

УДК 582.623

**ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ
ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX***

© 2014 г.

О.И. Недосеко

Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского, Арзамасский филиал

nedoseko@bk.ru

Поступила в редакцию 18.09.2013

Исследованы онтоморфогенез и жизненные формы 16 бореальных видов ив: *S.alba*, *S.fragilis*, *S.caprea*, *S.pentandra*, *S.cinerea*, *S.aurita*, *S.starkeana*, *S.myrsinifolia*, *S.rosmarinifolia*, *S.triandra*, *S.acutifolia*, *S.viminalis*, *S.dasyclados*, *S.vinogradovii*, *S.myrtilloides*, *S.lapponum*. Вследствие поливариантности развития для этих видов характерна не одна, а несколько жизненных форм. В зависимости от экологических условий у изученных видов выделены 11 жизненных форм.

Ключевые слова: онтоморфогенез, жизненная форма, дерево, факультативный стланник, аэроксильный и геоксильный кустарник, деревце.

Введение

В популяционной биологии растений сравнительно недавно сформировалась концепция поливариантности развития особей [1]. В рамках этой концепции онтоморфогенез рассматривается не как ряд последовательных, однозначно определяемых этапов, а как сложно организованная совокупность рядов со взаимными переходами. Неоднозначность онтоморфогенеза в разных эколого-ценотических ситуациях приводит к становлению различных жизненных форм у одного и того же вида. Определенный же набор жизненных форм, свойственный каждому виду в тех или иных условиях, может характеризовать то или иное положение его в ценозе.

Род Ива – *Salix* L., к которому относятся объекты исследования, входит в большое семейство Ивовые (*Salicaceae*) и включает около 370 видов, которые распространены, в основном, в умеренном поясе северного полушария [2]. В средней полосе европейской части России ивы играют большую роль в формировании растительного покрова.

Для рода *Salix* характерен широкий диапазон жизненных форм, начиная от лесных древесных форм и кончая ксилоризомными кустарничками арктических широт. Если ксилоризомные и стланиковые кустарниковые и кустарничковые ивы Арктики, Гипоарктики и Северо-Востока бывшего СССР привлекали большое число исследователей и по ним имеется много работ [3–13], то древесные и кустарниковые жизненные формы лесной зоны изучены недостаточно. Специальных работ по жизненным формам древесных и кустарниковых бореаль-

ных ив почти нет. В литературе есть только отдельные заметки, посвященные корневым системам древесных форм [6, 14, 15]. Сравнительно немногие из видов ив умеренных широт – высокоствольные деревья. Гораздо чаще встречается форма роста в виде низкоствольного, сильно ветвящегося почти от самой земли ширококронного деревца или формы, переходные к кустарникам [2].

В Нижегородской области произрастает 17 видов ив [16], принадлежащих к трем под родам – *Salix*, *Vetrix* и *Chamaetia*. К под роду *Salix* относятся *S.pentandra* L., *S.triandra* L., *S.fragilis* L., *S.alba* L.; к под роду *Vetrix* относятся *S.caprea* L., *S.cinerea* L., *S.myrsinifolia* Salisb., *S.aurita* L., *S.starkeana* Willd., *S.phylicifolia* L., *S.viminalis* L., *S.dasyclados* Wimm., *S.lapponum* L., *S.acutifolia* Willd., *S.rosmarinifolia* L., *S.vinogradovii* A.Skvorts; *S. myrtilloides* L. относится к под роду *Chamaetia*.

Виды под рода *Salix* формировались в третичном периоде [2]. Большинство членов этого под рода – аллювиальные деревья, преимущественно распространенные в умеренных (а отчасти и тропических) областях. Они отличаются примитивным строением прицветных чешуй, нектарников, андроцея и гинецея. В пределах под рода *Salix* часто встречаются весьма крупные деревья (*S.alba*, *S.fragilis* – высотой до 25–30 м) или высокие кустарники.

Виды под рода *Vetrix* формировались позднее видов под рода *Salix*, в частности по данным А.К. Скворцова [2] – в конце плейстоцена. Под род *Vetrix* самый большой и сложный под род в пределах рода *Salix*. В пределах под рода *Vetrix* часто встречаются кустарники или деревья средней величины.

Автором исследованы 16 видов ив, произрастающих на территории изученных районов, из них 4 вида – деревья (*S.alba*, *S.caprea*, *S.pentandra*, *S.fragilis*), 12 видов – кустарники (*S.cinerea*, *S.aurita*, *S.starkeana*, *S.myrsinifolia*, *S.rosmarinifolia*, *S.triandra*, *S.acutifolia*, *S.viminalis*, *S.dasyclados*, *S.vinogradovii*, *S.myrtilloides*, *S.lapponum*).

Материал и методика

Полевой материал был собран в течение 1993–2013 гг. в Нижегородской, Московской, Владимирской областях. Материал был собран в различных местообитаниях.

Во всех местообитаниях проанализировано по 10 экземпляров каждого возрастного состояния [17]. При определении жизненных форм изученных видов ив использовалась классификация жизненных форм широколиственных деревьев А.А. Чистяковой [18], а также классификация кустарников И.И. Истоминой и Н.Н. Богомоловой [19].

В настоящей работе особь рассматривалась как морфологически и физиологически целостное образование, физически обособленное от других, ему подобных [1, 20]. Использовались два подхода к счетным единицам (элементам) популяции: морфологический и фитоценотический [20, 1]. В случае простого индивида (одноствольное дерево) морфологическая счетная единица соответствует физически целостному организму и совпадает с фитоценотической счетной единицей – центром воздействия на среду, или генеттой [21]. В случае сложного индивида (мало- и многоствольных деревьев-кустов) – физически непрерывных образований – особь состоит из нескольких центров воздействия на среду («сгустков» биомассы) – фитоценотических единиц, или рамет (термин J.L. Harper [21]). Этот подход использовался и при рассмотрении кустарников как особой группы древесных растений, образующих относительно самостоятельную ценотическую систему – кустарниковую синузину.

Результаты

Детальное исследование онтогенезов изученных видов ив показало, что каждому из них свойственна не одна, а определенный набор жизненных форм. Морфогенез каждой из форм является результатом соответствующего пути онтогенеза. Варианты онтоморфогенеза зависят от тех фитоценотических условий, в которых находится растение изучаемого вида.

Подобная поливариантность онтогенеза и способность менять направление развития при

изменении экологической обстановки характеризуют фитоценотическую пластичность изученных видов ив, а также отражают определенный тип стратегии видов. Фитоценотическая толерантность этих видов выражается в широком наборе жизненных форм в одной ценопопуляции.

Жизненные формы бореальных видов ив, как и у изученных ранее видов ив Арктики, Гипоарктики и Северо-Востока России [6], обусловлены биологическими и морфологическими особенностями. К таким особенностям в роде *Salix* относятся: 1) очень большое светолюбие, обусловленное формированием исходных аллювиальных видов вблизи русла рек; 2) полегание стволов и ветвей под влиянием тока паводковой воды и подвижных аллювиальных наносов, что обеспечивает выживаемость побеговой системы; 3) саблевидное изгибание нижних частей основных скелетных осей, которые в дальнейшем укореняются и способствуют простратности жизненных форм; 4) активное придаточное корнеобразование на нижней части стволов и подземных частях.

Изученные жизненные формы ив относятся к двум крупным категориям: к деревьям (*S.alba*, *S.fragilis*, *S.caprea*, *S.pentandra*) и кустарникам (*S.cinerea*, *S.aurita*, *S.starkeana*, *S.myrsinifolia*, *S.rosmarinifolia*, *S.triandra*, *S.acutifolia*, *S.viminalis*, *S.dasyclados*, *S.vinogradovii*, *S.myrtilloides*, *S.lapponum*). У этих категорий имеются также и стланиковые жизненные формы.

Обнаруженные жизненные формы у бореальных видов ив представлены в таблице и на рисунке. Ниже приводятся описания и биолого-морфологические особенности данных жизненных форм.

Жизненная форма **одноствольное дерево**. Онторморфогенез данной жизненной формы был изучен на примере *S.alba*, *S.fragilis*, *S.caprea*, *S.pentandra*, *S.dasyclados*. Особи данной жизненной формы встречаются вдали от речных пойм, на более сухих почвах, при наличии верхушечного и бокового затенения. Высота деревьев от 17.5–18 м (*S.caprea*, *S.pentandra*) до 22.5–25.5 м (*S.alba*, *S.fragilis*), продолжительность жизни от 80 (*S.fragilis*) до 100 лет (*S.caprea*, *S.pentandra*, *S.alba*).

Жизненная форма **аэроксильное мало- или многоствольное дерево**. Онторморфогенез данной жизненной формы был изучен на примере *S.alba*, *S.fragilis*, *S.caprea*, *S.pentandra*. Особи *S.caprea*, *S.pentandra* данной жизненной формы встречаются на более открытых участках (опушках, вырубках, насыпях), характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон. Аэроксильные деревья *S.alba*, *S.fragilis* встречаются на открытых сухих участках пойм

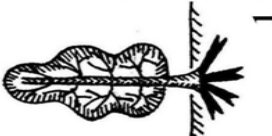
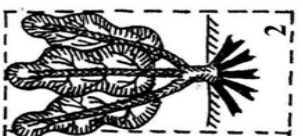


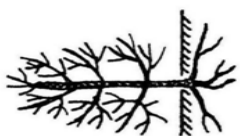

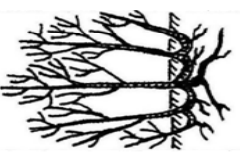
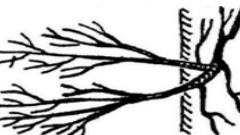


ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ	ОДНОСТВОЛЬНЫЕ	АЭРОКСИЛЬНЫЕ	ГЕОКСИЛЬНЫЕ	СТЛАНИКОВЫЕ	
				АЭРОКСИЛЬНЫЕ	ГЕОКСИЛЬНЫЕ
ДЕРЕВЬЯ	 1	 2	 3		 4
	 5	 6	 7	 8	 9
КУСТАРНИКИ					 11

Рис. Жизненные формы деревьев и кустарников boreальных видов ив: 1 – одноствольное дерево; 2 – аэроксильные мало- и многоствольные деревья; 3 – геоксильные мало- и многоствольные деревья; 4 – факультативный стланик; 5 – дерево; 6 – аэроксильный кустарник; 7 – эпигеогенно-геоксильный кустарник; 8 – высокий гипогеогенно-геоксильный кустарник; 9 – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник; 10 – полуводный длинноксилоризомный стланик; 11 – стланик

Таблица

Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*: 1 – одноствольное дерево, 2 – мало- и многоствольные аэроксильные деревья, 3 – мало- и многоствольные геоксильные деревья, 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

Жизненная форма Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>S.alba</i>	+	+	+	+							
<i>S.fragilis</i>	+	+	+	+							
<i>S.caprea</i>	+	+	+								
<i>S.pentandra</i>	+	+	+								
<i>S.aurita</i>					+		+	+			
<i>S.starkeana</i>					+		+	+			
<i>S.myrsinifolia</i>					+	+					
<i>S.acutifolia</i>					+	+					+
<i>S.triandra</i>						+	+	+			+
<i>S.viminalis</i>						+					+
<i>S.dasyclados</i>	+					+					
<i>S.vinogradovii</i>						+	+				
<i>S.cinerea</i>							+	+		+	
<i>S.rosmarinifolia</i>							+	+			
<i>S.laponum</i>									+		
<i>S.myrtilloides</i>									+		

рек, по берегам водоемов. Жизненная форма аэроксильного мало- или многоствольного дерева формируется на ранних этапах онтоморфогенеза (имматурное, виргинильное возрастное состояние) в результате образования новых скелетных осей из надземно расположенных спящих почек. По сравнению с одноствольными деревьями у аэроксильных деревьев меньше высота и продолжительность жизни основных скелетных осей.

Жизненная форма **геоксильное мало- или многоствольное дерево**. Онторморфогенез данной жизненной формы был изучен на примере *S.alba*, *S.fragilis*, *S.caprea*, *S.pentandra*. Особи *S.caprea*, *S.pentandra* данной жизненной формы встречаются в пределах того же растительного сообщества, что и жизненные формы аэроксильных деревьев (опушках, вырубках, насыпях), однако геоксильные жизненные формы тяготеют к более сомкнутым участкам подобных ценозов, характеризующихся значительно большей сомкнутостью крон. Геоксильные деревья *S.alba*, *S.fragilis* встречаются в тех же местообитаниях, что и жизненные формы аэроксильных деревьев (поймы рек, берега водоемов), но преимущественно на более влажных участках подобных ценозов, характеризующихся значительно большей сомкнутостью крон. Жизненная форма геоксильного мало- или многоствольного дерева формируется на ранних этапах онтоморфогенеза (имматурное, виргинильное возрастное состояние) в результате образования новых скелетных осей из подземно-

расположенных спящих почек ксилоризома. По сравнению с одноствольными деревьями, у геоксильных деревьев меньше высота и продолжительность жизни основных скелетных осей.

Жизненная форма **факультативный стланик**. Данная жизненная форма была изучена на примере *S.alba*, *S.fragilis*. Особи данной жизненной формы встречаются в условиях прирусловых валов крупных рек. У этих видов (*S.fragilis*, *S.alba*) диаметр лежащих стволов достигает 30–40 см и более. Иногда их стволы несколько приподнимаются над поверхностью песка, но и в этом случае они расположены горизонтально, в направлении течения воды. Особи этой жизненной формы испытывают ежегодное затопление полыми водами. Поэтому все скелетные оси ежегодно несколько полегают в направлении тока воды, заносятся песком и укореняются. На время паводка скелетные оси затопляются водой до уровня 1.5 м, поэтому на них можно видеть остатки сухой растительности и различного мусора. На стволах *S.alba* и *S.fragilis*, находящихся под водой на время паводка, 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 (основной скелетной оси) развиваются длинные придаточные корни, расходящиеся в разные стороны (до 2.5 м). Благодаря им растение закрепляется в подвижном субстрате. Продолжительность жизни основных скелетных осей не-

большая – до 30 лет, при этом они достигают диаметра ствола до 25 см. При отмирании скелетных осей на их базальных участках (на границе грунта и выхода стволиков) из спящих почек развиваются новые побеги формирования, образующие новые скелетные оси.

Жизненная форма деревце. Данная жизненная форма описана на примере *S.aurita*, *S.starkeana*, *S.myrsinifolia*, *S.acutifolia*. Особи данной жизненной формы неаллювиальных видов встречаются на сухих почвах в лесах при наличии затенения (*S.aurita*, *S.starkeana*, *S.myrsinifolia*), особи аллювиального вида *S.acutifolia* встречаются на разнообразных субстратах (глинистых, щебнистых) в пределах населенных пунктов около домов.

Биолого-морфологически жизненная форма деревце состоит из одной основной скелетной оси с длительностью жизни до 20 (*S.aurita*, *S.starkeana*) – 30 лет (*S.myrsinifolia*) и достигает высоты от 1.5 м (*S.aurita*), 2.4 м (*S.starkeana*) до 6.0 м (*S.myrsinifolia*).

Жизненная форма **аэроксильный кустарник.** Данная жизненная форма была изучена на примере *S.myrsinifolia*, *S.triandra*, *S.acutifolia*, *S.viminalis*, *S.dasyclados*, *S.vinogradovii*. Особи данной жизненной формы встречаются на возвышенных участках пойм рек, на более сухих участках при наличии бокового и верхушечного затенения. Жизненная форма аэроксильного кустарника формируется на ранних этапах онтоморфогенеза (имматурное, виргинильное возрастное состояние) в результате образования новых скелетных осей из надземно расположенных спящих почек. По сравнению с аэроксильными деревьями, у аэроксильных кустарников меньше общая высота и продолжительность жизни основных скелетных осей. Биолого-морфологически аэроксильный куст представляет собой систему сменяющих друг друга скелетных осей (до 80) с длительностью жизни от 25–27 лет (*S.myrsinifolia*, *S.triandra*, *S.vinogradovii*) до 30–33 лет (*S.acutifolia*, *S.viminalis*, *S.dasyclados*) и высотой от 5 м (*S.triandra*, *S.myrsinifolia*), 7.0 м (*S.viminalis*, *S.dasyclados*), 8.0 м (*S.vinogradovii*), 10 м (*S.acutifolia*).

Жизненная форма **эпигеогенно-геоксильный кустарник.** Онторморфогенез данной жизненной формы был изучен на примере *S.cinerea*, *S.rosmarinifolia*, *S.aurita*, *S.starkeana*, *S.triandra*, *S.vinogradovii*. Особи данной жизненной формы произрастают на достаточно увлажненных вторичных местообитаниях на разнообразном субстрате: на открытых участках заболоченных или заливных лугов, на опушках лесов при отсутствии верхнего яруса растительности.

Биолого-морфологически эпигеогенно-геоксильный кустарник представляет собой надземнообразующую систему основных скелетных осей, которые впоследствии втягиваются в почву, с длительностью жизни до 20–25 лет (*S.aurita*, *S.rosmarinifolia*, *S.starkeana*), 27–30 лет (*S.cinerea*, *S.triandra*, *S.vinogradovii*), высотой до 2.5–3.4 м (*S.aurita*, *S.rosmarinifolia*, *S.starkeana*) 5.0–6.5 м (*S.cinerea*, *S.triandra*, *S.vinogradovii*), образующих каждый раз свою систему придаточных стеблевых корней.

Жизненная форма **высокий гипогеогенно-геоксильный кустарник.** Онторморфогенез данной жизненной формы был изучен на примере *S.cinerea*, *S.rosmarinifolia*, *S.aurita*, *S.starkeana*, *S.triandra*. Особи данной жизненной формы произрастают по илистым или песчаным берегам рек на хорошо аэрируемых субстратах (*S.cinerea*, *S.triandra*), по опушкам лесов при наличии верхнего и бокового яруса растительности (*S.rosmarinifolia*, *S.aurita*, *S.starkeana*).

Биолого-морфологически гипогеогенно-геоксильный куст представляет собой небольшое количество подземнообразующихся основных скелетных осей примерно одинакового возраста, у которых не происходит смены их нескольких порядков. 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*).

Жизненная форма **низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник.** Онторморфогенез данной жизненной формы был изучен на примере охраняемых видов *S.lapponum*, *S.myrtilloides*. Особи данной жизненной формы произрастают на окраинах осоковых и сфагновых болот (на сфагновых и осоковых кочках) при наличии верхнего яруса травяной и древесной растительности. В составе данного фитоценоза произрастают единичные экземпляры березы белой, сосны обыкновенной, ели европейской, ивы пепельной, ивы ушастой, ивы приземистой, голубики, много осои, мха сфагнума и клюквы.

Биолого-морфологически низкий малоостный гипогеогенно-геоксильный куст представляет собой небольшое количество основных скелетных осей примерно одинакового возраста, которые образуются на подземном ксилоризоме. Скелетные оси достигают высоты 1.0–1.7 м, их длительность жизни 13–15 лет.

Жизненная форма **полуводный длинноксилоризомный стланик.** Онторморфогенез данной жизненной формы был описан на примере *S.cinerea*. Особи данной жизненной формы про-

израстают в стоячих водоемах на некотором расстоянии от берега (2–7 м). Их нижняя часть, высотой до 1 м, постоянно растет под водой. У особой данной жизненной формы длинный ксилоризом стелется по дну водоема, он укореняется с помощью придаточных корней до 30–45 см. От ксилоризома отходят основные скелетные оси с длительностью жизни до 15 лет, достигающие высоты до 2 м.

Жизненная форма **стланик**. Данная жизненная форма описана у аллювиальных видов кустарников *S.acutifolia*, *S.triandra*, *S.viminalis*. Она формируется под влиянием весенних полых вод в условиях прирусловых валов крупных рек. Образующаяся в начале онтоморфогенеза основная скелетная ось полегает по направлению тока воды, а в последующие годы становится погребенной наносным аллювием. От этой погребенной части развиваются недолгоживущие скелетные оси небольших диаметра и высоты. От погребенной части отходят придаточные корни, часть которых играет удерживающую функцию в подвижном субстрате (их длина до 4 м, они направлены в разные стороны).

Выводы

На основании данных, приведенных в таблице, можно констатировать, что среди бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* наиболее часто встречаются жизненные формы кустарников: аэроксильных и геоксильных в двух модификациях – эпигеогенно-геоксильных и гипогеогенно-геоксильных.

Видовые популяции всех изученных ив полиморфны по признаку жизненной формы. Каждая жизненная форма приурочена к определенным экологическим условиям. Таким образом, жизненная форма не всегда может являться таксономическим признаком. Проявление той или иной жизненной формы в пределах видовой популяции определяется условиями среды.

Эти исследования подтверждают, что именно разнообразие условий существования и определяет наличие вариантов онтогенеза деревьев и кустарников и приводит к образованию различных жизненных форм у одного и того же вида.

Ивы исходно являются аллювиальными древесными растениями [2]. Жизненная форма дерева – примитивный признак рода. Первичной ареной трансформации жизненных форм у ив многие авторы [2, 22, 23] считают поймы рек. Эта трансформация жизненных форм шла параллельно с сильной изменчивостью вегетативных органов [24].

В поймах крупных рек шел отбор на более низкие формы роста с быстрым развитием. В

связи с этим сформировалась стланиковая жизненная форма, у которой выработались скорость роста побегов, их активное ветвление, придаточное укоренение.

С выходом за пределы пойм жизненные формы изменились. На увлажненных заболоченных участках кусты стали приземистыми, нижние части скелетных осей стали саблевидно изгибаться и укореняться с помощью придаточных корней. Таким образом образовалась вегетативно-подвижная жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника.

В то же время на сухих почвах сформировалась жизненная форма деревце, а на сфагновых болотах в связи с погружением в моховую подушку – жизненная форма низкого длинноксилоризомного гипогеогенно-геоксильного кустарника.

В условиях малопроточных водоемов некоторые виды освоили полуводный образ жизни, в связи с чем у них сформировалась жизненная форма полуводного длинноксилоризомного стланика.

Анализ проведенного исследования дал возможность выделить параллельные ряды изменчивости жизненных форм у деревьев и кустарников бореальных видов ив и описать недостающие звенья в этих рядах – ранее описанное аэроксильное дерево-«куст» [25], а также жизненную форму полуводного длинноксилоризомного стланика [26]. Описанные ряды жизненных форм деревьев и кустарников включают: одноствольные формы, мало- и многоствольные (аэроксильные и геоксильные), формы стлаников.

Проведенное исследование расширяет представление о разнообразии жизненных форм у древесных видов в целом и еще в большей степени стирает грань между деревьями и кустарниками в общепринятом представлении. Основными признаками, отличающими деревья от кустарников у изученных ив, можно считать высоту и возраст скелетных осей. В то же время смена основных скелетных осей в ходе онтогенеза не является отличительным признаком кустарников, так как у жизненной формы гипогеогенно-геоксильного кустарника и у жизненной формы деревце такой смены основных скелетных осей в ходе онтогенеза не происходит.

Список литературы

1. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
2. Скворцов А.К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М.: Наука, 1968. 255 с.
3. Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *S.polaris* Wahlb. и *S.phlebophylla*

- Anderss // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С. 28–38.
4. Дервиз-Соколова Т.Г. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *S.viminalis* L. // Биол. науки. 1967. № 11. С. 64–70.
5. Дервиз-Соколова Т.Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 71–81.
6. Дервиз-Соколова Т.Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 975–982.
7. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны Восточной Сибири // В кн.: Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 3–48.
8. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
9. Полозова Т.Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (Salicaceae) на острове Врангеля // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1700–1712.
10. Мазуренко М.Т. Флювиаты – новая экологическая группа растений // Биология внутренних вод. 2001. № 2. С. 123–128.
11. Мазуренко М.Т. Кустарники рода *Salix* (Salicaceae) Северо-Востока России, структура и морфогенез // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 5. С. 36–42.
12. Гетманец И.А. Ивы Южного Урала: Биоморфы, экоморфы, ландшафтные группы // Вестник Тюменского государственного университета. 2010. № 3. С. 39–45.
13. Гетманец И.А. Биоморфологические адаптации ивы (*Salix*) к экстремальным условиям Южного Урала и Западной Сибири // Бюл. Главного бот. сада. М.: Наука, 2006. Вып. 191. С. 149–156.
14. Флоровский А.М. Корневая система вербы в плавнях // Лесное хозяйство. 1951. № 5. С. 46–49.
15. Ortmann Ch. Kurzer Beitrag zur Frage arteigener Wurzeltypen bei *Salix*-Arch. // Fortwessen. 1958. Bd. 7. H. 10/11. S. 888–910.
16. Недосеко О.И. Ивы Нижегородской области. Арзамас: АГПИ, 2010. 173 с.
17. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Прометей, 1989. Ч. 1. 102 с.
18. Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 93–105.
19. Истомина И.И., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 68–78.
20. Ценопопуляции растений (основные понятия и структуры). М.: Наука, 1976. 216 с.
21. Harper J.L. Population biology of plant. London: Acad. Press, 1977. 892 p.
22. Афонин А.А. Анализ внутривидовой изменчивости ивы трехтычинковой и ивы пепельной, обусловленной влиянием генетико-экологических факторов // Автореферат дис. ... канд. сельск.-хоз. наук. Брянск, 1996. 19 с.
23. Мазуренко М.Т. Пути соматической эволюции ивы (*Salix* L.) подрода *Chamaetia* (*Dumortier*) *Nasarov* на Северо-Востоке Азии // Бюл. Главного бот. сада. М.: Наука, 2007. Вып. 193. С. 106–116.
24. Афонин А.А. Изменчивость ив брянского лесного массива и перспективы их селекции на устойчивость и продуктивность // Автореферат дис. ... д-ра сельск.-хоз. наук. Брянск, 2006. 46 с.
25. Недосеко О.И. Разнообразие жизненных форм у бореальных ив подрода *Salix* и подрода *Vetrix* // Рукопись депонирована в ВИНТИ 07.07.93 г. № 1900. Вып. 93. М., 1993. 30 с.
26. Недосеко О.И. Новая жизненная форма ивы пепельной *Salix cinerea* L. // Междунар. науч. журн. «Мир науки, культуры, образования». 2011. № 6 (31). Ч. 2. С. 397–402.

LIFE FORMS OF BOREAL WILLOW SPECIES OF SUBGENERA *Salix* AND *Vetrix*

O.I. Nedoseko

Ontomorphogenesis and life forms have been studied of 16 boreal willow species *S.alba*, *S.fragilis*, *S.caprea*, *S.pentandra*, *S.cinerea*, *S.aurita*, *S.starkeana*, *S.myrsinifolia*, *S.rosmarinifolia*, *S.triandra*, *S.acutifolia*, *S.viminalis*, *S.dasyclados*, *S.vinogradovii*, *S.myrtilloides*, *S.laponum*. Several life forms are typical for these species due to polyvariance of their evolution. Depending on ecological conditions, these species acquire 11 life forms.

Keywords: ontomorphogenesis, life form, single-stemmed tree, few-stemmed tree, multi-stemmed tree, facultative elfin wood, aeroxlytic shrubs, epigeogenous-geoxlytic shrubs, hypogeogenous-geoxlytic shrubs, monocormic tree.

References

1. Cenopopuljácii rastenij (očerki populjaci-onnoj biologii). M.: Nauka, 1988. 184 s.
2. Skvorcov A.K. Ivy SSSR (sistematičeskij i geografičeskij obzor). M.: Nauka, 1968. 255 s.
3. Derviz-Sokolova T.G. Anato-morfologičeskoe stroenie *S. polaris* Wahlb. i *S. phlebophylla* Anderss // Bjul. MOIP. Otd. biol. 1966. T. 71. Vyp. 2. S. 28–38.
4. Derviz-Sokolova T.G. O stlanikovom karaktere rosta derevjanistyh rastenij na primere *S. viminalis* L. // Biol. nauki. 1967. № 11. S. 64–70.
5. Derviz-Sokolova T.G. Stroenie pobegov iv raznyh zhiznennyh form (na primere iv Chukotki) // Bjul. MOIP. Otd. biol. 1974. T. 79. Vyp. 2. S. 71–81.
6. Derviz-Sokolova T.G. Zhiznennye formy iv Severo-Vostoka SSSR // Bot. zhurn. 1982. T. 67. № 7. S. 975–982.
7. Mazurenko M.T., Hohrjakov A.P. K biologo-morfologičeskoi karakteristike kustarničkov taěžnoj zony Vostočnoj Sibiri // V kn.: Biologija i produktivnost' rastitel'nogo pokrova Severo-Vostoka SSSR. Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1976. S. 3–48.
8. Mazurenko M.T., Hohrjakov A.P. Struktura i morfogenez kustarnikov. M.: Nauka, 1977. 160 s.
9. Polozova T.G. Zhiznennye formy kustarnikovyh vidov *Salix* (Salicaceae) na ostrove Vrangelja // Bot. zhurn. 1990. T. 75. № 12. S. 1700–1712.
10. Mazurenko M.T. Fljuviaty – novaja jekologičeskaja gruppa rastenij // Biologija vnutrennih vod. 2001. № 2. S. 123–128.
11. Mazurenko M.T. Kustarniki roda *Salix* (Salicaceae) Severo-Vostoka Rossii, struktura i morfogenez // Bjuill. MOIP. Otd. biol. 2008. T. 113. Vyp. 5. S. 36–42.
12. Getmanec I.A. Ivy Južnogo Urala: Biomorfy, jekomorfy, landshaftnye gruppy // Vestnik Tjumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 2010. № 3. S. 39–45.
13. Getmanec I.A. Biomorfologičeskie adaptacii ivy (*Salix*) k jekstremal'nym uslovijam Južnogo Urala i Zapadnoj Sibiri // Bjul. Glavnogo bot. sada. M.: Nauka, 2006. Vyp. 191. S. 149–156.
14. Florovskij A.M. Kornevaja sistema verby v plavnjah // Lesnoe hozjajstvo. 1951. № 5. S. 46–49.
15. Ortmann Ch. Kurzer Beitrag zur Frage arzeigener Wurzeltypen bei *Salix*-Arch. // Fortwessen. 1958. Bd. 7. H. 10/11. S. 888–910.
16. Nedoseko O.I. Ivy Nizhegorodskoj oblasti. Arzamas: AGPI, 2010. 173 s.
17. Diagnozy i ključi vozrastnyh sostojanij lesnyh rastenij. Derev'ja i kustarniki: metodičeskie razrabotki dlja studentov biologičeskijh special'nostej / Pod red. O.V. Smirnovoj. M.: Prometej, 1989. Ch. 1. 102 s.
18. Chistjakova A.A. Zhiznennye formy i ih spektry kak pokazatel' sostojanija vida v cenoze (na primere širokolistvennyh derev'ev) // Bjul. MOIP. Otd. biol. 1988. T. 93. Vyp. 6. S. 93–105.
19. Istomina I.I., Bogomolova N.N. Polivariantnost' ontogeneza i zhiznennye formy lesnyh kustarnikov // Bjul. MOIP. Otd. biol. 1991. T. 96. Vyp. 4. S. 68–78.
20. Cenopopuljácii rastenij (osnovnye ponjatija i struktury). M.: Nauka, 1976. 216 s.
21. Harper J.L. Population biology of plant. London: Acad. Press, 1977. 892 p.
22. Afonin A.A. Analiz vnutripopuljacionnoj izmenčivosti ivy tretychinkovoj i ivy pepel'noj, obuslovlennyj vlijaniem genetiko-jekologičeskijh faktorov // Avtoreferat dis. ... kand. sel'sk.-hoz. nauk, Brjansk, 1996. 19 s.
23. Mazurenko M.T. Puti somatičeskoi jevoljucii ivy (*Salix* L.) podroda *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov na Severo-Vostoke Azii // Bjul. Glavnogo bot. sada. M.: Nauka, 2007. Vyp. 193. S. 106–116.
24. Afonin A.A. Izmenčivost' iv brjanskogo lesnogo massiva i perspektivy ih selekcii na ustojčivost' i produktivnost' // Avtoreferat dis. ... d-ra sel'sk.-hoz. nauk. Brjansk, 2006. 46 s.
25. Nedoseko O.I. Raznoobrazie zhiznennyh form u boreal'nyh iv podroda *Salix* i podroda *Vetrix* // Rukopis' deponirovana v VINITI 07.07.93 g. № 1900. Vyp. 93. M., 1993. 30 s.
26. Nedoseko O.I. Novaja zhiznennaja forma ivy pepel'noj *Salix cinerea* L. // Mezhdunar. nauch. zhurn. «Mir nauki, kul'tury, obrazovanija». 2011. № 6 (31). Ch. 2. S. 397–402.