

НЕДОСЕКО ОЛЬГА ИВАНОВНА

**СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И АРХИТЕКТониКИ КРОН
БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX* DUMORT.
В ОНТОГЕНЕЗЕ**

Специальность: 03.02.01 – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2018

Работа выполнена на кафедре ботаники Института биологии и химии ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет»

Научный консультант:

Викторов Владимир Павлович,
доктор биологических наук, заведующий
кафедрой ботаники Института биологии и
химии ФГБОУ ВО «Московский
педагогический государственный
университет»

Официальные оппоненты:

Черемушкина Вера Алексеевна,
доктор биологических наук, профессор,
заведующий лабораторией популяционной
биологии и биоморфологии ФБГУН
Центральный сибирский ботанический сад
Сибирского отделения Российской академии
наук

Евстигнеев Олег Иванович,
доктор биологических наук, ведущий
научный сотрудник научного отдела ФГБУ
«Государственный природный биосферный
заповедник «Брянский лес» при
Министерстве природных ресурсов и
экологии Российской Федерации

Гетманец Ирина Анатольевна,
доктор биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой общей экологии
ФГБОУ ВО «Челябинский государственный
университет»

Ведущая организация:

ФГБОУ ВО «Вятский государственный
университет» (ВятГУ)

Защита диссертации состоится "22" мая 2018 года в 15⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 220.043.08 на базе ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева» по адресу: 127550, г. Москва, ул. Прянишникова, д. 19, тел./факс: 8(499)-976-21-84

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке им. Н.И. Железнова ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева» и на сайте Университета <http://www.timacad.ru/>

Автореферат разослан «_____» _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Д 220.043.08,
доктор сельскохозяйственных наук,
профессор

С.Л. Белопухов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. 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 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; Гатцук, 1974, 1994; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991, 2004; Антонова, Азова, 1999; Савиных, 1999, 2000, 2002 а, б, 2003, 2004, 2008). С современной точки зрения для развития фундаментальных основ биоморфологии и популяционно-онтогенетического направления необходимо целенаправленно изучать разнообразие биоморф и онтогенеза особей с позиций структурного и биологического многообразия.

Наша работа основана на синтезе трех подходов: онтогенетического, структурно-функционального и архитектурного. Синтез этих подходов представляется весьма перспективным: 1) для дальнейшего углубленного исследования жизни деревьев разных видов и структуры многовидовых природных лесов разных климатических зон; 2) для 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 сообществах (Скворцов, 1968, 1999; Argus, 1997). В средней полосе европейской России растёт 40 видов ив (Анциферов, 1984; Валягина-Малютина, 2004), которые отнесены к трем под родам: *Salix*, *Vetrix* Dum. и *Chamaetia* (Dum.) Nas.

Повсеместное распространение видов рода *Salix* обусловлено разнообразием жизненных форм и экологии. 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, 2011; Мазуренко, 2001, 2007, 2010; Беляева, 2006).

Бореальные виды ив еще недостаточно 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, генеративные побеги и их 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 определяет актуальность данного исследования.

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 длиннооксилоризомный 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-оппадающие, двуэтапно-оппадающие, условно-неоппадающие), 5 вариантов силлептических побегов и пролептические побеги. Нижняя олиственная часть двуэтапно-оппадающих 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; из них 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 курсов морфологии, систематики растений и экологии в Арзамасском филиале Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Методология и методы диссертационного исследования: Методологической основой исследований явились научные положения отечественных и зарубежных авторов, изучающих особенности онтогенеза, модульной и архитектурной организации растений. В ходе выполнения диссертационной работы использованы общепринятые биологические, биоморфологические методы научного познания; анализ, обобщение и сравнение полученных экспериментальных данных. Предложена авторская методика изучения архитектоники крон, основанная на архитектурном модуле – трехлетней побеговой системе.

Для обработки полученных данных применялись статистические и математические методы анализа.

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 – трехлетняя побеговая система (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 выделены 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).

Личный вклад автора. Весь материал, представленный в диссертации, собран и проанализирован автором в течение более чем 25 лет – с 1990 по 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 %.

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 65,78 п. л. (монографии 47,4 + статьи=18,38 п. л.).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из двух томов. Основная часть содержит 508 страниц и состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов; содержит 66 таблиц и 205 рисунков. Приложение содержит 223 страницы и включает 77 таблиц и 89 фото. Список литературы представлен 419 источником, в том числе 75 – на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Разнообразие жизненных форм древесных растений умеренных широт Евразии

Проанализированы работы по поливариантности онтогенеза и классификации жизненных форм деревьев (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 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 и др.). Подведены итоги изучения жизненных форм в роде *Salix* (Trautvetter, 1878, 1879; Назаров, 1936; Морозов, 1950; Новиков, 1965; Дервиз-Соколова, 1966, 1967, 1982; Скворцов, 1968; Александрова, 1977; Мазуренко, 1978; Анциферов, 1984; Полозова, 1990; Недосеко, 1993, 2014; Мазуренко, 1986, 2007; Валягина-Малютина, 2004; Афонин, 2006; Беляева, 2006; Гетманец, 2011 и др.). На территории России на долю кустарников приходится 58 %, деревьев – 17 %, кустарничков – 25 %.

Анализ публикаций авторов показал, 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 2. Современные представления о структуре жизненных форм древесных растений и их архитектонике

2.1. Разнообразие побегов и их систем. Для характеристики побегов высших растений исследователи используют различные структурные единицы. При описании древесных растений сезонного климата в качестве такой единицы чаще всего применяют «годовой побег» (Серебряков, 1952). Более универсальной единицей является «элементарный побег» (Грудзинская, 1960; Серебрякова, 1971). В качестве элементарных побегов выделяют «Ивановы побеги» и силлептические побеги (Spath, 1912). Они развиваются без периода покоя, но силлептические побеги в отличие от «Ивановых побегов» развиваются не из почек возобновления главной оси, а из нижележащих боковых почек 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.

В большинстве работ, посвященных ивам, исследованы только годовичные вегетативные (Скворцов, 1968, Минеева, 1980; Дервиз-Соколова, 1982; Полозова, 1990; Недосеко 1993; Гетманец, 1999) или только генеративные побеги (Скворцов, 1968; Дервиз-Соколова, 1974, Костина, 2009). При этом генеративные побеги ив обычно рассматриваются как эфемерные, что требует уточнения.

Для ив характерно симподиальное нарастание. Оно подробно изучено Т.Г. Дервиз-Соколовой (1958, 1982) и А.К. Скворцовым (1968) на примере аркто-альпийских видов. Симподиальное нарастание и связанный с ним вариант ветвления бореальных видов ив не изучено и требует уточнения.

2.2. Единицы конструкции древесных жизненных форм. Проведен анализ литературы, посвященной модульной организации растений и развитию основных единиц конструкции ствола и кроны. В литературных источниках нет единого подхода к определению понятия кроны. Так, по определению А.А. Федорова с соавт. (1962, 1979), крона – это сумма ветвей. В нашей работе крона – это совокупность ветвей различного порядка, отходящая от ствола.

Структурные единицы тела растения называют по-разному: структурно-биологические (Гатцук, 1994), метамеры (Гатцук, 1974; Серебрякова, 1977; Шафранова, 1980, 1981), модули (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).

Исследования Н.П. Савиных (1999, 2000, 2002 а, б; 2003, 2004) показали, что для характеристики морфологической и размерной поливариантности жизненных форм наиболее значимы три типа модулей: элементарный, универсальный и основной. Основной модуль для многоствольных деревьев – крона (Антонова, Лагунова, 1999; Антонова, Шаровкина, 2012), для одноствольного дерева – ветвь от ствола (Антонова, Лагунова, 1999), для кустарников – система побега формирования (Мазуренко, Хохряков, 1976).

И.А. Гетманец (2011) основной структурной единицей ив считает двухлетнюю побеговую систему, которая соответствует элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И.С. Антоновой (2006) в кроне деревьев. В состав двухлетней побеговой системы входят побеги последнего года вегетации и побег предыдущего года. По нашему мнению, в качестве основной структурной единицы у ив целесообразнее рассматривать трехлетнюю побеговую систему, состоящую из трехлетнего, двухлетнего (одного или нескольких) и нескольких годовичных побегов (Недосеко, 2014 б, в, 2015 б, 2016 а, б; Недосеко, Виктор, 2016, 2017 а, б). Изучение трехлетних побеговых модулей позволяет подробнее анализировать особенности развития побегов нарастания, так как признаки конструкции определяются многолетними осевыми органами растения (Мазуренко, Хохряков, 2008). 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 внутриветвистого 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, так как, по мнению И.С. Антоновой (2014), при градации элементов описания крон древесных растений необходимо учитывать подуровень эпсиона – результат многолетнего развития двухлетних 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). 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. 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. В своей работе для изучения архитектоники мы используем элементы архитектурной единицы – архитектурные модули (трехлетние побеговые системы), при выделении которых в роде *Salix* использовали признаки, разработанные в концепции «архитектурных моделей»: способ нарастания осей и положение соцветий.

При изучении структурной организации видов *Salix* (Гетманец, 2011; Гашева, 2012) не исследованы гендерные отличия. 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 3. Объекты и методы исследования

3.1. Характеристика физико-географических условий района исследования.

Полевые исследования были проведены в течение 1990-2017 гг. на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей. В диссертации дана характеристика районов исследования.

3.2. Методы исследования. Для выделения и характеристики онтогенетических состояний использовалась классификация Т.А. Работнова (1950) и А.А. Уранова (1975). Определение онтогенетических состояний деревьев и кустарников проведено по методике, разработанной и апробированной многими авторами (Заугольнова, 1968; Вахрамеева, 1975; Чистякова, 1978; Полтинкина, 1985; Кутыгина, 1987; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016 и др.).

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 особенностях придаточных корней.

Так как ствол дерева образован системой первичного побега, а стволы 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, стволы кустарников – основные скелетные оси.

У изученных видов ив определяли всхожесть семян, проращивая их во влажной камере (чашках Петри) на влажной фильтровальной бумаге при температуре 17-20°C. 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). С учетом трех названных признаков расчетное число возможных вариантов побегов и побеговых систем – 12.

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 (рис. 1). У особей низких кустарников, чья крона не делится на части, детально были зарисованы основные скелетные оси (стволы). Для каждой модельной ветки или основной скелетной оси подсчитано число побегов каждого варианта и определено их соотношение. Всего у каждого вида проанализировано более 1000 побегов.

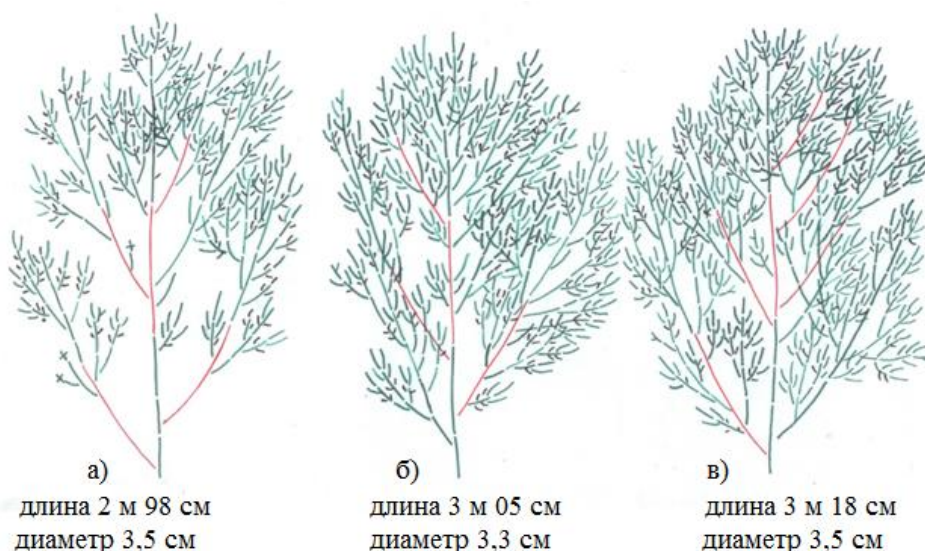


Рисунок 1. – Схема строения нижней (а), срединной (б) и верхней (в) модельных веток *S. alba* в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: красным цветом обозначены длинные побеги, зеленым – побеги средней длины, черным – короткие побеги

Изучение трехлетних побеговых систем проведено отдельно у женских и мужских особей, что позволило выявить гендерные отличия в структурной организации крон. Всего было изучено 1247 трехлетних побеговых систем (ТПС), из них 664 у мужских особей и 583 у женских.

Трехлетние побеговые системы изучены на модельных ветвях из верхней, средней и нижней частей кроны (у деревьев, высоких и средней величины кустарников); у низких кустарников – на основных скелетных осях (крона целиком). Всего у деревьев и высоких кустарников высотой от 6-10 до 20 м изучено 6 особей (по 3 особи разного пола), у кустарников средней величины высотой до 5 м – 18 особей (по 9 особей разного пола), у низких кустарников высотой 1-2,5 м – 20 особей (по 10 особей разного пола).

У каждой особи определено общее число ТПС в кроне. У веток детально изучен ход роста по годам, при этом зафиксировано число трехлетних, двухлетних и однолетних побегов, их длина, занумерованы узлы, от которых они отходили, и подсчитано общее число узлов на побеге. Определено отношение числа двухлетних 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 двухлетнего побега и узлов 4, 6 из 9-ти второго двухлетнего побега. Двухлетние 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.

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

Одновременно с составлением формулы, зарисовывали схему данной побеговой системы. При этом длинные побеги рисовали одним цветом (красным), средней длины – другим (зеленым), короткие – третьим (черным). Границы годовых побегов на схеме показывали разрывами, а силлептические побеги зарисовывали на годовых побегах без разрывов. Кроме того, на схеме показывали угол отхождения побегов (табл. 1).

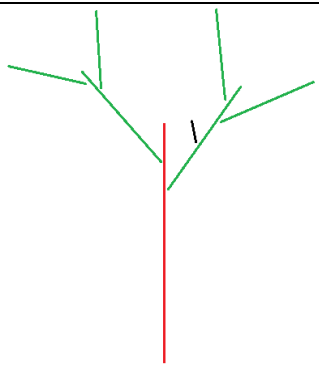
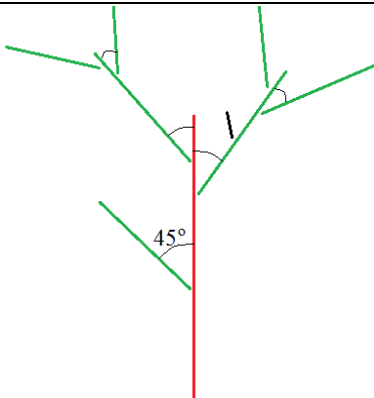
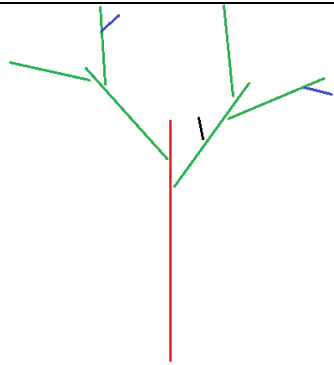
При использовании предложенной методики составлялось несколько таблиц: 1 – сводная таблица, которая отражает качественное и количественное отношение типов и групп ТПС (для жизненных форм деревьев и высоких кустарников в составе верхних, средних и нижних модельных ветвей) женских и мужских особей; 2 – частные таблицы, где для каждого типа ТПС обозначены группы и варианты ТПС. Тип ТПС показывает соотношение числа двухлетних побегов к числу трехлетних. Например, 1:1, 1:2, 1:3 и т.д. Группа ТПС учитывает не только соотношение числа двухлетних побегов к числу трехлетних, но и число побегов последнего года вегетации к числу двухлетних. 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. 1).

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

Таблица 1. – 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	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{18,21}{23}):5(\frac{8,11,13}{15},\frac{7,9}{12})$	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{18,21}{23}):6(\frac{14}{23};\frac{8,11,13}{15},\frac{7,9}{12})$	$1(\frac{9}{9}):2(\frac{18,21}{23}):5(\frac{8,11\{1\},13}{15},\frac{7\{1\},9}{12})$
Схема побегорасположения			

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

Таблица 2. – 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		$1(\frac{17}{18}):1(\frac{12}{18}):1(\frac{7}{7})$

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. 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* (Borger) 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* – 1 вид *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.

Даны биолого-морфологическая характеристика каждого вида, анализ ареалов, фитоценотической и экологической приуроченности. В зависимости от способности селиться на определенных типах субстрата виды ив разделены на 2 экологические группы – аллювиальные и неаллювиальные (Скворцов, 1968).

Глава 4. Онтогенез аллювиальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*

Онтогенез особей аллювиальных видов изучен у 2 видов деревьев (*S. alba* и *S. euxina*) и 5 видов кустарников (*S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*).

У особей 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 стланник, 5 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 6 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 7 – аэроксильный кустарник, 8 – деревце, 9 – стланник.

Выделенные жизненные формы произрастают в разных местообитаниях: прирусловые валы и поймы рек, берега водоемов, днища влажных оврагов и канав, а также вдали от речного русла на более сухих субстратах.

Глава 5. Онтогенез неаллювиальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*

Онтогенез особей неаллювиальных видов изучен у 2 видов деревьев (*S. caprea* и *S. pentandra*) и 7 видов кустарников (*S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. lapponum*). 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 длиннохлостный 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).

Обзор онтогенезов особей различных жизненных форм бореальных видов ив под родов *Salix* и *Vetrix* выявил, 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, приводящих к формированию 11 жизненных форм (рис. 2), которые относятся к двум крупным категориям: 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. 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.

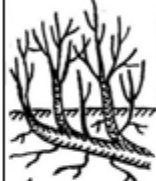
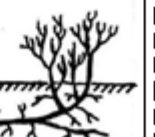
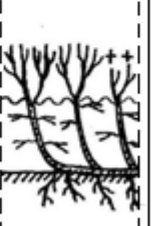
ТИП ЖФ	прямостоячие			стланиковые	
	одностовольные	мало- и многостовольные		многостовольные	
	аэроксильные	аэроксильные	геоксильные	аэроксильные	геоксильные
ДЕРЕВЬЯ	 1	 2	 3		 4
КУСТАРНИКИ	 5	 6	 7	 8	 9
				 10	 11

Рисунок 2. – Жизненные формы деревьев и кустарников бореальных видов ив:

1 – одностовольное дерево; 2 – мало- и многостовольное дерево аэроксильного происхождения; 3 – мало- и многостовольное 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)

В тексте диссертации для каждого вида приведено сравнение онтогенеза особей различных жизненных форм на качественном и количественном уровнях. В автореферате подробно описан онтогенез модельных видов разных жизненных форм: дерева, эпигеогенно-геоксильного кустарника и полуводного длинноксилоризомного стланика (выделена впервые).

У всех ив семена мелкие с шелковистым хохолком, происходящим из плаценты, без эндосперма, с зародышем, содержащим хлорофилл. Прорастание надземное.

Онтогенез особей жизненной формы **одноствольное дерево** (рис. 3) изучен у *S. alba*, *S. euxina*, *S. caprea*, *S. pentandra*, которые встречаются вдали от речных пойм, на более сухих почвах, при наличии верхушечного и бокового затенения.

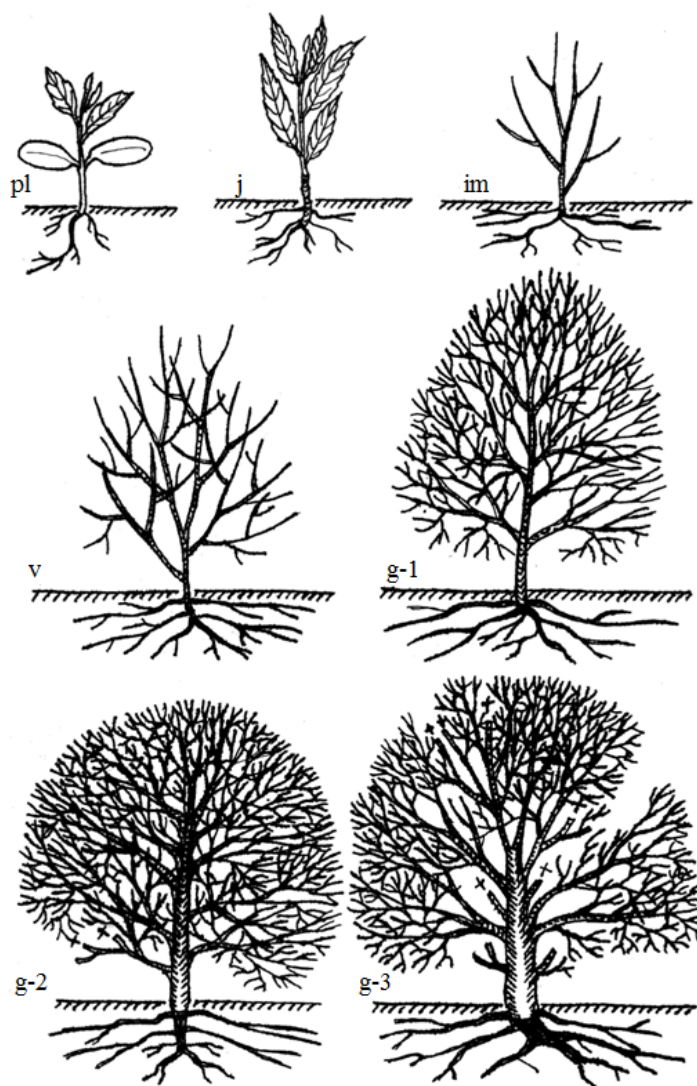


Рисунок 3. – Схема онтогенеза особей *S. euxina* жизненной формы одноствольное дерево

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*).

Ювенильное состояние (j) начинается с момента опадения семядолей. Особи находятся в этом онтогенетическом состоянии с 1 года до 4 лет. Ювенильные растения не ветвятся, у них листья отличаются от взрослых размерами и формой. Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, а пониженной – симподиально. Длина годичных приростов побегов нарастания небольшая. Хорошо развита система главного корня, который растет вертикально или косо вниз. 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.

У имматурных растений (im) за счет появления боковых осей и увеличения порядка ветвления начинает формироваться крона, которая в ходе онтогенеза изменяет свою форму

(рис. 3). Годичные приросты побегов нарастания увеличиваются, листовые пластинки по форме приближаются к взрослым. В корневой системе усиленный рост придаточных корней тормозит развитие главного корня.

Виргинильные растения (v) – небольшие удлинённо-пирамидальные узкокронные деревца со сформированной кроной. Длина годичных приростов побегов нарастания максимальная. Листья типичные для взрослого растения. В основании стволов формируется корка. Главный корень перестает нарастать, и формируется поверхностная (смешанная) корневая система, представленная радиально расположенными боковыми и придаточными корнями.

Молодые генеративные деревья (g-1) имеют островершинную широкоовальную хорошо разветвленную крону, которая занимает больше половины высоты дерева. Длина годичных приростов побегов нарастания меньше, чем в виргинильном состоянии, но еще остается большой. Нижняя часть ствола покрыта коркой. Особи цветут и плодоносят нерегулярно и необильно. В корневой системе преобладают горизонтально расположенные придаточные корни.

Средневозрастные генеративные деревья (g-2) имеют туповершинную, широкоовальную крону с небольшим количеством отмерших побегов. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается. Отмирание мелких ветвей кроны способствует пробуждению спящих почек в основании ствола, которые формируют недолго живущие порослевые побеги. Ствол почти до половины длины покрывает корка. Цветение деревьев регулярное, обильное. Корневая система увеличивается в диаметре, но по характеру размещения остается поверхностной с хорошо развитыми придаточными корнями.

Старые генеративные деревья (g-3) обладают округлой кроной, в которой отмирают крупные скелетные ветви, взамен из спящих почек таких ветвей формируется вторичная крона. Главный ствол не выделяется, его обгоняют по высоте 2-4 ближайших из верхних боковых. Корка имеется почти на всем протяжении ствола, на отмерших его участках может отсутствовать. Корневая система по характеру размещения остается поверхностной, но часть ее крупных скелетных корней отмирает.

Сенильные деревья (s) имеют полностью отмершую первичную крону, усохшую или сломленную верхушку, низко расположенную живую часть вторичной кроны. Такие особи не плодоносят. Листья похожи на листья иматурных или виргинильных растений, годичные приросты побегов нарастания минимальные. Корневая система почти полностью мертвая.

Онтогенез особей жизненной формы **мало- или многоствольное дерево аэроксильного происхождения** изучен у *S. alba*, *S. euxina*, *S. caprea*, *S. pentandra*. Особи данной жизненной формы неаллювиальных видов *S. caprea*, *S. pentandra* встречаются на слабо затененных участках (опушках, вырубках, насыпях), характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон (Недосеко, 1993 а, б, в, 1994). Аллювиальные виды *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 скелетных осей.

Онтогенез особей жизненной формы **мало- или многоствольное дерево геоксильного происхождения** изучен у *S. alba*, *S. euxina*, *S. caprea*, *S. pentandra*. Особи данной жизненной формы неаллювиальных видов *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. Геооксильные деревья аллювиальных видов *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 подземно расположенных спящих почек. По сравнению с одноствольными деревьями у геооксильных деревьев меньше высота и продолжительность жизни стволов.

Онтогенез особей 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 лежат 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, диаметр их ствола достигает 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 особей 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. 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 особей жизненной формы **аэроксильный кустарник** изучен у *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 онтогенетические состояния) 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 основных скелетных осей с длительностью жизни от 25-27 лет (*S. myrsinifolia*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*) до 30-33 лет (*S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*) и высотой 5 м (*S. triandra*, *S. myrsinifolia*), 7,0 м (*S. viminalis*, *S. gmelinii*), 8,0 м (*S. vinogradovii*), 10 м (*S. acutifolia*).

Онтогенез особей жизненной формы **эпигеогенно-геоксилый кустарник** (рис. 4) изучен у *S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. aurita*, *S. acutifolia*, *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 леса при отсутствии верхнего яруса растительности.

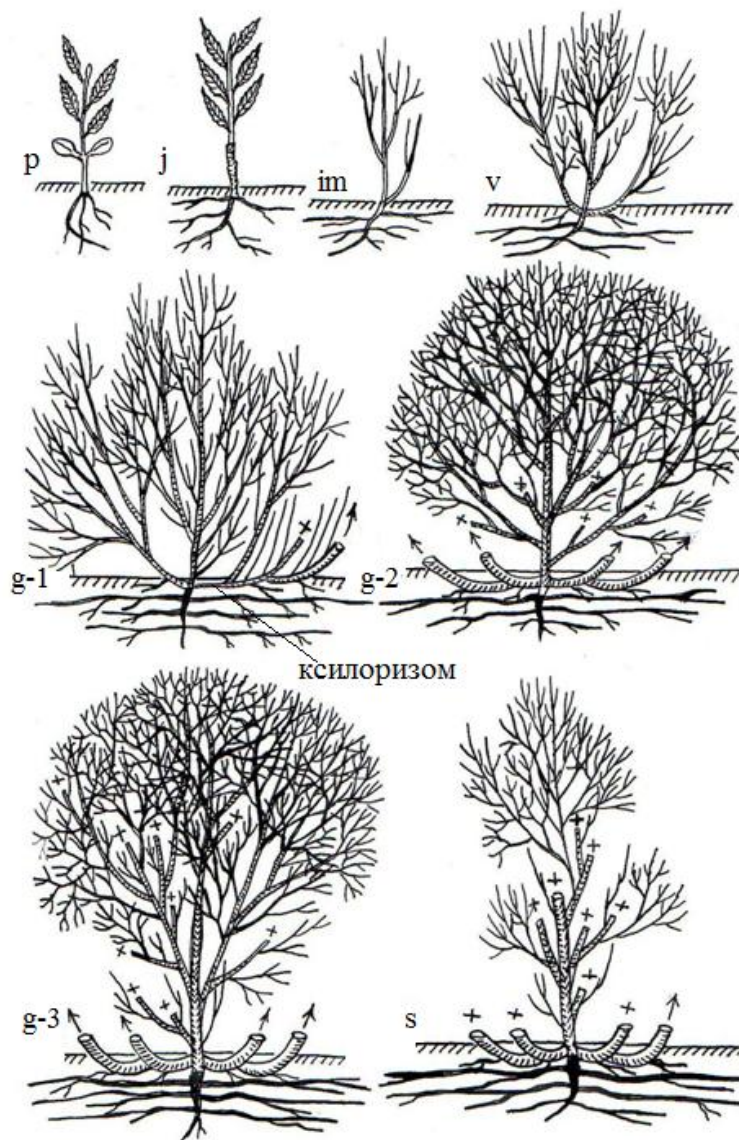


Рисунок 4. – Схема онтогенеза особей *S. acutifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксилый кустарник

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

Морфологически эпигеогенно-геоксилый кустарник представляет собой надземно-образующую 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. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*), высота 2,5-3,4 м (*S. aurita*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*), 5,0-7,5 м (*S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*).

Прорастание семени и развитие проростка проходят также и в те же сроки, как и у других видов. В состоянии проростка выражена главная ось побега и главный корень. У

ювенильных растений главный корень растет косо вниз. На гипокотиле образуются придаточные корни, которые втягивают базальную часть растения в почву, образуя ксилоризом. Он в дальнейшем утолщается и образует придаточные корни. У имматурных растений начинается кущение (рис. 4), новые оси возобновления образуются из спящих почек нижней части растения, расположенной надземно. 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 саблевидно изгибаются в основании и втягиваются в подстилку с помощью придаточных корней. Так образуется эпигеогенно-геоксильный компактный куст по терминологии Л.Е. Гатцук (1974).

У виргинильных особей продолжается ветвление в базальных частях осей 2-3 порядка, так как укоренение основных скелетных осей в имматурном онтогенетическом состоянии приводит к раскрытию спящих почек, расположенных по длине укорененных побегов. Побег формирования, образующиеся из спящих почек, обладают усиленным ростом, и в дальнейшем могут, саблевидно изгибаясь, полегать и укореняться. Из спящих почек этих побегов тоже возникают скелетные оси нового поколения. Такой процесс развития скелетных осей повторяется в онтогенезе неоднократно.

В корневой системе не выражен главный корень, а хорошо выделяются вертикально и горизонтально растущие придаточные корни. Корневая система – комбинированная с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках (по П.К. Красильникову, 1968).

В g-1 онтогенетическом состоянии цветение и плодоношение необильное и нерегулярное, корневая система остается поверхностной.

В g-2 состоянии поверхность стволиков в основании покрыта коркой, растения характеризуются максимальным плодоношением, но процессы новообразования осей замедляются. По характеру размещения корневая система остается поверхностной.

У старых генеративных особей скелетные оси в центре куста отмирают, а живые сохраняются по периферии, образуя подобие «лысого куста» (термин И.Г. Серебрякова, 1954), к концу этого онтогенетического состояния плодоношение резко сокращается. В корневой системе живыми остаются только придаточные корни на эпигеогенных корневищах.

Длина годовых приростов побегов нарастания увеличивается от проростка до v-2 онтогенетического состояния включительно, а затем постепенно уменьшается.

Сенильные кусты распадаются на сенильные партикулы, представляющих собой несколько ослабленных осей с остатками эпигеогенных ксилоризомов. Листья похожи на листья имматурных и виргинильных растений.

Онтогенез особей 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 затенения (*S. rosmarinifolia*, *S. aurita*, *S. starkeana*). Морфологически гипогеогенно-геоксильный куст представляет собой небольшое число подземнообразующихся основных скелетных осей примерно одинакового возраста, которые в кусте не замещаются, 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 особей жизненной формы **низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник** описан у *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 состоит из небольшого числа 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 особей жизненной формы **полуводный длинноксилоризомный стланик** (рис. 5) изучен у ивы пепельной, базальная часть которого постоянно растет в воде на глубине до 1 м на небольшом расстоянии от берега (2-7 м).

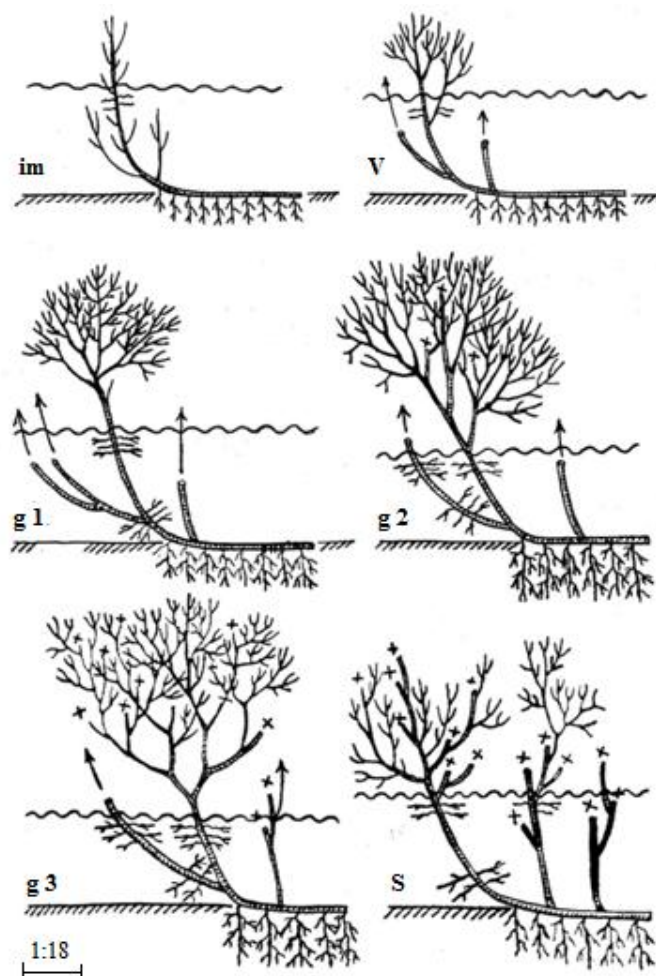


Рисунок 5. – Схема онтогенеза особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинно-ксилоризомный стланик

Условные обозначения: стрелками показано направление роста стволиков, крестиками — отмершие побеги

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, вырастающие до 2 м., с продолжительностью онтогенеза до 15 лет. Проростки 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. 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.

В j-состоянии из спящих почек ксилоризома под водой отрастают «хлыстовидные» побеги формирования, в числе 4-5, с максимальными годовыми приростами (до 63 см), толщиной 2-3 мм, из которых будут формироваться основные скелетные оси.

В im-состоянии (на 2-3 год) на побеге формирования акросимподиально возникают 2-3 побега ветвления с меньшими годовыми приростами, чем в предыдущем состоянии (до 35 см). Побеги ветвления выходят в воздушную среду и, ветвясь, образуют первичную крону. Высота, диаметр, порядок ветвления основных скелетных осей в этом онтогенетическом состоянии увеличиваются (высота до 1 м, диаметр ствола до 0,9 см, порядок ветвления 2-4). Одна особь может содержать до 7-8 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны может достигать 1,0-1,4 м. На укорененной части ксилоризома густо расположены придаточные корни длиной до 40 см. Кроме того, придаточные корни красноватого цвета образуются и на основных скелетных осях близко к поверхности воды. Они выполняют функцию газообмена. Корневая система с придаточными корнями на укореняющихся стволах и ветках (по А.К. Красильникову, 1968).

В v-состоянии высота, диаметр и порядок ветвления основных скелетных осей продолжают увеличиваться (высота до 1,1 м, диаметр ствола до 1,5 см и порядок ветвления побегов – 4-6). На основных скелетных осях увеличивается число и размер придаточных корней, расположенных в поверхностном слое воды. Одна особь может содержать 8-13 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны достигает 2,0-2,5 м. Длина годовых приростов побегов нарастания уменьшается до 25 см. В этом онтогенетическом состоянии из спящих почек базальных частей подводных участков стволиков развиваются побеги, которые растут под водой в течение 3-4 лет. Подводные части побегов тоже несут листья, которые разворачиваются на 1,5 месяца позднее надводных.

В g-1 состоянии на основных скелетных осях впервые появляются генеративные побеги. Цветение и плодоношение необильное и нерегулярное. Основные скелетные оси увеличиваются в размерах (высота до 1,32 м при диаметре ствола до 2,0 см), увеличивается и порядок ветвления (5-7), они также имеют густые пучки красноватых придаточных корней близко к поверхности воды. Одна особь может содержать 13-18 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны увеличивается до 2,7 м. Средняя длина годовых приростов побегов нарастания уменьшается до 17,5 см. В этом онтогенетическом состоянии подводные побеги, которые развивались из спящих почек базальной части основных скелетных осей в течение 3-4 лет, выходят в воздушную среду, имея к этому времени 3-4 порядка ветвления. В g-2 состоянии цветение и плодоношение регулярное. Основные скелетные оси продолжают увеличиваться в размерах (высота 1,3-1,83 м при диаметре ствола 1,7-2,3 см и порядка ветвления 6-8), на них еще в большем количестве развиваются придаточные корни. Одна особь может содержать 20-25 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны увеличивается до 3,0 м. В этом онтогенетическом состоянии наблюдается частичное отмирание побегов.

В g-3 состоянии основные скелетные оси достигают максимальных значений высоты, диаметра и порядка ветвления (высота до 2,0 м с диаметром 2,5 см и порядком ветвления 7-9). Одна особь может иметь до 25 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны увеличивается до 3,5 м. В этом онтогенетическом состоянии число отмерших побегов в кроне увеличивается, а также сокращается число придаточных корней.

Сенильный период характеризуется значительным отмиранием побеговой системы, живой остается только нижняя часть кроны, сокращается число придаточных корней. Высота основных скелетных осей уменьшается до 1,3 м, диаметр стволов остается прежним – до 2,5 см. Порядок ветвления побегов кроны уменьшается до 5-6. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания самая минимальная и составляет 5,0-7,5 см.

В связи с полуводным образом жизни у растений *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннооксилоризомный 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.

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).

У бореальных видов ив наиболее распространены жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и аэроксильный кустарники (16,2 % и 14 %), гипогенно-геоксильный кустарник и одноствольное дерево (по 11,6 %). Реже встречаются жизненные формы полуводный длиннооксилоризомный стланик (2,3 %), факультативный стланик и низкий длиннооксилоризомный гипогенно-геоксильный кустарник (по 4,7 %).

Анализ жизненных форм бореальных видов ив позволяет выделить параллельные ряды жизненных форм деревьев и кустарников в понимании И.Г. Серебрякова (1962): прямостоячие одноствольные аэроксильные, прямостоячие мало- и многоствольные аэроксильные или геоксильные, стланиковые многоствольные аэроксильные и геоксильные (рис. 2). В стланиковых жизненных формах описано недостающее звено – полуводный длиннооксилоризомный стланик.

Глава 6. Классификация побегов и побеговых систем аллювиальных видов ив.

Побеги и побеговые системы изучены у особей видов разных жизненных форм: одно-мало- и многоствольные деревья (*S. alba*, *S. euxina*), аэроксильный кустарник (*S. gmelinii*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*), эпигеогенно-геоксильный кустарник (*S. triandra*), гипогенно-геоксильный кустарник (*S. triandra*), факультативный стланик (*S. alba*, *S. euxina*).

Анализ вегетативных побегов показал, что в составе крон аллювиальных видов ив развиваются 3 вида 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-оппадающие (*S. acutifolia*, *S. gmelinii*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*) и двуэтапно-оппадающие (*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 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 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*), удлинённая олиственная (*S. triandra*).

Пролептические генеративные побеги встречаются только у двух видов – *S. triandra*, *S. euxina*, они содержат укороченную олиственную нижнюю часть.

Глава 7. Классификация побегов и побеговых систем неаллювиальных видов ив.

Побеги и побеговые системы изучены у особей видов разных жизненных форм: эпигеогенно-геоксильный кустарник (*S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*), гипогеогенно-геоксильный кустарник (*S. aurita*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*), деревце (*S. aurita*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*), низкий длиннооксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник (*S. aurita*, *S. starkeana*, *S. lapponum*, *S. myrtilloides*), полуводный длиннооксилоризомный стланник (*S. cinerea*).

Анализ вегетативных побегов показал, что в составе крон неаллювиальных видов ив 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-оппадающие (*S. aurita*, *S. lapponum*), двуэтапно-оппадающие (*S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*) и условно-неоппадающие (*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*, удлинённая олиственная (*S. rosmarinifolia*).

Пролептические генеративные побеги встречаются только у *S. myrsinifolia*, они содержат укороченную олиственную нижнюю часть.

Анализ побегов и побеговых систем аллювиальных и неаллювиальных видов ив показал, что в кронах изученных видов выявлено 12 вариантов вегетативных побегов и побеговых систем (табл. 3). Наибольшее разнообразие вегетативных побегов в кроне характерно для деревьев и высоких кустарников (по 8-10 вариантов), наименьшее – для низких кустарников (по 5-7 вариантов) (табл. 4, 5). От деревьев к кустарникам сроки развития систем побегов сокращаются за счет уменьшения числа и длины побегов и побеговых систем. У особей аллювиальных видов в кроне выделены побеги всех трех типов:

короткие (1,5-28,8 %), средней длины (69,1-94,7 %) и длинные (до 3,9 %). Из них преобладают побеги средней длины.

Таблица 3. – Варианты побегов в кронах бореальных видов ив

Тип побега по длине междоузлий	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
Схема побега												
Вариант	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12

Таблица 4 - Соотношение (%) вариантов побегов кроны особей аллювиальных видов ив различных жизненных форм

Вариант побега	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>S. alba</i>	5,31				55,05	0,23	9,78	26,97	0,22	0,14		2,3
<i>S. euxina</i>	1,47				50,52	9,34	7,49	27,3	0,87			3,01
<i>S. acutifolia</i>	28,28		0,47		45,44	0,79	3,34	19,57	0,3			1,81
<i>S. vinogradovii</i>	7,47		4,04	5,46	36,52	1,44	18,44	25,77	+			0,86
<i>S. gmelinii</i>	12,87		2,53	1,32	34,12	13,03	4,68	29,53	+	0,84		1,08
<i>S. viminalis</i>	9,62				46,19	5,23	6,61	30,25	+		0,51	1,59
<i>S. triandra</i> *	5,85				38,38	12,4	3,06	36,92	0,33	0,25		2,81
<i>S. triandra</i> **	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. acutifolia*, *S. vinogradovii* – эпигеогенно-геоксильный кустарник; *S. gmelinii*, *S. viminalis* – аэроксильный кустарник; *S. triandra* * – гипогенно-геоксильный кустарник; *S. triandra*** – эпигеогенно-геоксильный кустарник

В кронах неаллювиальных видов встречаются два типа побегов: короткие (18,8 %-62,2 %) и средней длины (40,8-81,2 %). В отличие от неаллювиальных видов в кронах аллювиальных встречаются длинные побеги (до 3,9 %), побегов средней длины больше на 15-30 %, а коротких меньше на 30 %, что обуславливает их большую высоту.

У бореальных видов ив выделено 3 варианта генеративных побегов: регулярного возобновления, силлептические и пролептические. Среди генеративных побегов регулярного возобновления выделены одноэтапно-оппадающие, двухэтапно-оппадающие и условно-неоппадающие.

Таблица 5 - Соотношение (%) вариантов побегов в кронах неаллювиальных видов ив различных жизненных форм

Вариант побега	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Ж.Ф. эпигеогенно-геоксильный кустарник												
<i>S. starkeana</i>	16,9		1,9	1,6	34,1	4,5	10	31				
<i>S. rosmarinifolia</i>	44		2,7	4	14	7,3	7,3	20,7				
Ж.Ф. гипогенно-геоксильный кустарник												
<i>S. aurita</i>	20,6		1,4	3,2	42	1,7	7,4	23,7				
<i>S. starkeana</i>	47,4		4,5	10,3	16,8	1,3	6,4	13,3				
<i>S. rosmarinifolia</i>	16,1		1,7	3,9	28,3	6,1	11,1	32,8				
<i>S. cinerea</i>	11,3				55,1	1,15	4,15	27,1				1,2
Ж.Ф. деревце												
<i>S. myrsinifolia</i>	34,4		1,6	1,8	27,8	1,5	7,1	25				0,8
<i>S. aurita</i>	23,9		1,4	1,8	39,3		7,9	25,7				
<i>S. starkeana</i>	37,5		2,1	3,1	22,7	2,8	5,7	26,1				
Ж.Ф. низкий длиннооксилоризомный гипогенно-геоксильный кустарник												
<i>S. aurita</i>	47,6		5,3	6,3	8,7		11,7	20,4				
<i>S. starkeana</i>	43,4		3,8	8,4	16,1		3,1	25,2				
<i>S. lapponum</i>	21	7			27	15	5	25				
<i>S. myrtilloides</i>	39,7		2	15,2	20,5	3,3	5,3	14				
Ж.Ф. полуводный длиннооксилоризомный стланик												
<i>S. cinerea</i>	14,6		1,4	2,8	51,4		3,2	26,6				

Опадение генеративных побегов двухэтапно 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 двухлетних побегах этих видов летом можно наблюдать оставшуюся нижнюю олиственную часть 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-неоппадающие 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, обуславливающими вторичное цветение. С учетом двух признаков – длины нижней части и ее олиственности выделены 5 типов силлептических генеративных побегов (рис. 6):



Рисунок 6. – Варианты силлептических генеративных побегов, встречающихся в кронах бореальных видов ив

У изученных видов наиболее часто встречаются олиственные силлептические генеративные побеги с нижними вегетативными частями: укороченными или средней длины. У некоторых видов встречается несколько типов силлептических генеративных побегов, например, 3 типа – у *S. rosmarinifolia* и *S. triandra*, 2 типа – у *S. viminalis*.

Одноэтапно-оппадающие генеративные побеги регулярного возобновления, силлептические и пролептические генеративные опадают после цветения и не принимают участия в формировании кроны. Нижняя олиственная часть двуэтапно-оппадающих генеративных побегов фотосинтезирует в составе двухлетних побегов кроны до осени, и поэтому (по функции и времени существования в составе побеговых систем) она тождественна силлептическим вегетативным 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. 7): 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 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. 7).

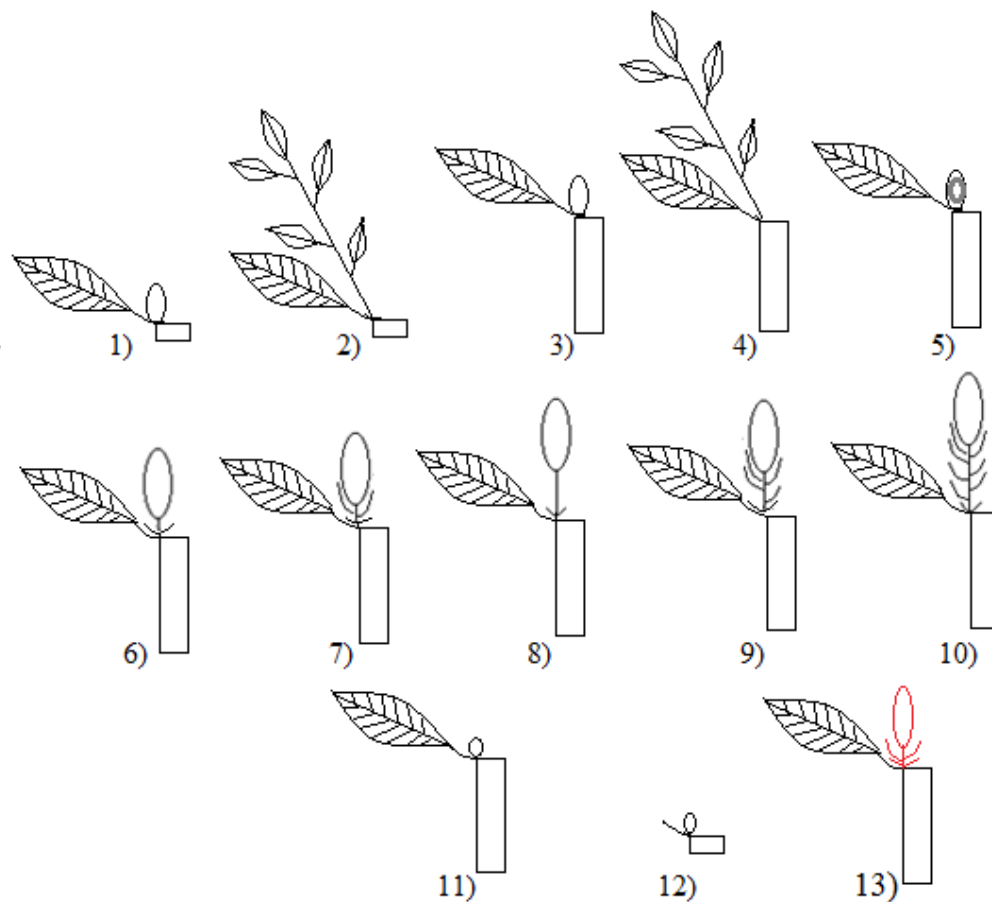
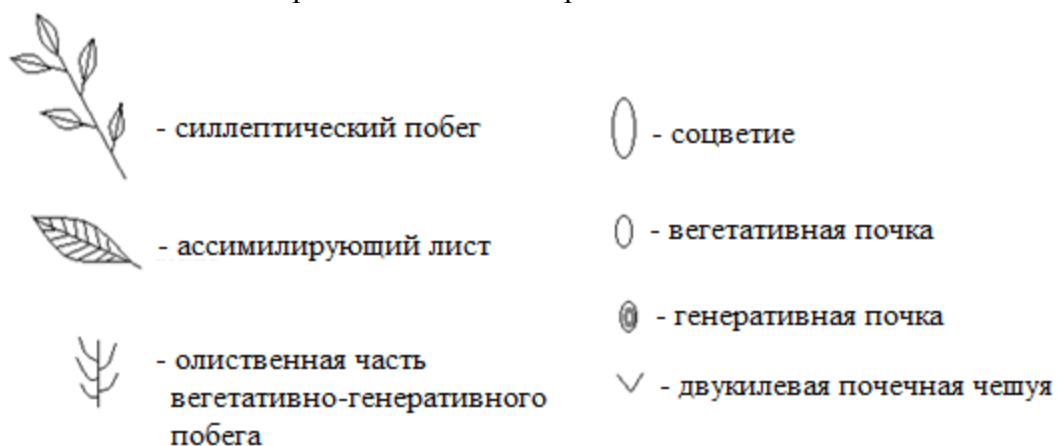


Рисунок 7. – Типы метамеров в составе годичных побегов изученных видов ив.
Условные обозначения: 1 -13 – см. обозначение в тексте; красным цветом показан пролептический генеративный побег



В результате бокового ветвления (акро-, мезо- и базитония) у изученных видов ив образуются многолетние системы побегов, к которым относится трехлетняя побеговая система.

Глава 8. Архитектоника бореальных видов ив

Архитектурный модуль ив – это трехлетняя побеговая система (ТПС), основанная на трех признаках: варианте ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов,

долговечности вегетативных частей генеративных побегов. Среди ТПС мы выделяем различные типы, группы, подгруппы и варианты (см. глава 3).

В структуре крон деревьев и высоких кустарников отмечены одинаковые закономерности: 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. По сравнению с деревьями, у высоких кустарников доля участия ТПС в кроне увеличивается в типе 1:1 и уменьшается в типах 1:2 и 1:3. В кронах женских особей видов высоких кустарников ТПС 1 подгруппы преобладает только в типе 1:1, мужских – в типах 1:1 и 1:2. У женских особей деревьев и высоких кустарников ассимилирующих годичных побегов больше, чем у мужских в 1,3-1,4 раза.

В структуре крон кустарников средней величины 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. В кронах женских и мужских особей *S. cinerea*, женских особей *S. triandra* ТПС 1 подгруппы преобладают в типах 1:1 и 1:2; у мужских особей *S. triandra* – во всех типах. По сравнению с высокими кустарниками доля участия ТПС в кроне меньше в типе 1:1 и больше в типах 1:3 и 1:4. Как и у высоких кустарников, в кронах кустарников средней величины число ассимилирующих годичных побегов у женских особей больше, чем у мужских в 1,4-1,6 раза.

В структуре крон низких кустарников 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. В составе кроны особей *S. starkeana*, по сравнению с *S. rosmarinifolia*, встречается большее число архитектурных типов (ТПС). Возможно, это связано с малым углом отхождения побегов у *S. rosmarinifolia* (15-25°), по сравнению с *S. starkeana* (60-90°), в связи с чем внутри кроны имеется большая затененность. У данных видов преобладают ТПС 2 подгруппы, что обусловлено отмиранием большого числа верхних метамеров побега (от 7 до 13), приводящим к мезо- и базитонии. Именно по этой причине у данных видов отмечен наибольший процент развития побегов из спящих почек в различных типах ТПС (16,8-18 %). По сравнению с кустарниками средней величины разнообразие типов ТПС кроны уменьшается, а количество побегов, развивающихся из спящих почек, больше на 5-8 %.

Сравнение архитектоники изученных видов ив показало, что у женских особей каждого вида (кроме *S. acutifolia*) наблюдается большее разнообразие типов ТПС по сравнению с мужскими; ассимилирующих (годичных) побегов в составе ТПС у женских особей в 1,3 – 1,7 раза больше, чем у мужских. Женские растения в отличие от мужских тратят органические вещества не только на формирование цветков, но и образование семян и плодов, а для этого им нужна большая поверхность ассимиляции. Вероятно, поэтому женские растения более разветвлены по сравнению с мужскими.

У особей деревьев и высоких кустарников различные части кроны отличаются соотношением годичных ассимилирующих побегов: наибольшее их число находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней. У деревьев в структуре модельных ветвей преобладают типы ТПС 1:1 и 1:2, которые у мужских особей встречаются примерно в одинаковых количествах, а у женских – резко преобладает тип ТПС 1:2 (рис. 8). У кустарников в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских – 1:2 (рис. 8).

Анализируя соотношение различных типов ТПС по подгруппам, можно констатировать, что в первой подгруппе большинства мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских 1:2.

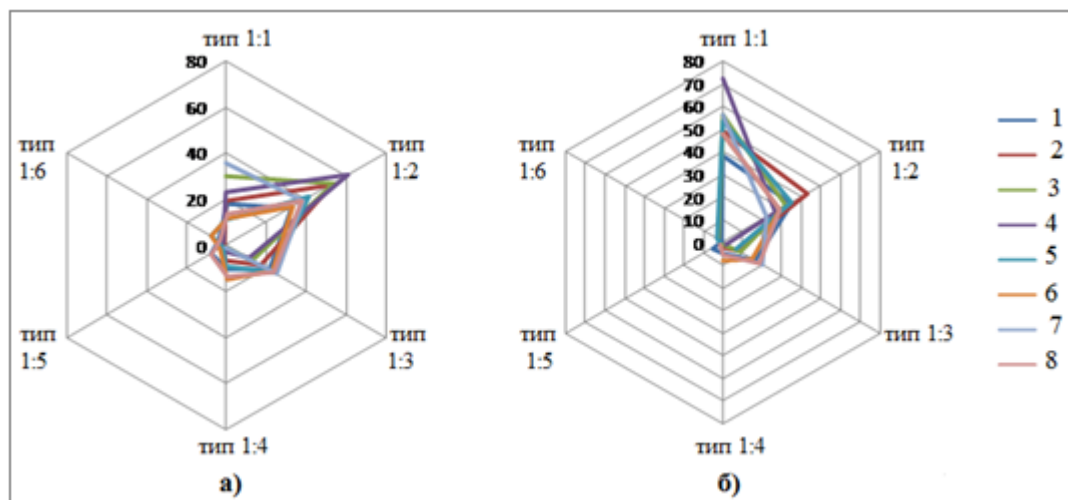


Рисунок 8. – Соотношение различных типов ТПС в кронах женских и мужских особей изученных видов ив

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*

Во второй подгруппе у женских особей преобладает тип ТПС 1:2 и 1:3; 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.

Годичные побеги, развивающиеся из спящих почек, встречаются у низких кустарников в 3-6 раз чаще, чем у деревьев.

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.

Кроме того, структура ТПС зависит от этапности опадения генеративных побегов. Так как двуэтапно-оппадающие 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.

На основе проведенных исследований выделены следующие архитектурные модули (рис.9):

1 – модуль I, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для высоких кустарников и деревьев (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*);

2 – модуль II, основанный на акротонии с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. alba*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*);

3 – модуль III, основанный на акротонии с условно-неопадающими генеративными побегами. Характерен для *S. pentandra*;

4 – модуль IV, основанный на мезотонии с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для кустарников средней величины (*S. aurita*);

5 – модуль V, основанный на мезотонии с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для кустарников средней величины (*S. triandra*, *S. cinerea*);

6 – модуль VI, основанный на базитонии с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для низких кустарников (*S. lapponum*);

7 – модуль VII, основанный на базитонии с двухэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для низких кустарников *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*.

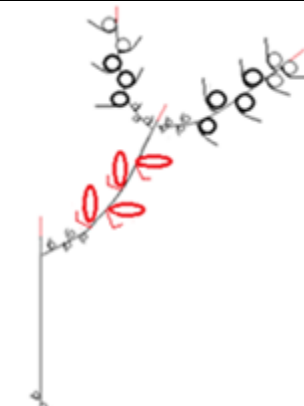
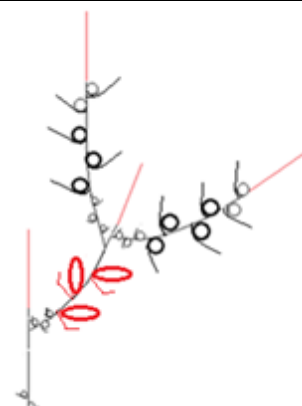
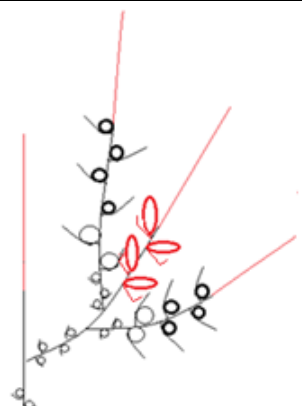
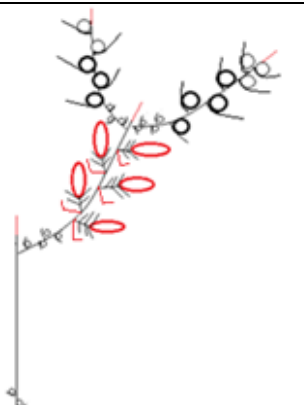
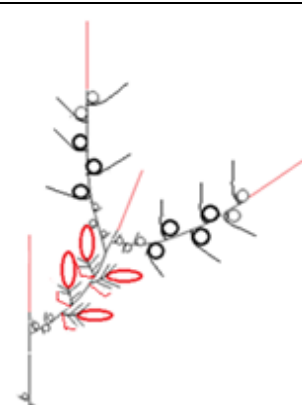
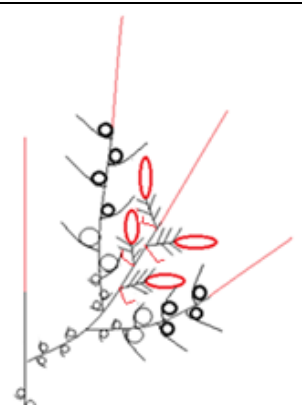
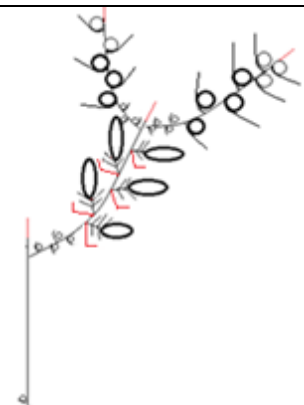
Долговечность генеративных побегов	Варианты ветвления		
	акротония	мезотония	базитония
Одноэтапно-оппадающие	 Модуль I	 Модуль IV	 Модуль VI
Двухэтапно-оппадающие	 Модуль II	 Модуль V	 Модуль VII
Условно-неоппадающие	 Модуль III	Условные обозначения ○ - спящая почка, ○ - вегетативная почка, ● - генеративная почка, — - лист, └ - почечная чешуя, ○ - соцветие, ✦ - вегетативная часть генеративного побега	

Рисунок 9. – Архитектурные модули ив (красным цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)

Выделенные архитектурные модули приведены для типа ТПС 1:1, но учитывая их план строения можно составить архитектурные модули и для других типов ТПС.

Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе разных архитектурных модулей (табл. 6). 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*).

Таблица 6. – 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.

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*, *S. myrtilloides*) (табл. 6).

8.6. Возможные пути эволюционного развития архитектурных модулей жизненных форм бореальных видов ив

Представления о филогенетических связях рода *Salix* до настоящего времени противоречивы. В настоящей работе мы используем классификацию рода *Salix*, предложенную А.К. Скворцовым (1968, 1999).

Согласно литературным данным ивы сформировались в начале третичного периода (Криштофович, 1957; Graham, 1964; Ильинская, 2006; Павлюткин, 2002) в условиях бессезонного климата. Первичной ареной трансформации жизненных форм ив исследователи считают поймы рек (Скворцов, 1968; Афонин, 2006; Мазуренко, 2010; Гетманец, 2011).

Виды подрода *Salix* существовали в среднем мелу (Криштофович, 1957; Graham, 1964). Виды подрода *Vetrix* сформировались позднее: в первой половине третичного периода в составе теплоумеренной «арктотретичной» флоры. По данным А.К. Скворцова (1968), в связи с резким похолоданием севера Евразии во второй половине третичного периода территория распространения видов подрода *Vetrix* резко сократилась, и они (теплолюбивые) отступили на юго-восток Азии. Другая же часть видов бореальных секций подрода *Vetrix* (холодовыносливая), ранее сформированная в условиях средних и верхних поясов гор, стала осваивать более холодные зоны и распространилась по всей Голарктике (Скворцов, 1968). В

литературе отсутствуют данные о каких-либо «перемещениях» в холодные или теплые области представителей подрода *Salix*.

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.10).

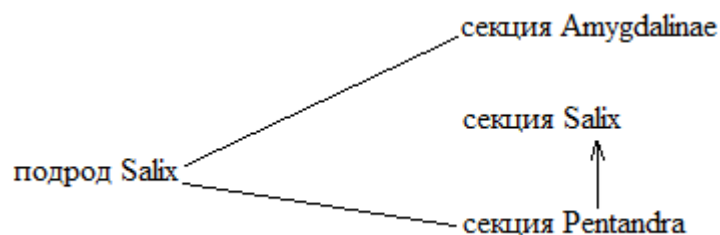


Рисунок 10. – Филогенетические связи видов ив изученных секций подрода *Salix* по А.К. Скворцову (1968)

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. 11). Происходит смена акротонии на мезотонию, и условно-неопадающие генеративные побеги сменяются на двуэтапно-оппадающие.

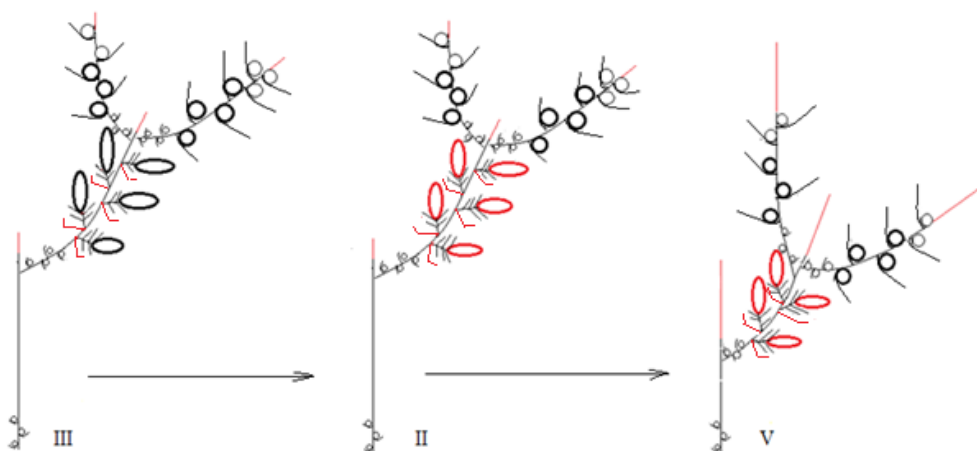


Рисунок 11. – Возможный путь эволюции архитектурных модулей в подрode *Salix*

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 из 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 двухэтапно. На основании этого мы предполагаем, что примитивные архитектурные модули для холодовыносливых видов из подрода *Vetrix* были VI и VII типов (рис. 12).

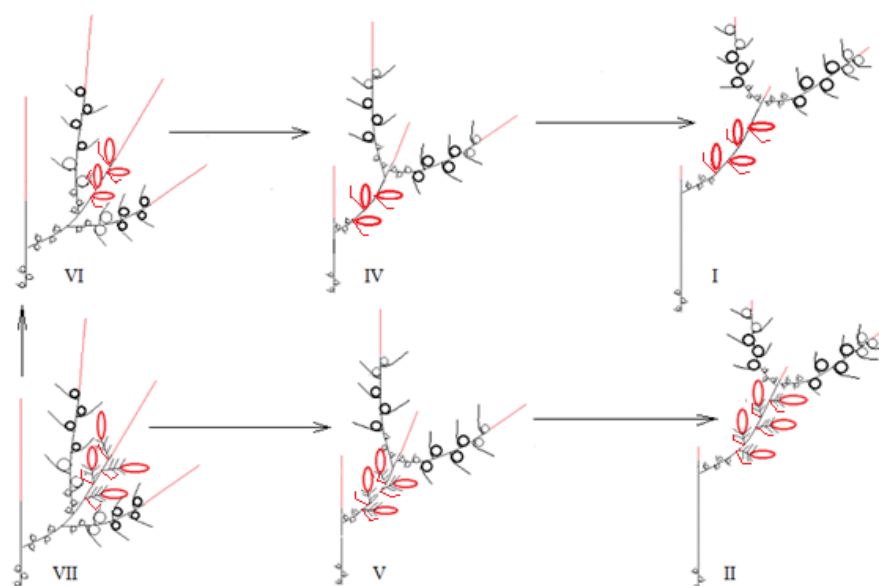


Рисунок 12. – Трансформация архитектурных модулей холодолюбивой ветви бореальных видов подрода *Vetrix* в ряду жизненных форм: кустарничек – кустарник – дерево

Такие архитектурные модули основаны на базитонии как с одноэтапно-, так и двухэтапно-опадающими генеративными побегами, а от них возникли модули, основанные на мезо- и акротонии с такими же типами генеративных побегов (рис. 12).

Доказательств филогенетических связей бореальных видов из 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 из подрода *Vetrix* можно выделить 2 линии эволюции жизненных форм: 1 – холодовыносливую, более молодую, возникшую от аркто-монтанных видов, в которой

эволюция жизненных форм шла от кустарничков и кустарников к деревьям, 2 – теплолюбивую, видимо, не уходившую в горы, в которой эволюция жизненных форм происходила от дерева к кустарнику.

Эволюция жизненных форм основана на эволюции архитектурных модулей. В связи с этим мы выделяем схему трансформаций архитектурных модулей от теплолюбивой ветви подрода *Vetrix* (рис. 13).

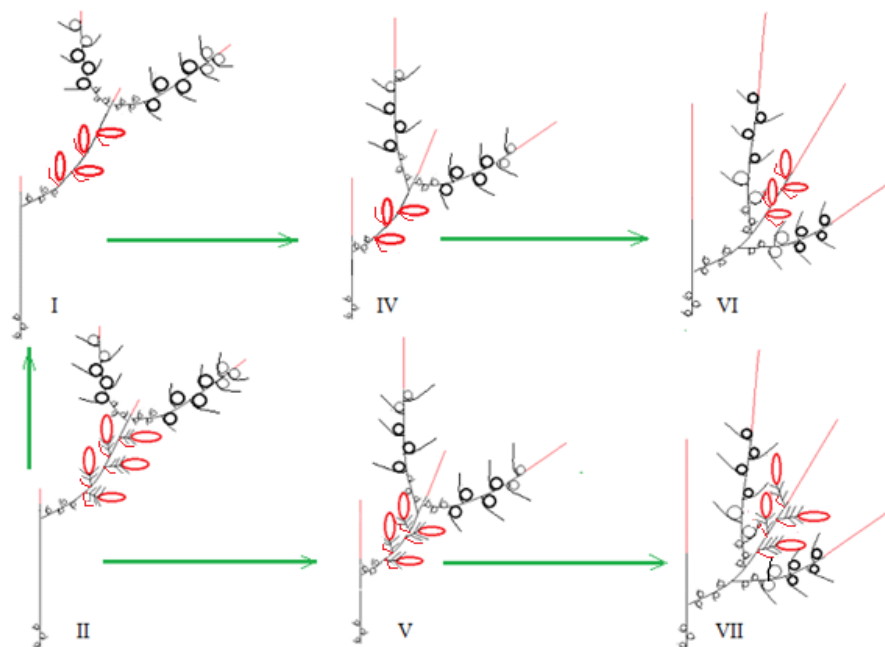


Рисунок 13. – Трансформация архитектурных модулей бореальных видов подрода *Vetrix* в ряду жизненных форм: дерево – кустарник – кустарничек

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование и анализ работ других авторов (Афонин, 2006; Гетманец, 2011) позволяет сделать вывод, 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. 14). 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 гипогенно-геоксильных кустарников. Причем на низких участках поймы сформировались жизненные формы мало- и многоствольных деревьев (1, 2), а также высоких гипогенно-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 эпигенно-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 гипогенно-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.

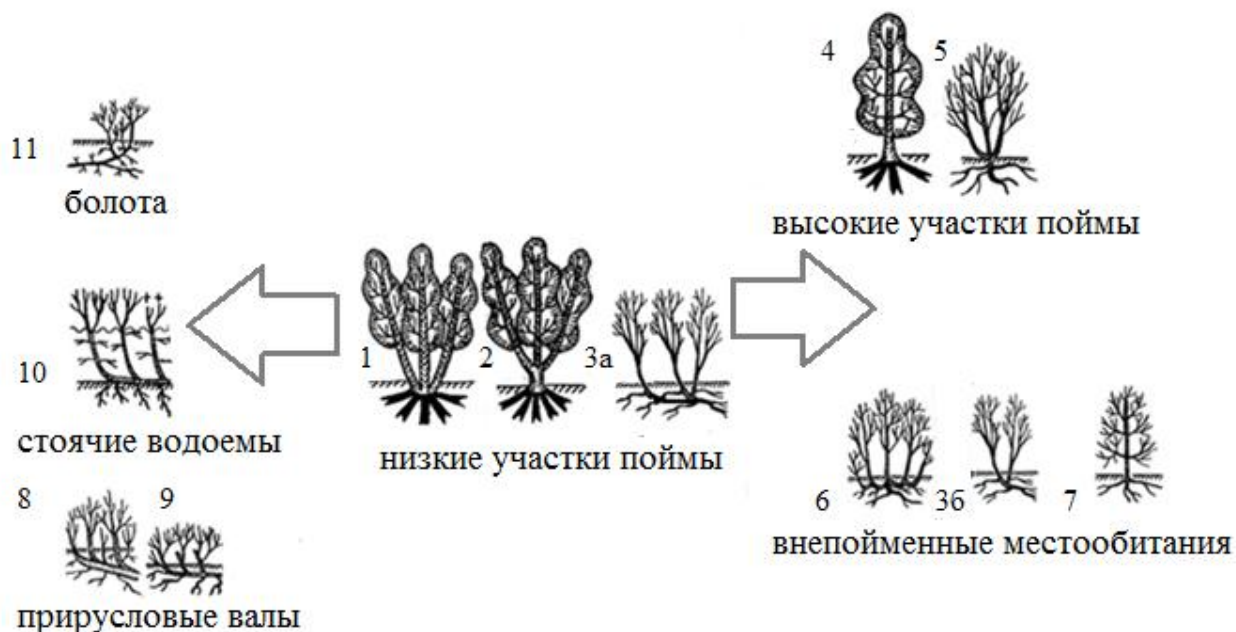


Рисунок 14. – Направления адаптивной радиации жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*

Условные обозначения: стрелка слева – гигрофильная линия, стрелка справа – ксерофильная линия

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 особей 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 затопляемых 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 длиннохлоризомный 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 хлоризомах, 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. 14).

Условия обитания существенным образом отразились на биологии и морфологии ив, и в первую очередь, на структуре их побегов. 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. Это доказывает, что в кроне постоянно идут процессы отмирания. 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 %. Это связано с тем, что неаллювиальные виды могут произрастать на разнообразном субстрате, они менее требовательны к аэрации почв, часто выносят заболачивание и большую затененность. В отличие от неаллювиальных видов, аллювиальные поселяются на открытых местообитаниях, аэрируемых субстратах вдоль рек, что и отражается на размерах особей, их побегов и побеговых систем.

У изученных видов ив выделено 3 варианта генеративных побегов: регулярного возобновления, силлептические и пролептические. Среди генеративных побегов регулярного возобновления выделены одноэтапно-оппадающие, двуэтапно-оппадающие, условно-неоппадающие, 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.

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 генеративных побегов – 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.

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.

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 длиннохлостовый гипогеогенно-геоксильный кустарник и полуводный длиннохлостовый факультативный стланик 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 неоппадающими генеративными побегами, 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.15).

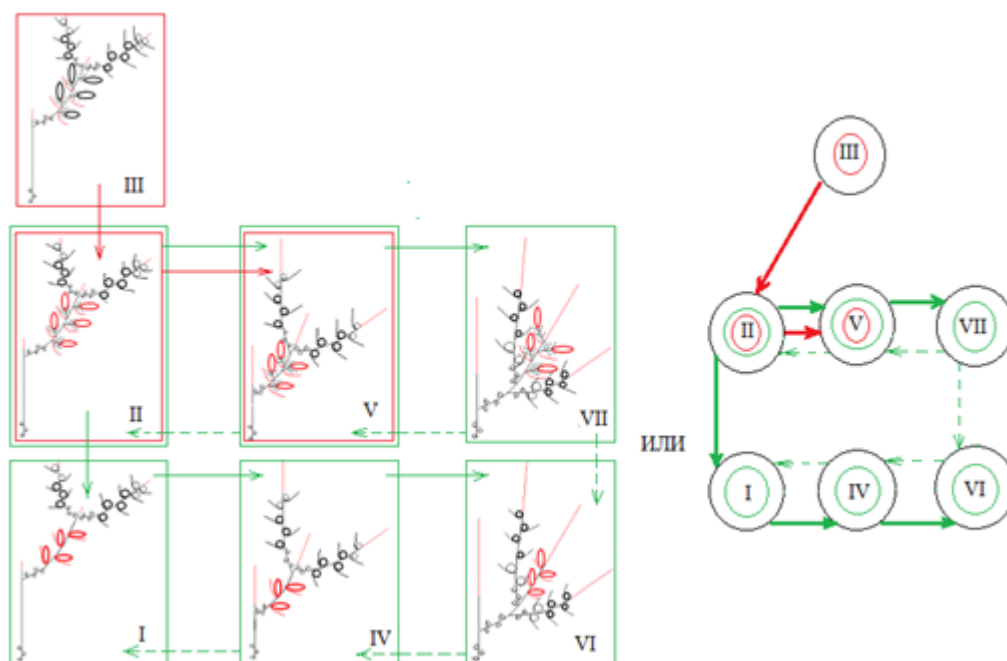


Рисунок 15. – Схема эволюции архитектурных модулей жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*

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 под родах *Salix* и *Vetrix* тесно связана с эволюцией жизненных форм и шла в разных направлениях: в подроде *Salix* – от акротонного модуля с олиственными двуэтапно-оппадающими генеративными побегами к мезотонному модулю; в подроде *Vetrix* – в первой линии от акротонного модуля с олиственными двуэтапно-оппадающими генеративными побегами к модулям, основанным на базитонии с одно- или двуэтапно-оппадающими генеративными побегами; во второй линии подрода *Vetrix* – от бази- к мезо- и акротонии с генеративными побегами одно- или двуэтапно-оппадающими.

Общие выводы

1. У 16 бореальных видов ив описан полный онтогенез, включающий 9 онтогенетических состояний. Иматурные и виргинильные растения древесных 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 стланник. У деревьев описаны 3 жизненных формы; одностовольное дерево, мало- и многостовольное 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: стланник, факультативный стланник и полуводный длинноксилоризомный стланник. Среди бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* чаще

встречаются жизненные формы: одноствольное дерево, 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-оппадающие; среди силлептических генеративных побегов выделено 5 подвариантов, отличающихся длиной и олиственностью нижней части. Одноэтапно-

оппадающие генеративные побеги регулярного роста и силлептические и пролептические генеративные опадают после цветения и не принимают участия в формировании кроны. Нижняя олиственная часть двуэтапно-оппадающих побегов фотосинтезирует в составе двулетних побегов кроны до осени, и по функции и времени существования в составе побеговых систем они тождественны силлептическим вегетативным 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, вариантов 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 архитектура ив двух подродов, – модуль, основанный на базе акротонии с условно-неоппадающими 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-оппадающими генеративными побегами к мезотонному модулю в подроде *Salix*; а в подроде *Vetrix* к модулям, основанным на базитонии с одно- или двуэтапно-оппадающими генеративными побегами. В подроде *Vetrix* выявлена и вторая линия эволюции: от бази- к мезо- и акротонии с одно- или двуэтапно-оппадающими генеративными побегами.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. 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. (1,7 п.л).
2. Недосеко, О.И. Редкий вид (*Salix vinogradovii* A. Scvorts) Нижегородской области, нуждающийся в охране, его местонахождения и жизненные формы / О.И. Недосеко // Известия Самарского научного центра РАН. – 2009. – Т.11. – № 1(3). – С.445-447.
3. Недосеко, О.И. Поливариантность жизненных форм у ивы ушастой *Salix aurita* L. / О.И. Недосеко // Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования». – 2011. – № 4 [29]. – Часть 1. – С.399-401.
4. Недосеко, О.И. Разнообразие жизненных форм ивы козьей (*Salix caprea* L.) / О.И. Недосеко // Бюллетень МОИП. – Отдел биологический. – 2011. – Т.116. – Вып.5. – С.55-64.
5. Недосеко, О.И. Жизненные формы ивы приземистой *Salix starkeana* Willd. / О.И. Недосеко // Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования». – 2011. – № 6 (31). – Часть 2. – С.390-397.

6. Недосеко, О.И. Новая жизненная форма ивы пепельной *Salix cinerea* L. / Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования». – 2011. – № 6 (32). – Часть 2. – С.397-402.

7. Недосеко, О.И. Онтоморфогенез ивы черниковидной *Salix myrtilloides* L. В условиях Нижегородской области / О.И. Недосеко // Международный научный журнал «Мир науки, культуры, образования». – 2012. – № 1(32). – (Ч.1.) – С.302-306.

8. 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. – № 1(32). – (Ч.1.) – С.306-308.

9. Недосеко, О.И. Жизненные формы ивы розмаринолистной *Salix rosmarinifolia* L. в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Бюллетень МОИП. – Отдел биологический. – 2012. – Т.117. – Вып. 2. – С.71-80.

10. Недосеко, О.И. Онтоморфогенез ивы ушастой *Salix aurita* L. в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Вестник ННГУ. – 2012. – № 3(1). – С.122-129.

11. Недосеко, О. И. Жизненные формы деревьев бореальных видов рода *Salix* / О.И. Недосеко // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. – 2012. – № 2 (1). – С. 110-117.

12. Недосеко, О.И. Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* / О.И. Недосеко // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. – 2014. – № 1(1). – С.172-179.

13. Недосеко, О.И. Классификация побегов и побеговых систем различных жизненных форм ивы розмаринолистной / О.И. Недосеко // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. – 2014. – № 1(1). – С.140-147.

14. Недосеко, О.И. Архитектурные типы крон женских и мужских особей *Salix acutifolia* L. / О.И. Недосеко, В.П. Виктор // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1(17). – С.14-27.

Монографии:

15. Недосеко, О.И. Ивы Нижегородской области: монография / О.И. Недосеко. – Арзамас: АГПИ им. А.П. Гайдара, 2010. – 171 с. (9,8 п.л.).

16. 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. – 426 с. (23,1 п.л.).

17. Недосеко, О.И. Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*: монография / О.И. Недосеко. – Арзамас: Арзамасский филиал ННГУ, – 2015. – 247 с. (14,4 п.л.).

Публикации в других изданиях:

18. Недосеко, О.И. Типы побегов и побеговых систем у некоторых видов рода *Salix* / О.И. Недосеко // Успехи экологической морфологии растений. – М.: Прометей, 1994. – С. 35-36.

19. 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. – С.189-191.

20. 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. – С.191-192.

21. Недосеко, О.И. Отдельные местонахождения и жизненные формы ивы Виноградова (*Salix vinogradovii*) в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // VIII Международная конференция по морфологии растений, посвященная памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – Москва. – 2009. – С.94-97.

22. Недосеко, О.И. Ивы Нижегородской области / О.И. Недосеко // Ботанические исследования и методика преподавания ботанических дисциплин: материалы региональной научно-методической конференции, посвященной памяти нижегородских ботаников Д.В. и В.Д. Аверкиевых (к 90-летию В.Д. Аверкиева). – Нижний Новгород, 2010. – С.36-40.

23. Недосеко, О.И. Фитоценотическая и экологическая приуроченность видов ив и их распространение в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Ботанические исследования и методика преподавания ботанических дисциплин: материалы региональной научно-методической конференции, посвященной памяти нижегородских ботаников Д.В. и В.Д. Аверкиевых (к 90-летию В.Д. Аверкиева). – Нижний Новгород, 2010. – С.40-44.

24. Недосеко, О.И. Жизненные формы бореальных видов ив подрода *Salix* и *Vetrix* в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах: материалы VII Всероссийской научно-практической конференции. Новосибирск, 2011. – С.208-210.

25. Недосеко, О.И. Поливариантность развития *Salix rosmarinifolia* L. В пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах: материалы VII Всероссийской научно-практической конференции. Новосибирск, 2011. – С.210-212.

26. Недосеко, О.И. Однодомная особь ивы чернеющей / О.И. Недосеко // Естественные и гуманитарные науки – устойчивому развитию общества: Международный сборник научных трудов, посвященный году Германии в России – Альтекс, 2012. – С.110-114.

27. Недосеко, О.И. Вторичное цветение бореальных видов ив в пределах Нижегородской области / О.И. Недосеко // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: труды Международной конференции (к 85-летию со дня рождения А.Г. Еленевского). – М., 2013. – С.153-155.

28. 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. – С.323-326.

29. 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. – М., 2014. – С.326-329.

30. Недосеко, О.И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* / О.И. Недосеко // Вестник КазНУ. Серия Экологическая. – 2015. – № 2/2(44). – С.673-678.

31. Недосеко, О.И. Влияние световых условий и половой принадлежности на архитектурную модель ивы козьей / О.И. Недосеко // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования:

материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова. – Пенза. – 2016. – С. 142-145.

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

33. 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

34. Недосеко, О.И. Архитектоника *Salix dasyclados* L. в зависимости от пола и световых условий / О.И. Недосеко // Адаптация учащихся всех ступеней образования в условиях современного образовательного процесса: материалы XII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием / Под общ. ред. В.Н. Крылова. – Арзамас: АФ ННГУ, 2016. – 242 с.

35. 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. – С.277-282.