
3								
4								
5								
6								
7								
8						1		
						(118)		
9	1							
	(111)							

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

Таблица 8.25. - Качественный и количественный состав типов ТПС *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик

Тип ТПС	1:1										1:2		1:3
Группа ТПС	1:1:1	1:1:2	1:1:3	1:1:4	1:1:5	1:1:6	1:1:8	1:1:9	1:1:10	1:1:14	1:2:8	1:2:18	1:3:12
Вариант ТПС													
1			1		2	1			1				
			(8)		(18-19)	(26)			(33)				
2	1	1	1	1	2								1
	(1)	(3)	(9)	(13)	(20-21)								(38)
3					1	1	2			1			
					(22)	(27)	(30-31)			(35)			
4		1		1	1			1	1				
		(4)		(14)	(23)			(32)	(34)				
5	1	1	2		1	1							
	(2)	(5)	(10-11)		(24)	(28)							
6		2			1	1						1	
		(6-7)			(25)	(29)						(37)	
7			1	3							1		
			(12)	(15-17)							(36)		

n	2	5	5	5	8	4	2	1	2	1	1	1	1
%	92%										5,4%		2,6%

Примечание: n – число ТПС

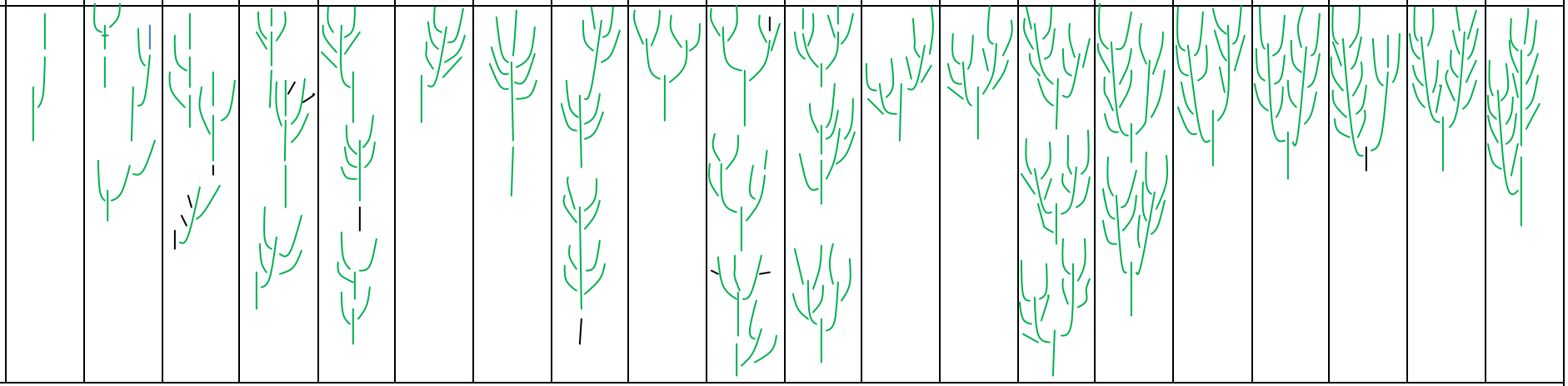
Таблица 8.27. - Качественный и количественный состав типов ТПС *S. triandra*

Тип ТПС			1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6		1:7		1:8	
пол		№	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
женские	№ скелетной оси	1	1	16,7	1	16,7	3	50	1	16,7								
		2	1	16,7	1	16,7	2	33,3	2	33,3								
		3			2	40	2	40					1	20				
		4	1	16,7	1	16,7	2	33,3			1	16,7					1	16,7
		5			2	33,3	3	50					1	16,7				
		6			3	60			1	20					1	20		
		7	1	16,7	2	33,3			1	16,7	1	16,7			1	16,7		
		8	1	16,7	2	33,3			1	16,7			2	33,3				
		9	1	16,7	3	50			2	33,3								
		10																
	n		6		17		12		8		2		4		2		1	
	%		11,5		32,7		23,2		15,4		3,8		7,7		3,8		1,9	
мужские	№ скелетной оси	1	2	40	2	40	1	20										
		2	3	50	2	33,3			1	16,7								
		3	3	42,9			2	28,6	2	28,6								
		4	3	37,5	3	37,5	1	12,5	1	12,5								
		5	3	60	2	40												
		6	3	60	1	20	1	20										
		7	3	50	1	16,7	1	16,7	1	16,7								
		8	3	50	2	33,3	1	16,7										
		9	2	40	2	40	1	20										
		10		39,08														
	n		25		15		8		5									
	%		47,2		28,3		15,1		9,4									

Средние значения %									
жен	M±m	11,3±2,783	33,33±5,087	22,96±7,523	15,19±4,375	3,711±2,455	7,778±4,156	4,078±2,711	1,856±1,856
	p	0,000	0,536	0,341	0,238	0,150	0,080	0,152	0,332
	M±m	47,82±2,799	28,98±4,633	14,94±3,167	8,278±3,565	-	-	-	-
	p	0,000	0,536	0,341	0,238	-	-	-	-

Примечание: n – число ТПС

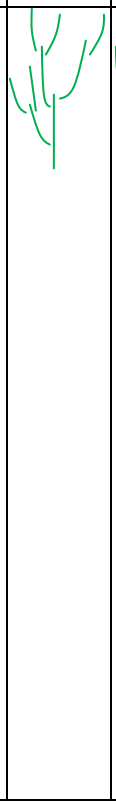
Таблица 8.28. - Варианты ТПС *S. triandra* в типах 1:1 и 1:2

Группа ТПС	1:1:1	1:1:2	1:1:3	1:1:4	1:1:5	1:1:6	1:1:7	1:1:8	1:2:4	1:2:5	1:2:6	1:2:7	1:2:8	1:2:9	1:2:10	1:2:11	1:2:12	1:2:13	1:2:15	1:2:16
Вариант ТПС																				
Женские особи																				
1				1																1
				(14)																(63)
2	1													1						
	(1)													(47)						
3										2										
										(33-34)										
4		1								1										
		(2)								(35)										
5										1							1			
										(36)							(58)			
6									1	1		1								
									(32)	(37)		(41)								
7		1										1			1					

		(3)										(42)			(52)					
8				1											2					
				(15)											(53-54)					
9			1											3						
			(6)											(48-50)						
Мужские особи																				
1			1			1							1						1	
			(7)			(26)							(45)						(62)	
2			1	2							1				1					
			(8)	(16-17)							(38)				(55)					
3		1	1					1												
		(4)	(9)					(29)												
4			1	1	1							1	1				1			
			(10)	(18)	(23)							(43)	(46)				(59)			
5		1			2						1							1		
		(5)			(24-25)						(39)							(61)		
6			1			1		1						1						
			(11)			(27)		(30)						(51)						
7				1			1	1								1				
				(19)			(28)	(31)								(56)				
8			2	1							1						1			
			(12-13)	(20)							(40)						(60)			
9				2								1				1				
				(21-22)								(44)				(57)				

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

Таблица 8.29.- Варианты ТПС *S. triandra* в типах 1:3 и 1:4

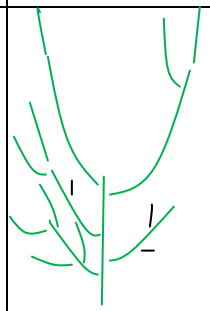
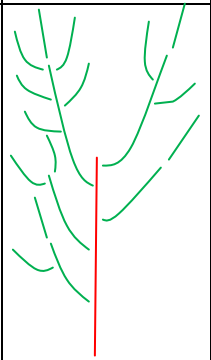
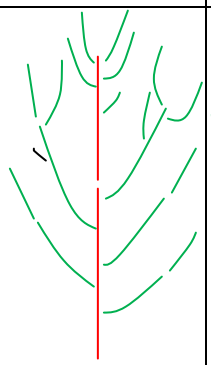
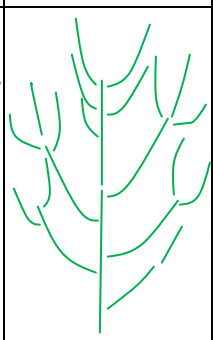
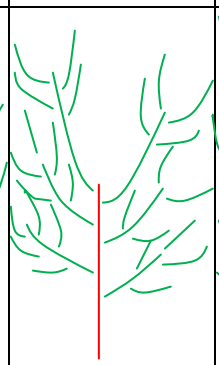
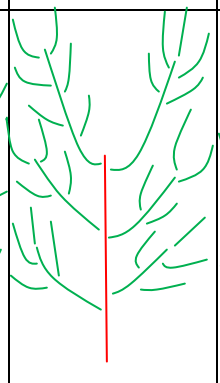
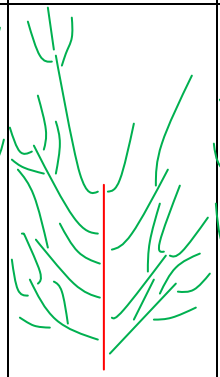
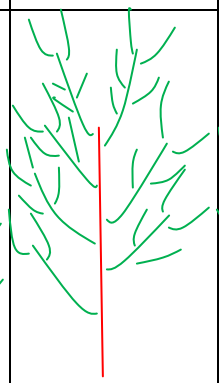
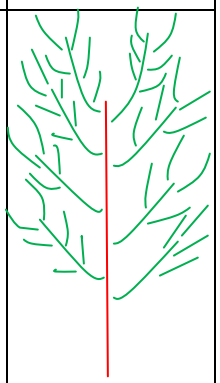
Группа ТПС	1:3:5	1:3:6	1:3:8	1:3:10	1:3:12	1:3:13	1:3:14	1:3:15	1:3:17	1:3:18	1:3:21	1:3:22	1:4:10	1:4:11	1:4:12	1:4:15	1:4:17	1:4:20
Вариант ТПС																		
Женские особи																		
1					1				1		1						1	
					(68)				(79)		(82)						(91)	
2			1			1								1				1
			(66)			(74)								(86)				(93)

3										1		1						
										(81)		(83)						
4					1	1												
					(69)	(75)												
5				1	1				1									
				(67)	(70)				(80)									
6																		1
																		(94)
7																1		
																(89)		
8																		1
																		(95)
9													1			1		
													(84)			(90)		
Мужские особи																		
1		1																
		(65)																
2																	1	
																	(92)	
3	1						1								1			1
	(64)						(76)								(87)			(96)
4					1								1					
					(71)								(85)					
5																		
6								1										
								(77)										
7					1										1			
					(72)										(88)			

8								1										
								(78)										
9					1													
					(73)													

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

Таблица 8.30. - Варианты ТПС женских особей *S. triandra* в типах 1:5, 1:6, 1:7 и 1:8

Группа ТПС	1:5:12	1:5:14	1:6:14	1:6:16	1:6:26	1:6:27	1:7:22	1:7:28	1:8:40
Вариант ТПС									
1									
2									
3			1(99)						
4		1(98)							1(105)
5					1(101)				
6								1(104)	
7	1(97)						1(103)		
8				1(100)		1(102)			
9									

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

Таблица 8.32. - Качественный и количественный состав типов и групп ТПС *S. rosmarinifolia*

Тип ТПС			1:1								1:2									1:3									1:4
Группа ТПС			1:1:2	1:1:3	1:1:4	1:1:5	1:1:6	1:1:7	1:1:10	%	1:2:4	1:2:6	1:2:7	1:2:8	1:2:9	1:2:10	1:2:11	1:2:13	%	1:3:9	1:3:11	1:3:12	1:3:13	1:3:14	1:3:16	1:3:17	1:3:18	%	1:4:13
Женские	№ скелетной оси	1			1	4				55,6	1		1						22,2		1		1					22,2	
		2			2	1				42,8				1		1			28,6				1		1			28,6	
		3		2		3				62,5		1	1						25						1			12,5	
		4		1		1				28,6		1	1		1				42,8	1			1					28,6	
		5			1	1				28,6				1	2		1		57,1					1				14,3	
		6		1	1		1			37,5		1	1				1		37,5		1		1					25	
		7								0				2					50	1			1					50	
		8		1		2				50			1	1					33,3					1				16,7	
		9		1						20						1	1		40							1	1	40	
		10		1		1				33,3			1	2					50						1			16,7	
	n			7	5	13	1				1	3	6	7	3	2	3			2	2		5	2	3	1	1		
	%		38,81								37,31									23,88									

Мужские	№ скелетной оси	1					3		1	66,7									0						2			33,3	
		2		1	2		1			57,1			1	1					28,6			1						14,3	
		3	1				2			42,9			1						14,3				1	1				28,6	1
		4		1		2		1	1	62,5		1				1			25					1				12,5	
		5		1	1		1			60						1			20					1				20	
		6		2		2				50			1	1					25				1		1			25	
		7				1	1			40	1	1							40			1						20	
		8				2	2			67,6					1				16,7						1			16,7	
		9		1	2	1		1		62,5		1		1				1	37,5									0	
		10		1	1	1				50			1						16,7			1			1			33,3	
	n		1	7	6	9	10	2	2		1	3	4	3	1	2		1				3	2	3	5				1
	%		56,92								23,07									20,01									1.5	
Же	M±m		35,89±5,773								38,65±3,659									25,46±3,786										
	p		0.007								0,006									0,322										
Му	M±m		55,93±3,074								22,38±3,694									20,38±3,253										
	p		0,007								0,006									0,322										

Примечание: n – число ТПС

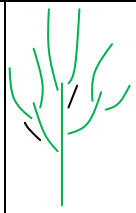
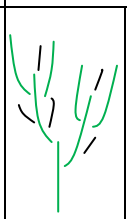
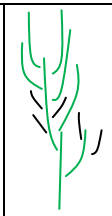
Таблица 8.33. - Варианты ТПС *S. rosmarinifolia* в типе 1:1

Группа	1:1:2	1:1:3		1:1:4			1:1:5			1:1:6		1:1:7	1:1:10
Вариант ТПС													
№	Женские особи												
1				1			4						
				(16)			(27-30)						
2				1	1		1						
				(17)	(21)		(31)						
3		2						2	1				
		(2-3)						(45-46)	(47)				
4		1					1						
		(4)					(32)						
5					1		1						
					(22)		(33)						
6		1		1						1			
		(5)		(18)						(48)			
7													
8		1					1			1			
		(6)					(34)			(49)			
9		1											
		(7)											
10		1					1						

		(8)					(35)						
Мужские особи													
1										3			1
										(50-52)			(62)
2			1			2					1		
			(12)			(25-26)					(59)		
3	1									2			
	(1)									(53-54)			
4		1					2					1	1
		(9)					(36-37)					(60)	(63)
5			1		1					1			
			(13)		(23)					(55)			
6		2					2						
		(10-11)					(38-39)						
7							1			1			
							(40)			(56)			
8							2			2			
							(41-42)			(57-58)			
9			1	2			1					1	
			(14)	(19-20)			(43)					(61)	
10			1		1		1						
			(15)		(24)		(44)						

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

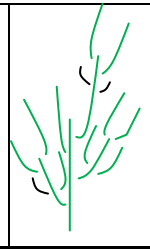
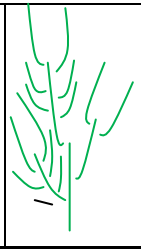
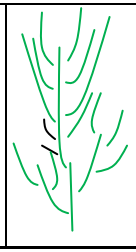
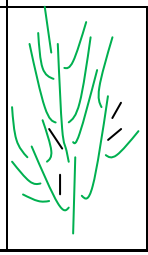
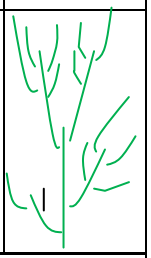
Таблица 8.34. - Варианты ТПС *S. rosmarinifolia* в типе 1:2

Группа	1:2:4		1:2:6		1:2:7	1:2:8			1:2:9		1:2:10		1:2:11		1:2:13
Вариант ТПС															
№	Женские особи														
1	1				1										
	(64)				(72)										
2							1				1				
							(82)				(96)				
3			1		1										
			(66)		(73)										
4			1		1				1						
			(67)		(74)				(92)						
5								1	1	1			1		
								(87)	(93)	(94)			(100)		
6			1		1									1	
			(68)		(75)									(102)	
7							2								
							(83-84)								
8					1			1							
					(76)			(88)							
9											1		1		
											(97)		(101)		
10					1		1	1							
					(77)		(85)	(89)							

	Мужские особи														
1															
2					1		1								
					(78)		(86)								
3					1										
					(79)										
4			1									1			
			(69)									(98)			
5												1			
												(99)			
6						1		1							
						(80)		(90)							
7		1		1											
		(65)		(71)											
8										1					
										(95)					
9			1					1							1
			(70)					(91)							(103)
10						1									
						(81)									

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

Таблица 8.35. - Варианты ТПС *S. rosmarinifolia* в типах 1:3 и 1:4

Группа	1:3:9	1:3:11	1:3:12	1:3:13		1:3:14			1:3:16		1:3:17	1:3:18	1:4:13
Вариант ТПС													
№	Женские особи												
1		1		1									
		(106)		(111)									
2				1					1				
				(112)					(123)				
3									1				
									(124)				
4	1				1								
	(104)				(114)								
5						1							
						(118)							
6		1		1									
		(107)		(113)									
7	1				1								
	(105)				(115)								
8						1							
						(119)							
9											1	1	
									1		(131)	(132)	
10									(125)				

	Мужские особи												
1										2			
										(126-127)			
2			1										
			(108)										
3					1		1						
					(116)		(120)						
4								1					1
								(121)					(133)
5								1					
								(122)					
6					1					1			
					(117)					(128)			
7			1										
			(109)										
8										1			
										(129)			
9													
10			1							1			
			(110)							(130)			

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

Таблица 8.37. - Качественный и количественный состав типов и групп ТПС *S. starkeana*

Тип ТПС			1:1		1:2		1:3		1:4		1:5		1:6	
пол		№	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Женские	№ скелетной оси	1			3	33,3	3	33,3	2	22,2	1	11,1		
		2	1	11,1	3	33,3	2	22,2	1	11,1	1	11,1	1	11,1
		3	1	16,7	3	50	1	16,7	1	16,7				
		4	1	12,5	3	37,5	2	25	1	12,5	1	12,5		
		5	1	16,7	2	33,3	1	16,7	1	16,7	1	16,7		
		6	1	14,3	3	42,9	1	14,3	1	14,3	1	14,3		
		7	1	14,3	2	28,6	1	14,3	2	28,6			1	14,3
		8	2	25	3	37,5	2	25	1	12,5				
		9	1	12,5	3	37,5	3	37,5			1	12,5		
		10	1	11,1	4	44,4	3	33,3					1	11,1
	n		10		29		19		10		6		3	
	%		13,0		37,6		24,7		13,0		7,8		3,9	
Мужские	№ скелетной оси	1	3	37,5	3	37,5	1	12,5	1	12,5				
		2	4	57,1	2	28,6	1	14,3						
		3	2	33,3	2	33,3	2	33,3						
		4	4	40	3	30	2	20	1	10				
		5	4	57,1	2	37,5					1	12,5		
		6	3	50	1	16,7	1	16,7	1	16,7				
		7	3	42,9	2	28,6	2	28,6						
		8	4	57,1	2	28,6	1	14,3						
		9	3	50	2	33,3	1	16,7						
		10	4	50	1	12,5	2	25	1	12,5				
	n		34		20		13		4		1			
	%		47,2		27,7		18,1		5,6		1,4			

жен	M±m	13,42±1,971	37,83±2,011	23,83±2,698	13,46±2,783	7,82±2,188	3,65±1,879
	p	0,000	0,012	0,172	0,030	0,018	0,068
му	M±m	47,5±2,737	28,66±2,593	18,14±2,952	5,17±2,171	1,25±1,25	0
	p	0,000	0,012	0,172	0,030	0,018	0

Примечание: n – число ТПС

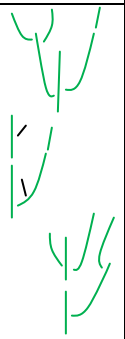
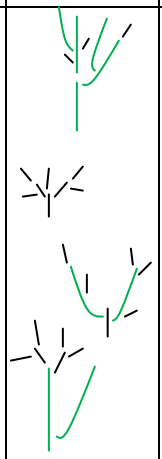
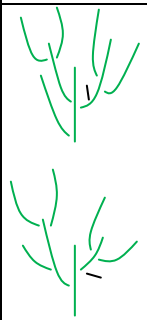
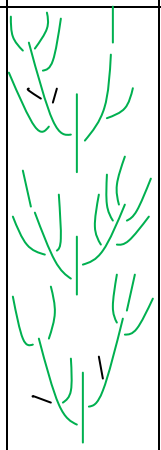
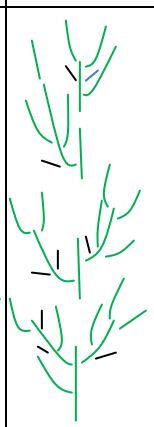
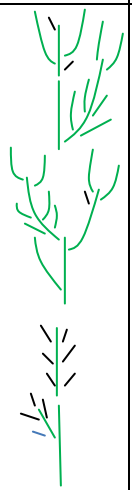
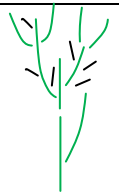
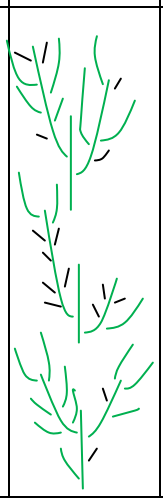
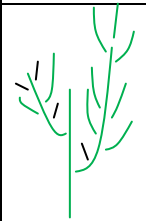
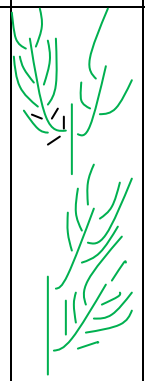
Таблица 8.38. - Варианты ТПС *S. starkeana* в типе 1:1

Группа	1:1:1	1:1:2			1:1:3			1:1:4		1:1:5	1:1:6	1:1:7	1:1:8
Вариант ТПС													
№	Женские особи												
1													
2												1	
												(42)	
3		1											
		(5)											
4	1												
	(1)												
5										1			
										(29)			
6		1											
		(6)											
7													1
													(44)
8								1			1		
								(22)			(38)		
9										1			

										(30)			
10		1											
		(7)											
Мужские особи													
1	1								1	1			
	(2)								(23)	(31)			
2					2				2				
					(13-14)				(24-25)				
3			1							1			
			(8)							(32)			
4	1					1			1		1		
	(3)					(15)			(26)		(39)		
5		1		1	1					1			
		(10)		(9)	(16)					(33)			
6	1								1		1		
	(4)								(27)		(40)		
7						2		1					
						(17-18)		(28)					
8			1							2	1		
			(11)							(34-35)	(41)		
9						1				1		1	
						(19)				(36)		(43)	
10		1					2			1			
		(12)					(20-21)			(37)			

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

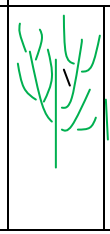
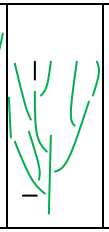
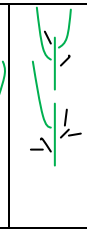
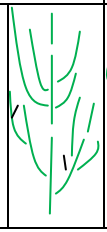
Таблица 8.39. - Варианты ТПС *S. starkeana* в типе 1:2

Группа	1:2:3	1:2:4	1:2:5	1:2:6	1:2:7	1:2:8	1:2:9	1:2:10	1:2:11	1:2:12	1:2:13	1:2:14	1:2:15
Вариант ТПС													
№	Женские особи												
1		1		1								1	
		(49)		(64)								(91)	
2						1	1					1	
						(71)	(76)					(92)	
3	1		1							1			
	(45)		(54)							(86)			
4					1	1	1						
					(67)	(72)	(77)						
5			1	1									
			(55)	(65)									
6						1				1	1		
						(73)				(87)	(89)		
7										1			1

										(88)			(93)
8							1	2					
							(78)	(81-82)					
9			2		1								
			(56-57)		(68)								
10	1		1	1				1					
	(46)		(58)	(66)				(83)					
Мужские особи													
1		2	1										
		(50-51)	(59)										
2			1		1								
			(60)		(69)								
3	1	1											
	(47)	(52)											
4			2					1					
			(61-62)					(84)					
5		1	1										
		(53)	(63)										
6						1			1				
						(74)			(85)				
7							1						
							(79)						
8						1					1		
						(75)					(90)		
9	1						1						
	(48)						(80)						
10					1								
					(70)								

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

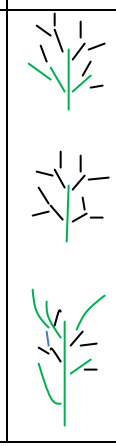
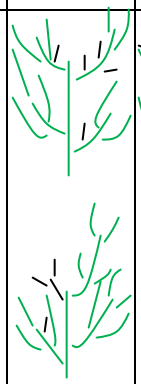
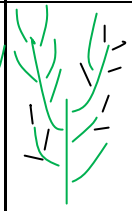
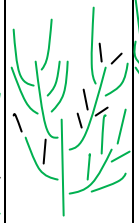
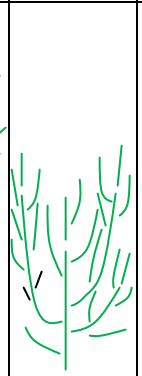
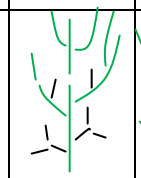
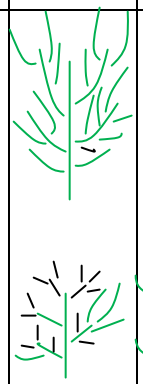
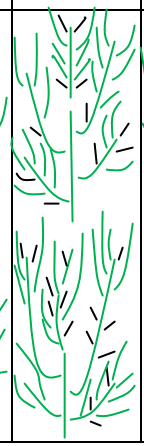
Таблица 8.40. - Варианты ТПС *S. starkeana* в типе 1:3

Группа	1:3:6			1:3:7			1:3:8			1:3:10		1:3:11		1:3:13	1:3:14		1:3:15	1:3:17	1:3:18	1:3:25
Вариант ТПС																				
Женские особи																				
1								1					1								1
								(106)					(116)								(125)
2	1										1										
	(94)										(111)										
3																1					
																(120)					
4					2																
					(100-101)																
5									1												
									(107)												
6																			1		
																			(123)		
7		1																			
		(95)																			
8		1							1												
		(96)							(108)												
9			1		1						1										
			(97)		(102)						(112)										

10			1					1					1							
			(98)					(109)					(117)							
Мужские особи																				
1										1				1						
										(113)				(119)						
2																				
3													1			1				
													(118)			(121)				
4					1				1											
					(103)				(110)											
5																				
6					1															
					(104)															
7										1									1	
										(114)									(124)	
8						1														
						(105)														
9											1									
											(115)									
10			1														1			
			(99)														(122)			

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

Таблица 8.41. - Варианты ТПС *S. starkeana* в типах 1:4, 1:5, 1:6

Группа	1:4:8	1:4:14	1:4:15	1:4:16	1:4:18	1:4:19	1:4:21	1:4:22	1:5:10	1:5:16	1:5:20	1:5:34	1:6:16	1:6:19	1:6:29
Вариант ТПС															
Женские особи															
1	1	1										1			
	(126)	(129)										(145)			
2								1		1			1		
								(139)		(141)			(147)		
3				1											
				(135)											
4						1					1				
						(137)					(143)				
5			1									1			
			(132)									(146)			
6					1					1					
					(136)					(142)					
7	1						1								1
	(127)						(138)								(149)

8		1													
		(130)													
9									1						
									(140)						
10														1	
														(148)	
Мужские особи															
1			1												
			(133)												
2															
3															
4		1													
		(131)													
5											1				
											(144)				
6	1														
	(128)														
7															
8															
9															
10			1												
			(134)												

Примечание: в скобках показаны номера формул побегообразования

Таблица 8.5. – Формулы побегорасположения в различных типах ТПС *S. caprea*

Группа ТПС	Пол	№	Формулы побегорасположения	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:1	Же	1	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{17}{17}):1(\frac{15}{15})$	
	муж	2		$1(\frac{16}{20}):1(\frac{7}{9}):1(\frac{9}{9})$
		3	$1(\frac{17}{19}):1(\frac{11}{11}):1(\frac{13}{13})$	
		4	$1(\frac{16}{20}):1(\frac{15}{15}):1(\frac{16}{16})$	
		5	$1(\frac{15}{35}):1(\frac{8}{8}):1(\frac{12}{12})$	
	жен	6	$1(\frac{14}{14}):1(\frac{13}{13}):1(\frac{14}{14})$	
		7	$1(\frac{13}{14}):1(\frac{12}{12}):1(\frac{13}{14})$	
		8	$1(\frac{15}{16}):1(\frac{16}{16}):1(\frac{14}{14})$	
	муж	9	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10}):1(\frac{6}{12})$	
		10	$1(\frac{10}{11}):1(\frac{10}{10}):1(\frac{11}{12})$	
		11	$1(\frac{9}{11}):1(\frac{17}{17}):1(\frac{9}{9})$	
		12	$1(\frac{10}{10}):1(\frac{9}{9}):1(\frac{9}{9})$	
	жен	13	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{14}{14}):1(\frac{13}{13})$	
		14	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{19}{19}):1(\frac{16}{16})$	
		15	$1(\frac{19}{21}):1(\frac{17}{17}):1(\frac{15}{16})$	
		16	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{16}{16}):1(\frac{14}{14})$	
		17	$1(\frac{16}{17}):1(\frac{15}{15}):1(\frac{13}{14})$	
	муж	18		$1(\frac{16}{16}):1(\frac{8}{15}):1(\frac{12}{12})$
		19		$1(\frac{15}{16}):1(\frac{9}{15}):1(\frac{12}{12})$
		20	$1(\frac{20}{21}):1(\frac{17}{17}):1(\frac{13}{17})$	
		21	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{7}{7}):1(\frac{11}{11})$	

		22	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{9}{9}):1(\frac{11}{11})$	
		23	$1(\frac{9}{12}):1(\frac{7}{7}):1(\frac{10}{14})$	
		24	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{7}{7}):1(\frac{12}{14})$	
		25	$1(\frac{10}{12}):1(\frac{9}{9}):1(\frac{10}{14})$	
1:1:2	жен	26	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{18}{18}):2(\frac{8,12}{12})$	
	муж	27	$1(\frac{15}{19}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{11,12}{12})$	
		28	$1(\frac{17}{35}):1(\frac{9}{9}):2(\frac{8,9}{9})$	
		29	$1(\frac{16}{35}):1(\frac{12}{12}):2(\frac{8,9}{9})$	
		30	$1(\frac{18}{35}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{18,19}{19})$	
	жен	31	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{16}{16}):2(\frac{15,16}{16})$	
	муж	32	$1(\frac{17}{18}):1(\frac{12}{12}):2(\frac{4,13}{14})$	
	жен	33	$1(\frac{9}{10}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{5,7}{10})$	
		34	$1(\frac{8}{9}):1(\frac{7}{7}):2(\frac{5,8}{8})$	
		35	$1(\frac{13}{13}):1\ \frac{14}{14}):2(\frac{8,9}{9})$	
	муж	36	$1(\frac{13}{14}):1(\frac{12}{12}):2(\frac{6,12}{12})$	
		37		$1(\frac{14}{15}):1(\frac{7}{11}):2(\frac{7,9}{9})$
		38	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{14}{14}):2(\frac{3,17}{17})$	
		39	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{13}{13}):2(\frac{6,15}{15})$	
		40	$1(\frac{19}{34}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{7,12}{12})$	
1:1:3	муж	41	$1(\frac{27}{30}):1(\frac{10}{10}):3(\left[\frac{6}{10}\right];\ \frac{8,10}{11})$	
		42	$1(\frac{8}{9}):1(\frac{12}{12}):3(\left[\frac{4}{12}\right];\ \frac{7,9}{13})$	
		43	$1(\frac{13}{32}):1(\frac{10}{10}):3(\left[\frac{6}{10}\right];\ \frac{8,12}{12})$	
		44	$1(\frac{12}{13}):1(\frac{10}{10}):3(\frac{5,8,11}{11})$	
		45	$1(\frac{13}{13}):1(\frac{11}{11}):3(\frac{6,8,12}{12})$	
		46	$1(\frac{21}{32}):1(\frac{13}{13}):3(\left[\frac{6}{13}\right];\ \frac{7,9}{11})$	

		47	$1(\frac{13}{14}):1(\frac{12}{12}):3(\frac{9,12,13}{13})$	
		48	$1(\frac{14}{15}):1(\frac{9}{9}):3(\frac{6,7,10}{10})$	
		49	$1(\frac{16}{21}):1(\frac{19}{19}):3(\frac{5,6,16}{16})$	
1:1:4	жен	50	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{17}{17}):4(\frac{6,9,12,13}{13})$	
	муж	51	$1(\frac{13}{32}):1(\frac{10}{10}):4(\frac{6,8,9,12}{12})$	
		52	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{23}{23}):4(\frac{4,21,22,23}{23})$	
		53	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{10}{10}):4(\frac{4,6,8,9}{9})$	
	жен	54	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{18}{18}):4(\frac{6,8,11,12}{12})$	
	муж	55	$1(\frac{19}{22}):1(\frac{7}{7}):4(\frac{5,8,9,10}{10})$	
1:2:2	жен	56	$1(\frac{19}{19}):2(\frac{18,19}{19}):2(\frac{14}{14};\ \frac{12}{12})$	
		57	$1(\frac{19}{20}):2(\frac{16,17}{17}):2(\frac{14}{14};\ \frac{16}{16})$	
	муж	58	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{9,10}{10}):2(\frac{7}{8};\ \frac{8}{8})$	
		59	$1(\frac{13}{13}):2(\frac{26,27}{27}):2(\frac{22}{22};\ \frac{21}{21})$	
	жен	60	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{13,14}{14}):2(\frac{10}{10};\ \frac{11}{11})$	
		61		$1(\frac{21}{21}):2(\frac{8,17}{17}):2(\frac{10}{10};\ \frac{12}{12})$
		62	$1(\frac{5}{19}):2(\frac{12,13}{13}):2(\frac{11}{11};\ \frac{14}{14})$	
		63	$1(\frac{19}{20}):2(\frac{16,17}{17}):2(\frac{13}{13};\ \frac{14}{14})$	
	муж	64		$1(\frac{8}{21}):2(\frac{14,21}{21}):2(\frac{6}{12};\ \frac{11}{11})$
		65		$1(\frac{14}{20}):2(\frac{12,18}{18}):2(\frac{8}{12};\ \frac{11}{11})$
	жен	66	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,15}{15}):2(\frac{11}{11};\ \frac{12}{12})$	
		67		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{9,13}{13}):2(\frac{12}{12};\ \frac{13}{13})$
		68		$1(\frac{16}{16}):2(\frac{5,14}{14}):2(\frac{13}{13};\ \frac{14}{14})$
		69		$1(\frac{7}{12}):2(\frac{8,12}{12}):2(\frac{5}{11};\ \frac{11}{11})$
	муж	70		$1(\frac{8}{21}):2(\frac{14,21}{21}):2(\frac{10}{10};\ \frac{5}{19})$
		71		$1(\frac{9}{9}):2(\frac{6,11}{11}):2(\frac{8}{8};\ [\frac{10}{11}])$

		72	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{8,9}{9}):2(\frac{8,9}{9})$	
		73	$1(\frac{7}{19}):2(\frac{11,12}{12}):2(\frac{8}{8};\frac{9}{9})$	
1:2:3	жен	74	$1(\frac{19}{19}):2(\frac{17,18}{18}):3(\frac{11,12}{12};\frac{13}{13})$	
		75	$1(\frac{13}{14}):2(\frac{13,14}{14}):3(\frac{12}{12};\frac{16,17}{17})$	
	муж	76		$1(\frac{9}{10}):2(\frac{16,18}{18}):3(\frac{9,10}{10};\frac{9}{9})$
		77		$1(\frac{17}{20}):2(\frac{7,11}{11}):3(\frac{8}{9};\frac{8,9}{10})$
		78	$1(\frac{17}{20}):2(\frac{8,9}{9}):3(\frac{9}{9};\frac{7,9}{9})$	
		79		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{6,12}{12}):3(\frac{10}{10};\frac{4,12}{12})$
		80		$1(\frac{10}{12}):2(\frac{8,12}{12}):3(\frac{11}{11};\frac{8,12}{12})$
	жен	81		$1(\frac{14}{15}):2(\frac{7,9}{9}):3(\frac{9}{9};\frac{8,9}{9})$
		82	$1(\frac{10}{21}):2(\frac{15,16}{16}):3(\frac{4,12}{12};\frac{16}{16})$	
		83	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{18,19}{19}):3(\left[\frac{2}{19}\right];\frac{5}{7};\frac{12}{12})$	
	муж	84	$1(\frac{7}{19}):2(\frac{11,12}{12}):3(\frac{12}{12};\frac{8,9}{9})$	
		85		$1(\frac{18}{32}):2(\frac{6,9}{9}):3(\frac{8}{8};\frac{7,8}{8})$
		86	$1(\frac{30}{32}):2(\frac{7,8}{8}):3(\frac{6,12}{13};\frac{8}{8})$	
		87	$1(\frac{20}{22}):2(\frac{14,15}{15}):3(\frac{14}{14};\frac{10,11}{11})$	
		88		$1(\frac{22}{22}):2(\frac{14,15}{16}):3(\frac{14}{14};\frac{10,12}{12})$
	же	89		$1(\frac{16}{16}):2(\frac{13,15}{15}):3(\frac{13}{13};\frac{14,15}{15})$
	муж	90	$1(\frac{12}{13}):2(\frac{11,12}{12}):3(\frac{9,10}{10};\frac{6}{12})$	
		91	$1(\frac{7}{19}):2(\frac{11,12}{12}):3(\frac{8}{8};\frac{8,9}{9})$	
		92	$1(\frac{16}{22}):2(\frac{9,10}{10}):3([\frac{5,7}{10}];\frac{9}{11})$	
1:2:4	муж	93	$1(\frac{8}{9}):2(\frac{9,10}{10}):4(\frac{9}{9};\frac{6,9,10}{10})$	
		94	$1(\frac{17}{20}):2(\frac{17,18}{18}):4(\frac{14}{14};\frac{4,17,18}{18})$	
	жен	95	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{15,16}{16}):4(\frac{11}{11};\frac{8,11,12}{12})$	
		96	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{15,16}{16}):4(\frac{10,11}{11};\frac{11,12}{12})$	

		97	$1(\frac{19}{19}):2(\frac{27,28}{28}):4(\frac{9,10}{10};\frac{17,18}{18})$	
	муж	98	$1(\frac{14}{15}):2(\frac{8,9}{9}):4(\frac{9}{9};\frac{7,8,9}{9})$	
	муж	99	$1(\frac{22}{22}):2(\frac{17,18}{18}):4(\frac{13,14}{14};\frac{16,17}{17})$	
	жен	100		$1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,18}{18}):4(\frac{9}{9};\frac{9,10,12}{12})$
	жен	101	$1(\frac{16}{16}):2(\frac{15,16}{16}):4(\frac{8,11}{11};\frac{11,12}{12})$	
	жен	102		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{7,13}{13}):4(\frac{4,5}{5};\frac{4,9}{9})$
	му	103	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{8,9}{9}):4(\frac{8}{8};\frac{7,8,9}{9})$	
1:2:5	же	104	$1(\frac{16}{17}):2(\frac{17,18}{18}):5(\frac{12}{12};\frac{6,7,12,14}{14})$	
1:2:5	муж	105		$1(\frac{8}{8}):2(\frac{6,8}{8}):5(\frac{6,7}{8};\frac{7,11,12}{12})$
1:2:5	муж	106	$1(\frac{21}{31}):2(\frac{20,21}{21}):5(\frac{4,17,18}{18};\frac{16,18}{18})$	
1:2:5	жен	107	$1(\frac{10}{19}):2(\frac{6,7}{7}):5(\frac{4,7,10}{10};\frac{11,12}{12})$	
1:2:6	жен	108		$1(\frac{17}{17}):2(\frac{8,15}{15}):6(\frac{8,12}{12};\frac{6,8,10,11}{11})$
1:2:6	жен	109	$1(\frac{16}{17}):2(\frac{13,14}{14}):6(\frac{11,12}{12};\frac{6,8,12,13}{13})$	
1:2:6	му	110	$1(\frac{12}{13}):2(\frac{11,12}{12}):6(\frac{6,11,12}{12};\frac{8,9,11}{11})$	
1:2:6	же	111	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{16,17}{17}):6(\frac{8,11,12}{13};\frac{8,13,14}{15})$	
1:2:6	му	112	$1(\frac{31}{32}):2(\frac{9,10}{10}):6(\frac{6,7}{14};\frac{6,8,9,11}{11})$	
1:2:7	же	113	$1(\frac{11}{12}):2(\frac{13,14}{14}):7(\frac{3,14,15}{12};\frac{12,19,20,21}{21})$	
1:2:7	муж	114	$1(\frac{13}{14}):2(\frac{7,8}{8}):7(\frac{6,8,10,11}{11};\frac{7,8,9}{9})$	
1:2:7	муж	115	$1(\frac{31}{32}):2(\frac{9,10}{10}):7(\frac{6,8,10}{10};\frac{6,9,11,13}{14})$	
1:2:	муж	116	$1(\frac{24}{28}):2(\frac{9,10}{10}):9(\frac{7,8,12}{12};\frac{8,9,10,11,12,13}{13})$	
1:2:12	жен	117		$1(\frac{24}{24}):2(\frac{10,12}{12}):12$ $(\frac{8,10,12,13}{13};\frac{6,7,10,12,14,16,18,19}{20})$
1:3:3	муж	118	$1(\frac{14}{15}):3(\frac{11,12,13}{13}):3(\frac{11}{11};\frac{12}{12};\frac{10}{10})$	
1:3:3	жен	119	$1(\frac{8}{21}):3(\frac{7,8,9}{9}):3(\frac{9}{9};\frac{5}{5};\frac{9}{9})$	
1:3:3	жен	120		$1(\frac{19}{21}):3(\frac{3,5,12}{12}):3(\frac{10}{10};\frac{11}{11};\frac{15}{15})$

		121		$1(\frac{5}{21}):3(\frac{9,11,19}{19}):3(\frac{9}{9};\frac{10}{10};\frac{19}{19})$
		122		$1(\frac{20}{20}):3(\frac{11,18,20}{20}):3(\frac{11}{11};\frac{10}{10};\frac{13}{13})$
	муж	123		$1(\frac{17}{17}):3(\frac{12,19,20}{20}):3(\frac{9}{9};\frac{4}{5};\frac{9}{9})$
	муж	124		$1(\frac{17}{21}):3(\frac{8,9,18}{18}):3(\frac{7}{7};\frac{8}{8};\frac{3}{12})$
1:3:4	жен	125		$1(\frac{19}{19}):3(\frac{11,20,21}{21}):4(\frac{10,11}{11};\frac{13}{13};\frac{15}{15})$
	муж	126		$1(\frac{19}{19}):3(\frac{5,7,12}{12}):4(\frac{10}{11};\frac{11}{11};\frac{12,13}{13})$
	жен	127		$1(\frac{15}{15}):3(\frac{8,11,12}{12}):4([\frac{9}{12}];\frac{9}{9};\frac{11}{11};\frac{5,11}{11})$
	жен	128		$1(\frac{9}{22}):3(\frac{9,15,16}{16}):4(\frac{8}{8};\frac{4,13,14}{14};\frac{14}{14})$
	муж	129		$1(\frac{10}{10}):3(\frac{7,10,12}{12}):4(\frac{8}{8};\frac{9}{9};\frac{10,14}{14})$
	муж	130		$1(\frac{26}{32}):3(\frac{15,17,18}{18}):4(\frac{9}{9};\frac{9}{9};\frac{9,13}{14})$
1:3:5	жен	131		$1(\frac{18}{19}):3(\frac{6,19,20}{20}):5(\frac{11}{11};\frac{12.13}{13};\frac{17,18}{18})$
	жен	132		$1(\frac{18}{20}):3(\frac{5,18,19}{19}):5(\frac{11}{11};\frac{13.14}{14};\frac{15,16}{16})$
	муж	133		$1(\frac{19}{19}):3(\frac{5,7,12}{12}):5(\frac{10}{11};\frac{11}{11};\frac{12,13}{13})$
	муж	134	$1(\frac{17}{17}):3(\frac{20,21,22}{22}):5(\frac{14,15}{15};\frac{5}{6};\frac{20,21}{21})$	
	жен	135	$1(\frac{9}{21}):3(\frac{11,12,13}{13}):5(\frac{10}{10};\frac{13.14}{14};\frac{10,11}{11})$	
	жен	136		$1(\frac{9}{9}):3(\frac{7,8,13}{13}):5(\frac{9,10}{10};\frac{9}{9};\frac{10,11}{11})$
	муж	137		$1(\frac{18}{18}):3(\frac{5,14,15}{15}):5(\frac{9}{9};\frac{11}{11};\frac{11,13,14}{14})$
	муж	138		$1(\frac{30}{31}):3(\frac{7,20,21}{21}):5(\frac{12}{12};\frac{20,21}{21};\frac{16,17}{17})$
	жен	139		$1(\frac{18}{19}):3(\frac{5,9,11}{11}):5(\frac{5}{6};\frac{4,12}{12};\left[\frac{10}{11}\right];\frac{5,9}{9})$
	муж	140		$1(\frac{20}{21}):3(\frac{12,13,14}{22}):5(\frac{18}{33};\frac{3,6}{6};\frac{4,5}{5})$
1:3:6	жен	141		$1(\frac{20}{20}):3(\frac{6,10,11}{11}):6(\frac{12}{12};\frac{10,16}{16};\frac{9,12,13}{13})$
	жен	142		$1(\frac{22}{22}):3(\frac{5,7,18}{18}):6(\frac{5,6,12}{12};\frac{6,7}{7};\frac{12}{12})$
	муж	143		$1(\frac{10}{11}):3(\frac{4,19,20}{20}):6(\frac{7}{7};\frac{5,11,12}{12};\frac{10,11}{11})$
	муж	144		$1(\frac{33}{34}):3(\frac{7,25,26}{26}):6(\frac{8,9}{9};\frac{11,12}{12};\frac{10,11}{16})$

1:3:7	муж	145		$1(\frac{18}{19}):3(\frac{16,22,23}{23}):7(\frac{10}{10};\frac{3,14,15}{15};\frac{11,19,20}{20})$
		146		$1(\frac{35}{35}):3(\frac{15,31,32}{32}):7(\frac{7,8}{8};\frac{11}{11};\frac{5,6,18,28}{28})$
	жен	147	$1(\frac{24}{25}):3(\frac{13,14,15}{15}):7(\frac{6,8}{8};\frac{10}{10};\frac{6,7,9,10}{10})$	
		148		$1(\frac{19}{19}):3(\frac{3,10,11}{11}):7(\frac{11,12,13}{13};\frac{7,8}{8};\frac{9,10}{10})$
1:3:8	муж	149		$1(\frac{26}{32}):3(\frac{15,17,18}{18}):8(\frac{9}{9};\frac{8,10}{10};\frac{5,7,8,9,13}{14})$
	же	150		$1(\frac{19}{20}):3(\frac{9,17,18}{18}):8(\frac{16,17}{17};\frac{15,16,17,18}{18};\frac{10,11}{11})$
1:3:10	жен	151		$1(\frac{15}{15}):3(\frac{10,13,14}{15}):10$ $(\frac{12}{12};\frac{6,7,10,12,13}{13};\frac{7,10,13,14}{14})$
1:3:11	жен	152		$1(\frac{23}{25}):3(\frac{11,13,19}{19}):11$ $(\frac{5,6,7}{7};\frac{10}{10};\frac{6,8,9,10,11,13,14}{14})$
1:4:5	жен	153		$1(\frac{18}{21}):4(\frac{11,12,14,17}{17}):5(\frac{11}{11};\frac{10}{10};\frac{10}{10};\frac{5,14}{14})$
		154		$1(\frac{21}{26}):4(\frac{16,17,18,21}{21}):5(\frac{10}{10};\frac{11}{11};\frac{10}{10};\frac{11,12}{12})$
	муж	155	$1(\frac{7}{10}):4(\frac{12,13,14,15}{15}):5(\frac{7}{7};\frac{6}{8};\frac{9,10}{10};\frac{11}{12})$	
		156	$1(\frac{17}{20}):4(\frac{12,13,14,15}{15}):5(\frac{7}{7};\frac{8}{8};\frac{8,9}{12};\frac{8}{12})$	
		157		$1(\frac{23}{25}):4(\frac{3,13,14,15}{15}):5(\frac{9}{9};\frac{8}{8};\frac{13,14}{14};\frac{15}{15})$
1:4:6	жен	158		$1(\frac{16}{17}):4(\frac{8,10,14,16}{16}):6(\frac{16}{16};\frac{17}{17};\frac{15}{15};\frac{8,12,14}{14})$
		159		$1(\frac{20}{20}):4(\frac{9,20,21,23}{23}):6(\frac{13,14}{14};\frac{4,6,18,19}{19})$
	му	160		$1(\frac{23}{35}):4(\frac{6,13,14,15}{15}):5(\frac{12,13}{13};\frac{15}{15};\frac{9}{9};\frac{4,20}{20})$
	жен	161		$1(\frac{20}{21}):4(\frac{4,5,10,11}{16}):6(\frac{9}{9};\frac{9}{9};\frac{7,8}{8};\frac{11,12}{12})$
		162		$1(\frac{9}{9}):4(\frac{9,17,18,19}{19}):6(\frac{12}{12};\frac{4,10}{10};\frac{5,11}{11};\frac{16}{16})$
1:4:7	жен	163	$1(\frac{5}{15}):4(\frac{14,15,16,17}{17}):7$ $(\frac{13}{13};\frac{15,16}{16};\frac{17,18}{18};\frac{22,23}{23})$	
	му	164	$1(\frac{7}{10}):4(\frac{2,13,14,15}{15}):7(\frac{9,10}{10};\frac{7}{7};\frac{8,9}{9};\frac{11,12}{13})$	
1:4:9	жен	165		$1(\frac{19}{20}):4(\frac{6,8,10,12}{12}):9$ $(\frac{11}{11};\frac{12}{12};\frac{11,12}{12};\frac{8,9,10,12,14}{14})$

1:4:13	жен	166		$1(\frac{24}{25}):4(\frac{8,9,10,14}{14}):13$ $(\frac{11,12}{12};\frac{12,13}{13};\frac{6,7,8,10,13}{13};\frac{8,9,10,14}{14})$
1:4:2	жен	167		$1(\frac{21}{21}):4(\frac{10,14,18,19}{19}):26(\dots)$
1:5:5	жен	168		$1(\frac{19}{26}):5(\frac{14,15,17,18,19}{19}):5(\frac{10}{10};\frac{9}{9};\frac{12}{12};\frac{11}{11};\frac{11}{11})$
	муж	169		$1(\frac{21}{21}):5(\frac{7,9,10,11,17}{17}):5(\frac{8}{8};\frac{9}{9};\frac{10}{10};\frac{5}{12};\frac{11}{11})$
1:5:6	жен	170	$1(\frac{11}{24}):5(\frac{15,16,17,18,19}{19}):6$ $(\frac{11}{11};\frac{10}{10};\frac{11}{11};\frac{12}{12};\frac{5,11}{12})$	
	муж	171		$1(\frac{13}{21}):5(\frac{14,17,19,20,21}{21}):6$ $(\frac{11}{11};\frac{10}{10};\frac{10}{10};\frac{9}{9};\frac{10,11}{11})$
1:5:7	жен	172	$1(\frac{11}{11}):5(\frac{16,17,18,19,20}{20}):7$ $(\frac{9}{9};\frac{10}{10};\frac{11}{11};\frac{11,12}{12};\frac{11,12}{12})$	
1:5:8	муж	173		$1(\frac{5}{27}):5(\frac{17,23,25,26,27}{27}):8$ $(\left[\frac{5}{27}\right];\frac{11,12}{12};\frac{11}{11};\frac{13,14}{19};\frac{13}{13};\frac{14}{14})$
1:5:10	муж	174		$1(\frac{32}{32}):5(\frac{12,13,14,15,21}{21}):10$ $(\frac{10}{10};\frac{11,12}{12};\frac{12,13}{13};\frac{21,22}{22};\frac{3,7,8}{8})$
1:5:11	жен	175		$1(\frac{19}{19}):5(\frac{16,18,20,21,22}{22}):11$ $(\frac{9,10}{10};\frac{10}{10};\frac{10,11}{11};\frac{9,10,11}{11};\frac{12,13,16}{16})$
1:5:12	муж	176		$1(\frac{34}{35}):5(\frac{5,13,28,31,32}{32}):12$ $(\frac{16,17}{17};\frac{4,10,11}{11};\frac{15,16}{16};\frac{4,6}{24};\frac{5,26,27}{27})$
	жен	177	$1(\frac{13}{13}):5(\frac{9,10,11,12,13}{13}):12$ $(\frac{9}{9};\frac{10}{10};\frac{7,8}{8};\frac{7,8}{8};\frac{6,7,8,10,11,12}{13})$	
1:5:15	жен	178		$1(\frac{26}{26}):5(\frac{8,10,11,15,16}{16}):15$ $(\frac{17}{17};\frac{12,13}{13};\frac{8,9,12,13}{13};\frac{7,14,15}{15};\frac{6,10,11,12,13}{13})$
1:5:26	жен	179		$1(\frac{21}{21}):5(\frac{6,8,18,19,20}{20}):26(\dots)$

1:6:8	жен	180	$1(\frac{24}{24}):6(\frac{5,6,7,8,11,12}{12}):8$ $(\frac{11}{11};\frac{10}{10};\frac{9}{9};\frac{9}{9};\frac{10,11}{11};\frac{9,10}{10})$	
1:6:10	жен	181		$1(\frac{25}{26}):6(\frac{12,14,16,18,19,21}{21}):10$ $(\frac{11}{11};\frac{10}{10};\frac{9}{9};\frac{10,11}{11};\frac{10,11}{11};\frac{9,10,11}{11})$
1:6	му	182		$1(\frac{14}{14}):6(\frac{11,12,14,17,19,21}{21}):17(\ldots)$
1:6:	же	183		$1(\frac{15}{15}):6(\frac{11,12,13,15,16,20}{20}):18(\ldots)$
1:6	же	184		$1(\frac{27}{27}):6(\frac{8,9,11,18,20,22}{22}):19(\ldots)$
1:7:10	муж	185	$1(\frac{6}{7}):7(\frac{18,19,20,21,22,23,24}{24}):10$ $(\frac{10}{14};\frac{15}{15};\frac{12}{12};\frac{12,16}{17};\frac{13,18}{19};\frac{8,11}{12};\frac{13}{13})$	
1:7:15	жен	186		$1(\frac{19}{21}):7(\frac{16,17,18,19,22,23,24}{24}):15(\ldots)$
1:7:18	жен	187		$1(\frac{25}{25}):7(\frac{6,8,10,15,17,19,20}{20}):18(\ldots)$
	жен	188		$1(\frac{21}{21}):7(\frac{6,7,8,14,16,18,20}{20}):18(\ldots)$
1:8:31	жен	189		$1(\frac{24}{25}):8(\frac{10,11,12,14,16,20,22,24}{24}):31(\ldots)$
1:12:32	жен	190		$1(\frac{24}{24}):12(\frac{6,8,10,12,14,15,16,17,18,19,20,21}{24}):32$ $(\ldots)$
всего		жен	43	49
		муж	63	35

Таблица 8.10. - Формулы побегорасположения в различных типах ТПС *S. euxina*

Группа ТПС	пол	№	Формулы побегорасположения	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1	му	1		$1(\frac{11}{16}):1(\frac{7}{14}):1(\frac{6}{17})$
1:1:2	жен	2	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{17}{17}):2([\frac{3}{17}];\ \frac{8}{8})$	
		3	$1(\frac{8}{8}):1(\frac{7}{7}):2(\frac{6}{7};\frac{7}{7})$	
	муж	4	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,15}{15})$	
		5	$1(\frac{12}{13}):1(\frac{15}{15}):2(\frac{13,14}{15})$	
	жен	6	$1(\frac{10}{10}):1(\frac{9}{9}):2(\frac{8,10}{10})$	
		7	$1(\frac{13}{14}):1(\frac{13}{13}):2(\frac{9,11}{12})$	
	муж	8	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{8,10}{10})$	
		9	$1(\frac{12}{13}):1(\frac{13}{13}):2(\frac{9,11}{12})$	
		10	$1(\frac{13}{14}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{5,11}{11})$	
		11	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{10,11}{11})$	
		12	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{7,8}{10})$	
	жен	13	$1(\frac{20}{20}):1(\frac{7}{7}):2(\frac{8,9}{9})$	
		14	$1(\frac{6}{8}):1(\frac{7}{7}):2(\frac{6,7}{7})$	
	муж	15	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{10,11}{11})$	
		16	$1(\frac{12}{13}):1(\frac{15}{15}):2(\frac{13,14}{15})$	
1:1:3	же	17		$1(\frac{14}{14}):1(\frac{13}{14}):3(\frac{7,8,14}{14})$
	муж	18		$1(\frac{13}{13}):1(\frac{7}{8}):3(\frac{7,11,14}{14})$
		19	$1(\frac{10}{10}):1(\frac{11}{11}):3(\frac{8,9,10}{10})$	
		20	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):3(\frac{5,7,8}{8})$	

	же	21	$1(\frac{9}{12}):1(\frac{9}{9}):3(\frac{8,9,11}{11})$	
	муж	22	$1(\frac{6}{13}):1(\frac{13}{13}):3(\frac{6,8,10}{11})$	
1:1:3	муж	23	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10}):3(\frac{7,8,10}{10})$	
		24	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{11}{11}):3(\frac{9,10,11}{11})$	
		25	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10}):3(\frac{8,9,10}{10})$	
		26	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{10}{10}):3([\frac{7}{10}]\ \frac{11,13}{13})$	
	же	27	$1(\frac{9}{12}):1(\frac{9}{9}):3(\frac{8,9,11}{11})$	
	муж	28	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{12}{12}):3(\frac{7,8,19}{11})$	
		29		$1(\frac{14}{15}):1(\frac{11}{12}):3(\frac{10,12,13}{13})$
		30	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{9}{9}):3(\frac{4,8,9}{9})$	
		31	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{11}{11}):3(\frac{9,10,11}{11})$	
1:1:4	жен	32	$1(\frac{15}{20}):1(\frac{18}{18}):4(\frac{8,11,12,13}{13})$	
	муж	33	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):4(\frac{4,5,6,8}{10})$	
		34		$1(\frac{11}{12}):1(\frac{7}{15}):4(\frac{5,8,9}{9};\frac{15}{15})$
	жен	35		$1(\frac{20}{20}):1(\frac{14}{20}):4(\frac{7,9,11,12}{12})$
	муж	36	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{12}{12}):4(\frac{3,4,7,8}{8})$	
		37	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):4(\frac{5,6,,7,8}{10})$	
		38	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{11}{11}):4(\frac{7,8,9,10}{10})$	
		39	$1(\frac{14}{15}):1(\frac{19}{19}):4(\frac{7,8,9,10}{10})$	
		40	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):4(\frac{6,8,11,12}{12})$	
		41	$1(\frac{12}{13}):1(\frac{10}{10}):4(\frac{5,6,7,8}{11})$	
		42	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):4(\frac{5,6,,7,8}{10})$	
		43	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):4(\frac{5,6,,7,8}{10})$	
1:1:5	муж	44	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{11}{11}):5(\frac{6,7,8,9,10}{10})$	
		45	$1(\frac{17}{18}):1(\frac{16}{16}):5(\frac{7,8,9,10,11}{11})$	

	жен	46		$1(\frac{15}{16}):1(\frac{7}{10}):5(\frac{6,7,8,9,10}{11})$
		47		$1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{11}):5(\frac{7,8,9,10,11}{11})$
		48	$1(\frac{18}{18}):1(\frac{17}{17}):5(\frac{6,7,8,9,10}{10})$	
		49	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{11}{11}):5(\frac{7,8,9,10,11}{11})$	
		50	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{11}{11}):5(\frac{6,7,8,9,10}{10})$	
		51	$1(\frac{10}{12}):1(\frac{10}{10}):5(\frac{8,9,10,11,12}{13})$	
		52	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{11}{11}):5(\frac{7,8,9,10,11}{11})$	
		53	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{10}{11}):5(\frac{8,9,10,11,12}{12})$	
1:1:6	жен	54	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{21}{21}):6(\left[\frac{6,7,8,9,10}{21}\right];\ \frac{10}{10})$	
		55	$1(\frac{14}{14}):1(\frac{10}{10}):6(\left[\frac{3}{10}\right];\ \frac{5,6,7,8,9}{9})$	
		56		$1(\frac{14}{14}):1(\frac{11}{12}):6(\frac{5,6,7,8,10,11}{11})$
	муж	57		$1(\frac{11}{11}):1(\frac{11}{12}):6(\frac{6,7,8,9,10,11}{11})$
		58	$1(\frac{10}{10}):1(\frac{11}{11}):6(\frac{6,7,8,9,10,11}{11})$	
		59	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{13}{13}):6(\frac{7,8,9,10,11,12}{13})$	
1:1:7	муж	60	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10}):7(\left[\frac{4,5,7}{10}\right];\ \frac{8,9,10,11}{11})$	
1:1:	жен	61	$1(\frac{8}{13}):1(\frac{10}{10}):4(\frac{5,6,7,8,10,11,12,13}{13})$	
1:2:2	муж	62	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{20,21}{21}):2(\frac{10}{10};\ \frac{11}{11})$	
		63	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{11,12}{12}):2(\frac{11}{11};\ \frac{11}{12})$	
1:2:3	муж	64		$1(\frac{16}{19}):2(\frac{15,20}{21}):3(\frac{12}{12};\ \frac{6,11}{11})$
		65	$1(\frac{11}{11}):2(\frac{9,10}{10}):3(\frac{5,7}{7};\ \frac{8}{8})$	
		66	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{10,11}{11}):3(\frac{6,8}{8};\ \frac{9}{9})$	
	жен	67	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,15}{15}):3(\frac{13}{13};\ \frac{4,12}{12})$	
	муж	68	$1(\frac{19}{20}):2(\frac{19,20}{20}):3(\frac{19}{19};\ \frac{17,18}{18})$	
1:2	же	69	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,15}{15}):4(\frac{6,13}{13};\ \frac{4,12}{12})$	

		70	$1(\frac{14}{15}):2(\frac{13,14}{14}):4(\frac{6,12}{12};\ \frac{8,12}{12})$	
		71	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{13,14}{14}):4(\frac{8,11}{11};\ \frac{8,11}{11})$	
		72	$1(\frac{13}{13}):2(\frac{13,14}{14}):4(\frac{11,13}{13};\ \frac{9,12}{12})$	
	муж	73	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,15}{15}):4(\frac{6,13}{13};\ \frac{10,12}{12})$	
		74	$1(\frac{14}{14}):2(\frac{12,13}{13}):4(\frac{7,12}{12};\ \frac{5,10}{10})$	
		75		$1(\frac{17}{17}):2(\frac{5,6}{13}):4(\frac{5,7}{13};\ \frac{6,7}{13})$
		76		$1(\frac{12}{16}):2(\frac{7,15}{15}):4(\frac{7,12}{12};\ [\frac{13,14}{15}])$
	жен	77	$1(\frac{13}{13}):2(\frac{12,13}{13}):4(\frac{9,10}{11};\ \frac{5,6}{12})$	
		78	$1(\frac{17}{18}):2(\frac{18,19}{19}):4(\frac{9}{9};\ \frac{8,9,10}{12})$	
	муж	79	$1(\frac{11}{11}):2(\frac{10,11}{11}):4(\frac{8,9}{9};\ \frac{9,10}{10})$	
		80	$1(\frac{13}{14}):2(\frac{12,13}{13}):4(\frac{10,12}{12};\ \frac{9,10}{10})$	
	жен	81	$1(\frac{14}{14}):2(\frac{11,12}{12}):4(\frac{7,10,11,13}{13})$	
		82		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{9,11}{11}):4(\frac{10,11}{11};\ \frac{11,12}{12})$
		83	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,15}{15}):4(\frac{12,13}{13};\ \frac{10,11}{11})$	
		84	$1(\frac{13}{13}):2(\frac{14,15}{15}):4(\frac{8,13}{13};\ \frac{11,12}{12})$	
	муж	85	$1(\frac{8}{10}):2\ \frac{12,13}{13}):4(\frac{12,13}{13};\ \frac{14,15}{15})$	
		86		$1(\frac{10}{12}):2(\frac{9,11}{11}):4(\frac{12,13}{13};\ \frac{14,15}{15})$
		87	$1(\frac{11}{11}):2(\frac{10,11}{11}):4(\frac{5,11}{11};\ \frac{5,7}{10})$	
1:2:5	жен	88	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{9,10}{10}):5(\frac{12,13}{13};\ \frac{6,12,13}{13})$	
		89		$1(\frac{25}{25}):2(\frac{23,25}{25}):5(\frac{15,18,19}{21};\ \frac{16,17}{17})$
		90	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{19,20}{20}):5(\frac{10,12,13}{13};\ \frac{5,11}{11})$	
		91	$1(\frac{14}{15}):2(\frac{12,13}{13}):5(\frac{10,12,13}{13};\ \frac{8,12}{12})$	
	муж	92		$1(\frac{15}{15}):2(\frac{6,13}{13}):5(\frac{11,12}{12};\ \frac{5,6,7}{7})$
		93	$1(\frac{14}{17}):2(\frac{10,11}{11}):5(\frac{5,6,7}{12};\ \frac{5,11}{11})$	
		94	$1(\frac{15}{17}):2(\frac{10,11}{11}):5(\frac{6,7,9}{12};\ \frac{9,11}{11})$	

		95	$1(\frac{16}{17}):2(\frac{10,11}{11}):5(\frac{6,7,9}{12};\ \frac{10,12}{12})$	
		96		$1(\frac{21}{21}):2(\ \frac{16,19}{19}):5(\frac{16,18,19}{19};\ \frac{17,18}{18})$
	жен	97	$1(\frac{13}{13}):2\ (\frac{10,11}{11}):5(\frac{7,10,11}{11};\ \frac{4,5}{13})$	
		98		$1(\frac{25}{25}):2(\frac{18,19}{20}):5(\frac{12}{12};\ \frac{7,9,10,11}{13})$
		99	$1(\frac{14}{15}):2(\frac{8,9}{9}):5(\frac{11,12}{12};\ \frac{9,10,11}{13})$	
		100	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{19,20}{20}):5(\frac{8,9}{10};\ \frac{8,9,10}{10})$	
		101	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{18,19}{19}):5(\frac{12,14}{14};\ \frac{15,17,18}{18})$	
	муж	102	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{12,13}{13}):5(\frac{8,10,11}{11};\ \frac{11,12}{12})$	
		103	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{17,18}{18}):5(\frac{8,9,15}{15};\ \frac{9,12}{12})$	
		104	$1(\frac{22}{22}):2(\frac{23,24}{24}):5(\frac{15}{21};\ \frac{6,7,15,16}{16})$	
	жен	105	$1(\frac{23}{23}):2(\frac{21,22}{22}):5(\frac{9,15}{15};\ \frac{9,10,11}{11})$	
	муж	106	$1(\frac{14}{19}):2(\frac{17,18}{18}):5(\frac{12,13}{13};\ \frac{7,11,12}{12})$	
		107	$1(\frac{19}{19}):2(\frac{16,17}{17}):5(\frac{10,12}{12};\ \frac{11,12,13}{13})$	
		108	$1(\frac{22}{22}):2(\frac{20,21}{21}):5(\frac{17}{17};\ \frac{8,9,10,15}{15})$	
		109	$1(\frac{14}{14}):2(\frac{15,16}{16}):5(\frac{5,13}{13};\ \frac{6,11,12}{12})$	
1:2:6	жен	110		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{8,10}{12}):6(\frac{10,11}{11};\ \frac{8,10,11,12}{12})$
		111	$1(\frac{11}{11}):2(\frac{22,23}{23}):6(\frac{18,19,20}{20};\ \frac{16,17,18}{18})$	
	муж	112		$1(\frac{23}{23}):2(\frac{16,18}{18}):6(\frac{6,10,14}{14};\ \frac{6,7,13}{13})$
		113		$1(\frac{7}{14}):2(\frac{8,13}{13}):6(\frac{6,7,13}{13};\ \frac{7,8,10}{17})$
		114	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{11,12}{12}):6(\frac{9,10}{10};\ \frac{8,10,11,12}{12})$	
		115	$1(\frac{11}{12}):2(\frac{13,14}{14}):6(\frac{9,11}{11};\ \frac{8,10,11,12}{12})$	
1:2:6	жен	116	$1(\frac{16}{16}):2(\frac{15,16}{16}):6(\frac{6,7}{13};\ \frac{7,8,9,14}{14})$	
	муж	117		$1(\frac{23}{23}):2(\frac{20,21}{22}):6(\frac{15,18,19}{19};\ \frac{10,11,12}{12})$
		118	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{13,14}{14}):6(\frac{11,12,13}{13};\ \frac{6,7,11}{11})$	
		119		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{8,13}{13}):6(\frac{9,11}{11};\ \frac{8,12,13,14}{14})$

	жен	120	$1(\frac{13}{14}):2(\frac{19,20}{20}):6(\frac{8,10,11}{11};\ \frac{9,11,12}{12})$	
		121	$1(\frac{14}{14}):2(\frac{10,11}{11}):6(\frac{10,11}{11};\ \frac{5,9,10,11}{11})$	
1:2:7	жен	122		$1(\frac{14}{15}):2(\frac{7,11}{14}):7(\frac{8,12}{12};\ \frac{7,8,9,10,12}{13})$
		123	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{14,15}{15}):7(\frac{4,5,12}{12};\ \frac{4,5,6,13}{13})$	
		124		$1(\frac{16}{16}):2(\frac{9,12}{12}):7(\frac{6,7,9,10}{10};\ \frac{4,5,9}{10})$
		125	$1(\frac{10}{10}):2(\frac{13,14}{14}):7(\frac{6,7,12}{12};\ \frac{7,8,9,12}{12})$	
		126	$1(\frac{19}{19}):2(\frac{22,23}{23}):7(\frac{18,19,23,24}{24};\ \frac{9,10,13}{13})$	
		127	$1(\frac{10}{10}):2(\frac{13,14}{14}):7(\frac{8,9,10,11}{11};\ \frac{7,8,9}{9})$	
		128	$1(\frac{9}{10}):2(\frac{15,16}{16}):7(\frac{8,9,10,12}{12};\ \frac{7,8,9}{9})$	
	муж	129		$1(\frac{17}{17}):2(\frac{6,7}{12}):7(\frac{6,7,10}{10};\ \frac{6,9,11,12}{12})$
	жен	130		$1(\frac{13}{14}):2(\frac{8,10}{11}):7(\frac{10,11}{11};\ \frac{5,6,7,9,10}{10})$
	муж	131		$1(\frac{21}{21}):2(\frac{16,19}{19}):7(\frac{18,19,20}{20};\ \frac{8,9,10,15}{15})$
		132		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{9,12}{12}):7(\frac{9,10,11,12}{12};\ \frac{5,9,11}{11})$
1:2:8	муж	133	$1(\frac{20}{20}):2(\frac{20,21}{21}):8(\frac{16,17,19,20}{20};\ \frac{6,7,10,16}{16})$	
		134	$1(\frac{25}{26}):2\ \frac{19,20}{20}):8(\frac{15,17,18,19,20,21}{21};\ \frac{6,7}{9})$	
	жен	135		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{16,17}{17}):8(\frac{7,8,10,11}{12};\ \frac{6,7,13,14}{14})$
		136		$1(\frac{24}{25}):2(\frac{20,23}{23}):8(\frac{18,20,21,22}{22};\ \frac{6,7,13,14}{14})$
		137		$1(\frac{12}{20}):2(\frac{17,19}{19}):8(\frac{19,20}{20};\ \frac{7,10,11,12,13,14}{14})$
		138	$1(\frac{15}{16}):2(\frac{18,20}{20}):8(\frac{5,7,8,9,10,11}{11};\ \frac{6,7}{9})$	
	муж	139	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{19,20}{20}):8$ $(\frac{12,13}{13};\frac{8,11,13,14,15,16}{16})$	
1:2:9	муж	140	$1(\frac{22}{22}):2(\ \frac{20,21}{21}\ ):9(\frac{18,19,20,21}{21};\ \frac{7,8,9,10,11}{11})$	
	жен	141		$1(\frac{20}{26}):2(\frac{16,20}{20}):9(\frac{5,6,7,8,9}{9};\ \frac{8,9,10,14}{14})$
		142		$1(\frac{25}{25}):2(\frac{19,21}{21}):9(\frac{16,19,20,21}{21};\ \frac{5,8,10,11,12}{12})$

1:2:10	жен	143		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{10,11}{12}):10$ $(\frac{6,8,9,12,14}{14};\ \frac{6,7,9,12,13}{13})$
1:2:11	жен	144		$1(\frac{10}{10}):2(\frac{5,7}{7}):11$ $(\frac{8,9,10,11}{11};\ \frac{5,6,7,8,9,11,12}{12})$
		145		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{8,9}{10}):11$ $\frac{8,9,10,11,12,13}{13};\ \frac{6,7,8,9,10}{11})$
1:2:12	жен	146		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{8,9}{10}):12$ $(\frac{8,9,10,11,12,13}{13};\ \frac{6,7,8,9,10,11}{11})$
1:3:	муж	147	$1(\frac{20}{20}):3(\frac{10,11,12}{12}):4(\frac{10}{10};\ \frac{8,12}{12};\frac{11}{11})$	
1:3:5	жен	148	$1(\frac{10}{10}):3(\frac{10,11,12}{12}):5(\frac{10}{10};\ \frac{8}{12};\frac{8,9,11}{11})$	
	муж	149		$1(\frac{15}{15}):3(\frac{7,14,15}{15}):4(\frac{5,11}{11};\ \frac{5}{12};\frac{5,12}{12})$
1:3:6	жен	150		$1(\frac{13}{14}):3(\frac{6,9,13}{13}):6(\frac{10}{10};\ \frac{8,9}{9};\frac{6,7,11}{14})$
	муж	151	$1(\frac{12}{12}):3(\frac{15,16,17}{17}):6(\frac{6,12}{12};\ \frac{6,12}{12};\frac{12,13}{13})$	
	жен	152		$1(\frac{14}{14}):3(\frac{6,7,13}{13}):6(\frac{12}{12};\ \frac{9,11}{11};\frac{7,8,11}{15})$
	муж	153		$1(\frac{11}{11}):3(\frac{6,12,13}{13}):6(\frac{6,7,11}{11};\ \frac{9,10}{10};\frac{4}{10})$
		154	$1(\frac{11}{11}):3(\frac{9,10,11}{11}):7(\frac{8,9,10}{10};\ \frac{8,9}{9};\frac{10,11}{12})$	
1:3:	му	155	$1(\frac{21}{21}):3(\frac{19,20,21}{21}):7(\frac{18,19}{19};\ \frac{19,20}{20};\frac{9,10,15}{15})$	
1:3:8	жен	156	$1(\frac{12}{12}):3(\frac{12,13,14}{14}):8(\frac{7,8}{9};\ \frac{9,10,11}{11};\frac{6,7,8}{12})$	
		157		$1(\frac{14}{14}):3(\frac{5,7,12}{12}):8(\frac{9,10}{10};\ \frac{5,6}{8};\frac{7,8,9,10}{11})$
1:3:9	муж	158		$1(\frac{12}{14}):3(\frac{7,8,11}{14}):9\ \ (\frac{7,8,9,10}{11};\ \frac{6,10,11}{11};\frac{11,12}{12})$
	жен	159	$1(\frac{10}{10}):3(\frac{10,11,12}{12}):9\ \ (\frac{11}{11};\ \frac{8,9,,10,11}{12};\frac{5,6,7,8}{8})$	
		160	$1(\frac{12}{12}):3(\frac{9,10,11}{11}):9\ \ (\frac{8,9,10}{10};\ \frac{9,10}{10};\frac{7,8,9,10}{10})$	
		161		$1(\frac{13}{13}):3(\frac{8,11,13}{13}):9\ \ (\frac{6,9,10,11}{11};\ \frac{6,7,12}{12};\frac{5,10}{10})$

1:3:10	жен	162		$1(\frac{12}{12}):3(\frac{5,6,12}{12}):10$ $(\frac{10,11}{11};\ \frac{10,11}{11};\frac{6,7,8,9,10,11}{11})$
1:3:12	жен	163		$1(\frac{15}{16}):3(\frac{13,15,16}{16}):12$ $(\frac{6,7,8,14}{14};\ \frac{12,15,16}{16};\frac{5,6,9,10,15}{15})$
		164		$1(\frac{15}{15}):3(\frac{5,12,14}{14}):12$ $(\frac{8,9,10,11}{12};\ \frac{6,7}{14};\frac{5,7,9,10,13,14}{14})$
1:3:13	жен	165		$1(\frac{16}{16}):3(\frac{13,14,15}{15}):13$ $(\frac{10,11}{11};\ \frac{8,9,10,11,12,13}{13};\frac{6,7,8,13,14}{14})$
1:3:15	жен	166		$1(\frac{16}{16}):3(\frac{7,8,9}{14}):15$ $(\frac{10,11,12,13,14,15}{15};\ \frac{6,8,9}{11};\frac{5,6,7,8,9,11}{11})$
1:3:17	жен	167		$1(\frac{14}{14}):3(\frac{8,9,11}{11}):17$ $(\frac{4,7,8,9,10}{10};\ \frac{8,9,10,11}{11};\frac{6,8,9,10,11,12,13,14}{14})$
1:3:19	жен	168	$1(\frac{15}{15}):3(\frac{10,13,14}{14}):19$ $(\frac{6,7,8,9,10,11}{11};\ \frac{7,8,9,10,11}{11};\frac{6,7,8,9,10,11,12,13}{14})$	
1:4:7	муж	169		$1(\frac{14}{14}):4(\frac{6,13,14,15}{15}):7$ $(\frac{7,8,9}{13};\ \frac{6}{13};\frac{5,12}{12};\frac{5}{13})$
1:4:9	муж	170		$1(\frac{13}{13}):4(\frac{6,9,12,13}{13}):9$ $(\frac{6,7,12}{12};\ \frac{12}{12};\frac{5,12}{12};\frac{5,9,10}{10})$
1:4:11	жен	171		$1(\frac{16}{16}):4(\frac{9,12,15,16}{16}):11$ $(\frac{6,12,13}{13};\ \frac{7,11,15,16,17}{17};\frac{5,6,14}{14})$
1:4:12	жен	172		$1(\frac{13}{14}):4(\frac{8,11,12,13}{13}):12$ $(\frac{5,7}{9};\frac{8,10}{10};\ \frac{6,9,10,11,12}{12};\frac{6,9,11}{11})$
1:4:14	жен	173	$1(\frac{12}{12}):4(\frac{8,9,10,11}{11}):14$ $(\frac{9,10}{10};\frac{6,8,9}{9};\ \frac{7,8,9,10,11}{11};\frac{6,7,9,10}{11})$	

1:4:15	жен	174		$1(\frac{11}{11}):4(\frac{10,11,13,18}{18}):15$ $(\frac{8,9}{9};\frac{9,10,11}{11};\frac{12,13,14,15,16}{16};\left[\frac{17}{18}\right];\frac{5,6,14,15}{15})$
1:4:17	жен	175		$1(\frac{15}{15}):4(\frac{10,12,13,15}{15}):17$ $(\frac{7,9,10}{10};\frac{9,10,11,12,14}{14};\frac{8,9,10,11}{11};\frac{5,6,8,12,13}{13})$
1:5:27		176		$1(\frac{14}{15}):5(\frac{10,12,13,15,17}{17}):27$ (…)
1:6:16		177		$1(\frac{21}{21}):6(\frac{8,12,13,15,17,18}{118}):16$ $(\frac{9,10}{10};\frac{12,14}{14};\frac{9,11}{11};\frac{12,13}{13};\frac{11,12}{12};\frac{6,7,8,9,12,15}{15})$
1:7:13		178		$1(\frac{13}{14}):7(\frac{8,11,12,13,15,16,17}{17}):13$ $(\frac{5,7}{9};\frac{11}{11};\frac{12}{13};\frac{8,10}{10};\frac{12}{12};\frac{13}{14};\frac{6,7,9,10,11}{11})$
всего		жен	47	37
		муж	70	24

Таблица 8.15. - Формулы побегорасположения различных типов ТПС *S. acutifolia*

Группа ТПС	Пол	№	Формула побегорасположения	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:1	Жен.	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		$1(\frac{16}{17}):1(\frac{11}{12}):1(\frac{11}{11})$
		4		$1(\frac{17}{17}):1(\frac{13}{15}):1(\frac{12}{12})$
		5		$1(\frac{16}{16}):1(\frac{10}{11}):1(\frac{10}{10})$
		6		$1(\frac{15}{20}):1(\frac{20}{21}):1(\frac{15}{16})$
		7	$1(\frac{9}{9}):1(\frac{6\{1\}}{6}):1(\frac{6}{7})$	
	Муж.	8	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10})$	
		9		$1(\frac{12}{13}):1(\frac{11}{12}):1(\frac{11}{11})$
		10	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{14}{14}):1(\frac{13}{13})$	
		11	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10})$	
		12	$1(\frac{14}{14}):1(\frac{13}{13}):1(\frac{12}{12})$	
		13	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{13}{13}):1(\frac{11}{11})$	
		14	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{12}{12}):1(\frac{10}{10})$	
		15	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):1(\frac{9}{9})$	
		16	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{13}{13}):1(\frac{11}{11})$	
		17	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10})$	
		18	$1(\frac{10}{10}):1(\frac{9}{9}):1(\frac{9}{9})$	
		19	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11})$	
		20		$1(\frac{17}{18}):1(\frac{12}{18}):1(\frac{7}{7})$
1:1	Ж	21	$1(\frac{6}{9}):1(\frac{9}{9}):2(\frac{7,8}{8})$	

		22	$1(\frac{8}{9}):1(\frac{9}{9}):2(\frac{7,8}{8})$	
		23	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{6,9}{9})$	
		24		$1(\frac{22}{22}):1(\frac{21}{22}):2(\frac{7,9}{9})$
		25	$1(\frac{14}{18}):1(\frac{18}{18}):2(\frac{5,12}{12})$	
	Муж.	26	$1(\frac{9}{10}):1(\frac{9}{9}):2(\frac{5,10}{10})$	
		27	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{9,10}{10})$	
		28	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{6,9}{9})$	
		29	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{8,9}{9})$	
		30		$1(\frac{11}{12}):1(\frac{10}{11}):2(\frac{9,10}{10})$
		31	$1(\frac{10}{10}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{9,11}{11})$	
		32		$1(\frac{12}{12}):1(\frac{9}{11}):2(\frac{9,10}{10})$
		33		$1(\frac{10}{11}):1(\frac{10}{11}):2(\frac{8,9}{9})$
		34	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{12}{12}):2(\frac{8,10}{11})$	
		35	$1(\frac{13}{13}):1(\frac{12}{12}):2(\frac{7,11}{12})$	
		36	$1(\frac{11}{14}):1(\frac{8}{8}):2(\frac{7,11}{11})$	
		37		$1(\frac{10}{10}):1(\frac{9}{11}):2(\frac{10,11}{12})$
		38		$1(\frac{10}{11}):1(\frac{9}{12}):2(\frac{6,9}{9})$
		39		$1(\frac{9}{9}):1(\frac{8}{9}):2(\frac{8,9}{9})$
		40		$1(\frac{10}{10}):1(\frac{10}{11}):2(\frac{6,9}{9})$
		41	$1(\frac{9}{9}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{8,9}{9})$	
		42	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{6,10}{10})$	
		43	$1(\frac{13}{13}):1(\frac{12}{12}):2(\frac{10,12}{12})$	
		44	$1(\frac{11}{14}):1(\frac{8}{8}):2(\frac{7,11}{11})$	
		45		$1(\frac{10}{10}):1(\frac{9}{11}):2(\frac{5,6}{7})$
		46	$1(\frac{9}{9}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{8,10}{10})$	

		47	$1(\frac{9}{9}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{8\{1\};10\{1\}}{10})$	
		48		$1(\frac{11}{14}):1(\frac{8}{10}):2(\frac{7,11}{11})$
		49		$1(\frac{13}{14}):1(\frac{9}{11}):2(\frac{7,11}{11})$
		50	$1(\frac{13}{13}):1(\frac{12}{12}):2(\frac{10,12}{12})$	
1:1:3	жен.	51	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{9}{9}):3(\frac{5,8,9}{9})$	
		52	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{12}{12}):3(\frac{7,8,9}{9})$	
		53	$1(\frac{6}{6}):1(\frac{10}{10};\{\frac{8}{8}\}):3(\frac{5,6}{8};\frac{6}{6})$	
		54	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{12}{12}):3(\frac{5,6,8}{9})$	
		55	$1(\frac{8}{12}):1(\frac{12}{12}):3(\frac{7,8,12}{12})$	
		56	$1(\frac{14}{14}):1(\frac{13}{13}):3(\frac{6,9,11}{11})$	
	Муж.	57	$1(\frac{6}{9}):1\ \frac{9}{9}):3(\frac{9,10,11}{11})$	
		58	$1(\frac{12}{14}):1(\frac{12}{12}):3(\frac{5,9,10}{10})$	
		59	$1(\frac{13}{13}):1(\frac{12}{12}):3(\frac{6,11,12}{12})$	
		60	$1(\frac{14}{14}):1(\frac{8}{8}):3(\frac{7,10,11}{11})$	
		61	$1(\frac{9}{9}):1(\frac{8}{8}):3(\frac{9,10,11}{11})$	
		62	$1(\frac{8}{9}):1(\frac{9}{9}):3(\frac{8,10,11}{11})$	
		63	$1(\frac{9}{9}):1\ \frac{12}{12}):3(\frac{7,9,11}{11})$	
	Жен.	64	$1(\frac{5}{12}):1(\frac{9}{9}):3(\left[\frac{5}{9}\right];\frac{4,9}{9})$	
		65		$1(\frac{13}{13}):1(\frac{6}{12}):3(\frac{11,12}{12};\frac{12}{12})$
	Муж.	66		$1(\frac{11}{11}):1(\frac{11}{12}):3(\frac{6}{12};\frac{7,11}{11})$
		67	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):3(\left[\frac{7}{11}\right];\frac{10,11}{11})$	
		68	$1(\frac{13}{13}):1(\frac{12}{12}):3(\left[\frac{5}{12}\right];\frac{10,11}{11})$	
	Муж.	69		$1(\frac{11}{11}):1(\frac{6}{11}):3(\frac{9,10}{10};\frac{11}{11})$
	Жен	70	$1(\frac{14}{14}):1(\frac{13}{13}):3(\frac{11,12}{13};\frac{13}{13})$	

1:1:4	Жен.	71	$1(\frac{6}{6}):1(\frac{11}{11}):4(\left[\frac{6,7}{11}\right];\frac{5,6}{6})$	
		72	$1(\frac{6}{6}):1(\frac{10}{10}):4(\left[\frac{4,9}{10}\right];\frac{6,7}{7})$	
	Муж.	73	$1(\frac{11}{11}):1(\frac{10}{10}):4(\frac{5,9}{10};\frac{5,8}{8})$	
	Жен	74	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{12}{12}):4(\frac{6,7,8,9}{10})$	
	Муж.	75		$1(\frac{13}{13}):1(\frac{11}{13}):4(\frac{6,8,11,12}{12})$
	Жен	76	$1(\frac{11}{18}):1(\frac{15}{15}):4(\left[\frac{14}{15}\right];\frac{8,13,14}{14})$	
1:1:5	Жен	77		$1(\frac{11}{11}):1(\frac{7}{13}):5(\frac{6,8}{8};\frac{11,12,13}{13})$
	Муж.	78	$1(\frac{9}{10}):1(\frac{12}{12}):5(\frac{9,12,14,15,16}{16})$	
	Жен	79		$1(\frac{6}{7}):1(\frac{12}{14}):5(\frac{7,8}{8};[\frac{6,13,14}{14}])$
1:1:9	Жен.	80	$1(\frac{15}{16}):1(\frac{15}{15}):9(\left[\frac{8,11,12,13}{15}\right];\frac{7,8,10,12,13}{13})$	
1:1:10	Жен.	81		$1(\frac{12}{12}):1(\frac{6}{11}):$ $10(\frac{10,11,12,13,14,15}{15};[\frac{8,9,10,11}{11}])$
1:2:2	Жен	82		$1(\frac{6}{7}):2(\frac{5,9}{10}):2(\frac{6}{9};\frac{9}{10})$
	Муж.	83	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{10,11}{11}):2(\frac{10}{10};\frac{5}{10})$	
	Жен.	84		$1(\frac{18}{18}):2(\frac{7,9}{9}):2(\frac{13}{13};\frac{14}{14})$
		85	$1(\frac{9}{18}):2(\frac{14,15}{15}):2(\frac{14}{14};\frac{9}{10})$	
		86		$1(\frac{18}{18}):2(\frac{9,12}{12}):2(\frac{13}{13};\frac{14}{14})$
		87		$1(\frac{13}{13}):2(\frac{10,13}{13}):2(\frac{12}{12};\frac{13}{13})$
		88		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{12,15}{15}):2(\frac{13}{13};2)$
		89		$1(\frac{14}{22}):2(\frac{8,11}{11}):2(\frac{15}{15};\frac{12}{12})$
		90	$1(\frac{14}{23}):2(\frac{9,10}{10}):2(\frac{10}{10};\frac{12}{12})$	

	Муж.	91	$1(\frac{14}{14}):2(\frac{9,10}{10}):2(\frac{10}{10};\frac{11}{11})$	
		92	$1(\frac{11}{11}):2(\frac{10,11}{11}):2(\frac{9}{9};\frac{11}{11})$	
		93		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{7,11}{11}):2(\frac{8}{8};\frac{11}{11})$
		94		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{9,12}{12}):2(\frac{10}{10};\frac{12}{12})$
		95	$1(\frac{11}{11}):2(\frac{10,11}{11}):2(\frac{10}{10};\frac{11}{11})$	
		96	$1(\frac{14}{14}):2(\frac{11,12}{12}):2(\frac{12}{12};\frac{11}{11})$	
		97	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{10,11}{11}):2(\frac{9}{9};\frac{11}{11})$	
		98		$1(\frac{13}{13}):2(\frac{7,11}{12}):2(\frac{10}{11};\frac{11}{12})$
		99		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{7,11}{11}):2(\frac{10}{11};\frac{11}{11})$
		100	$1(\frac{10}{10}):2(\frac{9,10}{10}):2(\frac{9}{9};\frac{10}{10})$	
1:2:3	Жен.	101		$1(\frac{6}{7}):2(\frac{6,10}{10}):3(\frac{5,7}{7};\frac{8}{8})$
		102		$1(\frac{11}{12}):2(\frac{10,12}{12}):3(\frac{11}{11};\frac{10,11}{12})$
		103		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{8,10}{10}):3(\frac{6,8}{8};\frac{8}{8})$
		104		$1(\frac{20}{20}):2(\frac{7,9}{9}):3(\frac{8,9}{9};\frac{9}{9})$
		105		$1(\frac{14}{18}):2(\frac{8,12}{12}):3(\frac{8,11}{11};\frac{14}{14})$
		106	$1(\frac{7}{12}):2(\frac{11,12}{12}):3(\frac{9,10}{10};\frac{10}{10})$	
		107		$1(\frac{9}{22}):2(\frac{20,22}{22}):3(\frac{14,15}{15};\frac{14}{14})$
		108		$1(\frac{15}{15}):2(\frac{10,12}{12}):3(\frac{14}{14};\frac{14,15}{15})$
		109	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{5,6}{6}):3(\frac{8,9}{9};\frac{9}{9})$	
		110	$1(\frac{14}{14}):2(\frac{12,13}{13}):3(\frac{7}{9};\frac{10,11}{11})$	
		111	$1(\frac{5}{7}):2(\frac{7,8}{8}):3(\frac{6,9}{9};\frac{7}{9})$	
	Муж.	112	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{11,12}{12}):3(\frac{6,12}{12};\frac{12}{12})$	
		113		$1(\frac{11}{11}):2(\frac{6,7}{7}):3(\frac{11}{11};\frac{7,12}{12})$
		114	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{10,11}{11}):3(\frac{10}{10};\frac{6,10}{10})$	
		115	$1(\frac{12}{13}):2(\frac{12,13}{13}):3(\frac{11}{11};\frac{10,11}{11})$	

		116	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{10,11}{11}):3(\frac{9,12}{12};\frac{11}{11})$	
	Жен.	117		$1(\frac{16}{18}):2(\frac{9,12}{12}):3(\frac{12}{12};\frac{13,14}{14})$
		118	$1(\frac{13}{13}):2(\frac{12,13}{13}):3(\frac{12,13}{13};\frac{12}{12})$	
		119	$1(\frac{13}{13}):2(\frac{11,12}{12}):3(\frac{12}{12};\frac{5,8}{8})$	
		120		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{6,8}{12}):3(\frac{11}{11};\frac{12}{12};\frac{11}{12})$
		121		$1(\frac{20}{20}):2(\frac{7,11}{12}):3(\frac{12}{12};\frac{8,10}{11})$
	Муж.	122		$1(\frac{11}{11}):2(\frac{6,11}{11}):3(\frac{9}{9};\frac{7,10}{10})$
		123	$1(\frac{14}{14}):2(\frac{8,13}{13}):3(\frac{12}{12};\frac{10,11}{12})$	
		124	$1(\frac{12}{13}):2(\frac{11,12}{12}):3(\frac{9}{9};\frac{5,8}{8})$	
		125		$1(\frac{12}{13}):2(\frac{9,12}{12}):3(\frac{11}{11};\frac{9,11}{11})$
		126		$1(\frac{10}{10}):2(\frac{9,11}{12}):3(\frac{11}{11};\frac{10}{11};\frac{12}{12})$
		127	$1(\frac{11}{11}):2(\frac{10,11}{11}):3(\frac{10}{10};\frac{10,11}{11})$	
		128		$1(\frac{13}{13}):2(\frac{6,12}{12}):3(\frac{12}{12};[\frac{11\{1\}}{12}];\frac{11}{11})$
1:2:4	Муж	129	$1(\frac{12}{13}):2(\frac{12,13}{13}):4([\frac{6}{13}];\frac{9\{1\},10}{10};\frac{11}{11})$	
	Жен	130		$1(\frac{17}{18}):2(\frac{10,17}{18}):4([\frac{8}{18}];\frac{14}{14};\frac{15,17}{17})$
	Муж.	131		$1(\frac{10}{10}):2(\frac{8,10}{10}):4(\frac{6,12,13}{13};\frac{9}{12})$
	Жен.	132	$1(\frac{19}{19}):2(\frac{13,14}{14}):4(\frac{9,12}{12};\frac{7,12}{12})$	
		133	$1(\frac{7}{12}):2(\frac{11,12}{12}):4(\frac{9,10}{10};\frac{11,12}{12})$	
		134		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{7,12}{13}):4(\frac{12,13}{13};\frac{11,12}{12})$
		135		$1(\frac{16}{16}):2(\frac{8,14}{14}):4(\frac{9,12}{12};\frac{7,12}{12})$
		136	$1(\frac{6}{6}):2(\frac{10,11}{11}):4(\frac{7,8}{8};\frac{5,8}{8})$	
		137	$1(\frac{6}{6}):2(\frac{10,11}{11}):4(\frac{7,8}{8};\frac{7,8}{8})$	
	Муж.	138	$1(\frac{13}{13}):2(\frac{11,12}{12}):4(\frac{10,11}{11};\frac{6,12}{12})$	
		139	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{11,12}{12}):4(\frac{8,9}{9};\frac{6,9}{9})$	

		140	$1(\frac{9}{10}):2(\frac{11,12}{12}):4(\frac{8,9}{9};\frac{6,7}{7})$	
	Жен.	141		$1(\frac{14}{14}):2(\frac{10,12}{12}):4(\frac{12}{12};\frac{9,10\,„11}{11})$
		142		$1(\frac{13}{13}):2(\frac{8,12}{13}):4(\frac{13}{13};\frac{8,10,11}{12})$
		143		$1(\frac{16}{16}):2(\frac{12,18}{18}):4(\frac{15}{15};\frac{9,10\,,17}{17})$
	Муж	144	$1(\frac{10}{10}):2(\frac{9,10}{10}):4(\frac{9\{1\}}{9};\frac{7\{1\},9,10}{10})$	
1:2:5	Жен.	145	$1(\frac{20}{20}):2(\frac{7,8}{8}):5(\frac{7,11,14}{14};\frac{14,15}{15})$	
		146	$1(\frac{10}{20}):2(\frac{9,10}{10}):5(\frac{5,6,7}{7};\frac{12,13}{13})$	
		147	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{9,10}{10}):5(\frac{6,7,8}{8};\frac{5,6}{6})$	
	Муж.	148	$1(\frac{7}{9}):2(\frac{12,13}{13}):5(\frac{7,8}{8};\frac{9,10,11}{11})$	
		149		$1(\frac{13}{13}):2(\frac{6,12}{12}):5(\frac{9,10}{10};\frac{6,9,10}{10})$
	Жен.	150		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{6,8}{12}):5(\left[\frac{5}{12}\right];\frac{9}{9};\frac{10}{10};[\frac{10,12}{12}])$
		151	$1(\frac{6}{6}):2(\frac{9\{1\},10}{10}):5(\left[\frac{6}{10}\right];\frac{9}{9};\frac{6,9,10}{10})$	
		152		$1(\frac{16}{16}):2(\frac{14,16}{16}):5(\frac{15}{15};\frac{6,7,9,11}{11})$
1:2:6	Муж.	153		$1(\frac{6}{6}):2(\frac{7,9}{10}):6(\frac{5,6,9}{9};\frac{4,5,9}{9})$
		154		$1(\frac{9}{9}):2(\frac{8,10}{10}):6(\frac{6,7,8}{8};\frac{7,8,9}{9})$
	Жен.	155		$1(\frac{15}{15}):2(\frac{6,14}{14}):6(\frac{12,13}{13};\frac{8,10,11,12}{12})$
		156		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{7,10}{10}):6(\frac{7,10}{10};\frac{7,8,9,10}{10})$
1:2:7	Жен.	157	$1(\frac{8}{8}):2(\frac{4,5}{5}):7(\frac{10,13}{13};\frac{7,10,11,16,17}{17})$	
		158		$1(\frac{17}{18}):2(\frac{13,15}{15}):7(\left[\frac{6,8}{15}\right];\frac{7,12}{12};\frac{6,7,8}{8})$
1:2:9	Жен	159	$1(\frac{12}{13}):2(\frac{4,5}{5}):9(\frac{7,8,9,10}{10};\frac{6,8,9,10,11}{11})$	
		160		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{8,11}{11}):9(\frac{7,8,9,10}{10};\frac{7,8,9,10,11}{12})$
1:3:3	Жен.	161	$1(\frac{12}{12}):3(\frac{11,12,13}{13}):3(\frac{12}{12};\frac{13}{13};\frac{13}{13})$	
		162		$1(\frac{12}{12}):3(\frac{6,8,11}{11}):3(\frac{9}{9};\frac{10}{10};\frac{11}{12})$
		163		$1(\frac{12}{12}):3(\frac{8,9,12}{12}):3(\frac{9\{1\}}{9};\frac{10}{10};\frac{11\{1\}}{11})$

	Муж.	164		$1(\frac{11}{12}):3(\frac{6,8,11}{11}):3(\frac{9}{9};\frac{10}{10};\frac{11}{11})$
		165		$1(\frac{16}{16}):3(\frac{14,16,17}{17}):3(\frac{13}{13};\frac{12}{12};\frac{13}{13})$
1:3:4	Муж.	166		$1(\frac{13}{14}):3(\frac{11,13,15}{15}):4(\frac{12}{12};\frac{13}{13};\frac{13,15}{15})$
	Жен.	167		$1(\frac{11}{12}):3(\frac{8,9,11}{12}):4(\frac{6}{8};\frac{7,9}{9};\frac{9}{10})$
		168		$1(\frac{13}{13}):3(\frac{10,11,13}{13}):4(\frac{12,13}{13};\frac{12}{12};\frac{13}{13})$
1:3:5	Муж.	169	$1(\frac{10}{11}):3(\frac{8,9,10}{10}):5(\left[\frac{6}{10}\right];\frac{9}{9};\frac{10}{10};\frac{9,10}{10})$	
	Жен.	170		$1(\frac{15}{16}):3(\frac{9,13,15}{15}):5(\frac{13}{13};\frac{12,13}{13};\frac{5,8}{18})$
		171		$1(\frac{16}{16}):3(\frac{9,11,15}{15}):5(\frac{14}{14};\frac{12,13}{13};\frac{14,15}{15})$
	Муж.	172		$1(\frac{13}{14}):3(\frac{6,8,12}{12}):5(\frac{10}{10};\frac{8,11}{11};\frac{9,12}{12})$
		173		$1(\frac{10}{10}):3(\frac{6,8,9}{10}):5(\frac{7,9}{9};\frac{9}{9};\frac{8,10}{10})$
	Жен.	174		$1(\frac{16}{18}):3(\frac{9,12,14}{10}):5(\frac{14}{14};\frac{16}{16};\frac{7,10,13}{13})$
		175		$1(\frac{9}{20}):3(\frac{7,9,11}{11}):5(\frac{10,11}{11};\frac{11,12}{12};\frac{13}{13})$
1:3:6	Муж.	176	$1(\frac{12}{12}):3(\frac{7,10,11}{11}):$ $6(\left[\frac{4}{11}\right];\frac{9,10}{11};\frac{11}{11};\frac{10,11}{11})$	
1:3:7	Муж.	177	$1(\frac{14}{14}):3(\frac{6,11,12}{12}):$ $7(\frac{11,12}{12};\frac{8,11,12}{12};\frac{11,12}{12})$	
1:3:8	Муж.	178	$1(\frac{12}{13}):3(\frac{11,13,14}{14}):$ $8(\left[\frac{10}{14}\right];\frac{10,11}{11};\frac{11,12}{12};\frac{8,9,10}{10})$	
1:3:10	Жен.	179	$1(\frac{17}{18}):3(\frac{8,13,14}{14}):$ $10(\frac{14}{14};\frac{7,9,12}{13};\frac{6,8,10,11,14,15}{15})$	
1:3:12	Жен.	180	$1(\frac{15}{15}):3(\frac{8,13,14}{14}):$ $12(\left[\frac{6}{14}\right];\frac{7,9,10,12}{12};\frac{9,10,11}{11};\frac{8,9,10,11}{12})$	

1:4:5	Муж.	181	$1(\frac{18}{19}):4(\frac{10,14,17,18}{18}):$ $5(\frac{12}{12};\frac{12}{12};\frac{11}{11};\frac{6,11}{11})$	
1:4:7	Жен.	182	$1(\frac{19}{19}):4(\frac{8,14,15,16}{16}):$ $7(\frac{13}{13};\frac{7,9}{9};\frac{14}{14};\frac{7,11,12}{12})$	
1:5:8	Жен.	183	$1(\frac{14}{14}):5(\frac{6,8,12,15,16}{16}):$ $8(\frac{12}{12};\frac{12}{13};\frac{11}{12};\frac{11,12}{12};\frac{6,9,10}{10})$	
		184		$1(\frac{16}{16}):5(\frac{6,8,10,11,13}{14}):$ $8(\frac{12}{12};\frac{12}{12};\frac{12}{13};\frac{6,11}{12};\frac{8,11,12}{12})$
1:6:16	Муж.	185	$1(\frac{8}{8}):6(\frac{11,15,16,17,21,22}{22}):$ $16(\frac{12,13,14}{14};\frac{13,14}{14};\frac{12}{12};\frac{6}{15};\left[\frac{20}{22}\right];$ $\frac{12,13,14}{14};\frac{10,12,13,14,15}{15})$	
1:7:12	Муж.	186	$1(\frac{14}{14}):7(\frac{9,10,11,14,17,18,19}{19}):$ $12(\frac{13}{13};\frac{13,14}{14};\frac{9,10}{10};\frac{7,9}{9};\frac{11}{11};$ $\frac{9,10}{10};\frac{10,11}{11})$	
Всего		жен	43	46
		муж	64	33

Таблица 8.19. - Формулы побегорасположения различных типов ТПС *S. gmelinii*

Группа ТПС	пол	№	Формула побегорасположения	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:1	жен	1		$1(\frac{31}{32}):1(\frac{25}{27}):1(\frac{18}{22})$
		2	$1(\frac{17}{21}):1(\frac{18}{18}):1(\frac{15}{20})$	
		3	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{19}{19}):1(\frac{14}{18})$	
		4	$1(\frac{15}{19}):1(\frac{16}{16}):1(\frac{17}{19})$	
		5	$1(\frac{21}{23}):1(\frac{21}{21}):1(\frac{16}{16})$	
		6		$1(\frac{19}{21}):1(\frac{17}{20}):1(\frac{15}{17})$
		7		$1(\frac{17}{20}):1(\frac{16}{18}):1(\frac{12}{14})$
		8		$1(\frac{21}{23}):1(\frac{18}{20}):1(\frac{17}{19})$
	муж	9		$1(\frac{14}{14}):1(\frac{10}{15}):1(\frac{12}{14})$
		10	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{11}{11}):1(\frac{20}{23})$	
		11	$1(\frac{14}{17}):1(\frac{16}{16}):1(\frac{18}{21})$	
		12		$1(\frac{19}{19}):1(\frac{18}{20}):1(\frac{17}{19})$
		13		$1(\frac{21}{21}):1(\frac{15}{19}):1(\frac{13}{17})$
		14	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{24}{24}):1(\frac{11}{11})$	
		15	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{14}{14}):1(\frac{12}{16})$	
		16	$1(\frac{12}{16}):1(\frac{17}{17}):1(\frac{14}{14})$	
		17	$1(\frac{18}{18}):1(\frac{21}{21}):1(\frac{17}{17})$	
		18		$1(\frac{16}{16}):1(\frac{15}{16}):1(\frac{9}{9})$
		19		$1(\frac{12}{16}):1(\frac{14}{17}):1(\frac{11}{11})$
		20		$1(\frac{13}{18}):1(\frac{18}{21}):1(\frac{17}{17})$
		21	$1(\frac{20}{23}):1(\frac{13}{13}):1(\frac{8}{8})$	

		22	$1(\frac{19}{22}):1(\frac{17}{17}):1(\frac{12}{14})$	
		23	$1(\frac{18}{20}):1(\frac{16}{16}):1(\frac{15}{15})$	
		24		$1(\frac{19}{19}):1(\frac{15}{21}):1(\frac{12}{12})$
		25		$1(\frac{13}{13}):1(\frac{16}{17}):1(\frac{9}{12})$
		26	$1(\frac{29}{32}):1(\frac{28}{28}):1(\frac{19}{25})$	
		27	$1(\frac{24}{32}):1(\frac{25}{25}):1(\frac{21}{23})$	
1:1:2	жен	28		$1(\frac{19}{20}):1(\frac{18}{22}):2(\frac{19,20}{20})$
		29	$1(\frac{19}{23}):1(\frac{22}{22}):2(\frac{12,14}{14})$	
		30	$1(\frac{17}{19}):1(\frac{21}{21}):2(\frac{11,15}{15})$	
		31	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{18}{18}):2(\frac{16,17}{17})$	
	муж	32	$1(\frac{28}{28}):1(\frac{21}{21}):2(\frac{18,21}{23})$	
		33	$1(\frac{16}{20}):1(\frac{19}{19}):2(\frac{15,16}{16})$	
		34	$1(\frac{20}{20}):1(\frac{17}{17}):2\ (\frac{14,18}{18})$	
		35	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{17}{17}):2(\frac{10,11}{11})$	
		36	$1(\frac{15}{24}):1(\frac{17}{17}):2(\frac{14,15}{15})$	
		37	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{8}{8}):2(\frac{9,11}{13})$	
		38	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{15}{15}):2(\frac{11,13}{13})$	
		39	$1(\frac{24}{24}):1(\frac{21}{21}):2(\frac{16,18}{18})$	
		40	$1(\frac{21}{24}):1(\frac{20}{20}):2(\frac{17,18}{18})$	
		41	$1(\frac{21}{24}):1(\frac{18}{18}):2(\frac{15,16}{16})$	
		42	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{16}{16}):2(\frac{13,14}{14})$	
		43	$1(\frac{23}{25}):1(\frac{26}{26}):2(\frac{23,24}{24})$	
		44		$1(\frac{20}{32}):1(\frac{9}{10}):2(\frac{\{7,8\}}{21})$
		45	$1(\frac{14}{14}):1(\frac{13}{13}):2(\frac{\{6,11\}}{15})$	
		46		$1(\frac{15}{16}):1(\frac{13}{18}):2(\frac{10,14}{14})$

		47	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{21}{21}):2(\frac{17,18}{18})$	
		48	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{12}{12}):2(\frac{11,25}{25})$	
		49	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{16}{16}):2(\frac{10,23}{23})$	
		50	$1(\frac{9}{17}):1(\frac{14}{14}):2(\frac{12,13}{13})$	
		51		$1(\frac{5}{15}):1(\frac{8}{12}):2(\frac{11,12}{12})$
		52		$1(\frac{19}{20}):1(\frac{13}{20}):2(\frac{12,16}{16})$
1:1:3	жен	53	$1(\frac{22}{25}):1(\frac{21}{21}):3(\frac{17,19,20}{20})$	
		54		$1(\frac{23}{25}):1(\frac{15}{23}):3(\frac{17,22,25}{25})$
	муж	55	$1(\frac{17}{18}):1(\frac{23}{23}):3(\frac{19,20,22}{22})$	
		56	$1(\frac{14}{18}):1(\frac{17}{17}):3(\frac{12,15,16}{16})$	
		57	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{18}{18}):3(\frac{15,16,17}{17})$	
		58	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{16}{16}):3(\frac{14,15,17}{17})$	
		59	$1(\frac{15}{21}):1(\frac{19}{19}):3(\frac{14,15,16}{16})$	
		60	$1(\frac{19}{32}):1(\frac{27}{27}):3(\frac{6,7,30}{30})$	
		61	$1(\frac{27}{27}):1(\frac{25}{25}):3(\left[\frac{22}{25}\right];\frac{21,22}{22})$	
		62	$1(\frac{12}{13}):1(\frac{14}{14}):3(\frac{22,24,25}{27})$	
		63	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{18}{18}):3(\frac{17,18,20}{20})$	
		64	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{13}{13}):3(\frac{21,27,34}{34})$	
		65	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{19}{19}):3(\frac{15,17,18}{18})$	
		66	$1(\frac{29}{29}):1(\frac{31}{31}):3(\frac{\{17,20\},30}{30})$	
		67	$1(\frac{27}{27}):1(\frac{25}{25}):3(\frac{\{9,17,18\},19}{19})$	
		68		$1(\frac{19}{19}):1(\frac{5}{11}):3(\frac{18,19,20}{22})$
1:1:4	муж	69	$1(\frac{20}{32}):1(\frac{28}{28}):4(\left[\frac{21,22}{28}\right];\frac{13,17}{17})$	
		70	$1(\frac{25}{27}):1(\frac{23}{23}):4(\left[\frac{17,19}{23}\right];\frac{15,19}{19})$	
		71	$1(\frac{27}{27}):1(\frac{25}{25}):4(\frac{\{9,17,18\},19}{19})$	

		72	$1(\frac{6}{15}):1(\frac{16}{16}):4(\left[\frac{15}{16}\right];\frac{10,11,13}{13})$	
1:1:5	жен	73	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{19}{19}):5(\left[\frac{12}{19}\right];\frac{17,18,20,21}{21})$	
	муж	74		$1(\frac{27}{38}):1(\frac{24}{34}):5(\frac{10,11,26,28,29}{30})$
1:2:2	жен	75		$1(\frac{28}{28}):2(\frac{18,22}{22}):2(\frac{18}{21};\frac{12}{18})$
		76		$1(\frac{21}{21}):2(\frac{17,20}{20}):2(\frac{17}{17};\frac{16}{20})$
		77		$1(\frac{19}{21}):2(\frac{17,19}{21}):2(\frac{16}{21};\frac{14}{19})$
	муж	78	$1(\frac{27}{29}):2(\frac{17,18}{18}):2(\frac{16}{26};\frac{15}{17})$	
		79	$1(\frac{37}{37}):2(\frac{13,14}{14}):2(\frac{24}{26};\frac{23}{24})$	
		80	$1(\frac{16}{16}):2(\frac{16,17}{17}):2(\frac{\{11\}}{16};\frac{\{15\}}{17})$	
		81		$1(\frac{13}{13}):2(\frac{7,9}{9}):2(\frac{14}{20};\frac{26}{26})$
		82	$1(\frac{12}{30}):2(\frac{17,18}{20}):2(\frac{12}{16};\frac{15}{18})$	
1:2:3	жен	83		$1(\frac{15}{17}):2(\frac{12,16}{16}):3(\frac{9,10}{12};\frac{14}{14})$
		84	$1(\frac{22}{22}):2(\frac{18,19}{19}):3(\frac{17,18}{20};\frac{12}{16})$	
		85	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{15,16}{16}):3(\frac{11,12}{12};\frac{15}{15})$	
		86		$1(\frac{19}{21}):2(\frac{17,20}{21}):3(\frac{15,16}{17};\frac{14}{16})$
		87		$1(\frac{18}{18}):2(\frac{14,18}{18}):3(\frac{13,15}{17};\frac{16}{16})$
		88	$1(\frac{30}{31}):2(\frac{27,28}{28}):3(\frac{21,22}{25};\frac{15}{21})$	
		89		$1(\frac{18}{24}):2(\frac{20,23}{23}):3(\frac{15}{17};\frac{18,23}{23})$
		90		$1(\frac{19}{19}):2(\frac{16,19}{19}):3(\frac{15,19}{19};\frac{18}{18})$
		91	$1(\frac{17}{19}):2(\frac{19,20}{20}):3(\frac{18}{18};\frac{16,17}{17})$	
		92	$1(\frac{21}{23}):2(\frac{17,21}{21}):3(\frac{20}{20};\frac{14,19}{19})$	
		93	$1(\frac{27}{28}):2(\frac{25,26}{26}):3(\frac{22}{22};\frac{21,25}{25})$	
		94		$1(\frac{21}{29}):2(\frac{17,19}{25}):3(\frac{19}{23};\frac{17,18}{22})$
		95		$1(\frac{19}{20}):2(\frac{17,19}{19}):3(\frac{15}{27};\frac{13,14}{16})$
	му	96	$1(\frac{29}{29}):2(\frac{13,14}{33}):3(\frac{21}{21};\frac{19,23}{23})$	

		97	$1(\frac{27}{28}):2(\frac{22,23}{23}):3(\frac{19}{24};\frac{9,12}{26})$	
		98		$1(\frac{19}{20}):2(\frac{8,12}{12}):3(\frac{17,18}{18};\frac{10}{18})$
		99		$1(\frac{25}{25}):2(\frac{28,30}{30}):3(\frac{19,23}{23};\frac{20}{25})$
1:2:4	жен	100		$1(\frac{19}{22}):2(\frac{18,20}{20}):4(\frac{16,17}{17};\frac{12,14}{14})$
		101		$1(\frac{18}{18}):2(\frac{16,19}{19}):4(\frac{14,15}{15};\frac{11,12}{12})$
		102		$1(\frac{23}{23}):2(\frac{17,21}{21}):4(\frac{18,19}{19};\frac{15,17}{17})$
		103		$1(\frac{21}{28}):2(\frac{19,23}{26}):4(\frac{17,19}{19};\frac{15,17}{17})$
		104	$1(\frac{15}{27}):2(\frac{21,22}{22}):4(\left[\frac{12,13}{22}\right];\frac{21}{21};\frac{19}{19})$	
		105	$1(\frac{27}{27}):2(\frac{21,22}{22}):4(\frac{18,19,20}{20};\frac{21}{21})$	
		106	$1(\frac{25}{25}):2(\frac{21,22}{22}):4(\frac{20,23}{23};\frac{20,21}{21})$	
		107	$1(\frac{22}{25}):2(\frac{19,20}{20}):4(\frac{17,18}{18};\frac{16,19}{19})$	
		108		$1(\frac{26}{26}):2(\frac{17,22}{22}):4(\frac{20,21}{21};\frac{15,17}{17})$
		109		$1(\frac{27}{29}):2(\frac{18,21}{28}):4(\frac{17,18}{19};\frac{20,21}{21})$
		110		$1(\frac{18}{21}):2(\frac{17,19}{19}):4(\frac{17}{17};\frac{12,14,17}{17})$
		111		$1(\frac{25}{25}):2(\frac{20,24}{24}):4(\frac{18,19}{19};\frac{22,23}{23})$
		112		$1(\frac{21}{23}):2(\frac{15,19}{19}):4(\frac{12,14,18}{18};\frac{17}{17})$
	муж	113	$1(\frac{21}{24}):2(\frac{21,22}{24}):4(\frac{15,17}{21};\frac{14,16}{19})$	
		114		$1(\frac{22}{30}):2(\frac{12,16}{16}):4(\frac{7,17}{17};\frac{15,22}{22})$
		115		$1(\frac{19}{19}):2(\frac{7,9}{14}):4(\frac{10,12}{18};\frac{12,13}{22})$
		116	$1(\frac{23}{23}):2(\frac{13,14}{14}):4(\frac{8,9}{9};\frac{7,8}{8})$	
		117		$1(\frac{27}{27}):2(\frac{28,30}{30}):4(\frac{10,13}{13};\frac{8,14}{16})$
		118	$1(\frac{29}{29}):2(\frac{31,32}{32}):4(\frac{12,14}{15};\frac{9,11}{11})$	
1:2:5	жен	119	$1(\frac{21}{23}):2(\frac{19,20}{20}):5(\frac{18}{18};\frac{15,16,17,19}{19})$	
		120		$1(\frac{19}{24}):2(\frac{15,18}{18}):5(\frac{12,14}{15};\frac{9,10}{12};[\frac{18}{18}])$
		121	$1(\frac{19}{21}):2(\frac{19,20}{20}):5(\frac{17,18,19}{19};\frac{21,22}{22})$	

		122		$1(\frac{27}{27}):2(\frac{15,21}{32}):5(\frac{15,16,17,19}{19};\frac{17}{23})$
		123		$1(\frac{24}{25}):2(\frac{12,16}{31}):5(\frac{21}{24};\frac{19,22,25,27}{27})$
		124		$1(\frac{23}{27}):2(\frac{12,19}{21}):5(\frac{17,18}{18};\left[\frac{17}{21}\right];\frac{21,23}{24})$
	муж	125		$1(\frac{21}{31}):2(\frac{17,20}{31}):5(\frac{17}{25};\frac{13,14,15,17}{26})$
		126	$1(\frac{25}{35}):2(\frac{15,16}{23}):5(\frac{13,14}{16};\frac{10,12,14}{14})$	
		127		$1(\frac{19}{19}):2(\frac{12,14}{18}):5(\frac{11,12}{12};\frac{10,12,16}{16})$
		128	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{19,20}{20}):5(\frac{15,18,19}{19};\frac{12,14}{21})$	
		129	$1(\frac{13}{13}):2(\frac{9,11}{11}):5(\frac{13,16}{20};\frac{12,14,15}{21})$	
1:2:6	жен	130		$1(\frac{29}{31}):2(\frac{15,29}{29}):6(\frac{17,18}{21};\frac{15,17,18,19}{19})$
		131		$1(\frac{22}{24}):2(\frac{17,19}{21}):6(\left[\frac{15}{21}\right];\frac{8}{8};\frac{17,20,21,22,23}{24})$
		132		$1(\frac{20}{21}):2(\frac{14,15}{20}):6(\left[\frac{10}{20}\right];\frac{12}{17};\frac{20,23,24,25,26}{30})$
	муж	133	$1(\frac{20}{30}):2(\frac{11,12}{12}):6(\frac{21,26,\{27\}}{28};\frac{11,22,25}{30})$	
1:2:7	жен	134		$1(\frac{26}{38}):2(\frac{18,21}{21}):7(\frac{16,22}{22};\frac{12,14,15,16,18}{19})$
1:2:8	жен	135	$1(\frac{27}{27}):2(\frac{29,30}{30}):8(\left[\frac{15,18,20}{30}\right];\frac{16,17,18}{18};\frac{17,19}{19})$	
1:3:3	жен	136		$1(\frac{21}{32}):3(\frac{12,20,21}{21}):3(\frac{8}{15};\frac{12}{16};\frac{14}{17})$
1:3:4	жен	137		$1(\frac{17}{17}):3(\frac{11,14,16}{16}):4(\frac{12}{16};\frac{14}{15};\frac{12,13}{14})$
1:3:5	жен	138		$1(\frac{25}{29}):3(\frac{15,25,26}{26}):5(\frac{14,15}{20};\frac{14}{19};\frac{13,14}{17})$
		139		$1(\frac{18}{30}):3(\frac{17,19,23}{25}):5(\frac{15}{19};\frac{12,14}{17};\frac{\{13\},15}{18})$
		140		$1(\frac{24}{26}):3(\frac{17,22,23}{23}):5(\frac{12,14}{18};\frac{16,17}{20};\frac{15}{17})$
	муж	141		$1(\frac{27}{27}):3(\frac{20,22,23}{35}):5(\frac{8,13}{14};\frac{11}{14};\frac{15,16}{16})$
1:3:6	жен	142		$1(\frac{23}{23}):3(\frac{10,15,17}{22}):6(\frac{18,19}{19};\frac{14,15}{16};\frac{15,17}{19})$
1:3:7	жен	143		$1(\frac{25}{25}):3(\frac{21,23,24}{24}):7(\frac{14}{21};\frac{10,12,14}{16};\frac{16,17,18}{20})$
1:3:8	жен	144		$1(\frac{27}{32}):3(\frac{12,35,36}{36}):8(\frac{9,23,25}{27};\frac{18,20}{20};\frac{9,16,18}{18})$

1:4:8	жен	145		$1(\frac{27}{32}):4(\frac{12,35,36}{36}):8(\frac{9,23,25}{27};\frac{18,20}{20};\frac{9,16,18}{18})$
1:4:9	жен	146		$1(\frac{25}{35}):4(\frac{8,20,21,22}{23}):9$ $(\frac{15,16}{20};\frac{14,17,18}{18};\frac{15,16}{20};\frac{13,14}{17})$
1:6:18	жен	147		$1(\frac{25}{35}):6(\frac{14,16,17,20,26,30}{30}):18(\ldots)$
Всего	жен		22	44
	муж		58	23

Таблица 8.24. - Формулы побегорасположения различных типов ТПС *S. cinerea* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

Группа ТПС	пол	№	Формула побегорасположения	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:1	же	1	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{17}{17}):1(\frac{15}{16})$	
	муж	2	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{19}{19}):1(\frac{18}{20})$	
		3	$1(\frac{14}{15}):1(\frac{7}{7}):1(\frac{21}{21})$	
		4		$1(\frac{22}{22}):1(\frac{21}{23}):1(\frac{17}{17})$
		5	$1(\frac{20}{22}):1(\frac{18}{18}):1(\frac{12}{12})$	
		6	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{14}{14}):1(\frac{21}{21})$	
		7	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{10}{10}):1(\frac{14}{14})$	
		8	$1(\frac{14}{15}):1(\frac{21}{21}):1(\frac{8}{8})$	
1:1:2	муж	9	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{16}{16}):2(\frac{5,17}{17})$	
		10		$1(\frac{27}{27}):1(\frac{21}{25}):2(\frac{8,14}{14})$
		11	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{14}{14}):2(\frac{12,19}{19})$	
		12	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{17}{17}):2(\frac{21,22}{22})$	
		13		$1(\frac{20}{21}):1(\frac{22}{23}):2(\frac{14,15}{15})$
		14	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{21}{21}):2(\frac{12,14}{14})$	
		15	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{14}{14}):2(\frac{7,14}{14})$	
		16	$1(\frac{16}{20}):1(\frac{9}{9}):2(\frac{10,21}{21})$	
		17	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{17}{17}):2(\frac{16,17}{17})$	
1:1:3	жен	18		$1(\frac{18}{18}):1(\frac{15}{17}):3(\frac{5,6,16}{16})$
		19	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{16}{16}):3(\frac{5,21,22}{22})$	
	му	20	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{16}{16}):3(\frac{5,17,18}{18})$	

		21	$1(\frac{23}{25}):1(\frac{26}{26}):3(\left[\frac{17,18}{26}\right];\frac{22}{22})$	
1:1:4	же	22		$1(\frac{21}{24}):1(\frac{18}{28}):4(\left[\frac{17}{28}\right];\frac{15,20,21}{21})$
	муж	23	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{22}{22}):4(\frac{4,5,19,20}{20})$	
		24	$1(\frac{25}{27}):1(\frac{23}{23}):4(\frac{7,10,15,16}{16})$	
		25	$1(\frac{20}{20}):1(\frac{15}{15}):4(\frac{6,8,19,20}{20})$	
		26	$1(\frac{19}{20}):1(\frac{19}{19}):4(\left[\frac{5,17,18}{19}\right];\frac{17}{17})$	
		27	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{25}{25}):4(\frac{3,5,8,9}{9})$	
		28	$1(\frac{14}{16}):1(\frac{9}{9}):4(\frac{8,9,21,22}{22})$	
		29	$1(\frac{20}{22}):1(\frac{9}{9}):4(\frac{7,14,15,16}{17})$	
		30		$1(\frac{14}{16}):1(\frac{12}{14}):4(\frac{7,8,17,18}{18})$
		31	$1(\frac{21}{22}):1(\frac{18}{18}):4(\frac{7,10,12,13}{13})$	
		32	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{14}{14}):4(\frac{5,6,12,13}{13})$	
		33	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{17}{17}):4(\frac{6,7,9,10}{10})$	
1:1:5	муж	34	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{21}{21}):5(\left[\frac{3,5,6}{21}\right];\frac{14,15}{15})$	
		35	$1(\frac{20}{22}):1(\frac{27}{27}):5(\left[\frac{7}{27}\right];\frac{5,9,10,11}{11})$	
1:1:6	же	36		$1(\frac{30}{31}):1(\frac{27}{29}):6(\frac{4,5,7,8,28,29}{29})$
	муж	37	$1(\frac{22}{22}):1(\frac{15}{15}):6(\frac{7,15,24,25,26,27}{27})$	
1:1:8	муж	38	$1(\frac{29}{29}):1(\frac{18}{18}):8(\left[\frac{5,6,7,8,14,17}{18}\right];\frac{9,11}{11})$	
		39	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{18}{18}):8(\frac{6,7,10,17,18,20,21,22}{22})$	
1:1:11	жен	40	$1(\frac{17}{17}):1(\frac{20}{20}):11$ $(\left[\frac{10,11,13,14,15,16}{20}\right];\frac{17,18,19,21,22}{22})$	
1:2:2	муж	41	$1(\frac{12}{13}):2(\frac{14,15}{15}):2(\frac{11}{11};\frac{14}{14})$	
		42	$1(\frac{25}{25}):2(\frac{23,24}{24}):2(\frac{9}{9};\frac{8}{8})$	
		43	$1(\frac{23}{25}):2(\frac{15,16}{16}):2(\frac{10}{10};\frac{11}{11})$	
		44	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{18,19}{19}):2(\frac{12}{12};\frac{14}{14})$	

		45	$1(\frac{13}{15}):2(\frac{12,13}{13}):2(\frac{8}{8};\frac{7}{12})$	
1:2:3	жен	46	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{19,20}{20}):3(\frac{15}{15};\frac{10,21}{21})$	
		47		$1(\frac{17}{22}):2(\frac{5,6}{8}):3(\frac{12}{12};\frac{17,18}{18})$
		48	$1(\frac{15}{32}):2(\frac{19,20}{20}):3(\frac{13,14}{14};\frac{21}{21})$	
		49		$1(\frac{27}{31}):2(\frac{13,16}{16}):3(\frac{12,13}{13};\frac{15}{15})$
		50	$1(\frac{15}{17}):2(\frac{12,13}{13}):3(\frac{10}{10};\frac{11,12}{12})$	
		51		$1(\frac{17}{18}):2(\frac{18,24}{24}):3(\frac{15}{15};\frac{3,21}{21})$
	муж	52	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{18,19}{19}):3(\frac{15}{15};\frac{7,12}{12})$	
		53	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{17,18}{18}):3(\frac{15,16}{16};\frac{12}{12})$	
		54	$1(\frac{16}{16}):2(\frac{15,16}{16}):3(\frac{12}{12};\frac{13,14}{14})$	
		55	$1(\frac{12}{14}):2(\frac{12,13}{13}):3(\frac{14}{14};\frac{15,16}{16})$	
		56	$1(\frac{15}{16}):2(\frac{17,18}{18}):3(\frac{16}{16};\frac{14,15}{15})$	
		57	$1(\frac{13}{15}):2(\frac{12,13}{13}):3(\frac{8}{8};\frac{7,16}{16})$	
		58	$1(\frac{26}{27}):2(\frac{21,22}{22}):3(\frac{13}{13};\frac{15,16}{16})$	
1:2:4	жен	59		$1(\frac{17}{17}):2(\frac{5,17}{17}):4(\frac{12}{12};\left[\frac{12}{17}\right];\frac{7,8}{8})$
		60	$1(\frac{23}{23}):2(\frac{21,22}{22}):4(\frac{19,20}{20};\frac{13,16}{22})$	
		61	$1(\frac{21}{23}):2(\frac{19,20}{20}):4(\frac{18,19}{19};\frac{7,20}{21})$	
		62		$1(\frac{21}{27}):2(\frac{21,24}{24}):4(\frac{15}{15};\frac{7,8,16}{16})$
		63	$1(\frac{31}{32}):2(\frac{28,29}{29}):4(\frac{5,14}{14};\frac{5,16}{16})$	
	муж	64	$1(\frac{19}{19}):2(\frac{21,22}{22}):4(\frac{5,6}{6};\frac{7,8}{8})$	
		65	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{17,18}{18}):4(\frac{19,20}{20};\frac{21,22}{22})$	
		66	$1(\frac{18}{19}):2(\frac{17,18}{18}):4(\frac{12,13}{13};\frac{22,23}{23})$	
		67		$1(\frac{20}{20}):2(\frac{29,31}{31}):4(\frac{12,13}{13};\frac{14,15}{15})$
		68	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{18,19}{19}):4(\frac{12,13}{13};\frac{19,20}{20})$	
		69	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,15}{15}):4(\frac{10,11}{11};\frac{15,16}{16})$	

		70	$1(\frac{20}{21}):2(\frac{25,26}{26}):4(\frac{17,18}{18};\frac{13,14}{14})$	
1:2:5	жен	71	$1(\frac{20}{20}):2(\frac{18,19}{19}):5(\frac{18}{18};\frac{7,9,18,19}{19})$	
		72		$1(\frac{28}{31}):2(\frac{17,27}{27}):5(\frac{19}{19};\frac{5,6,24,25}{25})$
		73		$1(\frac{25}{27}):2(\frac{15,29}{29}):5(\frac{17}{17};\frac{6,7,22,23}{23})$
		74	$1(\frac{29}{29}):2(\frac{26,27}{27}):5(\frac{16,18}{18};\frac{10,19,20}{20})$	
	муж	75		$1(\frac{15}{16}):2(\frac{3,11}{11}):5(\frac{18,19}{19};\frac{6,8,9}{9})$
1:2:6	жен	76	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{24,25}{25}):6(\frac{19,20}{20};\frac{7,8,19,20}{20})$	
		77	$1(\frac{17}{18}):2(\frac{18,19}{19}):6(\frac{15,16}{16};\frac{12,13,18,19}{19})$	
		78		$1(\frac{21}{26}):2(\frac{15,24}{24}):6(\frac{17,19}{21};\frac{5,6,14,15}{15})$
		79		$1(\frac{15}{26}):2(\frac{13,22}{22}):6(\frac{8,22,24}{24};\frac{7,19,20}{20})$
1:2:7	жен	80	$1(\frac{23}{23}):2(\frac{16,17}{17}):7(\frac{10,11}{11};\frac{6,9,10,19,20}{20})$	
		81	$1(\frac{21}{23}):2(\frac{18,19}{19}):7(\left[\frac{7,8,10}{19}\right];\frac{20,21}{21};\frac{21,22}{22})$	
		82	$1(\frac{24}{26}):2(\frac{17,18}{18}):7(\frac{5,14,15}{15};\frac{5,7,16,17}{17})$	
	му	83	$1(\frac{27}{27}):2(\frac{25,26}{26}):7(\frac{9,10,15}{15};\frac{7,8,10,12}{12})$	
1:2:9	муж	84		$1(\frac{15}{16}):2(\frac{14,16}{16}):9$ $(\frac{14,18}{18};\frac{15,17,26,27,28,29,30}{30})$
		85	$1(\frac{21}{23}):2(\frac{17,18}{18}):9(\left[\frac{5,6,8}{18}\right];\frac{9,14,16}{16};\frac{13,14,15}{15})$	
1:2:	муж	86	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{21,22}{22}):10(\frac{7,8,19,20}{20};\frac{3,5,7,27,28,29}{29})$	
1:2:13	жен	87	$1(\frac{20}{20}):2(\frac{21,22}{22}):13(\left[\frac{6,7,8,9,10,14,16}{22}\right];$ $\frac{17,18,19}{19};\frac{3,21,22}{22})$	
		88	$1(\frac{7}{20}):2(\frac{17,18}{21}):13(\left[\frac{7,8,9,10,14,16,18}{21}\right];$ $\frac{15,16,17}{17};\frac{12,17,18}{18})$	
1:3:3	жен	89		$1(\frac{15}{16}):3(\frac{17,18,20}{20}):3(\frac{11}{11};\frac{10}{10};\frac{12}{12})$
		90	$1(\frac{18}{18}):3(\frac{21,22,23}{23}):3(\frac{10}{10};\frac{12}{12};\frac{9}{9})$	
		91		$1(\frac{15}{15}):3(\frac{10,11,13}{13}):3(\frac{11}{11};\frac{8}{8};\frac{9}{9})$

	му	92		$1(\frac{16}{16}):3(\frac{21,23,24}{24}):3(\frac{9}{9};\frac{8}{8};\frac{10}{14})$
1:3:4	жен	93		$1(\frac{21}{24}):3(\frac{17,18,25}{25}):4(\frac{19}{19};\frac{21}{21};\frac{24,25}{25})$
		94		$1(\frac{27}{28}):3(\frac{6,26,29}{29}):4(\frac{19}{19};\frac{18}{18};\frac{17,24}{24})$
	муж	95		$1(\frac{29}{29}):3(\frac{17,30,31}{31}):4(\frac{16}{16};\frac{5}{5};\frac{18,19}{19})$
1:3:5	жен	96	$1(\frac{28}{28}):3(\frac{25,26,27}{27}):5(\frac{15}{21};\frac{17,19}{19};\frac{14,15}{15})$	
		97		$1(\frac{24}{28}):3(\frac{15,16,25}{25}):5(\frac{18}{18};\frac{15,16}{16};\frac{14,15}{15})$
1:3:	жен	98		$1(\frac{27}{29}):3(\frac{15,17,28}{28}):6(\frac{16}{16};\frac{14}{14};\frac{6,7,12,13}{13})$
1:3:7	жен	99		$1(\frac{24}{24}):3(\frac{3,4,19}{19}):7(\frac{5}{12};\frac{19}{19};\frac{4,5,6,19,21}{21})$
		100		$1(\frac{19}{19}):3(\frac{16,17,19}{19}):7(\frac{21,22}{22};\frac{19}{19};\frac{8,9,21,22}{22})$
1:3:8	жен	101		$1(\frac{21}{21}):3(\frac{17,18,20}{20}):7$ $(\frac{17,18}{18};\frac{19,20}{20};\frac{7,10,17,18}{18})$
1:3:13	жен	102		$1(\frac{21}{27}):3(\frac{8,10,27}{27}):13$ $(\frac{12,13,18}{18};\frac{18,19}{19};\frac{4,5,6,7,10,12,18,19}{19})$
		103		$1(\frac{25}{25}):3(\frac{15,27,28}{28}):13$ $(\frac{10,21,22}{22};\frac{8,9,18}{18};\frac{5,6,9,10,12,16,18}{18})$
	муж	104		$1(\frac{15}{17}):3(\frac{13,15,30}{30}):13$ $(\frac{3,11,25}{25};\frac{25,26}{26};\frac{5,7,9,17,18,19,22,23}{23})$
1:3:14	муж	105	$1(\frac{22}{22}):3(\frac{30,31,32}{32}):14$ $(\left[\frac{10,12,17,18,25,26}{32}\right];\frac{10,12,13}{13};\frac{8,9}{16};\frac{12,16,17}{17})$	
1:4:	жен	106		$1(\frac{25}{27}):4(\frac{5,6,19,20}{20}):6(\frac{17}{17};\frac{18}{18};\frac{5,19}{19};\frac{12,21}{21})$
1:4:7	жен	107		$1(\frac{23}{23}):4(\frac{13,26,28,29}{29}):7$ $(\frac{12}{12};\frac{16,18}{18};\frac{3,17}{17};\frac{17,18}{18})$
1:4:8	жен	108		$1(\frac{27}{31}):4(\frac{14,15,31,32}{32}):8$ $(\frac{7,15}{15};\frac{16}{16};\frac{7,8}{20};\frac{6,7,14}{16})$

1:4:11	жен	109		$1(\frac{15}{27}):4(\frac{12,27,28,29}{29}):11$ $(\frac{22}{22};\frac{11,22}{22};\frac{17,6,27}{27};\frac{5,6,8,21,22}{22})$
1:4:	же	110		$1(\frac{23}{23}):4(\frac{7,9,31,32}{32}):17(\dots)$
1:5:13	муж	111		$1(\frac{19}{20}):5(\frac{15,18,26,27,28}{28}):13$ $(\left[\frac{16,17}{28}\right];\frac{17,18}{18};\frac{5,18,19}{19};\frac{15,16}{16};\frac{16}{16};\frac{10,19,20}{20})$
1:5:	жен	112		$1(\frac{17}{24}):5(\frac{5,6,8,9,28}{28}):23(\dots)$
1:6:10	жен	113		$1(\frac{25}{25}):6(\frac{10,12,16,28,30,31}{31}):10$ $(\frac{14}{14};\frac{27}{27};\frac{15}{29};\frac{8,9,19}{19};\frac{18}{18};\frac{5,6,17}{17})$
1:6:14	муж	114		$1(\frac{17}{17}):6(\frac{7,10,11,28,30,31}{31}):14$ $(\frac{10}{10};\frac{15,18}{18};\frac{11,12}{12};\frac{16}{16};\frac{10,19}{20};\frac{7,10,12,14,16,17}{17})$
1:6:17	жен	115		$1(\frac{23}{23}):6(\frac{11,12,13,14,17,28}{28}):17(\dots)$
		116		$1(\frac{25}{25}):6(\frac{7,14,15,26,29,30}{30}):17(\dots)$
1:6:23	жен	117		$1(\frac{29}{29}):6(\frac{7,8,9,11,12,30}{28}):23(\dots)$
	муж	118		$1(\frac{22}{22}):6(\frac{8,9,11,12,18,20}{20}):23(\dots)$
1:7:13	жен	119		$1(\frac{21}{31}):7(\frac{18,20,22,24,25,30,31}{31}):13$ $(\frac{15,17}{17};\frac{16}{16};\frac{19}{19};\frac{8,12,14}{16};\frac{17,18}{18};\frac{19}{19};\frac{5,14,16}{16})$
		120		$1(\frac{28}{29}):7(\frac{10,11,12,14,21,23,25}{25}):13$ $(\frac{10,14}{14};\frac{12}{12};\frac{20}{20};\frac{11,12,14}{14};\frac{17,18}{18};\frac{16}{16};\frac{8,9,15}{15})$
1:8:1	жен	121		$1(\frac{28}{29}):8(\frac{16,17,19,20,21,23,29,30}{30}):15(\dots)$
Всего		муж	20	36
		жен	52	13

Таблица 8.26. - Формулы побегорасположения различных типов ТПС *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланник

Группа ТПС	№	Формула побегорасположения	
		1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:1	1		$1(\frac{9}{9}):1(\frac{10}{12}):1(\frac{10}{10})$
	2	$1(\frac{5}{5}):1(\frac{8}{8}):1(\frac{6}{6})$	
1:1:2	3	$1(\frac{9}{10}):1(\frac{7}{7}):2(\frac{4,6}{6})$	
	4		$1(\frac{6}{6}):1(\frac{7}{9}):2(\frac{4,5}{6})$
	5	$1(\frac{7}{7}):1(\frac{11}{11}):2(\left[\frac{6}{11}\right];\frac{12}{12})$	
	6	$1(\frac{8}{9}):1(\frac{9}{9}):2(\frac{8,9}{10})$	
	7		$1(\frac{7}{9}):1(\frac{8}{10}):2(\frac{7,9}{9})$
1:1:3	8		$1(\frac{6}{8}):1(\frac{6}{9}):3(\frac{5,7,8}{9})$
	9	$1(\frac{5}{5}):1(\frac{20}{20}):3(\frac{10,12,13}{20})$	
	10		$1(\frac{8}{8}):1(\frac{12}{14}):3(\frac{12,15,16}{18})$
	11		$1(\frac{7}{8}):1(\frac{10}{11}):3(\left[\frac{5,6}{11}\right];\frac{8}{9})$
	12	$1(\frac{8}{8}):1(\frac{10}{10}):3(\left[\frac{5}{10}\right];\frac{6,8}{8})$	
1:1:5	13		$1(\frac{8}{9}):1(\frac{9}{10}):4(\left[\frac{6,7}{10}\right];\frac{5,11}{11})$
	14	$1(\frac{11}{12}):1(\frac{16}{16}):4(\left[\frac{4}{16}\right];\frac{6,9,10}{10})$	
	15		$1(\frac{10}{10}):1(\frac{12}{14}):4(\left[\frac{8}{14}\right];\frac{5,6,9}{9})$
	16		$1(\frac{14}{15}):1(\frac{11}{13}):4(\left[\frac{6,8}{13}\right];\frac{9,10}{12})$
	17	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):4(\left[\frac{7,9}{11}\right];\frac{3,6}{6})$	
1:1:5	18		$1(\frac{12}{14}):1(\frac{11}{13}):5(\frac{4,6,7,8,9}{10})$
	19	$1(\frac{8}{11}):1(\frac{14}{14}):5(\left[\frac{4,6,8}{14}\right];\frac{7,8}{12})$	
	20		$1(\frac{9}{10}):1(\frac{10}{13}):5(\left[\frac{7,8}{13}\right];\frac{8,9,10}{12})$

	21	$1(\frac{10}{10}):1(\frac{12}{12}):5(\left[\frac{5,6}{12}\right];\frac{7,8,10}{11})$	
	22		$1(\frac{8}{9}):1(\frac{10}{12}):5(\left[\frac{6,8}{12}\right];\frac{6,10,11}{12})$
	23	$1(\frac{9}{9}):1(\frac{10}{10}):5(\left[\frac{5,9}{10}\right];\frac{5,7,8}{11})$	
	24	$1(\frac{14}{15}):1(\frac{12}{12}):5(\left[\frac{6,10}{12}\right];\frac{7,8,10}{10})$	
	25		$1(\frac{7}{9}):1(\frac{12}{13}):5(\left[\frac{6,7,9,10}{13}\right];\frac{10}{10})$
1:1:6	26		$1(\frac{6}{10}):1(\frac{11}{14}):6(\left[\frac{5,8,10}{14}\right];\frac{6,8,10}{12})$
	27	$1(\frac{8}{10}):1(\frac{14}{14}):6(\left[\frac{8,9,13}{14}\right];\frac{8,11,12}{12})$	
	28		$1(\frac{9}{9}):1(\frac{10}{11}):6(\left[\frac{7,8}{11}\right];\frac{6,7,9,11}{11})$
	29	$1(\frac{12}{12}):1(\frac{11}{11}):6(\left[\frac{6,8}{11}\right];\frac{4,5,6,7}{8})$	
1:1:8	30	$1(\frac{12}{13}):1(\frac{10}{10}):8(\left[\frac{4,7,9}{10}\right];\frac{3,5,7,8,9}{11})$	
	31		$1(\frac{9}{9}):1(\frac{8}{11}):8(\left[\frac{5,6,7,9}{11}\right];\frac{3,4,5,7}{7})$
1:1:9	32		$1(\frac{11}{12}):1(\frac{11}{14}):9(\left[\frac{5,6,11,12}{14}\right];\frac{4,5,7,8,9}{9})$
1:1:10	33	$1(\frac{8}{8}):1(\frac{12}{12}):10(\left[\frac{3,4,5,6,7}{12}\right];\frac{7,8,9,15,16}{18})$	
	34	$1(\frac{5}{5}):1(\frac{20}{20}):10(\left[\frac{6,7,8,12,14,16}{20}\right];\frac{9,10,12,13}{13})$	
1:1:14	35		$1(\frac{13}{14}):1(\frac{15}{16}):14$ $(\left[\frac{4,5,6,7,8,9,12,14}{16}\right];\frac{6,7,8,9,11,12}{12})$
1:2:	36		$1(\frac{16}{17}):2(\frac{7,9}{9}):8(\frac{6,7,8}{10};\frac{7,9,11,12,13}{20})$
1:2:18	37	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{13,14}{14}):18$ $(\frac{4,5,6,7,8}{12};\frac{3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13,14,16}{16})$	
1:3:12	38		$1(\frac{15}{16}):3(\frac{6,8,9}{11}):12$ $(\frac{4,5,6,7,8,9}{10};\frac{5,6,7,9}{9};\frac{6,7}{8})$
Всего		18	20

Таблица 8.31. - Формулы побегорасположения различных типов ТПС *S. triandra*

Группа ТПС	пол	№	Формулы побегорасположения ТПС	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:	жен	1		$1(\frac{24}{26}):1(\frac{11}{15}):1(\frac{20}{20})$
1:1:2	жен	2	$1(\frac{10}{11}):1(\frac{12}{12}):1(\frac{10,11}{\{12\}})$	
		3		$1(\frac{15}{38}):1(\frac{20}{22}):1(\left[\frac{12}{22}\right];\frac{8}{8})$
	муж	4	$1(\frac{20}{20}):1(\frac{18}{18}):2(\frac{17,18}{18})$	
		5		$1(\frac{17}{18}):1(\frac{19}{21}):2(\frac{15,16}{16})$
1:1:3	жен	6	$1(\frac{21}{23}):1(\frac{8}{8}):3(\frac{7,8,12}{12})$	
	муж	7	$1(\frac{15}{16}):1(\frac{17}{17}):3(\left[\frac{15,16}{17}\right];\frac{14}{14})$	
		8		$1(\frac{26}{31}):1(\frac{21}{23}):3(\frac{18,20,21}{21})$
		9	$1(\frac{17}{18}):1(\frac{19}{19}):3(\left[\frac{12}{19}\right];\frac{5,14}{14})$	
		10		$1(\frac{9}{9}):1(\frac{5}{7}):3(\frac{8,9,10}{12})$
		11	$1(\frac{17}{21}):1(\frac{7}{7}):3(\frac{9,13,14}{14})$	
		12	$1(\frac{21}{21}):1(\frac{19}{19}):3(\frac{10,12,17}{17})$	
		13	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{17}{17}):3(\frac{15,19,20}{20})$	
1:1:4	жен	14	$1(\frac{23}{23}):1(\frac{18}{18}):4(\frac{8,12,16,17}{17})$	
		15	$1(\frac{22}{26}):1(\frac{28}{28}):4(\frac{19,21,\{22,267\}}{27})$	
	муж	16		$1(\frac{23}{28}):1(\frac{13}{27}):4(\frac{6,8,16,17}{17})$
		17		$1(\frac{17}{23}):1(\frac{5}{10}):4(\frac{7,8,14,15}{15})$
		18	$1(\frac{16}{18}):1(\frac{17}{17}):4(\frac{11,12,14,15}{15})$	
		19	$1(\frac{15}{20}):1(\frac{7}{7}):4(\frac{5,6,8,12}{13})$	
		20	$1(\frac{21}{25}):1(\frac{19}{19}):4(\frac{5,6,11,12}{12})$	

		21	$1(\frac{14}{14}):1(\frac{16}{16}):4(\frac{7,8,11,12}{12})$	
		22	$1(\frac{23}{25}):1(\frac{20}{20}):4(\frac{9,10,12,14}{14})$	
1:1:5	муж	23		$1(\frac{27}{31}):1(\frac{25}{29}):5(\frac{7,8,9,12,13}{13})$
		24	$1(\frac{17}{21}):1(\frac{6}{6}):5(\frac{6,8,9,13,14}{14})$	
		25	$1(\frac{15}{15}):1(\frac{16}{16}):5(\frac{6,14}{15};\frac{13,14,16}{16})$	
1:1:6	муж	26		$1(\frac{17}{28}):1(\frac{15}{29}):6(\frac{6,7,10,11,12,13}{13})$
		27		$1(\frac{21}{27}):1(\frac{7}{8}):6(\frac{5,6,7,10,12,13}{13})$
1:1:7	муж	28	$1(\frac{16}{16}):1(\frac{12}{12}):7(\frac{5,6,8,10,11,12,14}{14})$	
1:1:8	муж	29		$1(\frac{22}{27}):1(\frac{17}{19}):8(\left[\frac{12,14,16,18}{18}\right];\frac{17,18,21,22}{22})$
		30	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{18}{18}):8(\frac{4,5,6,8,10,11,12,13}{13})$	
		31	$1(\frac{15}{17}):1(\frac{8}{8}):8(\frac{5,6,8,9,11,12,14,15}{15})$	
1:2:	жен	32	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{13,14}{14}):4(\frac{8,9}{9};\frac{8,11}{11})$	
1:2:5	жен	33		$1(\frac{16}{16}):2(\frac{27,29}{29}):5(\frac{18,19,20}{20};\frac{14,15}{15})$
		34	$1(\frac{14}{16}):2(\frac{12,13}{13}):5(\frac{9,21}{26};\frac{\{21,29\},30}{30})$	
		35	$1(\frac{11}{11}):2(\frac{14,15}{15}):5(\frac{9,10,11}{11};\frac{8,9}{9})$	
		36	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{8,9}{9}):5(\frac{4,23}{23};\frac{19,20,21}{22})$	
		37	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{18,19}{19}):5(\frac{17,20}{20};\frac{15,19,20}{20})$	
1:2:6	муж	38		$1(\frac{27}{27}):2(\frac{14,16}{16}):6(\frac{7,15,16}{16};\frac{8,10,17}{17})$
		39	$1(\frac{15}{16}):2(\frac{13,14}{14}):6(\left[\frac{6}{14}\right];\frac{12,13}{13};\frac{16,17,18}{18})$	
		40	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{19,20}{20}):6(\frac{18,19}{19};\frac{14,16,21,22}{22})$	
1:2:7	жен	41		$1(\frac{17}{17}):2(\frac{11,12}{18}):7(\frac{5,10,11}{11};\frac{7,8,11,12}{12})$
		42	$1(\frac{21}{21}):2(\frac{19,20}{20}):7(\frac{7,8,10,11}{11};\frac{8,11,12}{12})$	
	муж	43		$1(\frac{28}{31}):2(\frac{15,16}{22}):7(\frac{8,9,12,13}{13};\frac{8,13,14}{14})$
		44	$1(\frac{15}{15}):2(\frac{14,15}{15}):7(\frac{9,10,12,13}{13};\frac{8,12,14}{14})$	
1:2	му	45	$1(\frac{15}{17}):2(\frac{7,8}{8}):8(\frac{9,11,12,13}{13};\frac{5,6,13,14}{14})$	

		46	$1(\frac{21}{27}):2(\frac{23,24}{24}):8(\frac{6,7,11,12}{12};\frac{5,6,9,10}{10})$	
1:2:9	жен	47	$1(\frac{27}{31}):2(\frac{29,30}{30}):9(\left[\frac{22}{30}\right];\frac{11,13,14}{14};\frac{5,6,9,11,12}{12})$	
		48	$1(\frac{22}{32}):2(\frac{24,25}{25}):9$ $(\left[\frac{17}{25}\right];\frac{17,18,22,23}{23};\frac{16,17,21,22}{22})$	
		49	$1(\frac{15}{17}):2(\frac{13,14}{14}):9(\frac{5,6,9,12,13}{13};\frac{7,8,11,12}{12})$	
		50	$1(\frac{21}{24}):2(\frac{25,26}{26}):9(\frac{7,9,10,11,12}{12};\frac{8,9,10,13}{13})$	
	муж	51		$1(\frac{18}{23}):2(\frac{5,7}{7}):9(\frac{7,8,9}{14};\frac{5,7,8,13,16,17}{17})$
1:2:10	жен	52	$1(\frac{23}{25}):2(\frac{24,25}{25}):10(\frac{5,9,11}{11};\frac{5,6,7,8,9,11,12}{12})$	
		53	$1(\frac{25}{25}):2(\frac{27,28}{28}):10(\frac{6,7,9,10,11}{11};\frac{6,8,9,10,11}{11})$	
		54	$1(\frac{17}{17}):2(\frac{14,15}{15}):10(\frac{8,9,11,12,13}{13};\frac{6,8,9,11,13}{13})$	
	муж	55	$1(\frac{15}{21}):2(\frac{23,24}{24}):10(\frac{5,8,9,13,14}{14};\frac{6,9,11,12,13}{13})$	
1:2:11	муж	56	$1(\frac{17}{21}):2(\frac{5,6}{7}):11(\frac{5,6,9,10,13,14}{14};\frac{7,9,10,13,14}{14})$	
		57	$1(\frac{24}{25}):2(\frac{17,18}{18}):11(\frac{6,7,9,10,11}{11};\frac{5,6,8,10,11,12}{12})$	
1:2:12	жен	58	$1(\frac{17}{19}):2(\frac{6,7}{7}):12(\frac{7,8,9,10,11,12}{12};\frac{6,7,8,9,11,12}{12})$	
	муж	59		$1(\frac{28}{29}):2(\frac{8,21}{21}):12(\frac{6,7,8,11,12,13}{13};\frac{5,6,7,8,11,12}{12})$
		60		$1(\frac{19}{19}):2(\frac{16,18}{22}):12$ $(\frac{6,7,9,10,13,14}{14};\frac{8,9,12,13,15,16}{16})$
1:2:13	муж	61	$1(\frac{15}{21}):2(\frac{4,5}{5}):13$ $(\frac{11,13,14}{14};\frac{4,5,6,8,9,11,12,13,14,15}{15})$	
1:2:15	муж	62		$1(\frac{25}{31}):2(\frac{15,20}{27}):15(\ldots)$
1:2:16	жен	63		$1(\frac{31}{32}):2(\frac{20,33}{33}):16(\ldots)$
1:3:5	муж	64	$1(\frac{19}{20}):3(\frac{19,20,21}{21}):5(\frac{12,13}{13};\frac{11,12}{12};\frac{8}{11})$	

1:3:6	муж	65	$1(\frac{17}{17}):3(\frac{13,14,16}{16}):6(\frac{8,9}{10};\frac{11,12,13}{13};\frac{17}{20})$	
1:3:8	жен	66		$1(\frac{23}{23}):3(\frac{14,24,25}{25}):8(\frac{6,7,8,9}{9};\frac{9,16}{16};\frac{11,16}{16})$
1:3:10	жен	67		$1(\frac{21}{23}):3(\frac{11,36,37}{37}):10(\frac{8,10}{14};\frac{7,8,9,10}{12};\frac{5,6,8,10}{10})$
1:3:12	жен	68		$1(\frac{19}{21}):3(\frac{13,27,31}{31}):12$ $(\frac{10,15,16}{16};\frac{7,8,9,10,12}{12};\frac{7,8,9,10}{10})$
		69		$1(\frac{28}{28}):3(\frac{31,34,35}{35}):12$ $(\frac{6,11,13}{13};\frac{5,6,8,9,10,11}{11};\frac{8,10,11}{11})$
		70		$1(\frac{21}{27}):3(\frac{17,18,43}{43}):12$ $(\frac{23,25}{25};\frac{22,24}{24};\left[\frac{28,29,39,42}{43}\right];\frac{17,19,20,22}{22})$
	муж	71		$1(\frac{27}{29}):3(\frac{16,20,25}{25}):12$ $(\frac{5,7,11}{11};\frac{6,7,10,12}{12};\frac{5,6,7,12,13}{13})$
		72		$1(\frac{15}{23}):3(\frac{9,10,13}{15}):12$ $(\frac{15,16}{16};\frac{7,8,10,11,12,15,16}{16};\frac{8,11,12}{12})$
		73	$1(\frac{22}{22}):3(\frac{17,18,19}{19}):12$ $(\frac{9,11,12}{12};\frac{8,9,15,16}{16};\frac{7,8,14,16,17}{17})$	
1:3:13	жен	74		$1(\frac{27}{27}):3(\frac{30,33,34}{34}):13$ $(\left[\frac{21}{34}\right];\frac{25,26,27,28,29}{29};\frac{29,30}{30};\frac{18,25,26,27,28}{28})$
		75		$1(\frac{22}{22}):3(\frac{16,18,19}{19}):13$ $(\frac{8,10,12,13}{13};\frac{7,8,12,14,15}{15};\frac{7,9,11,13}{13})$
1:3:14	муж	76	$1(\frac{26}{32}):3(\frac{8,9,10}{10}):14$ $(\left[\frac{7}{10}\right];\frac{7,8,11,12}{14};\frac{5,7,8,12,13}{13};\frac{8,9,12,14}{16})$	
1:3:15	муж	77	$1(\frac{12}{17}):3(\frac{6,7,8}{8}):15$ $(\frac{8,9,10,11,12}{12};\frac{13}{13};\frac{5,6,7,8,9,10,12,14,16}{16})$	

		78	$1(\frac{19}{19}):3(\frac{14,15,16}{16}):15$ $(\frac{10,11,12,14}{14};\frac{8,9,10,11,13}{13};\frac{7,8,9,10,12,14}{14})$	
1:3:17	жен	79		$1(\frac{27}{34}):3(\frac{8,34,35}{35}):17$ $(\frac{8}{13};\frac{7,8,10,11,12,14,15,16,19,20}{20};\frac{7,8,9,12,17,18}{18})$
		80	$1(\frac{21}{23}):3(\frac{10,11,12}{12}):17$ $(\frac{6,8,10,12,13}{13};\frac{8,10,12,14,15,16}{16};\frac{7,8,9,12,14,15}{15})$	
1:3:18	жен	81	$1(\frac{32}{32}):3(\frac{38,39,40}{40}):18(\ldots)$	
1:3:21	жен	82		$1(\frac{27}{27}):3(\frac{32,35,36}{36}):21(\ldots)$
1:3:22	жен	83	$1(\frac{29}{29}):3(\frac{31,32,33}{33}):22(\ldots)$	
1:4:10	жен	84	$1(\frac{31}{32}):4(\frac{19,20,21,22}{22}):10$ $(\frac{27,28,30,31}{31};\frac{25,26,27}{27};\frac{16,17}{17};\frac{25}{25})$	
	муж	85	$1(\frac{15}{17}):4(\frac{6,8,9,10}{10}):10$ $(\frac{13,14}{14};\frac{7,13,14}{14};\frac{12,14,15}{15};\frac{15,16}{16})$	
1:4:11	жен	86		$1(\frac{27}{27}):4(\frac{14,38,39,40}{40}):11$ $(\frac{8,14}{14};\frac{11,12}{12};\frac{8,10,11,12}{12};\frac{11,12,13}{13})$
1:4:12	муж	87		$1(\frac{17}{17}):4(\frac{7,8,11,12}{12}):12$ $(\frac{7,8,9}{9};\frac{11,12}{12};\frac{7,8,9}{9};\frac{12,13,14,15}{15})$
		88	$1(\frac{19}{19}):4(\frac{5,6,7,8}{8}):12$ $(\frac{8,11,12}{12};\frac{13,14}{14};\frac{13,14,15}{15};\frac{12,13,14,16}{16})$	
1:4:15	жен	89		$1(\frac{23}{25}):4(\frac{25,30,42,43}{43}):15$ $(\left[\frac{14}{43}\right];\frac{11,12,17}{17};\frac{7,8,9,11,14}{14};\frac{9,11,12,13}{13};\frac{16,17}{17})$
		90		$1(\frac{26}{26}):4(\frac{19,27,30,32}{32}):15(\ldots)$
1:4:	жен	91		$1(\frac{22}{29}):4(\frac{11,21,36,37}{37}):17(\ldots)$

	муж	92		$1(\frac{27}{31}):4(\frac{13,17,18,19}{19}):17(\dots)$
1:4:20	жен	93		$1(\frac{32}{32}):4(\frac{28,41,46,47}{47}):20(\dots)$
		94		$1(\frac{30}{30}):4(\frac{12,29,35,45}{45}):20(\dots)$
		95	$1(\frac{27}{27}):4(\frac{15,17,18,19}{19}):20(\dots)$	
	муж	96	$1(\frac{25}{25}):4(\frac{13,1415,16}{16}):20(\dots)$	
1:5:12	жен	97		$1(\frac{29}{29}):5(\frac{15,16,27,29,30}{33}):12$ $(\frac{6,8,10,11}{11};\frac{5,6}{13};\frac{8,10,11}{11};\frac{13,15}{15};\frac{18}{18})$
1:5:14	жен	98		$1(\frac{28}{28}):5(\frac{29,32,42,47,48}{49}):14$ $(\frac{14,19}{19};\frac{15,16}{16};\frac{21}{21};\frac{6,7,8,9,13,18}{18};\frac{12,18,24}{24})$
1:6:14	жен	99		$1(\frac{25}{25}):6(\frac{12,13,15,18,19,20}{20}):14(\dots)$
1:6:16	жен	100		$1(\frac{28}{29}):6(\frac{10,12,14,16,19,20}{20}):16(\dots)$
1:6:26	жен	101		$1(\frac{31}{32}):6(\frac{28,29,31,32,33,35}{35}):26(\dots)$
1:6:27	жен	102		$1(\frac{22}{26}):6(\frac{10,14,20,34,39,40}{40}):27(\dots)$
1:7:22	жен	103		$1(\frac{32}{32}):7(\frac{18,20,24,25,28,30,33}{33}):22([\ ]\dots)$
1:7:28	жен	104		$1(\frac{35}{36}):7(\frac{11,35,39,40,44,45,46}{46}):28(\dots)$
1:8:4	жен	105		$1(\frac{22}{29}):8(\frac{15,22,23,40,41,44,46,47}{47}):40(\dots)$
Всего		жен	23	29
		муж	34	19

Таблица 8.36. - Формулы побегорасположения различных типов ТПС *S. rosmarinifolia*

Группа	Пол	№	Формула побегорасположения	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:	муж	1	$1(\frac{4}{12}):1(\frac{14}{14}):2([\frac{8}{14}];\frac{6}{16})$	
1:1:3	Жен.	2		$1(\frac{13}{15}):1(\frac{9}{11}):3(\frac{6,7,9}{10})$
		3	$1(\frac{15}{17}):1(\frac{12}{12}):3(\frac{6,7,10}{11})$	
		4		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{8}{12}):3(\frac{5,6,7}{14})$
		5		$1(\frac{12}{16}):1(\frac{10}{18}):3(\left[\frac{5,6}{18}\right];\frac{6}{12})$
		6		$1(\frac{4}{13}):1(\frac{7}{10}):3(\frac{4,6,7}{10})$
		7		$1(\frac{10}{16}):1(\frac{12}{20}):3(\left[\frac{7,8}{20}\right];\frac{8}{16})$
		8		$1(\frac{12}{18}):1(\frac{10}{20}):3(\left[\frac{5,6}{20}\right];\frac{7}{15})$
	Муж.	9		$1(\frac{11}{17}):1(\frac{6}{12}):3(\frac{5,6,7}{14})$
		10		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{8}{12}):3(\frac{5,6,7}{12})$
		11		$1(\frac{10}{17}):1(\frac{9}{12}):3(\frac{5,6,7}{13})$
		12		$1(\frac{16}{17}):1(\frac{8}{12}):3(\frac{5,6,7}{11})$
		13		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{8}{12}):3(\frac{4,5,6}{11})$
		14		$1(\frac{16}{17}):1(\frac{15}{17}):3(\frac{4,5,6}{12})$
		15		$1(\frac{11}{18}):1(\frac{12}{16}):3(\left[\frac{5,6}{16}\right];\frac{7}{15})$
1:1:4	Жен.	16		$1(\frac{13}{16}):1(\frac{5}{9}):4(\frac{5,6,7,8}{13})$
		17		$1(\frac{11}{17}):1(\frac{6}{12}):4(\frac{5,6,7,8}{14})$
		18		$1(\frac{10}{16}):1(\frac{11}{15}):4(\frac{5,6,7,8}{14})$
	Муж.	19		$1(\frac{10}{16}):1(\frac{12}{17}):4(\frac{4,5,6,7}{18})$
		20		$1(\frac{9}{16}):1(\frac{10}{15}):4(\frac{5,6,7,8}{14})$

	Жен.	21		$1(\frac{10}{16}):1(\frac{8}{12}):4(\frac{3,4,5,6}{8})$
		22		$1(\frac{11}{16}):1(\frac{10}{15}):4(\frac{5,6,7,8}{10})$
	Муж.	23		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{10}{17}):4(\frac{6,7,8,9}{17})$
		24		$1(\frac{11}{16}):1(\frac{10}{15}):4(\frac{5,6,7,8}{12})$
		25		$1(\frac{12}{18}):1(\frac{11}{16}):4([\frac{4,5,6,7}{16}])$
		26		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{10}{17}):4([\frac{6,7,8,9}{17}])$
1:1:5	Жен.	27		$1(\frac{8}{17}):1(\frac{10}{14}):5(\frac{5,6,7,8,9}{12})$
		28		$1(\frac{4}{11}):1(\frac{9}{10}):5(\frac{4,5,6,7,10}{11})$
		29		$1(\frac{4}{9}):1(\frac{8}{11}):5(\frac{2,3,4,5,6}{11})$
		30		$1(\frac{5}{9}):1(\frac{6}{9}):5(\frac{3,4,5,6,11}{12})$
		31		$1(\frac{8}{12}):1(\frac{10}{14}):5(\frac{5,6,7,8,9}{12})$
		32		$1(\frac{8}{12}):1(\frac{10}{13}):5(\frac{5,6,7,8,9}{12})$
		33		$1(\frac{6}{10}):1(\frac{6}{11}):5(\frac{4,5,6,7,8}{11})$
		34		$1(\frac{5}{10}):1(\frac{8}{11}):5(\frac{3,4,5,6,7}{11})$
		35	$1(\frac{8}{14}):1(\frac{12}{12}):5(\frac{5,6,7,8,9}{12})$	
	Муж.	36		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{3}{8}):5(\frac{6,7,8,9,10}{14})$
		37		$1(\frac{4}{17}):1(\frac{15}{17}):5(\frac{5,6,7,8,9}{12})$
		38		$1(\frac{11}{16}):1(\frac{4}{11}):5(\frac{5,6,7,8,9}{19})$
		39		$1(\frac{15}{17}):1(\frac{8}{14}):5(\frac{5,6,7,8,9}{12})$
		40		$1(\frac{11}{17}):1(\frac{6}{14}):5(\frac{5,6,7,8,9}{14})$
		41		$1(\frac{12}{15}):1(\frac{7}{10}):5(\frac{5,6,7,8,9}{16})$
		42		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{10}{14}):5(\frac{5,6,7,8,9}{12})$
		43		$1(\frac{12}{18}):1(\frac{10}{16}):5(\frac{5,6,7,8,9}{14})$
		44		$1(\frac{11}{17}):1(\frac{9}{14}):5(\frac{5,6,7,8,9}{12})$
	Же	45		$1(\frac{6}{11}):1(\frac{7}{13}):5(\frac{6,7,8,9}{11};[\frac{8}{13}])$

		46		$1(\frac{8}{11}):1(\frac{8}{12}):5(\frac{6,7,8,9}{11};[\frac{8}{12}])$
		47		$1(\frac{16}{17}):1(\frac{13}{16}):5([\frac{4}{16}];\frac{3,4,5,6}{11})$
1:1:6	Жен.	48		$1(\frac{10}{16}):1(\frac{10}{14}):6(\frac{5,6,7,8,9,10}{14})$
		49		$1(\frac{13}{17}):1(\frac{12}{16}):6(\frac{5,6,7,8,9,10}{17})$
	Муж.	50		$1(\frac{9}{15}):1(\frac{10}{14}):6(\frac{5,6,7,8,9,10}{14})$
		51		$1(\frac{14}{17}):1(\frac{15}{17}):6(\frac{5,6,7,8,9,14}{18})$
		52		$1(\frac{15}{17}):1(\frac{6}{11}):6(\frac{8,9,10,11,14,15}{22})$
		53		$1(\frac{15}{21}):1(\frac{9}{15}):6(\frac{9,10,11,12,13,14}{22})$
		54		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{6}{14}):6(\frac{6,7,8,9,10,11}{19})$
		55		$1(\frac{10}{15}):1(\frac{4}{14}):6(\frac{5,6,7,8,9,10}{12})$
		56		$1(\frac{8}{16}):1(\frac{9}{14}):6(\frac{5,6,7,8,9,10}{14})$
		57		$1(\frac{15}{20}):1(\frac{10}{15}):6(\frac{5,6,7,8,9,10}{16})$
		58		$1(\frac{9}{16}):1(\frac{10}{14}):6(\frac{6,7,8,9,10,11}{14})$
		59		$1(\frac{7}{14}):1(\frac{10}{14}):6([\frac{7,8,9}{14}]\ \frac{7,9,10,}{15})$
1:1:7	Муж.	60	$1(\frac{10}{16}):1(\frac{12}{12}):7(\frac{4,5,6,7,9,10,13}{14})$	
		61		$1(\frac{9}{15}):1(\frac{10}{14}):7(\frac{5,6,7,8,9,10,11}{14})$
1:1:10	Муж.	62		$1(\frac{9}{17}):1(\frac{19}{24}):10([\frac{6,7,9,18}{24}]\ \frac{6,7,8,9,10,11,}{15})$
		63		$1(\frac{12}{14}):1(\frac{9}{14}):10([\frac{7,8,9,10}{14}]\ \frac{5,6,7,8,9,10,}{15})$
1:2:4	Жен	64		$1(\frac{10}{13}):2(\frac{8,9}{11}):4(\frac{4}{9};\frac{4,6,7}{10})$
	Муж	65		$1(\frac{11}{17}):2(\frac{8,9}{16}):4(\frac{5,6}{11};\frac{4,6}{12})$
1:2:6	Жен.	66		$1(\frac{7}{11}):2(\frac{3,6}{8}):6(\frac{4,5}{9};\frac{4,5,6,7}{11})$
		67		$1(\frac{11}{17}):2(\frac{8,9}{16}):6(\frac{5,6}{11};\frac{4,6,7,8}{12})$
		68		$1(\frac{6}{12}):2(\frac{8,9}{14}):6(\frac{5,6}{12};\frac{7,8,9,10}{13})$
	М	69		$1(\frac{8}{14}):2(\frac{6,7}{14}):6(\frac{5,6}{11};\frac{5,6,7,8}{12})$

		70		$1(\frac{10}{15}):2(\frac{8,9}{12}):6(\frac{4,5}{11};\frac{5,6,7,8}{14})$
		71		$1(\frac{11}{12}):2(\frac{12,16}{22}):6(\frac{6}{17};\frac{9,10,11,12,16}{20})$
1:2:7	Жен.	72		$1(\frac{8}{12}):2(\frac{7,8}{11}):7(\frac{5,6,7}{12};\frac{4,5,6,7}{11})$
		73		$1(\frac{5}{14}):2(\frac{7,8}{12}):7(\frac{3,4,5}{9};\frac{4,5,6,7}{10})$
		74		$1(\frac{8}{14}):2(\frac{7,8}{12}):7(\frac{5,6,7}{13};\frac{5,6,7,8}{12})$
		75		$1(\frac{5}{12}):2(\frac{7,8}{10}):7(\frac{3,4,5}{8};\frac{4,5,6,7}{9})$
		76		$1(\frac{8}{12}):2(\frac{7,8}{11}):7(\frac{4,5,6}{12};\frac{4,5,6,7}{8})$
		77		$1(\frac{8}{12}):2(\frac{7,8}{11}):7(\frac{5,6,7}{12};\frac{4,5,6,7}{11})$
	Муж.	78		$1(\frac{10}{16}):2(\frac{6,7}{14}):7(\frac{7,8,9}{16};\frac{5,6,7,12}{14})$
		79		$1(\frac{10}{14}):2(\frac{7,8}{13}):7(\frac{5,6,7}{12};\frac{4,5,6,7}{10})$
1:2:8	Муж.	80		$1(\frac{18}{24}):2(\frac{12,13}{19}):8(\frac{4,5,6}{12};\frac{3,4}{12}[\frac{14,15,16}{19}])$
		81		$1(\frac{12}{20}):2(\frac{8,9}{16}):8(\frac{6,7,8}{11};\frac{3,4}{10}[\frac{8,9,10}{12}])$
	Жен.	82		$1(\frac{17}{18}):2(\frac{7,8}{12}):8(\frac{4,5,6,7}{8};\frac{3,4,5,6}{9})$
		83		$1(\frac{12}{14}):2(\frac{6,7}{10}):8(\frac{4,5,6,7}{14};\frac{4,5,6,7}{12})$
		84		$1(\frac{17}{20}):2(\frac{7,8}{14}):8(\frac{4,5,6,7}{10};\frac{3,4,5,6}{11})$
		85		$1(\frac{14}{18}):2(\frac{6,7}{14}):8(\frac{5,6,7,8}{12};\frac{4,5,6,8}{10})$
	Муж	86		$1(\frac{14}{18}):2(\frac{7,8}{12}):8(\frac{4,5,6,7}{9};\frac{4,5,6,8}{11})$
	Жен.	87		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{13,14}{20}):8([\frac{4}{20}];\frac{3,4}{12};\frac{4,5,6,7,8}{14})$
		88		$1(\frac{10}{12}):2(\frac{10,11}{16}):8([\frac{8}{16}];\frac{3,4}{10};\frac{4,5,6,7,8}{12})$
		89		$1(\frac{12}{16}):2(\frac{10,11}{18}):8([\frac{7}{18}];\frac{5,6}{12};\frac{4,5,6,7,8}{14})$
	Муж.	90		$1(\frac{10}{14}):2(\frac{8,9}{16}):8([\frac{10}{16}];\frac{6,7}{14};\frac{5,6,7,8,9}{14})$
		91		$1(\frac{12}{16}):2(\frac{13,14}{18}):8([\frac{10}{18}];\frac{5,7}{12}:\frac{4,5,6,7,8}{14})$
1:2:9	Жен.	92		$1(\frac{16}{17}):2(\frac{7,10}{11}):9(\frac{6,7,8,11}{12};\frac{5,6,7,8,11}{12})$
		93		$1(\frac{12}{15}):2(\frac{6,9}{12}):9(\frac{5,6,7,8}{11};\frac{4,5,6,7,8}{10})$
		94		$1(\frac{6}{12}):2(\frac{9,14}{17}):9(\frac{4,5,6,7,8,11}{12};\frac{3,4,5,}{10})$

	Муж	95		$1(\frac{7}{14}):2(\frac{9,12}{16}):9(\frac{4,5,6,7,8,11}{12};\frac{4,5,6,}{11})$
1:2:10	Жен.	96		$1(\frac{7}{10}):2(\frac{7,10}{12}):10(\frac{5,6,7,8,9}{11};\frac{6,7,8,9,10}{12})$
		97		$1(\frac{8}{12}):2(\frac{8,9}{12}):10(\frac{6,7,8,9,10}{11};\frac{6,7,8,9,10}{12})$
	Муж.	98		$1(\frac{11}{24}):2(\frac{7,8}{11}):10(\frac{4,5}{11};\frac{5,6,7,8,9,10,11,12}{20})$
		99		$1(\frac{9}{18}):2(\frac{6,8}{16}):10(\frac{5,6}{10};\frac{5,6,7,8,9,10,11,12}{16})$
1:2:11	Жен.	100		$1(\frac{14}{17}):2(\frac{10,11}{13}):11(\frac{4,5,6}{9};\frac{4,5,6,7,8,9,10,11}{16})$
		101		$1(\frac{11}{16}):2(\frac{10,11}{15}):11(\frac{5,6,7}{11};\frac{4,5,6,7,8,9,10,11}{16})$
		102		$1(\frac{9}{12}):2(\frac{8,9}{14}):11(\frac{4,5,6,7,8}{11};\frac{4,5,6,7,8,11}{14})$
1:2:1	Муж.	103		$1(\frac{10}{18}):2(\frac{7,8}{17}):13(\frac{5,6,7,8,9,10,12,13}{19};\frac{4,5,6,7,8}{16})$
1:3:9	Жен.	104		$1(\frac{9}{12}):3(\frac{8,9,10}{12}):9(\frac{4,5}{11};\frac{5,6,7}{12};\frac{3,4,5,6}{12})$
		105		$1(\frac{10}{14}):3(\frac{8,9,10}{14}):9(\frac{5,7}{11};\frac{5,6,7}{12};\frac{5,6,7,8}{14})$
1:3:11	Жен.	106		$1(\frac{10}{15}):3(\frac{10,12,13}{15}):11(\frac{4,5,6}{9};\frac{5,6,7,8}{13};\frac{3,5,6,8}{13})$
		107		$1(\frac{10}{15}):3(\frac{10,12,13}{15}):11(\frac{4,5,6}{9};\frac{5,6,7,8}{13};\frac{3,5,6,8}{13})$
1:3:12	Муж.	108		$1(\frac{10}{13}):3(\frac{5,6,7}{8}):$ $12(\frac{7,8,9,10}{14};\frac{6,7,8,10}{12};\frac{6,7,10,11}{14})$
		109		$1(\frac{11}{16}):3(\frac{8,9,10}{14}):$ $12(\frac{6,7,8,9}{11};\frac{5,6,7,8}{11};\frac{5,6,7,10}{12})$
		110		$1(\frac{10}{15}):3(\frac{6,7,9}{12}):$ $12(\frac{6,7,8,9}{12};\frac{5,6,7,8}{11};\frac{5,6,7,10}{12})$
1:3:13	Жен.	111		$1(\frac{6}{13}):3(\frac{7,8,9}{13}):$ $13(\frac{4,5,7,8}{13};\frac{4,5,6,7}{12};\frac{4,5,6,7,8}{14})$
		112		$1(\frac{12}{15}):3(\frac{12,14,15}{17}):$ $13(\frac{4,5,6,7}{11};\frac{3,4,5,6}{12};\frac{4,5,6,7,12}{17})$
		113		$1(\frac{8}{14}):3(\frac{7,8,9}{14}):$

				$13(\frac{4,5,7,8}{12};\frac{4,5,6,7}{12};\frac{4,5,6,7,8}{14})$
		114		$1(\frac{10}{14}):3(\frac{8,9,10}{14}):$ $13(\frac{5,6,7,8}{12};\frac{4,5,6,7}{12};[\frac{10}{12}];\frac{5,6,7,8}{14})$
		115		$1(\frac{10}{15}):3(\frac{7,8,9}{13}):$ $13(\frac{5,6,7,8}{11};\frac{4,5,6,7}{11};[\frac{8}{13}];\frac{5,6,7,8}{12})$
	Муж.	116		$1(\frac{11}{17}):3(\frac{10,11,13}{17}):$ $13(\frac{7,8,9,10}{13};\frac{6,7,8,9}{13};[\frac{12}{17}];\frac{6,7,8,9}{15})$
		117		$1(\frac{10}{16}):3(\frac{8,9,10}{13}):$ $13(\frac{5,6,7,8}{11};\frac{4,5,6,7}{11};[\frac{8}{13}];\frac{5,6,7,8}{12})$
1:3:14	Жен.	118		$1(\frac{14}{16}):3(\frac{8,9,10}{12}):$ $14(\frac{4,5,6,7}{10};\frac{5,6,7,8}{11};\frac{5,6,7,8,12,13}{14})$
		119		$1(\frac{10}{15}):3(\frac{8,9,10}{14}):$ $14(\frac{4,5,6,7}{10};\frac{5,6,7,8}{12};\frac{5,6,7,8,12,13}{14})$
	Муж.	120		$1(\frac{8}{14}):3(\frac{4,8,9}{13}):$ $14(\frac{5,6,7,8,9}{12};\frac{5,6}{13};\frac{3,4,5,6,7,8,9}{13})$
		121		$1(\frac{10}{16}):3(\frac{7,8,9}{12}):$ $14(\frac{5,6}{10};\frac{7,6,8}{11};\frac{4,5,6,7,8,9,10,11,12}{16})$
		122		$1(\frac{6}{17}):3(\frac{5,6,7}{13}):$ $14(\frac{5,6}{17};\frac{6,7,8}{14};\frac{5,7,8,9,10,11,12,13,14}{24})$
1:3:16	Жен.	123		$1(\frac{7}{10}):3(\frac{8,9,10}{12}):$ $16(\frac{5,6,7,8,11}{11};\frac{5,6,7,14}{15};\frac{5,6,7,8,14,15,16}{17})$
		124		$1(\frac{8}{13}):3(\frac{7,8,9}{13}):$ $16(\frac{5,6,7,8,11}{12};\frac{5,6,7,8}{13};\frac{5,6,7,8,9,10,11}{15})$
		125		$1(\frac{7}{10}):3(\frac{8,9,10}{12}):$ $16(\frac{5,6,7,8,9}{11};\frac{5,6,7,10}{13};\frac{5,6,7,8,9,10,11}{14})$
	М	126		$1(\frac{6}{17}):3(\frac{10,11,18}{20}):$

				$16(\frac{7,8,9,10,14,15,16}{24};\frac{10,11,15,16,17}{29};\frac{6,7,8,9}{14})$
		127		$1(\frac{8}{14}):3(\frac{7,8,9}{18}):16(\frac{5,6,7,8,11,12,13}{16};\frac{5,6,7,8,9}{16};\frac{5,6,7,8}{15})$
		128		$1(\frac{7}{13}):3(\frac{7,8,9}{16}):16(\frac{6,7,8,9,10,11,12}{15};\frac{5,6,7,8,10}{13};\frac{6,7,8,9}{14})$
		129		$1(\frac{8}{13}):3(\frac{7,8,9}{16}):16(\frac{5,6,7,8,11}{14};\frac{5,6,7,8}{13};\frac{5,6,7,8,9,10,11}{15})$
		130		$1(\frac{10}{13}):3(\frac{7,8,9}{15}):16(\frac{6,7,8,9,11}{14};\frac{6,7,8,9}{15};\frac{4,5,6,7,8,9,11}{17})$
1:3:17	Жен.	131		$1(\frac{8}{17}):3(\frac{10,11,12}{14}):17(\frac{5,6,7,8,9,10,11,12}{17};\frac{5,7,8}{12};\frac{5,6,7,8,9,10}{13})$
1:3:18	Жен.	132		$1(\frac{7}{12}):3(\frac{12,14,15}{19}):18(\frac{7,8,9,10,11}{17};\frac{6,7,8,9,10}{15};\frac{6,7,8,9,10,11,12,13}{17})$
1:4:13	Муж.	133		$1(\frac{10}{17}):4(\frac{5,12,14,15}{19}):13(\frac{4,5}{14};\frac{4,5,6,7}{11};\frac{6,7,8}{12};\frac{5,6,7,8}{15})$
Всего		жен	2	64
		муж	2	65

Таблица 8.42. - Формулы побегорасположения различных типов ТПС *S. starkeana*

Группа ТПС	пол	№	Формула побегорасположения	
			1 подгруппа	2 подгруппа
1:1:1	же	1		$1(\frac{16}{18}):1(\frac{7}{12}):1(\frac{5}{9})$
	муж	2		$1(\frac{7}{13}):1(\frac{9}{16}):1(\frac{4}{10})$
		3		$1(\frac{5}{13}):1(\frac{7}{10}):1(\frac{5}{18})$
		4		$1(\frac{9}{14}):1(\frac{7}{15}):1(\frac{6}{10})$
1:1:2	жен	5		$1(\frac{9}{9}):1(\frac{6}{12}):2(\frac{6,7}{10})$
		6		$1(\frac{9}{11}):1(\frac{15}{17}):2(\frac{5,8}{12})$
		7	$1(\frac{8}{12}):1(\frac{11}{11}):2(\frac{6,7}{10})$	
	муж	8		$1(\frac{9}{12}):1(\frac{7}{14}):2(\frac{3,6}{6})$
		9		$1(\frac{11}{17}):1(\frac{8}{12}):2(\frac{8,9}{9})$
		10	$1(\frac{8}{11}):1(\frac{10}{10}):2(\frac{6,7}{12})$	
		11		$1(\frac{6}{10}):1(\frac{5}{9}):2(\frac{4,5}{11})$
		12		$1(\frac{8}{12}):1(\frac{7}{12}):2(\frac{5,7}{10})$
1:1:3	муж	13		$1(\frac{20}{21}):1(\frac{4}{5}):3(\frac{3,4,9}{9})$
		14		$1(\frac{18}{21}):1(\frac{6}{10}):3(\frac{5,6,8}{8})$
		15		$1(\frac{10}{18}):1(\frac{5}{17}):3(\frac{5,6,12}{13})$
		16		$1(\frac{9}{11}):1(\frac{6}{12}):3(\frac{4,7,10}{10})$
		17		$1(\frac{12}{15}):1(\frac{8}{14}):3(\frac{3,4,8}{8})$
		18		$1(\frac{14}{16}):1(\frac{7}{12}):3(\frac{4,5,9}{9})$
		19		$1(\frac{7}{13}):1(\frac{8}{11}):3(\frac{5,6,11}{12})$
		20		$1(\frac{11}{15}):1(\frac{9}{10}):3(\frac{4,6,8}{8})$
		21		$1(\frac{8}{11}):1(\frac{8}{9}):3(\frac{3,5,9}{9})$

1:1:4	же	22		$1(\frac{9}{9}):1(\frac{10}{11}):4(\frac{4,5,8,10}{11})$
	муж	23	$1(\frac{19}{19}):1(\frac{18}{18}):4(\frac{3,4,5,10}{14})$	
		24		$1(\frac{15}{19}):1(\frac{13}{14}):4(\frac{4,6,9,12}{15})$
		25		$1(\frac{20}{21}):1(\frac{15}{17}):4(\frac{3,4,9,13}{15})$
		26		$1(\frac{17}{19}):1(\frac{16}{19}):4(\frac{6,8,11,12}{15})$
		27		$1(\frac{7}{8}):1(\frac{6}{8}):4(\frac{5,6,7,17}{17})$
		28		$1(\frac{19}{21}):1(\frac{11}{19}):4(\frac{5,7,12,14}{17})$
1:1:5	жен	29		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{7}{14}):5(\frac{3,4,5,9,11}{11})$
		30		$1(\frac{15}{17}):1(\frac{8}{11}):5(\frac{4,5,7,11,13}{13})$
	муж	31		$1(\frac{10}{11}):1(\frac{5}{17}):5(\frac{4,5,7,11,12}{12})$
		32		$1(\frac{8}{11}):1(\frac{6}{12}):5(\frac{3,4,5,9,10}{10})$
		33		$1(\frac{12}{13}):1(\frac{6}{10}):5(\frac{4,6,7,11,12}{13})$
		34		$1(\frac{7}{10}):1(\frac{8}{15}):5(\frac{3,5,6,8,9}{9})$
		35		$1(\frac{10}{11}):1(\frac{8}{12}):5(\frac{4,5,7,11,12}{13})$
		36		$1(\frac{17}{19}):1(\frac{9}{15}):5(\frac{6,7,8,12,14}{15})$
		37		$1(\frac{18}{21}):1(\frac{7}{14}):5(\frac{3,5,6,10,11}{11})$
1:1:6	же	38		$1(\frac{17}{20}):1(\frac{7}{13}):6(\frac{3,4,6,7,9,10}{10})$
	муж	39		$1(\frac{8}{13}):1(\frac{9}{14}):6(\frac{4,5,6,8,11,12}{12})$
		40		$1(\frac{10}{13}):1(\frac{8}{10}):6(\frac{3,4,6,7,9,11}{13})$
		41		$1(\frac{7}{15}):1(\frac{6}{13}):6(\frac{4,6,8,9,10,11}{11})$
1:1:7	же	42		$1(\frac{9}{11}):1(\frac{10}{14}):7(\frac{3,4,5,6,9,10,13}{14})$
	му	43		$1(\frac{7}{9}):1(\frac{12}{14}):7(\frac{5,6,7,9,10,15,16}{17})$
1:1	же	44		$1(\frac{12}{17}):1(\frac{10}{15}):8(\left[\frac{7}{15}\right];\frac{4,5,6,7,11,12,13}{13})$
1:2:3	жен	45		$1(\frac{12}{17}):2(\frac{15,18}{18}):3(\frac{15}{19};\frac{5,6}{14})$
		46		$1(\frac{15}{19}):2(\frac{12,13}{18}):3(\frac{13}{14};\frac{11,12}{12})$

	муж	47		$1(\frac{12}{18}):2(\frac{13,14}{17}):3(\frac{18}{19};\frac{15,16}{16})$
		48		$1(\frac{15}{19}):2(\frac{7,14}{14}):3(\frac{5,12}{12};\frac{6}{10})$
1:2:4	же	49		$1(\frac{16}{20}):2(\frac{12,13}{18}):4(\frac{8,9}{12};\frac{3,12}{12})$
	муж	50	$1(\frac{8}{12}):2(\frac{10,11}{11}):4(\frac{7,8}{12};\frac{6,7}{10})$	
		51	$1(\frac{17}{19}):2(\frac{3,4}{4}):4(\frac{4,11}{11};\frac{5,12}{12})$	
		52		$1(\frac{15}{18}):2(\frac{14,15}{17}):4([\frac{6}{17}];\frac{7,9}{12};\frac{6}{10})$
		53		$1(\frac{12}{17}):2(\frac{13,14}{15}):4(\frac{3,10}{10};\frac{8,9}{9})$
1:2:5	жен	54		$1(\frac{11}{11}):2(\frac{14,15}{16}):5(\frac{3,11}{12};\frac{4,5,7}{12})$
		55		$1(\frac{17}{18}):2(\frac{13,14}{21}):5(\frac{5,10}{11};\frac{5,6,9}{9})$
		56	$1(\frac{11}{12}):2(\frac{3,4}{4}):5(\frac{3,9,11}{11};\frac{5,12}{12})$	
		57		$1(\frac{9}{10}):2(\frac{5,7}{9}):5(\frac{4,8,12}{12};\frac{6,8}{11})$
		58	$1(\frac{18}{22}):2(\frac{8,9}{9}):5(\frac{3,5,8}{8};\frac{5,10}{10})$	
	муж	59	$1(\frac{16}{18}):2(\frac{10,11}{11}):5(\frac{6,12}{13};\frac{4,6,7}{12})$	
		60		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{3,6}{6}):5(\frac{3,12}{13};\frac{5,11,12}{12})$
		61	$1(\frac{15}{17}):2(\frac{8,9}{9}):5(\frac{3,4}{4};\frac{3,4,5}{5})$	
		62	$1(\frac{13}{14}):2(\frac{11,12}{12}):5(\left[\frac{4}{12}\right];\frac{4,5}{5};\frac{3,6}{6})$	
		63		$1(\frac{12}{17}):2(\frac{5,6}{7}):5(\frac{6,11}{11};\frac{4,5,9}{9})$
1:2:6	жен	64		$1(\frac{17}{22}):2(\frac{12,23}{25}):6(\left[\frac{11}{25}\right];\frac{8,9,11}{17};\frac{10,11}{17})$
		65		$1(\frac{15}{19}):2(\frac{13,14}{21}):6(\frac{4,12,13}{14};\frac{3,6,7}{14})$
		66		$1(\frac{11}{14}):2(\frac{7,8}{12}):6(\frac{5,7,8}{8};\frac{4,9,10}{10})$
1:2:7	жен	67	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{6,7}{7}):7(\frac{6,7}{8};\frac{4,5,6,9,10}{10})$	
		68		$1(\frac{11}{12}):2(\frac{8,9}{10}):7(\frac{8,9}{9};\frac{3,4,5,6,10}{11})$
	муж	69		$1(\frac{17}{19}):2(\frac{8,14}{14}):7(\frac{3,4,5,12}{12};\left[\frac{13}{14}\right];\frac{3,5}{11})$
		70		$1(\frac{15}{20}):2(\frac{5,12}{13}):7(\left[\frac{3}{13}\right];\frac{3,4,5,6}{6};\frac{4,5}{6})$
1:2	же	71		$1(\frac{12}{12}):2(\frac{3,4}{6}):8(\frac{6,9,13}{13};\frac{6,7,8,10,11}{17})$

		72		$1(\frac{17}{21}):2(\frac{7,8}{10}):8(\frac{5,8,11,12}{12};\frac{7,15,16,17}{17})$
		73		$1(\frac{15}{19}):2(\frac{5,6}{12}):8(\frac{4,5,7,9,}{10};\frac{7,15,16,17}{17})$
	муж	74		$1(\frac{11}{15}):2(\frac{7,8}{12}):8(\frac{6,13}{13};\frac{3,4,5,8,9,10}{10})$
		75		$1(\frac{9}{11}):2(\frac{9,10}{17}):8(\frac{3,4,5,8,9,11}{11};\frac{7,12}{12})$
1:2:9	жен	76	$1(\frac{12}{12}):2(\frac{5,6}{6}):9(\frac{4,5,11,12}{12};\frac{3,4,5,9,11}{11})$	
		77	$1(\frac{9}{11}):2(\frac{15,16}{17}):9(\left[\frac{9}{17}\right];\frac{4,5,7,8}{8};\frac{3,4,7,9}{9})$	
		78		$1(\frac{8}{9}):2(\frac{14,15}{16}):9(\frac{3,6,8,9}{9};\frac{4,5,6,8,11}{11})$
	муж	79	$1(\frac{7}{13}):2(\frac{17,18}{18}):9(\left[\frac{6}{18}\right];\frac{3,4,7,9}{9};\frac{6,7,11,12}{12})$	
		80		$1(\frac{17}{20}):2(\frac{4,8}{17}):9(\frac{3,4,13,14}{14};\frac{3,5,6,11,12}{12})$
1:2:10	жен	81		$1(\frac{9}{11}):2(\frac{15,16}{17}):10(\frac{3,4,5,6,11,12}{12};\frac{3,4,5,8}{8})$
		82		$1(\frac{11}{14}):2(\frac{13,14}{16}):10(\frac{4,5,6,8,10,11}{11};\frac{4,5,6,9}{9})$
		83		$1(\frac{15}{19}):2(\frac{15,16}{19}):10(\left[\frac{4}{19}\right];\frac{8,11,12}{12};\frac{5,6,7,8,12,13}{13})$
	муж	84		$1(\frac{12}{18}):2(\frac{6,9}{9}):10(\frac{3,4,5,6}{6};\frac{4,5,6,8,11,12}{12})$
1:2	му	85		$1(\frac{16}{19}):2(\frac{17,18}{19}):11(\left[\frac{4}{19}\right];\frac{5,6,9,12,13}{13};\frac{4,5,8,10,11}{11})$
1:2:12	жен	86		$1(\frac{18}{25}):2(\frac{8,10}{24}):12$ $(\frac{9,11,12,18,19,20,21,22}{22};\frac{10,11,12,13}{16})$
		87	$1(\frac{16}{22}):2(\frac{15,16}{16}):12$ $(\left[\frac{3,5}{16}\right];\frac{3,4,7,8,11,12}{12};\frac{6,8,9,10}{10})$	
		88		$1(\frac{19}{23}):2(\frac{6,8}{17}):12$ $(\frac{4,8,9,14,15}{17};\frac{3,4,5,8,9,11,12}{10})$
1:2:13	жен	89		$1(\frac{17}{19}):2(\frac{8,10}{18}):13(\frac{4,5,6,8,9,16,17,18}{18};\frac{5,6,7,8.9}{12})$
	муж	90		$1(\frac{19}{19}):2(\frac{5,14}{19}):13(\frac{6,7,9,10,11,15,16,17}{17};\frac{4,5,6,7,8}{8})$
1:2:14	жен	91		$1(\frac{17}{22}):2(\frac{14,15}{24}):14$ $(\frac{10,11,13}{15};\frac{9,10,13,14,15,18,19,20,23,29,30}{32})$

		92		$1(\frac{21}{37}):2(\frac{22,25}{32}):14$ $(\frac{9,10,11,13,14,15,17,18}{26};\frac{9,10,13,14,16,18}{24})$
1:2:15	жен	93		$1(\frac{17}{22}):2(\frac{5,13}{13}):15$ $(\frac{3,4,6,7,8,9,12,13}{13};\frac{2,4,6,7,8,13,14}{14})$
1:3:6	жен	94		$1(\frac{15}{32}):3(\frac{10,17,18}{30}):6(\frac{5,6}{10};\frac{7}{13};\frac{5,7,12}{13})$
		95		$1(\frac{17}{30}):3(\frac{12,14,15}{24}):6(\frac{12}{12};\frac{6,7}{11};\frac{5,12,13}{14})$
		96		$1(\frac{15}{28}):3(\frac{11,13,14}{21}):6(\frac{10}{10};\frac{5,6}{9};\frac{6,9,11}{11})$
		97		$1(\frac{16}{21}):3(\frac{5,7,12}{22}):6(\frac{8,9}{10};\frac{10,11}{11};\frac{8,9}{12})$
		98		$1(\frac{5}{13}):3(\frac{16,19,20}{20}):6(\frac{5,6}{7};\frac{8,9}{11};\frac{10,12}{13})$
	му	99		$1(\frac{11}{15}):3(\frac{8,9,10}{12}):6(\frac{5,6}{6};\frac{6,7}{18};\frac{4,6}{7})$
1:3:7	жен	100		$1(\frac{15}{22}):3(\frac{12,13,14}{28}):7(\frac{12}{12};\frac{5,14,15}{15};\frac{6,11,12}{14})$
		101		$1(\frac{17}{22}):3(\frac{14,16,17}{21}):7(\frac{15}{15};\frac{6,13,14}{14};\frac{5,12,13}{15})$
		102		$1(\frac{7}{16}):3(\frac{7,14,17}{17}):7(\frac{5,8}{10};\frac{12,14}{14};\frac{5,6,9}{10})$
	муж	103		$1(\frac{15}{22}):3(\frac{9,14,15}{15}):7(\frac{9,11}{11};\frac{8,9}{15};\frac{6,7,12}{13})$
		104		$1(\frac{9}{17}):3(\frac{4,7,14}{15}):7(\frac{11,13}{13};\frac{13,14}{14};\frac{8,9,13}{15})$
		105		$1(\frac{17}{29}):3(\frac{5,19,20}{25}):7(\left[\frac{4}{25}\right];\frac{6,11}{12};\frac{\{5\}}{14};\frac{3,4,13}{15})$
1:3:8	жен	106		$1(\frac{15}{30}):3(\frac{16,17,19}{29}):8(\frac{5}{17};\frac{6,7,13,14}{16};\frac{5,8,9}{15})$
		107		$1(\frac{17}{25}):3(\frac{5,7,12}{22}):8(\frac{5,9,11}{11};\frac{12,13}{13};\frac{8,12,13}{14})$
		108		$1(\frac{15}{20}):3(\frac{8,9,14}{15}):8(\frac{4,12,13}{13};\frac{14,15}{15};\frac{7,10,11}{11})$
		109		$1(\frac{21}{25}):3(\frac{12,17,19}{19}):8(\frac{5,11,12}{12};\frac{16,17}{17};\frac{9,14,15}{15})$
	му	110		$1(\frac{10}{15}):3(\frac{10,11,12}{15}):8(\frac{4}{5};\frac{4,5}{6};\left[\frac{8}{15}\right];\frac{6,7,9,11}{12})$
1:3:10	жен	111		$1(\frac{16}{18}):3(\frac{15,16,17}{27}):10(\frac{4,5,8,11,12}{17};\frac{9,12}{15};\frac{6,7,10}{17})$
		112		$1(\frac{18}{25}):3(\frac{5,7,12}{22}):10(\frac{5,8,11,12,14}{18};\frac{14,15}{17};\frac{9,13,14}{14})$
	муж	113		$1(\frac{17}{17}):3(\frac{3,12,13}{14}):10(\frac{4,5,7,9,10}{15};\frac{3,5}{9};\frac{5,6,7}{16})$
		114		$1(\frac{15}{24}):3(\frac{9,10,11}{24}):10(\frac{3,4,6,7,9}{9};\frac{6,7}{7};\frac{7,8,9}{9})$

		115		$1(\frac{19}{22}):3(\frac{15,17,18}{22}):10(\frac{6,8,9,16}{17};\frac{\{17\}}{21};\frac{6,7,9,10,16}{18})$
1:3:11	жен	116		$1(\frac{15}{32}):3(\frac{16,17,19}{22}):11$ $([\frac{4}{22}];\frac{8,14,15}{15};\frac{3,4,6,8,12}{15};\frac{8,13}{14})$
		117		$1(\frac{12}{22}):3(\frac{7,14,15}{15}):11$ $(\frac{4,5,17,18}{18};\frac{5,7,8}{14};\frac{3,15,16,17}{17})$
	муж	118		$1(\frac{17}{17}):3(\frac{6,12,13}{14}):11$ $(\frac{4,5,7,10}{15};\frac{5,6,7}{16};\frac{3,8,9,11}{12})$
1:3:13	муж	119		$1(\frac{10}{15}):3(\frac{13,20,21}{21}):13$ $(\left[\frac{7}{21}\right];\frac{6,7,9}{9};\frac{4,5,6,7}{7};\frac{3,4,6,7,9}{9})$
1:3:14	жен	120		$1(\frac{16}{25}):3(\frac{15,16,17}{27}):14$ $(\frac{7,8,9,10,11,14}{18};\frac{8,9,11}{22};\frac{6,7,17,18,19}{25})$
	муж	121		$1(\frac{19}{23}):3(\frac{19,21,22}{25}):14$ $(\left[\frac{5}{25}\right];\frac{3,6,8,9}{10};\frac{5,7,8,14,15}{15};\frac{6,8,9,17}{17})$
1:3:15	муж	122		$1(\frac{22}{29}):3(\frac{12,18,19}{27}):15$ $(\left[\frac{6}{27}\right];\frac{4,5,6,8,9,12,14}{17};\frac{8,12,13}{15};\frac{6,8,9,11}{12})$
1:3:17	жен	123	$1(\frac{17}{32}):3(\frac{18,19,20}{20}):17$ $([\frac{5,6,8,9,13,16}{20}];\frac{5,6,8,9}{9};\frac{3,13,15}{17};\frac{4,5,6,8}{9})$	
1:3:18	муж	124		$1(\frac{21}{30}):3(\frac{15,16,18}{25}):18$ $(\frac{8,9,17,18}{19};\frac{4,8,9,10,12,17,18}{22};\frac{3,4,8,9,10,11,12}{17})$
1:3:25	жен	125		$1(\frac{16}{18}):3(\frac{15,17,28}{27}):25$ $([\frac{7,20}{27}];\frac{7,8,9,20,21,22,23,24,25}{28};\frac{7,8,9,17,18,21,22}{25};$ $\frac{7,8,15,18,19,20,21}{23})$
1:4:8	жен	126		$1(\frac{10}{16}):4(\frac{14,16,18,19}{22}):8$ $(\left[\frac{10}{22}\right];\frac{6}{6};\frac{4,5}{6};\frac{5,7}{7};\frac{4,7}{9})$
		127	$1(\frac{9}{11}):4(\frac{5,6,7,8}{8}):8$	

			$(\frac{4,5}{6};\frac{5,6}{6};\frac{6,8}{8};\frac{5,7}{7})$	
	муж	128	$1(\frac{7}{8}):4(\frac{6,7,8,9}{10}):8$ $(\frac{6,8}{8};\frac{5,6}{7};\frac{6,8}{9};\frac{6,7}{7})$	
1:4:14	жен	129		$1(\frac{27}{29}):4(\frac{15,16,18,20}{32}):14$ $(\frac{4,11,12}{12};\frac{5,6,16}{17};\frac{4,8,9}{15};\frac{3,4,5,12,13}{16})$
		130		$1(\frac{16}{27}):4(\frac{9,11,14,16}{24}):14$ $(\frac{6,8,9}{9};\frac{8,9,14}{15};\frac{5,6,10}{10};\frac{5,6,8,9,14}{17})$
	муж	131		$1(\frac{17}{22}):4(\frac{12,14,16,18}{20}):14$ $(\frac{3,11,12,13}{13};\frac{6,7,11,12}{14};\frac{6,7}{7};\frac{5,6,13,14}{17})$
1:4:15	жен	132		$1(\frac{14}{22}):4(\frac{15,16,18,20}{30}):15$ $(\frac{5,6,8}{12};\frac{4,7,8,9,,10,12}{13};\frac{9,12,13}{14};\frac{5,6,9}{12})$
	муж	133		$1(\frac{15}{21}):4(\frac{4,9,10,11}{12}):15$ $(\frac{6,7,8,9,11,12}{14};\frac{6}{14};\frac{5,7,8,12,14}{17};\frac{14,15,16}{16})$
		134		$1(\frac{10}{11}):4(\frac{10,11,13,14}{20}):15$ $(\frac{4,5,7,11,12,14}{17};\frac{3}{10};\frac{3,4,5,8,10}{14};\frac{5,6,7}{16})$
1:4:16	жен	135	$1(\frac{11}{15}):4(\frac{9,10,11,12}{12}):16$ $(\left[\frac{4}{12}\right];\frac{5,6,11}{11};\frac{8,12}{12};\frac{5,7,8,9,15}{15};\frac{6,7,8,16,17}{22})$	
1:4:18	жен	136		$1(\frac{16}{27}):4(\frac{9,10,14,16}{24}):18$ $(\frac{6,7,12,13,14,16}{20};\frac{5,6,7,12,15}{19};\frac{5,6,19}{22};\frac{3,4,6,7}{11})$
1:4:19	жен	137		$1(\frac{19}{29}):4(\frac{11,10,15,16}{30}):19$ $(\frac{5,6,14,15,16}{17};\frac{5,13}{15};\frac{3,4,5,12,14,16,17}{22};\frac{3,4,7,11,13}{16})$
1:4:21	жен	138		$1(\frac{15}{20}):4(\frac{15,16,17,19}{25}):21$ $(\left[\frac{5}{25}\right];\frac{5,6,7,8,9,18}{19};\frac{5,6,8,9,13,14}{14};\frac{5,6,7,8}{15};\frac{6,7,9,14}{22})$

1:4:22	жен	139		$1(\frac{9}{16}):4(\frac{7,8,9,11}{13}):22$ $(\left[\frac{4,10,11}{13}\right];\frac{5,6,7,9,11}{11};\frac{3,4,8,9,10,13,14,15}{17};\frac{6,9,10,11,12}{13};\frac{7}{14})$
1:5:10	жен	140		$1(\frac{17}{25}):5(\frac{10,11,12,13,15}{17}):10$ $(\frac{4,5}{6};\frac{4,5}{7};\frac{4,7}{7};\frac{3,8}{12};\frac{6,7}{10})$
1:5:16	жен	141		$1(\frac{12}{20}):5(\frac{12,13,15,17,18}{29}):16$ $(\left[\frac{6,7}{29}\right];\frac{3,5}{17};\frac{4,5,6,7,8,12}{13};\frac{6,12,13}{15};\frac{5,6,14}{17})$
		142		$1(\frac{7}{12}):5(\frac{5,6,8,9,10}{11}):16$ $(\frac{3,4,5,6}{8};\frac{4,5,8,9,10}{11};\frac{5,6}{6};\frac{7,8}{8};\frac{6,7,9}{19})$
1:5:20	жен	143		$1(\frac{9}{10}):5(\frac{7,9,10,11,12}{12}):20$ $(\left[\frac{4}{12}\right];\frac{8,9,10}{10};\frac{7,8,9}{9};\frac{5,6,8,9}{13};\frac{3,4,5,7,8}{9};\frac{5,6,8,9}{9})$
	муж	144		$1(\frac{16}{25}):5(\frac{10,16,18,19,20}{24}):20$ $(\frac{3,4,9}{10};\frac{4,5}{12};\frac{5,6,9,10}{12};\frac{8,9,14,15}{17};\frac{3,4,8,9,12,14,15}{9})$
1:5:34	жен	145		$1(\frac{7}{7}):5(\frac{7,18,19,21,24}{24}):34$ $(\frac{3,4,5,6,8,12,13}{13};\frac{5,6,8,9,11,12}{15};\frac{4,5,8,9,10,11,12}{13};\frac{5,6,12,14}{17};\frac{3,4,6,11,12,13,14,15,16,17}{17})$
		146		$1(\frac{22}{32}):5(\frac{5,9,11,15,16}{29}):34(\ldots)$
1:6:16	жен	147		$1(\frac{12}{12}):6(\frac{9,10,11,12,15,16}{18}):16$ $(\left[\frac{6}{18}\right];\frac{11}{16};\frac{5,6,11,12}{14};\frac{8,9,17}{17};\frac{6,7,10}{21};\frac{9,10}{11};\frac{2,6}{8})$
1:6:19	жен	148		$1(\frac{17}{23}):6(\frac{5,9,12,16,20,21}{21}):19$ $(\frac{6,11,13}{15};\frac{5,6,8,9}{12};\frac{5,6,8,11}{12};\frac{3,4,8,10}{13};\frac{13,14}{15};\frac{6,7}{17})$
1:6:29	жен	149		$1(\frac{25}{32}):6(\frac{14,15,16,22,26,27}{42}):29$ $(\frac{8,9,10,15}{15};\frac{10,15,20,21}{21};\frac{3,4,7,8,9,10,11,12,13}{13};\frac{6,7,8,11,12}{12};\frac{5,6,7}{8};\frac{5,9,10,14}{14})$
всего		жен	10	67
		муж	10	62



Фото 1 - Пестичные генеративные побеги *S. myrtilloides*



Фото 2 - Тычиночные генеративные побеги *S. myrtilloides*



Фото 3 - Молодые особи *S. cinerea* (имматурное онтогенетическое состояние), освоившие в качестве субстрата плавающие отмершие стволы древесных растений



Фото 4 - Особь *S. alba* жизненной формы одноствольное дерево, находящаяся в имматурном онтогенетическом состоянии



Фото 5 - Старогенеративная особь *S. alba* жизненной формы одноствольное дерево



Фото 6 - Жизненная форма одноствольное дерево *S. alba* (сенильное онтогенетическое состояние: высота 25 м, возраст 95 лет)



Фото 7 - Жизненная форма одноствольное дерево *S. euxina* (средневозрастное генеративное состояние, высота 15 м, возраст 60 лет)



Фото 8 - Сенильная особь *S. euxina* жизненной формы одноствольное дерево



Фото 9 - Жизненная форма малоствольное дерево *S. alba* (старовозрастное генеративное состояние: высота 23 м., возраст 75 лет)



Фото 10 - Особи *S. alba* жизненной формы многоствольное дерево



Фото 11 - Особь *S. alba* жизненной формы факультативный стланик



Фото 12 - Базальная часть особи *S. alba* жизненной формы факультативный стланик



Фото 13 - Остатки сухой растительности, принесенные паводком на стволы особей *S. alba* жизненной формы факультативный стланик



Фото 14 - Придаточные корни на стволах *S. alba* жизненной формы факультативный стланик



Фото 15 - Нижняя часть *S. triandra*, жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в g-2 онтогенетическом состоянии



Фото 16 - Особь *S. triandra* жизненной формы аэроксильный кустарник, находящаяся в средневозрастном генеративном состоянии



Фото 17 - Стланниковая жизненная форма *S. triandra*



Фото 18 - Особь *S. vinogradovii* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в v-1 онтогенетическом состоянии



Фото 19 - Особь *S. vinogradovii* жизненной формы аэроксильный кустарник, находящаяся в g -2 онтогенетическом состоянии



Фото 20 – Ювенильная особь *S. acutifolia*



Фото 21 - Особь *S. acutifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в средне-генеративном онтогенетическом состоянии



Фото 22 - Особь *S. acutifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в старом генеративном онтогенетическом состоянии



Фото 23 - Сенильная особь *S. acutifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник пониженной жизненности



Фото 24 - Особь *S. acutifolia* жизненной формы стланик, находящаяся в имматурном онтогенетическом состоянии



Фото 25 - Особь *S. acutifolia* жизненной формы стланик, находящаяся в виргинильном онтогенетическом состоянии



Фото 26 - Проросток *S. viminalis*



Фото 27 - Стланиковая жизненная форма *S. viminalis*



Фото 28 - Проростки *S. viminalis*, развивающиеся в условиях прирусловых валов



Фото 29 - Нижняя часть стланиковой жизненной формы *S. viminalis*



Фото 30 - Нижняя часть ствола жизненной формы дерево *S. gmelinii*



Фото 31 - Особь *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик, находящаяся в молодом генеративном онтогенетическом состоянии



Фото 32 - Основные скелетные оси *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик с пучками придаточных корней, расположенных близко у поверхности воды



Фото 33 - Подводные побеги *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик



Фото 34 - Особь *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик средневозрастного генеративного состояния



Фото 35 - Придаточные корни, расположенные на скелетных осях *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик средневозрастного генеративного онтогенетического состояния



Фото 36 - Участок ксилоризома *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланик, стелющийся по дну водоема, укорененный с помощью придаточных корней



Фото 37 - Особи *S. aurita* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в молодом виргинильном состоянии



Фото 38 - Особь *S. aurita* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в средневозрастном генеративном состоянии



Фото 39 - Особь *S. aurita* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в средневозрастном генеративном состоянии



Фото 40 - *S. aurita* жизненной формы деревце



Фото 41 - Особь *S. starkeana* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в молодом генеративном состоянии (первый год цветения)



Фото 42 - Особь *S. myrtilloides* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник, находящаяся в im-1 онтогенетическом состоянии



Фото 43 - Тычиночные генеративные побеги *S. alba*



Фото 44 - Пестичные генеративные побеги *S. alba*



Фото 45 - Пестичные генеративные побеги *S. euxina*



Фото 46 - Тычиночные генеративные побеги *S. euxina*



Фото 47 - Проллептические генеративные побеги *S. euxina* на побегах текущего года (сентябрь)



Фото 48 - Пестичные генеративные побеги *S. vinogradovii*



Фото 49 - Тычиночные генеративные побеги *S. vinogradovii*



Фото 50 - Силлептические генеративные побеги на побегах текущего года *S. vinogradovii*



Фото 51 - Силлептические вегетативные побеги на побегах текущего года *S. vinogradovii*



Фото 52 - Пестичные генеративные побеги *S. gmelinii*



Фото 53 - Тычиночные генеративные побеги *S. gmelinii*



Фото 54 - Силлептический генеративный побег на побеге текущего года *S. gmelinii*



Фото 55 - Пестичные генеративные побеги *S. viminalis*



Фото 56 - Тычиночные генеративные побеги *S. viminalis*



Фото 57 - Пестичные генеративные силлептические побеги на побеге текущего года *S. viminalis*



Фото 58 - Тычиночный генеративный силлептический побег на побеге текущего года *S. viminalis*



Фото 59 - Силлептические вегетативные побеги на побеге текущего года *S. viminalis*



Фото 60 - Пестичные генеративные побеги *S. acutifolia*



Фото 61 - Тычиночные генеративные побеги *S. acutifolia*



Фото 62 - Пестичные генеративные побеги *S. triandra*



Фото 63 - Тычиночные генеративные побеги *S. triandra*



Фото 64 - Тычиночные генеративные силлептические побеги на побеге текущего года *S. triandra*



Фото 65 - Пестичные генеративные пролептические побеги на побегах текущего года *S. triandra*



Фото 66 - Пестичные генеративные побеги *S. cinerea*



Фото 67 - Тычиночные генеративные побеги *S. cinerea*



Фото 68 - Силлептические генеративные побеги на побеге текущего года *S. cinerea*



Фото 69 - Однолетний ветвящийся побег средней длины *S. myrsinifolia*



Фото 70 - Пестичные генеративные побеги *S. myrsinifolia*



Фото 71 - Тычиночные генеративные побеги *S. myrsinifolia*



Фото 72 - Пролептические генеративные побеги *S. myrsinifolia* на побеге текущего года: листья поедены вредителями (август)



Фото 73 - Силлептические генеративные побеги *S. myrsinifolia* на побеге текущего года



Фото 74 – Тычиночный генеративный побег на двулетнем побеге однодомной особи *S. myrsinifolia*



Фото 75 – Пестичный генеративный побег на двулетнем побеге однодомной особи *S. myrsinifolia*



Фото 76 - Обоеполые генеративные побеги на двулетнем побеге однодомной особи *S. myrsinifolia*



Фото 77 - Горизонтально-расположенный побег однодомной особи *S. myrsinifolia*: в левой части три тычиночных генеративных побега, а в правой – три обоеполых генеративных побега



Фото 78 - Силлептические вегетативные побеги на побегах текущего года *S. myrsinifolia*



Фото 79 - Пестичные генеративные побеги *S. aurita*



Фото 80 - Тычиночные генеративные побеги *S. aurita*



Фото 81 - Пестичные генеративные побеги *S. starkeana*



Фото 82 - Тычиночные генеративные побеги *S. starkeana*



Фото 83 - Силлептические вегетативные побеги на побегах текущего года *S. rosmarinifolia*



Фото 84 - Пестичные генеративные побеги *S. rosmarinifolia*



Фото 85 - Тычиночные генеративные побеги *S. rosmarinifolia*



Фото 86 - Силлептические генеративные побеги на побеге текущего года *S. rosmarinifolia*



Фото 87 - Силлептические вегетативные побеги на побегах текущего года *S. lapponum*



Фото 88 - Пестичные генеративные побеги *S. lapponum*



Фото 89 - Силлептические вегетативные побеги на побегах текущего года *S. myrtilloides*