ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ВИДОВ РОДА *SALIX* L. РОССИИ

О. И. Недосеко

Арзамасский филиал Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского,
Россия, Нижегородская область, г. Арзамас, ул. К. Маркса, 36
E-mail: nedoseko@bk.ru

В. П. Викторов

Московский педагогический государственный университет, Россия, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1/1
E-mail: nedoseko@bk.ru

LIFE FORMS OF *SALIX* L. GENUS TYPES IN RUSSIA

O. I. Nedoseko

Arzamas Branch of Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, 36 K. Marxa street, Arzamas, the Nizhny Novgorod region, Russia
E-mail: nedoseko@bk.ru

V. P. Viktorov

Moscow State Pedagogical University, 1/1 Malaya Pirogovskaya street, Moscow, Russia
E-mail: nedoseko@bk.ru

Аннотация. Актуальность и цели. В свете решения важнейшей задачи человечества по сохранению биоразнообразия видов изучение поливариантности жизненных форм (биоморф) растений конкретных систематических групп является одной из актуальных проблем ботаники. При этом особый интерес вызывают таксоны, характеризующиеся значительным разнообразием жизненных форм. К таковым относится род *Salix* L. – один из наиболее крупных и трудных в систематическом отношении. К настоящему времени наиболее подробно изучены ксилоризомные и стланиковые кустарниковые и кустарничковые ивы Арктики, Гипоарктики, Южного Урала, Северо-Востока и Дальнего Востока России [3, 5–17, 19–24]. Однако виды ив Европейской части России, распространенные в хвойных лесах умеренной зоны Северного полушария, т.е. бореальные виды двух подродов *Salix* и *Vetrix* Dum. с позиций биоморфологии до настоящего времени исследованы недостаточно. Цель работы – выделить жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* и проанализировать многообразие жизненных форм видов рода *Salix*, произрастающих на территории России. Материалы и методы. Приводится анализ работ по жизненным формам ив, произрастающих на территории России от европейской части до районов Крайнего Севера. Существующие типы жизненных форм приведены в единую систему и дополнены новой жизненной формой. Результаты. Вследствие поливариантности развития для видов характерна не одна, а несколько жизненных форм. В зависимости от экологических условий у изученных видов ив разными авторами выделено 22 жизненные формы. Из них 11 встречаются у бореальных видов, среди которых впервые выделена жизненная форма полуводный длинноксилоризомный стланик. Выводы. Выделены параллельные ряды изменчивости жизненных форм у видов ив и описано недостающее звено в этих рядах – полуводный длинноксилоризомный стланик. Из общего числа изученных видов рода *Salix*, произрастающих на территории России, на долю кустарников приходится 58 %, на долю деревьев – 17 %, на долю кустарничков – 25 %.

Ключевые слова: *Salix*, онтоморфогенез, жизненная форма, одноствольное дерево, малоствольное дерево, многоствольное дерево, кустарник, аэроксильное и геоксильное происхождение, стланик.

Для цитирования: Недосеко, О. И. Жизненные формы видов рода *Salix* L. России / О. И. Недосеко, В. П. Викторов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-2-5>

Abstract. Background. In view of addressing the vital issue of mankind to preserve biodiversity of species, the study of the polyvariety of life forms (biomorphs) of plants belonging to specific systematic groups is one of the most significant problems in botany. The taxa characterized by a significant variety of their life forms are of particular interest. These include the *Salix* L. genus being one of the largest and most difficult in a systematic way. To date, the most extensively studied species are the following: xylorhizome and creeping shrubs, and suffrutescent willows in the Arctic, Hypo-Arctic, South Urals, North-East and Far East of Russia [3, 5–17, 19–24]. However, the types of willows in the European part of Russia spread in the coniferous forests of the temperate zone of the Northern hemisphere, i.e., temperate and boreal species of the two *Salix* and *Vetrix* Dum. subgenera, are not completely studied from the standpoint of biomorphology to date. The goal of research is to specify the life-forms of the boreal species of *Salix* and *Vetrix* willow subgenera and analyze the diversity of life forms of species of the *Salix* genus growing on the territory of Russia. Materials and methods. The article deals with the analysis of works on life forms of willows growing in Russia and covering the area from the European part to the Extreme North. The existing types of life forms are given in the single system and supplemented with a new life form. Results. Due to the polyvariety of the development, the species are characterized by not one but several life forms. Depending

on the environmental conditions of the studied species of willows, different authors identified 22 life forms, 11 of which are present in boreal species, among which “semi-aquatic long-xylorithic scrub” was specified for the first time. Conclusion. Parallel series in variability of life forms of the willows species were outlined and the missing link in these series – semi-aquatic long-xylorithic scrub – was described. From the total number of the studied species of the *Salix* genus growing on the territory of Russia, the share of shrubs is 58 %, trees – 17 %, subshrubs – 25 %.

Key words: *Salix*, ontomorphogenesis, life form, single-stemmed tree, few-stemmed tree, multi-stemmed tree, shrub, aeroxyl and geoxyl origin, prostrate shrub.

For citation: Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Life forms of *Salix* L. genus types in Russia. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018;3(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-2-5>

Род *Salix* L. играет большую роль во флоре Евразии – это один из наиболее крупных и трудных в систематическом отношении родов флоры России. Из 300–400 видов, распространенных большей частью в Голарктике, на территории России и стран СНГ по данным разных авторов произрастает: 120 видов [32], 130 видов [1], 160 видов [34]. Из них в европейской части России – 40 видов, на Кавказе – 26, в Средней Азии – 43, Западной Сибири – 51, Восточной Сибири – 71, на Дальнем Востоке – 67 [1]. Видовое разнообразие ив резко возрастает в зоне лесотундры и тундры, до самых крайних границ распространения растительности на севере Арктики, а также заметно увеличивается с запада на восток [1]. В пределах Северо-Востока России находится один из центров разнообразия этого рода [33]. Широкое распространение видов ив коррелирует с разнообразием их жизненных форм.

Для рода *Salix* характерен широкий диапазон жизненных форм, включающий: одно-, мало- и многоствольные деревья (аэроксильного и геоксильного происхождения), аэроксильные, геоксильные кустарники, кустарнички, полустланики, стланики, травянистые многолетники (рис. 1). Анализ литературных данных показал, что только у 38 % российских ив определены жизненные формы, однако использование разных классификаций не дает полного представления о биоморфологии в роде *Salix*.

В России изучение ив началось с трудов Р. Э. Траутфеттера [35], который рассматривал северные кустарничковые ивы в группе *Frigidae*. В 1936 г. М. И. Назаров [27] опубликовал полную сводку по роду *Salix* во Флоре СССР. Он выделил в роде три подрода: *Chamaetia*, *Caprisalix*, *Amerina*, учитывая при этом некоторые признаки жизненных форм. И. Р. Морозов [26] в монографии «Ивы СССР, их использование и применение в лесозащитном лесоразведении» выделяет у 21 вида ив 3 формы роста: деревья, кустарники и карликовые травянистые кустарнички. А. Л. Новиков [30] в «Определителе деревьев и кустарников в безлистном состоянии» у 15 видов ив выделил 3 формы роста: деревья, кустарники и древовидный кустарник (как переходную форму). Г. И. Анциферов [1] на примере 22 видов ив Европейской части России выделил 4 жизнен-

ные формы: дерево, кустарник, деревце и распластаный кустарник.

А. К. Скворцов в монографии «Ивы СССР» [32] принял наряду с признанными жизненными формами: дерево, кустарник и кустарничек, особую категорию – деревце. По его мнению, 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 [32]. У многих арктических видов ив стволы целиком погружены в субстрат, а на поверхности появляются укороченные побеги с немногочисленными листьями и сережками. У таких видов, как ива травянистая, ива полярная и других развиваются настоящие столоны (подземные метаморфизированные побеги) с рудиментарными листьями в виде чешуек [32].

Многолетние исследования жизненных форм *Salix* Т. Г. Дервиз-Соколовой [17] позволили ей дать разностороннюю характеристику побеговых систем в роде. Так, на модельных экземплярах 25 видов кустарниковых и кустарничковых ив Арктики и Гипоарктики Северо-Востока бывшего СССР был прослежен морфогенез жизненных форм и описаны их структурные особенности. Она выделила 8 жизненных форм: 1 – высокий аэроксильный кустарник; 2 – низкий аэроксильный кустарник; 3 – аэроксильный стланиковый кустарник; 4 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с надземными ветвями, переходящими в древесные эпигеогенные корневища (ксилоризомы) с более или менее многочисленными придаточными корнями; 5 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с многочисленными надземными ветвями и подушковидной кроной; 6 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с короткими скоро отмирающими надземными ветвями и с двумя-тремя толстыми древесными эпигеогенными корневищами; 7 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с одревесневающими гипогеогенными корневищами (ксилоризомами); 8 – стержневой травянистый многолетник с одревесневающими гипогеогенными корневищами. Т. Г. Дервиз-Соколова [17] показала, что жизненные формы ив Северо-Востока распределяются между тремя категориями: ку-

старниковые, кустарничковые с эпигеогенными и гипогеогенными корневищами; в популяциях кустарничковых видов с гипогеогенными корневищами наблюдается переход к жизненной форме травянистого многолетника. На примере из Чукотки она отмечает не только полиморфность видов, но диморфность и полиморф-

ность их популяций по этому признаку; при этом различные жизненные формы внутри популяции могут обратимо трансформироваться одна в другую: кустарники – кустарнички – многолетние травянистые растения. Направление трансформации связано с условиями внешней среды.

Рис. 1. Жизненные формы в роде *Salix* (по материалам Т. Г. Дервиз-Соколовой (1982), Т. Г. Полозовой (1990), И. А. Гетманец (2011) и О. И. Недосеко (2014)): 1 – одноствольное дерево; 2 – мало- и многоствольные аэроксильные деревья; 3 – мало- и многоствольные геоксильные деревья; 4 – факультативный стланик; 5 – деревце; 6 – аэроксильный кустарник (а – высокий, б – низкий); 7 – компактный малоосный стержнекорневой аэроксильный кустарник; 8 – эпигеогенно-геоксильный кустарник; 9 – гипогеогенно-геоксильный кустарник; 10 – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник; 11 – полуводный длинноксилоризомный стланик; 12 – аэроксильный стланиковый кустарник; 13 – радиальный шпалерный кустарник с утолщенным ксилоподием; 14 – эпигеогенно-ксилоризомный факультативный полустланик; 15 – стланик; 16 – многоосный эпигеогенно-ксилоризомный кустарничек; 17 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с надземными ветвями, переходящими в древесные эпигеогенные корневища; 18 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с многочисленными надземными ветвями и подушковидной кроной; 19 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с короткими, скоро отмирающими надземными ветвями и с двумя-тремя толстыми древесными эпигеогенными ксилоризомами; 20 – стланиковый стержнекорневой эпигеогенно-ксилоризомный кустарничек; 21 – стланиковый стержнекорневой кустарничек с одревесневающими гипогеогенными ксилоризомами; 22 – стержнекорневой травянистый многолетник с одревесневающими гипогеогенными корневищами (пунктиром выделены варианты жизненных форм, описанные впервые О. И. Недосеко, 1993, 2014)

Fig. 1. Life forms in the *Salix* genus (based on the materials of T. G. Derviz-Sokolova (1982), T. G. Polozova (1990), I. A. Getmanets (2011) and O. I. Nedoseko (2014)): 1 – single-trunk tree; 2 – several and multi-trunk aerial trees; 3 – several and multi-trunk geoxy trees; 4 – optional procumbent shrub; 5 – small tree; 6 – aerial bush (a – high, б – low); 7 – small low-axle stem-root aerial bush; 8 – epigeogenic geochemical shrub; 9 – hypogeogenic geochemical shrub; 10 – low long-oxyrhizome hypogeogenic geochemical shrub; 11 – semi-aquatic long-oxyrhizome procumbent shrub; 12 – aerial procumbent shrub bushes; 13 – radial trailing dwarf shrub with thickened xylopodia; 14 – epigeogenic xylorhizome optional procumbent semi-shrub; 15 – procumbent shrub; 16 – multi-axial epigeogenic xylorhizome shrub; 17 – procumbent stem-root shrub with epigeous branches shifting to wood epigeogenic rhizomes; 18 – procumbent stem-root shrub with numerous epigeous branches and pillow-shaped crown; 19 – procumbent stem-root shrub with short dying epigeous branches and with two or three thick wood epigeogenic xylorhizomes; 20 – procumbent core-root epigeogenic oxylrhizome shrub; 21 – procumbent stem-root shrub with lignified hypogeogenic xylorhizomes; 22 – stem-root herbaceous perennial with lignified hypogeogenic rhizomes (the variants of life forms described for the first time by O. I. Nedoseko, 1993, 2014, are indicated by dashed lines)

Большое внимание изучению жизненных форм древесных растений уделяла М. Т. Мазуренко [18]. Она отмечает, что в условиях горных тундр у листопадных видов ив (*S. sphenophylla*, *S. myrtilloides*, *S. pulchra*) в ходе онтогенеза образуются жизненные формы стержнекорневых каудексообразующих стлаников и стланичков; у ив с непадающей листвой (*S. berberifolia*, *S. erythrocarpa*, *S. tschuktschorum*) жизненные формы представлены деревьями или кустарниками с ортотропными побегами трагакантового облика. По мере продвижения в высокогорья их ветви лежат и укореняются, в результате чего формируются вегетативно-подвижные жизненные формы (куртинообразующие и подушковидные кустарники и карликовые деревца). На основе многолетних исследований она показала, что направление соматической эволюции жизненной формы ив, связанное с развитием вегетативной подвижности (от кустарниковой к кустарничковой форме), заключается в формировании ксилоризомов и миниатюризации особей [18].

По мнению М. Т. Мазуренко [20] виды ив подрода *Chamaetia*, произрастающие на северо-востоке Азии, представляют собой естественную группу видов, связанную с высокогорьями и арктическими областями; биоморфы большинства видов – стелющиеся кустарнички. Среди них выделены: 1) подушковидные кустарнички, не образующие ксилоризомов (*S. myrsinites* L.); 2) плагиотропное карликовое до 1 м протяженностью деревце с четко выраженным стволом и боковыми ветвями, простирающимися в стороны не более чем на 30 см (*S. berberifolia* Pall.). На ровных, хорошо увлажненных сырых щебнистых плато ива барбарисолистная – вегетативно-подвижный кустарничек с едва возвышающимися над грунтом побегами. Внешне эта жизненная форма выглядит как плотный ковер с погруженными в грунт скелетными осями, укореняющимися по всей протяженности; 3) грибовидные, похожие на трагаканты кусты высотой 0,3 м, находящиеся друг от друга на расстоянии 0,5–1 м (*S. khokhrjakovii* A. Skvortz., *S. tschuktschorum* A. Skvortz.); 4) подушковидные куртины, разрастающиеся за счет многочисленных столонов (*S. eritrocarpa* Kom., *S. magadanense* Nedolusko, *S. rotundifolia* Trautv., *S. jurtzevii* A. Skvortz., *S. darpirensis* Jurtz. et Khokhr., *S. flabellinervis* Khokhr.).

Жизненные формы ив на северном пределе их распространения изучила Т. Г. Полозова [31]. В условиях арктических тундр острова Врангеля у ив образуются шпалерные формы роста, у

которых преобладает подземная сфера. Формообразующую роль при этом играют суровые условия, проявляющиеся в сухости субстрата, малоснежности и постоянно дующих сильных ветрах.

О. И. Недосеко [28] на примере 3 бореальных видов (*S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. pentandra* L.) в различных эколого-ценотических условиях выявила 8 вариантов онтоморфогенеза, приводящих к формированию 5 жизненных форм: одноствольное дерево, мало- и многоствольное геоксильное дерево-«куст», многоствольное аэроксильное дерево-«куст» (выявлена впервые в 1993 г.), эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник. При формировании одно-, мало- и многоствольных жизненных форм деревьев ведущим экологическим фактором выступает световой режим, при образовании эпигеогенно-геоксильного и гипогеогенно-геоксильного кустарника ивы пепельной – режим увлажнения и аэрация почв. Проведенное исследование расширило представление о разнообразии жизненных форм у древесных видов в целом и практически стерло грань между деревьями и кустарниками в общепринятом представлении. Основными признаками, отличающими деревья и кустарники изученных ив, оказались высота 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 ивы пепельной такой смены основных скелетных осей в ходе онтогенеза не происходит.

Е. Т. Валягина-Малютина [4] для 32 видов средней полосы России приводит морфологическую и экологическую характеристику, а также ключи для определения видов. Выделенные ею жизненные формы относятся к трем категориям: деревьям, кустарникам и кустарничкам.

А. А. Афонин [2], изучая изменчивость 13 видов ив Брянского лесного массива и перспективы их селекции на устойчивость и продуктивность, выделяет жизненные формы деревьев и кустарников, учитывая происхождение их скелетных осей: аэроксильное и геоксильное. У жизненных форм учитывается общая высота (в связи с чем выделяются деревья и кустарники высокие, средней величины и невысокие), а также отклонение стволов от вертикали (стволы, незначительно и значительно отклоняющиеся от вертикали).

И. В. Беляева [3] у 34 видов ив Урала выделяет такие жизненные формы: дерево (крупное или небольшое), кустарник (высокий, невысо-

кий, низкий, стелющийся) и кустарничек (стелющийся, карликовый); учитывается также форма кроны (распростертая, раскидистая, ажурная, округлая). Прижатый к земле утолщенный ствол стелющихся кустарничков автор называет каудексом, укореняющиеся части побегов – столонами [3].

На основе многолетних исследований 23 видов ив Южного Урала И. А. Гетманец [11] выделяет 10 жизненных форм, среди которых впервые выделен эпигеогенно-ксилоризомный факультативный полустланик. Данная жизненная форма формируется у *S. glauca* L. и *S. rosmarinifolia* L. в условиях сильного затенения (с освещенностью на уровне почвы 3–4,5 % от освещенности открытого места). По мнению автора, среди ив Южного Урала наиболее распространенной является биоморфа кустарник, которая характерна как для крупнорослых, так

и для низкорослых ив. С учетом специфики субстрата И. А. Гетманец [11] выделяет три субстратно-экологические группы: флювиоафиты, петрофиты и сфагнофилы.

О. И. Недосеко [29, 30] на основе подробного изучения онтоморфогенеза и жизненных форм бореальных ив для 16 видов выделяет 11 жизненных форм (табл. 1; см. рис. 1): 1 – одноствольное дерево; 2 – аэроксильное мало- или многоствольное дерево; 3 – геоксильное мало- или многоствольное дерево; 4 – факультативный стланик; 5 – деревце; 6 – аэроксильный кустарник; 7 – эпигеогенно-геоксильный кустарник; 8 – высокий гипогенно-геоксильный кустарник; 9 – низкий длинноксилоризомный гипогенно-геоксильный кустарник; 10 – полуводный длинноксилоризомный стланик; 11 – стланик. Впервые описана жизненная форма полуводный длинноксилоризомный стланик.

Таблица 1

Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*

Table 1

Life forms of boreal species in subgenera *Salix* и *Vetrix*

Вид	Жизненные формы										
	Одноствольное дерево	Мало- и многоствольные аэроксильные деревья	Мало- и многоствольные геоксильные деревья	Факультативный стланик	Деревце	Аэроксильный кустарник	Эпигеогенно-геоксильный кустарник	Гипогенно-геоксильный кустарник	Низкий длинноксилоризомный гипогенно-геоксильный кустарник	Полуводный длинноксилоризомный стланик	Стланик
<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. lapponum</i>									+		
<i>S. myrtilloides</i>									+		

Судя по литературным данным, ранее не была описана найденная нами жизненная форма полуводного длинноксилоризомного стланика

ивы пепельной, базальная часть которой развивается в воде постоянно (а не только во время паводков) (рис. 2).

Рис. 2. Особь *S. cinerea* жизненной формы полуводный длиннохлоризомный стланик, находящаяся в молодом генеративном онтогенетическом состоянии

Fig. 2. A specimen *S. cinerea* of a life form of semi-aquatic long-oxrhizome procumbent shrub located in a young generative ontogenetic state

Онторморфогенез данной жизненной формы (рис. 3) был изучен на особях ивы пепельной, произрастающих в прибрежной зоне Пустынских озер (Арзамасский район Нижегородской

области) на глубине до 70 см в 2–7 м от берега: 1) в протоке на озеро Свято; 2) на озере Глубоком; 3) на озере Паровом.

Рис. 3. Схема онтоморфогенеза жизненной формы полуводного длиннохлоризомного стланика ивы пепельной (стрелками показаны направления роста основных скелетных осей, крестиками – отмершие побеги)

Fig. 3. Scheme of ontomorphogenesis of a life form of the semi-aquatic long-oxrhizome gray willow (the arrows show the growth directions of the main skeletal axes, the crosses show the dead trailings)

У особей данной жизненной формы под корой на древесине имеются очень длинные рубцы длиной 3–5 см. На подводных частях побегов перидерма зелено-бурого цвета без бархатистого налета, часто покрыта зеленой слизью; у 2–4-летних надводных побегов на перидерме имеется серый бархатистый налет. В отличие от побегов, находящихся в воздушной среде, у подводных побегов вегетативные

почки разворачиваются на 1,5 месяца позднее (рис. 4). Листья тонкие, не морщинистые, с мелкими прилистниками, листовые пластинки овально-удлиненной формы: 4,5–6,5 см длиной и 1,8–3,0 см шириной с 8–9 парами боковых жилок; подводные листья без опушения, а надводные имеют редкие волоски на нижней стороне листовой пластинки и очень редкие короткие волоски на верхней стороне.

Рис. 4. Подводные побеги *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланник

Fig. 4. Underwater trailings of *S. cinerea* life form of semi-aquatic long-oxyrhizome procumbent shrub

На подводных участках скелетных осей расположены придаточные корни красноватого цвета, которые имеют ярко выраженную систему межклетников, заполненную воздухом, что способствует газообмену и проникновению кислорода к органам, испытывающим в нем недостаток.

В ходе онтоморфогенеза основных скелетных осей ивы пепельной данной жизненной формы выделено три возрастных периода: прегенеративный, генеративный, сенильный (см. рис. 2).

Развитие основных скелетных осей начинается из спящих почек ксилоризома, расположенных на дне водоема. Ксилоризомы образуются при укоренении попавших в воду побегов ивы пепельной (вегетативное размножение). По данным Е. В. Малыченко [25] *S. cinerea* не имеет спящих зачатков придаточных корней. У ивы пепельной придаточные корни образуются на ветвях, погруженных во влажный субстрат. По-видимому, в данном случае зачатки корней формируются уже после того, как ветвь попадает в условия, благоприятствующие ее

укоренению. Лимитирующим фактором здесь выступает достаточный процент солнечной инсоляции, проходящий сквозь толщу воды. Поэтому на глубине более 70 см особи данной жизненной формы не встречаются. Ксилоризомы лежат на дне и укореняются большим количеством придаточных корней.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j).

В первый год из спящих почек ксилоризома под водой отрастают хлыстовидные побеги формирования в количестве 4–5, длиной 47–63 см, толщиной 2–3 мм, из которых будут формироваться основные скелетные оси. Продолжительность пребывания в этом онтогенетическом состоянии один-два года.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). На второй или третий год на побеге формирования акросимподиально возникают 2–3 побега ветвления длиной 26–35 см, которые в дальнейшем выходят в воздушную среду и, ветвясь, образуют первичную крону. Высота основных скелетных осей в этом возрастном

состоянии – до 0,97 м (надводная часть – 37 см, подводная – 60 см), диаметр ствола – до 0,9 см, порядок ветвления 2–4. Высота прикрепления кроны 0,25–0,4 м, диаметр кроны основной скелетной оси 0,25–0,4 м. Одна особь может содержать до 7–8 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны может достигать 1,0–1,4 м. Листья овально-ланцетной формы, с острой верхушкой и клиновидным основанием: длиной 4,6 см, шириной 1,9 см с 6–7 парами боковых жилок. На укорененной части ксилоризома имеются густо расположенные придаточные корни длиной до 39 см, которые врастают в песчаное дно. Кроме того, придаточные корни образуются и на основных скелетных осях близко к поверхности воды.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Основные скелетные оси, находящиеся в этом онтогенетическом состоянии, достигают высоты 0,8–1,1 м (при этом высота надводной части до 73 см) при диаметре ствола 0,8–1,5 см и порядке ветвления побегов 4–6. На основных скелетных осях увеличивается число и размер

придаточных корней, расположенных в поверхностном слое воды. Высота прикрепления кроны 0,3–0,5 м, ее диаметр 0,25–0,6 м. Одна особь может содержать 8–13 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны 2,0–2,5 м. Длина годичных приростов главной оси 16–25 см. Листья длиной 4,8–4,9 см и шириной 2,2–2,3 см с 8–9 парами боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии из спящих почек базальных частей подводных участков основных скелетных осей развиваются побеги, которые растут под водой в течение 3–4 лет.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). В этом онтогенетическом состоянии на основных скелетных осях впервые появляются генеративные побеги – сережки. Цветение и плодоношение не обильное и нерегулярное. Основные скелетные оси достигают высоты 1,0–1,32 м при диаметре ствола до 1,5–2,0 см и порядке ветвления 5–7; они имеют густые пучки красноватых придаточных корней близко к поверхности воды (рис. 5).

Рис. 5. Основные скелетные оси ивы пепельной с пучками придаточных корней, расположенных близко у поверхности воды

Fig. 5. Basic skeletal axes of gray willow with bundles of accessory roots located near the water surface

Высота прикрепления кроны 0,45–0,7 м, ее диаметр 0,6–0,9 м. Одна особь может содержать 13–18 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны 2,3–2,7 м. Средняя длина годичных приростов главной оси 12–17,5 см. Листья длиной 5,6–6,1 см, шириной 2,7–2,9 см с 8–9 парами боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии подводные побеги, которые развивались из спящих почек базальной части основных скелетных осей в течение 3–4 лет, выходят в воз-

душную среду, имея к этому времени 3–4 порядка ветвления. Следует отметить, что подводные части побегов тоже несут листья (см. рис. 4).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Цветение и плодоношение регулярное. Основные скелетные оси достигают высоты 1,3–1,83 м при диаметре ствола 1,7–2,3 см и порядке ветвления 6–8 (рис. 6), на них еще в большем количестве развиваются придаточные корни (рис. 7).

Рис. 6. Особь ивы пепельной жизненной формы полуводного длинноокислоризомного стланика средневозрастного генеративного состояния

Fig. 6. Specimen of gray willow of a life form of semi-aquatic long-oxyrhizome procumbent shrub in the average age generative state

Рис. 7. Придаточные корни, расположенные на скелетных осях ивы пепельной средневозрастного генеративного состояния

Fig. 7. Additional roots located on skeletal axes of gray willow in the average age generative state

Высота прикрепления кроны 0,6–0,8 м, ее диаметр 0,75–1,1 м. Одна особь может содержать 20–25 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны 2,5–3,0 м. Листья длиной 5,6–6,1 см и шириной 2,6–2,9 см с 8–9 парами боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии наблюдается частичное отмирание побегов.

Высота прикрепления кроны 0,6–0,8 м, ее диаметр 0,75–1,1 м. Одна особь может содержать 20–25 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны 2,5–3,0 м. Листья длиной 5,6–6,1 см и шириной 2,6–2,9 см с 8–9 парами боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии наблюдается частичное отмирание побегов.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). В этом онтогенетическом состоянии основные скелетные оси находятся с 11 до 13 лет, достигая при этом высоты 1,75–2,0 м, с диаметром ствола 2,0–2,5 см и порядком ветвления 7–9. Высота прикрепления кроны 0,7–1,25 м, ее диаметр 0,9–1,3 м. Одна особь может иметь до 25 основных скелетных осей, поэтому общий диаметр кроны – до 3,5 м. Листья длиной 5,6–5,9 см и шириной 2,3–2,6 см с 8–9 парами боковых жилок. В этом онтогенетическом состоянии число отмерших побегов в кроне увеличивается, а также сокращается число придаточных корней.

Сенильный период (s) характеризуется почти полным отмиранием побеговой системы (живой остается только нижняя часть кроны), а также сокращением числа придаточных корней. Основные скелетные оси

находятся в этом возрастном периоде с 13 до 15 лет, достигая высоты до 1,27 м при диаметре ствола до 2,5 см. Порядок ветвления уменьшается до 5–6. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания – самая минимальная и составляет 5,0–7,5 см.

Анализ онтогенеза описанной жизненной формы позволяет назвать ее полуводным длиннохлоризомным стлаником (рис. 8). Подобная жизненная форма описана у видов ив, относящихся к экологической группе флювиафитов – растений речных пойм, связанных с паводками [10, 19, 21]. Флювиафиты – экологическая группа ив, приуроченная к пойменному аллювию, легкому, подвижному, быстро пересыхающему субстрату, состоящему из мелкопесчаных или илистых частиц, богатому органическими веществами. У флювиафитов части стволиков затопляются только на время паводков.

Рис. 8. Участок хлоризома ивы пепельной, стелющийся по дну водоема и укорененный с помощью придаточных корней

Fig. 8. Section of xylorhizomes of gray willow crawling along the bottom of the pond and rooted with the help of additional roots

В работах И. А. Гетманец [10] в группе флювиафитов описаны *S. alba*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. viminalis* – типично аллювиальные виды [32]. Это сравнительно высокие кусты до 5–8 м высотой, сомкнутые между собой. Основания материнских стволиков диаметром 6–8 см стелются в приповерхностном слое почвы. Под землей от них отходят тонкие, не более 5 см толщиной, стволики, имеющие вид высоких хлыстов с редкой кроной [7]. На основании материнского стволика и скелетных осях близ

поверхности почвы в хорошо прогреваемом и аэрированном слое обильно развиваются толстые (до 2–3 см) придаточные корни. Они направлены в противоположные друг другу стороны таким образом, что куст оказывается как бы на растяжках. Это поддерживает и укрепляет его.

При сравнении найденной жизненной формы ивы пепельной и жизненной формы, характерной для флювиафитов, выделяются следующие отличия. Во-первых, общая высота:

у флювиофитов особи достигают высоты 5–8 м, а у ивы пепельной данной жизненной формы – до 2 м. Во-вторых, характер корневой системы: у флювиофитов под землей на материнских стволах имеются толстые (до 2–3 см) и длинные придаточные корни, а у ивы пепельной – густо расположенные тонкие и сравнительно короткие придаточные корни не только на ксилоризоме, но и на основных скелетных осях. В-третьих, внешний вид кроны: у флювиофитов – рыхлая крона, а у ивы пепельной крона разветвлена до 8–9 порядков ветвления. Кроме того, жизненные формы флювиофитов и ивы пепельной отличаются экологической приуроченностью: у флювиофитов материнский ствол и части основных скелетных осей находятся в почве, они затопляются только на время паводков, а у описанной жизненной формы ивы пепельной ксилоризом и нижняя часть основных скелетных осей постоянно находятся под водой.

Сравнивая описанные ранее жизненные формы ивы пепельной (эпигеогенно-геоксильный и гипогенно-геоксильный кустарники) с жизненной формой полуводного длиноксилоризомного стланика, можно выделить следующие отличия: по высоте (найденная жизненная форма в 2,5 раза меньше по высоте – 2 м против 5 и 5,5 м), по продолжительности онтогенеза основных скелетных осей (онтогенез скелетных осей жизненной формы полуводного длинно-ксилоризомного стланика в два раза короче по срокам – 15 лет против 30 и 35 лет), характеру корневой системы.

Развитие основных скелетных осей начинается из спящих почек ксилоризома, расположенных на дне водоема. Ксилоризомы «ползут» по дну и укореняются с помощью большого количества тонких придаточных корней. Из спящих почек ксилоризома под водой развиваются основные скелетные оси, которые проходят онтогенез за 15 лет, достигая высоты до 2 м.

В связи с полуводным образом жизни у особей данной жизненной формы выражены морфологические и анатомические признаки гидрофитных растений. В частности, такие: 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, что способствует газообмену и проникновению кислорода к органам, испытывающим в нем недостаток.

Жизненные формы бореальных видов ив, как и у изученных ранее видов ив Арктики,

Гипоарктики и Северо-Востока России, обусловлены биологическими и морфологическими особенностями. К таким особенностям в роде *Salix* относятся: 1) очень большое светолюбие, обусловленное формированием исходных аллювиальных видов вблизи русел 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 пространности жизненных форм; 4) активное придаточное корнеобразование на нижней части стволов и подземных частях.

Выводы

На основе анализа литературных и собственных данных можно констатировать, что в арктических и гипоарктических районах Северо-Востока бывшего СССР наиболее часто среди ив встречается жизненная форма стланикового стержнекорневого кустарничка с надземными ветвями и древесными эпигеогенными корневищами (ксилоризомами) [6]; в условиях Колымского нагорья у ив подрода *Chamaetia* преобладают подушковидные жизненные формы [8]; среди ив Южного Урала наиболее распространенной является биоморфа кустарник, характерная как для крупнорослых, так и для низкорослых ив [5]; у бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* наиболее часто встречаются жизненные формы аэроксильных и геоксильных кустарников в двух модификациях – эпигеогенно-геоксильная и гипогенно-геоксильная [12].

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 популяции определяется условиями среды.

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 гипогенно-геоксильного кустарника и у жизнен-

ной формы деревце такой смены основных скелетных осей в ходе онтогенеза не происходит.

Анализ проведенного исследования дал возможность выделить параллельные ряды изменчивости жизненных форм у видов ив и описать недостающие звенья в этих рядах: 1 – аэроксильное дерево-куст; 2 – полуводный длинно-ксилоризомный стланик.

Вывявленные ряды разных жизненных форм включают одно-, мало- и многоствольные формы деревьев, полупростратные, стелющиеся,

шпалерные, подушковидные, наземно-ползучие кустарники и кустарнички, травянистые многолетники. Наиболее разнообразны жизненные формы кустарников (см. рис. 1), среди которых выделяют аэроксильные и геоксильные, высокие и низкие, вегетативно-неподвижные и вегетативно-подвижные, прямостоячие и стланиковые. Всего на долю кустарников от общего числа изученных видов в роде *Salix* на территории России приходится 58 %, на долю деревьев – 17 %, на долю кустарничков – 25 %.

Библиографический список

1. Анциферов, Г. И. Ива / Г. И. Анциферов. – М. : Лесная промышленность, 1984. – 101 с.
2. Афонин, А. А. Изменчивость ив брянского лесного массива и перспективы их селекции на устойчивость и продуктивность : автореф. ... д-ра с-х наук : 06.03.01 / Афонин А. А. – Брянск, 2006. – 46 с.
3. Беляева, И. В. Ивы Урала: атлас-определитель / И. В. Беляева, О. В. Епанчинцева, А. А. Шаталина, Л. А. Семкина. – Екатеринбург : УрО РАН, 2006. – 173 с.
4. Валягина-Малюткина, Е. Т. Ивы европейской части России / Е. Т. Валягина-Малюткина. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 217 с.
5. Гетманец, И. А. Биоморфология ив секции *Incubaceae* Kerner. рода *Salix* L. : автореф. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Гетманец И. А. – М., 1998. – 16 с.
6. Гетманец, И. А. Метамерная организация побегового тела растений на примере ив секции *Incubaceae* Kerner. / И. А. Гетманец // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. – М., 1999. – С. 64–65.
7. Гетманец, И. А. Биоморфологические адаптации ивы (*Salix*) к экстремальным условиям Южного Урала и Западной Сибири / И. А. Гетманец // Бюллетень Главного ботанического сада. – 2006. – Вып. 191. – С. 149–156.
8. Гетманец, И. А. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала) / И. А. Гетманец // Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. – Киров, 2008. – 355 с.
9. Гетманец, И. А. Морфологическая поливариантность биоморф ив и ее эволюционное значение / И. А. Гетманец // Тр. VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. – М., 2009. – Т. 1. – С. 123–125.
10. Гетманец, И. А. Ивы Южного Урала: биоморфы, экоморфы, ландшафтные группы / И. А. Гетманец // Вестник Тюменского государственного университета. – 2010. – № 3. – С. 39–45.
11. Гетманец, И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала : дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08 / Гетманец И. А. – Омск, 2011. – 330 с.
12. Дервиз-Соколова, Т. Г. Изменение в морфологическом строении *Salix reticulata* L. в зависимости от экологических условий / Т. Г. Дервиз-Соколова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1962. – Вып. 3. – С. 124–128.
13. Дервиз-Соколова, Т. Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlebophylla* Anderss. / Т. Г. Дервиз-Соколова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1966. – Т. 71, вып. 2. – С. 28–38.
14. Дервиз-Соколова, Т. Г. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *S. viminalis* L. / Т. Г. Дервиз-Соколова // Биологические науки. – 1967. – № 11. – С. 64–70.
15. Дервиз-Соколова, Т. Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) / Т. Г. Дервиз-Соколова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1974. – № 2. – С. 71–81.
16. Дервиз-Соколова, Т. Г. Морфология ив Северо-Востока СССР в связи с проблемами жизненных форм покрытосеменных растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Дервиз-Соколова Т. Г. – М., 1982. – 53 с.
17. Дервиз-Соколова, Т. Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР / Т. Г. Дервиз-Соколова // Ботанический журнал. – 1982. – Т. 67, № 7. – С. 975–982.
18. Мазуренко, М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера / М. Т. Мазуренко. – М., 1986. – 196 с.
19. Мазуренко, М. Т. Флювиаты – новая экологическая группа растений / М. Т. Мазуренко // Биология внутренних вод. – 2001. – № 2. – С. 36–42.
20. Мазуренко, М. Т. Пути соматической эволюции ивы (*Salix* L.) подрода *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov на северо-востоке Азии / М. Т. Мазуренко // Бюллетень Главного ботанического сада. – 2007. – Вып. 193. – С. 106–116.

21. Мазуренко, М. Т. Кустарники рода *Salix* L. (*Salicaceae*) Северо-Востока России, структура и морфогенез / М. Т. Мазуренко // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2008. – Т. 113, вып. 5. – С. 36–42.
22. Мазуренко, М. Т. Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде Ива (*Salix*, *Salicaceae* L.) / М. Т. Мазуренко // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – Вып. 7. – С. 4–22.
23. Мазуренко, М. Т. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны восточной Сибири / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. – Владивосток, 1976. – С. 3–48.
24. Мазуренко, М. Т. Структура и морфогенез кустарников / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков. – М. : Наука, 1977. – 160 с.
25. Малыченко, Е. В. Анатомия коры ив средней полосы Европейской части СССР : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Малыченко Е. В. – М., 1986. – 22 с.
26. Морозов, И. Р. Ивы СССР, их использование и применение в защитном лесоразведении / И. Р. Морозов // М.-Л. : Гослесбумиздат, 1950. – 168 с.
27. Назаров, М. И. Род *Salix* / М. И. Назаров // Флора СССР. – Л., 1936. – Т. 5. – С. 121–127.
28. Недосеко, О. И. Онтоморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L. : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Недосеко О. И. – М., 1993. – 16 с.
29. 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.
30. Недосеко, О. И. Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* : монография / О. И. Недосеко. – Арзамас, 2015. – 247 с.
31. Полозова, Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля / Т. Г. Полозова // Ботанический журнал. – 1990. – Т. 75, № 12. – С. 1700–1712.
32. Скворцов, А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор) / А. К. Скворцов. – М. : Наука, 1968. – 255 с.
33. Хохряков, А. П. Ивы подсекции *Sempervirentes* секции *Myrtosalix* на северо-востоке Азии / А. П. Хохряков // Новости систематики высших растений. – 1979. – Т. 15. – С. 93–97.
34. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб. : Мир и семья, 1996. – 992 с.
35. Trautvetter, E. R. Flora riparia Kolymensis Text / E. R. Trautvetter // Acta Horti Petropol. – 1878. – Vol. 5, № 5. – P. 495–574.

References

1. Antsiferov, G. I. *Iva* [Willow] / G. I. Antsiferov. – M.: Lesnaya promyshlennost, 1984. – 101 p.
2. Afonin, A. A. *Izmenchivost iv bryanskogo lesnogo massiva i perspektivy ikh seleksii na ustoychivost i produktivnost: avtoref. ... d-ra s-kh nauk: 06.03.01* [Variability of forests in the Bryansk forest area and prospects for their selection for sustainability and productivity: Abstract of thesis of the Doctor of Agricultural Sciences: 06.03.01] / Afonin A. A. – Bryansk, 2006. – 46 p.
3. Belyaeva, I. V. *Ivy Urala: atlas-opredelitel* [Willows in the Urals: indicating atlas] / I. V. Belyaeva, O. V. Epanchintseva, A. A. Shatalina, L. A. Semkina. – Ekaterinburg: UrO RAN, 2006. – 173 p.
4. Valyagina-Malyutina, E. T. *Ivy evropeyskoy chasti Rossii* [Willows in the European part of Russia] / E. T. Valyagina-Malyutina. – M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004. – 217 p.
5. Getmanets, I. A. *Biomorfologiya iv sekcii Incubaceae Kerner. roda Salix L.: avtoref. ... kand. biol. nauk : 03.00.05* [Biomorphology of willows in the section Incubaceae Kerner. genus Salix L.: Abstract of thesis of the Candidate of Biological Sciences: 03.00.05] / Getmanets I. A. – M., 1998. – 16 p.
6. Getmanets, I. A. *Metamernaya organizatsiya pobegovogo tela rasteniy na primere iv sekcii Incubaceae Kerner.* [Metameric organization of the trailing body of plants: a case study of the Incubaceae Kerner section] / I. A. Getmanets // Proceedings of the 6th International conference on morphology of plants in memory of I. G. and T. I. Serebryakov. – M., 1999. – P. 64–65.
7. Getmanets, I. A. *Biomorfologicheskie adaptatsii ivy (Salix) k ekstremal'nym usloviyam Yuzhnogo Urala i Zapadnoy Sibiri* [Biomorphological adaptations of willow (*Salix*) to the extreme conditions in the Southern Urals and Western Siberia] / I. A. Getmanets // Proceedings of Major botanical garden. – 2006. – I. 191. – P. 149–156.
8. Getmanets, I. A. *Podkhody k analizu biomorf vidov roda Salix (na primere iv Yuzhnogo Urala)* [Approaches to the analysis of biomorphs of species of the *Salix* genus (a study of willows in the South Urals)] / I. A. Getmanets // Modern approaches to the description of plant structure / ed. by N. P. Savinykh i Yu. A. Bobrova. – Kirov, 2008. – 355 p.
9. Getmanets, I. A. *Morfologicheskaya polivariantnost' biomorf iv i ee evolyutsionnoe znachenie* [Morphological polyvariance of willow biomorphs and their evolutionary significance] / I. A. Getmanets // Proceedings of the 8th International conference on morphology of plants in memory of I. G. and T. I. Serebryakov. – M., 2009. – Vol. 1. – P. 123–125.
10. Getmanets, I. A. *Ivy Yuzhnogo Urala: biomorfy, ekomorfy, landshaftnye gruppy* [Willow in the Southern Urals: bi-morphs, ecomorphs, landscape groups] / I. A. Getmanets // Bulletin of Tyumen State University. – 2010. – No. 3. – P. 39–45.

11. Getmanets, I. A. *Ekologicheskoe raznoobrazie i biomorfologiya roda Salix L. Yuzhnogo Urala: dis. ... d-ra biol. nauk: 03.02.08* [Ecological diversity and biomorphology of the *Salix* L. genus in the Southern Urals: thesis of the Doctor of Biological Sciences: 03.02.08] / Getmanets I. A. – Omsk, 2011. – 330 p.
12. Derviz-Sokolova, T. G. *Izmenenie v morfologicheskom stroenii Salix reticulata L. v zavisimosti ot ekologicheskikh usloviy* [Change in the morphological structure of *Salix reticulata* L. depending on ecological conditions] / T. G. Derviz-Sokolova // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological department. – 1962. – I. 3. – P. 124–128.
13. Derviz-Sokolova, T. G. *Anatomo-morfologicheskoe stroenie Salix polaris Wahlb. i Salix phlebophylla Anderss.* [Anatomic and morphological structure of *Salix polaris* Wahlb. and *Salix phlebophylla* Anderss.] / T. G. Derviz-Sokolova // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological department. – 1966. – Vol. 71, i. 2. – P. 28–38.
14. Derviz-Sokolova, T. G. *O stlanikovom kharaktere rosta derevyanistykh rasteniy na primere S. viminalis L.* [On the procumbent character in growth of woody plants: a case study of *S. viminalis* L.] / T. G. Derviz-Sokolova // Biological Sciences. – 1967. – No. 11. – S. 64–70.
15. Derviz-Sokolova, T. G. *Stroenie pobegov iv raznykh zhiznennykh form (na primere iv Chukotki)* [Structure of trailings in various life forms (a case study of willows in Chukotka)] / T. G. Derviz-Sokolova // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological department. – 1974. – No. 2. – P. 71–81.
16. Derviz-Sokolova, T. G. *Morfologiya iv Severo-Vostoka SSSR v svyazi s problemami zhiznennykh form pokrytosemennyykh rasteniy: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk: 03.00.05* [Morphology of willows in the North-East of the USSR in view of problems for life forms of angiosperms: abstract of thesis of the Doctor of Biological Sciences: 03.00.05] / Derviz-Sokolova T. G. – M., 1982. – 53 p.
17. Derviz-Sokolova, T. G. *Zhiznennyye formy iv Severo-Vostoka SSSR* [Life forms in the North-East of the USSR] / T. G. Derviz-Sokolova // Botanical Journal I. – 1982. – Vol. 67, No. 7. – P. 975–982.
18. Mazurenko, M. T. *Biomorfologicheskie adaptatsii rasteniy Kraynego Severa* [Biomorphological adaptation of plants in the Extreme North] / M. T. Mazurenko. – M., 1986. – 196 p.
19. Mazurenko, M. T. *Flyuviaty – novaya ekologicheskaya gruppa rasteniy* [Fluviates as a new ecological group of plants] / M. T. Mazurenko // Biology of Inland Waters. – 2001. – No. 2. – P. 36–42.
20. Mazurenko, M. T. *Puti somaticheskoy evolyutsii ivy (Salix L.) podroda Chamaetia (Dumortier) Nasarov na severo-vostoke Azii* [Ways of somatic evolution of willow (*Salix* L.) subgenus *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov in the North-East Asia] / M. T. Mazurenko // Bulletin of Major botanical garden. – 2007. – I. 193. – P. 106–116.
21. Mazurenko, M. T. *Kustarniki roda Salix L. (Salicaceae) Severo-Vostoka Rossii, struktura i morfogenez* [Shrubs of the genus *Salix* L. (Salicaceae) in the North-East of Russia: structure and morphogenesis] / M. T. Mazurenko // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological department. – 2008. – Vol. 113, i. 5. – P. 36–42.
22. Mazurenko, M. T. *Osnovnye napravleniya evolyutsionnykh perestroek biomorf v rode Iva (Salix, Salicaceae L.)* [Main directions in evolutionary rearrangements of biomorphs in the willow genus (*Salix*, Salicaceae L.)] / M. T. Mazurenko // Bulletin of the Botanical Garden of FEB RAS. – 2010. – I. 7. – P. 4–22.
23. Mazurenko, M. T. *K biologo-morfologicheskoy kharakteristike kustarnichkov taezhnoy zony vostochnoy Sibiri* [On the biological and morphological features of shrubs in the taiga zone of eastern Siberia] / M. T. Mazurenko, A. P. Khokhryakov // Biology and productivity of the vegetative cover in the North-East. – Vladivostok, 1976. – P. 3–48.
24. Mazurenko, M. T. *Struktura i morfogenez kustarnikov* [Structure and morphogenesis of shrubs] / M. T. Mazurenko, A. P. Khokhryakov. – M.: Nauka, 1977. – 160 p.
25. Malychenko, E. V. *Anatomiya kory iv sredney polosy Evropeyskoy chasti SSSR: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk : 03.00.05* [Anatomy of crust in the central zone of the European part of the USSR: Abstract of thesis of the Candidate of Biological Sciences: 03.00.05] / Malychenko E. V. – M., 1986. – 22 p.
26. Morozov, I. R. *Ivy SSSR, ikh ispolzovanie i primeneniye v zashchitnom lesorazvedenii* [Willows in the USSR, their use and application in protective forestation] / I. R. Morozov // M.-L. : Goslesbumizdat, 1950. – 168 p.
27. Nazarov, M. I. *Rod Salix* [Salix genus] / M. I. Nazarov // Flora SSSR. – L., 1936. – Vol. 5. – P. 121–127.
28. Nedoseko, O. I. *Ontomorfogenez Salix pentandra L., Salix caprea L., Salix cinerea L.: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk : 03.00.05* [Ontomorphogenesis of *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L.: abstract of thesis of the Candidate of Biological Sciences: 03.00.05] / Nedoseko O. I. – M., 1993. – 16 p.
29. Nedoseko, O. I. *Zhiznennyye formy boreal'nykh vidov iv podrodov Salix i Vetrix* [Life forms of boreal species of willows in the subgenera *Salix* and *Vetrix*] / O. I. Nedoseko // Bulletin of N.I. Lobachevsky University of Nizhny Novgorod. – 2014. – No. 1 (1). – P. 172–179.
30. Nedoseko, O. I. *Klassifikatsiya pobegov i pobegovykh sistem boreal'nykh vidov iv podrodov Salix i Vetrix: monografiya* [Classification of trailings and trailing systems of boreal species in the subgenera *Salix* and *Vetrix*: monograph] / O. I. Nedoseko. – Arzamas, 2015. – 247 p.
31. Polozova, T. G. *Zhiznennyye formy kustarnikovykh vidov Salix (Salicaceae) na ostrove Vrangelya* [Life forms of shrub species *Salix* (Salicaceae) on Wrangel Island] / T. G. Polozova // Botanical Journal. – 1990. – Vol. 75, No. 12. – P. 1700–1712.
32. Skvortsov, A. K. *Ivy SSSR (sistemicheskiy i geograficheskiy obzor)* [Willows in the USSR (systematic and geographical review)] / A. K. Skvortsov. – M.: Nauka, 1968. – 255 p.
33. Khokhryakov, A. P. *Ivy podsektii Sempervirentes sektii Myrtosalix na severo-vostoke Azii* [Willows of the subsection *Sempervirentes* in the section *Myrtosalix* in the North-East Asia] / A. P. Khokhryakov // Bulletin of Embryophyta systematics. – 1979. – Vol. 15. – P. 93–97.

34. Cherepanov, S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* [Vascular plants in Russia and neighboring countries (within the former USSR)] / S. K. Cherepanov. – SPb.: Mir i semya, 1996. – 992 p.
35. Trautvetter, E. R. *Flora riparia Kolymensis* Text / E. R. Trautvetter // *Acta Horti Petropol.* – 1878. – Vol. 5, № 5. – P. 495–574.