

ОНТОГЕНЕЗ *SALIX MYRSINIFOLIA* SALISB. – ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ: «ДЕРЕВЦЕ» И «АЭРОКСИЛЬНЫЙ КУСТАРНИК»

О. И. Недосеко

Арзамасский филиал ННГУ им. Н. И. Лобачевского, Россия, г. Арзамас, ул. К. Маркса, 36
E-mail: nedoseko@bk.ru

ONTOGENY OF *SALIX MYRSINIFOLIA* SALISB. – LIFE FORMS: SMALL TREE AND AEROXYL SHRUB

O. I. Nedoseko

Arzamas Branch of Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, 36 K. Marks street, Arzhamas, Russia
E-mail: nedoseko@bk.ru

Аннотация. На основе натуральных исследований в Нижегородской области выявлены две различные жизненные формы *Salix myrsinifolia* Salisb: форма «деревце» и форма «аэроксильный кустарничек». У каждой из них детально описан онтогенез с момента прорастания семян до старения и отмирания в сенильном состоянии и определены количественные значения основных биоморфологических параметров.

Ключевые слова: онтогенез, жизненные формы, поливариантность развития.

Abstract. The field studies in the Nizhny Novgorod Region identified two different life forms of *Salix myrsinifolia* Salisb: the **small tree** form and the **aeroxyl shrub** form. Ontogeny of each form from seed germination to senescence and dying off in the senile state was described in detail. The quantitative values of the main biomorphological parameters were determined.

Key words: ontogeny, life forms, polyvariance of development.

Введение

Основу оценки устойчивого существования видов в естественных условиях обитания и прогнозирования развития их популяций составляют исследования индивидуального развития особей – онтогенеза. Концепция дискретного описания онтогенеза сосудистых растений разработана во второй половине XX в. и активно используется в работах отечественных ученых [1–8].

К настоящему времени в отечественной литературе накоплен огромный материал по исследованию онтогенеза деревьев разных видов. Наиболее полно обзор и анализ отечественной и зарубежной литературы по онтогенезу деревьев представлен О. И. Евстигнеевым и В. Н. Коротковым [9].

Наименее исследованы на настоящий момент те виды рода *Salix*, для которых характерна поливариантность развития – формирование различных жизненных форм в разных условиях обитания [10–14].

Статья посвящена результатам исследования онтогенеза *Salix myrsinifolia* Salisb. – одного из широко распространенных видов Северной

Евразии. Специфика исследованного вида – формирование разных жизненных форм: дерева и аэроксильного кустарника, зависящих от условий существования.

Ареал *S. myrsinifolia* включает северную часть Британских островов, всю Скандинавию; рассеянно вид встречается в Дании, Германии, Западной Польше, в европейской части России, на Урале и в Западной Сибири. Южная граница ареала в России проходит по линии Курск–Тамбов–Ульяновск, на Урале она спускается до Орска. *S. myrsinifolia* обитает на окраинах эвтрофных и мезотрофных болот, в разнообразных вторичных послелесных местообитаниях: вырубках, полянах, опушках, вдоль дорог.

Задачи

1. Охарактеризовать особенности местообитаний *Salix myrsinifolia*.
2. Выявить приуроченность разных жизненных форм *Salix myrsinifolia* к исследованным местообитаниям.
3. Описать онтогенез особей разных жизненных форм в условиях естественного обитания, выделить морфологические признаки, диа-

гностирующие этапы развития, и специфику онтогенеза особей разных жизненных форм.

Материал и методы

Полевой материал был собран в течение 2006–2011 гг. в Починковском, Пильнинском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области. Сбор материала проведен: 1) в березовом лесу (окрестности д. Поляна Арзамасского района); 2) по берегам р. Шамка г. Арзамаса; 3) в пойме и по берегам р. Волга (окрестности д. Юркино Лысковского района); 4) в сосновом лесу (окрестности турбазы «Сосновая роща» Арзамасского района); 5) вдоль шоссе в посадках на д. Меньшиково Арзамасского района.

По литературным данным жизненная форма *S. myrsinifolia* определяется как кустарник до 5–10 м высотой [10–15]. Нами было установлено, что во взрослом состоянии у *S. myrsinifolia* есть две жизненные формы: деревце до 6 м высотой и аэроксильный кустарник высотой до 7 м [10, 13]. Особи *S. myrsinifolia* жизненной формы «деревце» встречаются на сухих песчаных почвах в сосновых и березовых лесах при наличии верхушечного и бокового затенения; особи жизненной формы «аэроксильный

кустарник» встречаются по берегам и в долинах рек, а также по сырým канавам при наличии бокового затенения.

Онтогенез особей *S. myrsinifolia*: жизненная форма «деревце»

Онтогенез *S. myrsinifolia* этой жизненной формы изучен на модельных экземплярах, растущих на сухих песчаных почвах в сосновых и березовых лесах, затенение верхушечное и боковое.

В онтогенезе особей жизненной формы «деревце» выделено четыре периода: латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный.

Латентный период. Семена мелкие 1–1,2 мм длиной, число их 12–16, по 6–8 в каждой створке коробочки [10, 13–15]. Семена созревают в конце мая и рассеиваются до середины июня. В опытах по проращиванию семян на влажной фильтровальной бумаге семена *S. myrsinifolia* проросли в первый день через 12 часов, на второй день всхожесть была равна 60 %.

Проростки (р) появляются в июне, встречаются на свободных от растительности, увлажненных местообитаниях (рис. 1).

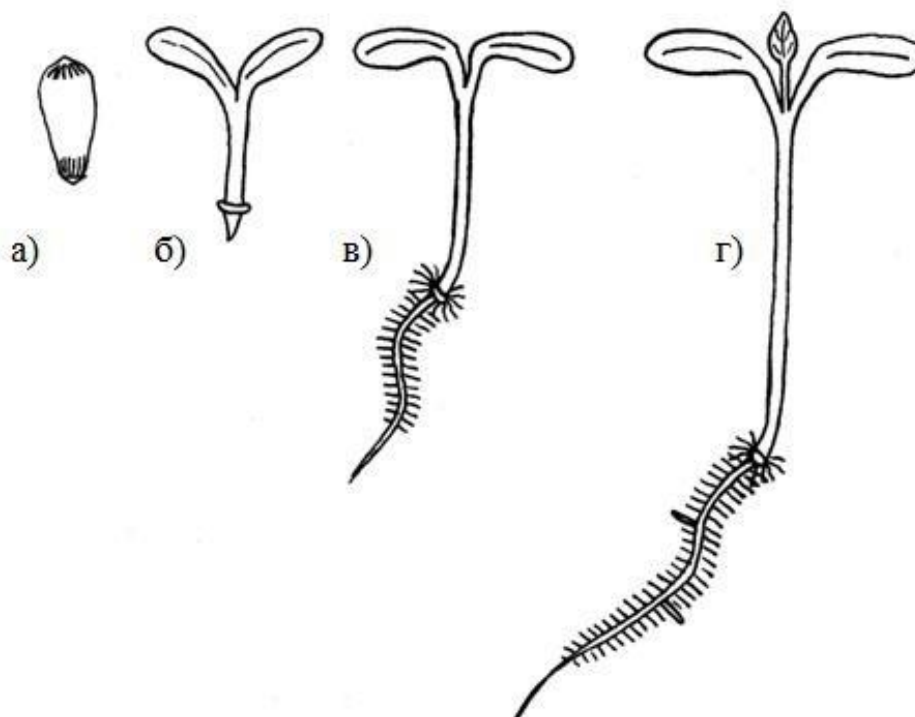


Рис. 1. Фазы прорастания семян *S. myrsinifolia* при $t = 20\text{ }^{\circ}\text{C}$:
а – внешнее строение семени; б – через 24 часа после начала проращивания;
в – через 96 часов; г – через 16 суток

Fig. 1. Phases of *S. myrsinifolia* seed germination at $t = 20\text{ }^{\circ}\text{C}$:
а – external structure of the seed; б – in 24 hours after the start of germination;
в – in 96 hours; г – in 16 days

После разрыва полупрозрачной семенной кожуры на поверхность выходят семядоли и короткий светло-зеленый гипокотиль. На кончике гипокотыля красноватый валик, в центре которого выступает конус нарастания зародышевого корня. В дальнейшем на валике образуется венчик из тонких волосков, при помощи которых проросток прикрепляется к субстрату (см. рис. 1). После этого гипокотиль выпрямляется и начинает усиленно расти, через 24 часа от начала проращивания семян он достигает длины 2 мм, а через 120 часов – 4 мм. Главный корень развивается из зародышевого корешка через 48 часов после начала проращивания и через 96 часов по длине равен гипокотилу (4 мм).

Эпикотиль начинает развиваться через 10 суток после начала проращивания (на 11 сутки длина эпикотыля равна 0,75 мм). Боковые корни на главном, а также придаточные корни на гипокотиле образуются только через 14 суток

после начала проращивания. С ростом придаточных корней рост главного в длину приостанавливается. Месячные проростки достигают высоты 2 см, глубина проникновения корневой системы – до 1,5 см. Семядоли овально-округлые до 2,5 мм длиной, с обеих сторон ярко-зеленые и бело-точечные. Выше семядолей появляется гладкий эпикотиль длиной до 2,5 мм и первый ювенильный лист длиной до 1,5 мм. Первые листья яйцевидной или овально-удлиненной формы длиной от 3 до 6 мм и до 2,5–3 мм шириной, с двумя зубчиками по краю появляются на 11–16 сутки после начала проращивания. К концу вегетационного периода длина проростка 15 см, у него развивается до 11 листьев, глубина проникновения корневой системы до 8 см.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Побеги растений не ветвятся, их высота 0,1–0,25 м (рис. 2).

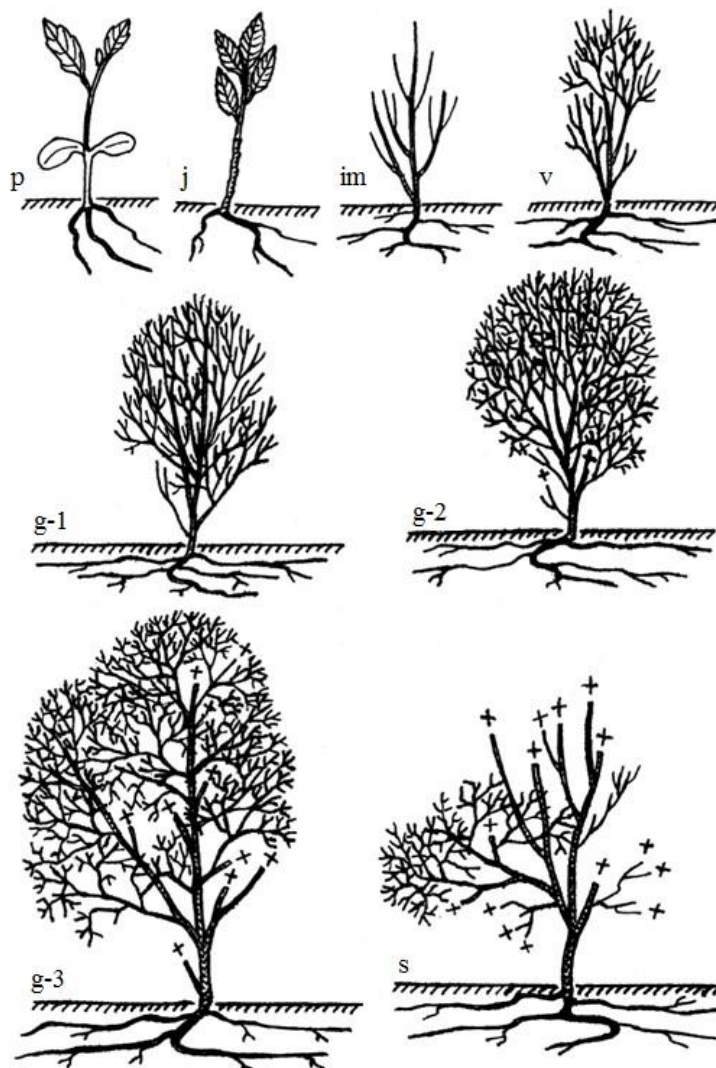


Рис. 2. Схема онтогенеза особей *S. myrsinifolia* жизненной формы «деревце»; крестиками показаны отмершие побеги

Fig. 2. Ontogenetic development scheme of *S. myrsinifolia* specimens of the small tree life form; crosses show dead shoots

Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, пониженной – симподиально. Листья продолговатые, короткочерешковые, без прилистников; их длина 3,5–3,8 см, ширина 1,4–1,7 см, у них 5–6 пар боковых жилок. Индекс листа 2,5–2,33.

Особи нормальной жизненности пребывают в этом онтогенетическом состоянии до двух лет, достигая при этом высоты 0,15–0,25 м.

Длина годичного прироста побега нарастания – 13–18 см. Глубина проникновения корневой системы до 10 см. Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии до трех лет, их высота 0,1–0,2 м. Длина годичного прироста побега нарастания 10–15,5 см. Глубина проникновения корневой системы до 8 см (табл. 1).

Таблица 1

Биоморфологические показатели особей *S. myrsinifolia* жизненной формы «дерево» в разных онтогенетических состояниях

Table 1

Biomorphological indicators of *S. myrsinifolia* specimens of the small tree life form in different ontogenetic conditions

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проникновения (см)	Радиус (м)	
p		1–2 мес.	0,03–0,07	–	0,15–0,2	1	5–7,5	–	3–5	0,02	–
j	1	1–2	0,15–0,25	–	0,25–0,3	1	13–18	–	7–10	0,03–0,55	2,5–2,33
	2	1–3	0,1–0,2	0,15–0,25	5–8				0,15–0,4		
im-1	1	2–4	0,25–0,5	0,05–0,15	0,3–0,7	2	15–18	0,06–0,1	8–12	0,15–0,2	2,3–2,0
	2	3–5	0,2–0,35	0,04–0,1	0,25–0,5				5–8	0,1–0,15	
im-2	1	4–6	0,5–1,2	0,1–0,2	0,6–1,0	3	17–24	0,15–0,55	10–17	0,2–0,5	2,0–1,84
	2	5–7	0,35–0,85	0,09–0,15	0,5–0,8				8–15	0,15–0,4	
v-1	1	6–8	1,2–1,6	0,2–0,35	1,0–1,5	4–5	20–37	0,5–0,8	15–25	0,5–1,0	2,03–2,0
	2	7–9	0,8–1,3	0,15–0,3	0,8–1,2				12–20	0,4–0,8	
v-2	1	8–12	1,5–2,0	0,35–0,85	1,5–2,5	5–6	30–43	0,8–1,4	25–40	1,0–1,54	2,0–1,92
	2	9–14	1,2–1,7	0,4–0,6	1,2–2,2				20–30	0,8–1,2	
g-1	1	10–18	2,0–3,5	0,85–1,5	2,5–5,0	6–7	17–28	1,2–1,6	35–45	1,3–1,8	1,96–1,8
	2	11–20	1,6–3,0	0,65–1,1	2,0–4,5				30–40	1–1,5	
g-2	1	15–23	3,5–5,2	1,0–2,2	5,0–8,0	8–9	15–23	1,5–2,3	40–55	1,6–2,0	2,14–2,04
	2	16–23	3,0–4,6	0,8–1,6	4,4–6,5				35–50	1,4–1,8	
g-3	1	22–27	4,5–6,0	1,2–1,5	8,0–10,0	9–10	8,0–12,0	2,3–3,5	55–70	2,0–2,5	2,23–2,0
	2	22–25	4,0–5,2	0,9–1,3	6,5–8,0				50–65	1,8–2,2	
s	1	27–30	5,3	1,05	9,0	6–8	6,0–9,0	1,2			2,04–1,95
	2										

Примечания. 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный. 2. У p – im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Имматурные растения начинают ветвиться, у них появляется крона, расположенная на высоте 0,04–0,2 м (рис. 2). У них одна скелетная ось, порядок ветвления 2–3, общий диаметр кроны не более 0,55 м. Корневая система поверхностная, в ней появляются боковые скелетные и придаточные корни, растущие горизонтально и достигающие длины 50 см. Индекс листа меньше, чем в предыдущем состоянии.

Имматурные растения по степени разветвления побегов подразделяются на 2 подгруппы (см. табл. 1).

Имматурные растения 1-й подгруппы (im-1): возраст 2–5 лет, высота 0,2–0,5 м.

Листовые пластинки: длина – 3,8 см, ширина – 1,7–1,9 см, с 7 парами боковых жилок.

Имматурные растения 2-й подгруппы (im-2): возраст 4–7 лет, высота 0,35–1,2 м. Листовые пластинки: длина 3,6–3,8 см, ширина 1,9 см с 7–8 парами боковых жилок.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Небольшие растения с одной основной скелетной осью, у нее 4–6 порядков ветвления. В этом состоянии усиливается формирование кроны, расположенной на высоте 0,15–0,85 м. Листья округло-яйцевидной формы: длина 5,3–6,0 см и ширина 2,5–3,0 см; 7–9 пар боковых жилок. Виргинильные растения по степени разветвления побегов подразделяются на 2 под-

группы (см. табл. 1). Корневая система остается поверхностной.

Виргинильные растения 1-й подгруппы (v-1): хорошо выделяется основная скелетная ось, порядок ее ветвления – 4–5. Крона начинается с высоты 0,15–0,35 м. Индекс листовой пластинки уменьшается.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 6 до 8 лет, достигая высоты 1,2–1,6 м; диаметр кроны – 0,5–0,8 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 20–37 см, глубина проникновения корневой системы 25 см (см. табл. 1).

Особи пониженной жизненности живут в этом онтогенетическом состоянии с 7 до 9 лет, их высота 0,8–1,3 м, диаметр кроны – 0,4–0,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания – 16–28,5 см, глубина проникновения корневой системы – 20 см.

У виргинильных растений 2-й подгруппы (v-2) более разветвленная, чем в предшествующем состоянии, крона, и более быстрый рост. Значение индекса листа меньше. Длина листовых пластинок до 6 см и ширина 2,5–2,6 см.

В этом состоянии особи нормальной жизненности живут с 8 до 12 лет, их высота 1,5–2,0 м, диаметр кроны до 0,8–1,4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 30–43 см, глубина проникновения корневой системы до 40 см (см. табл. 1).

Особи пониженной жизненности живут в этом состоянии с 9 до 14 лет, их высота 1,2–1,7 м, диаметр кроны 0,6–1,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 25–40 см, глубина проникновения корневой системы до 30 см.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения с диаметром кроны – 0,7–1,6 м, с порядком ветвления 6–7. Крона занимает больше половины высоты стволика (см. рис. 2). В этом состоянии: начинаются процессы «очищения» нижней части стволика от боковых ветвей; особи впервые цветут и плодоносят. Генеративные побеги располагаются в малом количестве в верхней части кроны. Годичные приросты побегов нарастания становятся меньше, чем у виргинильных растений. У всех модельных особей не выражен главный корень, большое число горизонтально расположенных придаточных корней отходит от подземной части. Индекс листа уменьшается. Длина листовых пластинок: 6,1–6,3 см, ширина: 3,1–3,5 см.

В этом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 10 до 18 лет, их высота 2,0–3,5 м, диаметр кроны 1,2–1,6. Длина годич-

ных приростов побегов нарастания уменьшается до 17–28 см, глубина проникновения корневой системы 45 см (см. табл. 1). Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 11 до 20 лет, их высота 1,6–3,0 м, диаметр кроны 0,7–1,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 12–22 см, глубина проникновения корневой системы – 40 см (см. табл. 1).

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Крона таких растений тупо-вершинная широкоовальная; ее диаметр 1,2–2,3 м; порядок ветвления 8–9, число отмерших побегов невелико. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием. Цветение и плодоношение обильное и регулярное. Корневая система сравнительно глубокая. Индекс листа по сравнению с предыдущим состоянием немного увеличивается. Листовые пластинки 4,5 см длиной и 2,1–2,2 см шириной с 9–10 парами боковых жилок.

В этом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 15 до 23 лет, достигая высоты 3,5–5,2 м, диаметр кроны 1,5–2,3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 15–23 см, глубина проникновения корневой системы 55 см (см. табл. 1).

Возраст особей пониженной жизненности в этом состоянии – 16–23 лет, высота 3,0–4,6 м, диаметр кроны 1,2–2,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания 10–18 см, глубина проникновения корневой системы 50 см.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Крона таких особей раскидистая, ее диаметр 2,0–3,5 м (см. рис. 2). В этом состоянии в кроне начинают отмирать крупные скелетные ветви, а взамен из спящих почек базальных участков этих ветвей формируется вторичная крона. Плодоношение – от обильного до незначительного к концу онтогенетического состояния, годичные приросты в высоту небольших размеров.

К концу этого онтогенетического состояния процессы отмирания могут захватить и корневую систему. По сравнению с другими онтогенетическими состояниями корневая система самая большая по диаметру, но по характеру размещения остается поверхностной. Часть ее крупных скелетных корней отмирает. Индекс листовой пластинки увеличивается. Длина листовых пластинок 4,4–4,7 см, ширина – 2,1–2,2 см, число пар боковых жилок – 8–9.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 22 до 27 лет, достигают высоты 4,5–6,0 м, диаметр крон – 2,3–3,5 м. Длина годичных приростов побегов

нарастания уменьшается до 8–12 см, глубина проникновения корневой системы 70 см (см. табл. 1).

Особь пониженной жизненности находятся в этом состоянии с 22 до 25 лет, их высота 4,0–5,2 м, диаметр крон 2–3 м. Длина годичных приростов побегов нарастания – 6–9,7 см, глубина проникновения корневой системы 65 см (см. табл. 1).

Сенильный период (s). У сенильных особей листья полувзрослого типа: длина их 4,4–4,5 см, ширина 2,1–2,2 см, число пар боковых жилок 8. Корневая система почти полностью мертвая. Верхушка стволика усохшая или сломленная,

вторичная крона низко расположена. Продолжительность пребывания в этом онтогенетическом состоянии около 3 лет.

Онтогенез особей *S. myrsinifolia* жизненной формы «аэроксильный кустарник»

Онтогенез данной жизненной формы (рис. 3) изучен на модельных экземплярах, произрастающих по берегам и в долинах рек, а также по канавам при наличии бокового затенения.

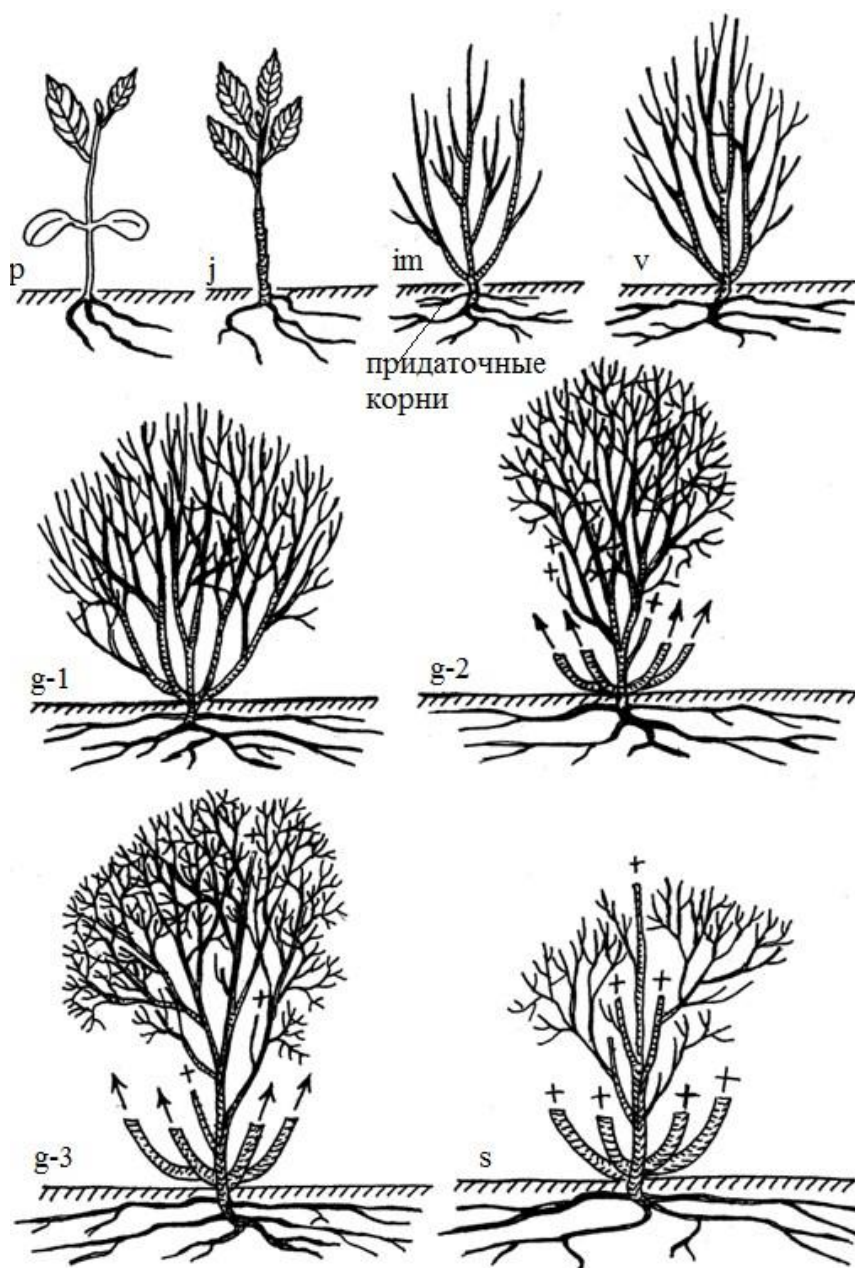


Рис. 3. Схема онтогенеза особей *S. myrsinifolia* жизненной формы «аэроксильный кустарник»; стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Fig. 3. Ontogenetic development scheme of *S. myrsinifolia* specimens of the aeroxyl shrub life form; arrows indicate growth direction of the skeletal axes, crosses show dead shoots

В ходе онтогенеза выделено четыре возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный.

Первые этапы онтогенеза *S. myrsinifolia* этой жизненной формы проходят так же, как и у жизненной формы «деревце» (см. рис. 3).

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Переход в эту группу связан с появлением боковых осей и увеличением порядка ветвления. Основные скелетные оси формируются из спящих почек в базальной части растения, расположенной надземно. На основных скелетных осях 1 порядка в дальнейшем образуются оси 3–4 порядка (из спящих почек, расположенных на базальных частях осей предыдущих порядков). Таким образом, к концу этого онтогенетического состояния особи ивы чернеющей формируют аэроксилный куст.

Переход части почек в спящее состояние у *S. myrsinifolia* данной жизненной формы начинается у проростка, когда спящими остаются почки, находящиеся в пазухах семядольных листьев. У более взрослых растений спящими становятся мелкие почки в пазухах почечных чешуй, а также 1–2 почки в пазухах нижних ассимилирующих листьев. С возрастом спящие почки ветвятся, что ведет к увеличению их числа. Имматурные растения начинают ветвиться, у них формируется крона на высоте 0,04–0,2 м (табл. 2). У них 2–5 основных скелетных осей (порядок ветвления 2–3), общий диаметр кроны куста – 0,55 м. В корневой системе появляются боковые скелетные и придаточные корни, растущие горизонтально; их длина достигает 50 см. Индекс листовой пластинки уменьшается.

Таблица 2

Биоморфологические показатели особей *S. myrsinifolia* жизненной формы «аэроксилный кустарник» в разных онтогенетических состояниях

Table 2

Biomorphological indicators of *S. myrsinifolia* specimens of the aeroxyl shrub life form in different ontogenetic conditions

Онт. состояние	Жизненность	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)	Порядок ветвления	Длина годовых приростов побегов нарастания (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина пропоникирования (см)	Радиус (м)	
p		1–2 мес.	0,03–0,07	–	0,15–0,2	1	5–7,5	–	3–5	0,02	–
j	1	1–2	0,15–0,25	–	0,25–0,3	1	13–18	–	7–10	0,3–0,55	2,5–2,33
	2	1–3	0,1–0,2	0,15–0,25	10–15,5		5–8		0,15–0,4		
im-1	1	2–4	0,25–0,5	0,05–0,15	0,3–0,7	2	15–18	0,06–0,1	8–12	0,15–0,2	2,3–2,0
	2	3–5	0,2–0,35	0,04–0,1	0,25–0,5		13–16,5	0,04–0,08	5–8	0,1–0,15	
im-2	1	4–6	0,5–1,2	0,1–0,2	0,6–1,0	2–3	17–24	0,15–0,55	10–17	0,2–0,5	2,0–1,84
	2	5–7	0,35–0,85	0,09–0,15	0,5–0,8		15–20	0,1–0,35	8–15	0,15–0,4	
v-1	1	6–8	1,2–1,6	0,2–0,35	1,0–1,3	3–4–5	20–35	0,5–0,8	15–25	0,5–1,0	2,03–2,0
	2	7–9	0,8–1,3	0,15–0,3	0,8–1,1		16–25,5	0,4–0,6	12–20	0,4–0,8	
v-2	1	8–12	1,5–2,0	0,35–0,6	1,3–2,0	4–5	29–41	0,8–1,0	20–30	1,0–1,54	2,34–2,15
	2	9–14	1,2–1,7	0,3–0,5	1,0–1,8		21–32	0,6–0,8	20–25	0,8–1,2	
g-1	1	10–16	2,0–3,5	0,65–0,8	2,0–4,0	5–6	17–28	1,2–1,5	25–40	1,3–1,8	2,45–2,14
	2	11–18	1,6–3,0	0,5–0,7	1,8–3,5		12–22	0,7–1,1	20–35	1–1,5	
g-2	1	15–21	3,5–4,5	0,8–1,0	4,0–6,0	7–8	18–21	1,5–2,0	30–45	1,6–2,0	2,14–2,04
	2	14–20	3,0–4,2	0,6–0,8	3,4–5,5		10–16	1,2–1,7	25–40	1,4–1,8	
g-3	1	20–25	4,5–5,2	1,0–1,2	6,0–9,0	8–9	9,0–15,0	2,0–2,5	45–60	2,0–2,5	1,84–1,79
	2	16–22	3,8–4,4	0,8–1,0	5,5–8,0		7,0–9,5	1,5–2,0	40–55	1,8–2,2	
s	1	25	1,5	1,05	9,0	5–6	6,0–9,0	0,8			2,04–1,95

Примечания. 1. Уровни жизненности: № 1 – нормальный; № 2 – пониженный. 2. У p – im-2 растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

Имматурные растения по интенсивности прироста, числу порядков ветвления, форме листьев, степени сформированности кроны подразделены на две подгруппы.

Имматурные растения 1-й подгруппы медленно растут в высоту, мало разветвлены по

сравнению с имматурными особями 2-й подгруппы. Боковые оси 2-го порядка образуются из спящих почек базальной части растения. Индекс листовой пластинки 2,3–2,0. Листовые пластинки 3,8 см длиной и 1,7–1,9 см шириной с 7 парами боковых жилок.

У растений нормальной жизненности главная ось обгоняет в росте боковые, и крона приобретает к концу этого онтогенетического состояния удлиненно-округлую форму. Растения нормальной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 2 до 4 лет, достигая высоты 0,25–0,5 м и диаметра общей кроны 0,55 м, диаметра крон основных скелетных осей – 0,06–0,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания 15–18 см, корневая система углубляется до 12 см (см. табл. 2).

Растения пониженной жизненности могут находиться в этом онтогенетическом состоянии с 3 до 5 лет, достигая высоты 0,2–0,35 м. Общая крона таких растений несимметричная, ее диаметр около 0,4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания 13–16,5 см, глубина проникновения корневой системы 8 см (см. табл. 2).

Имматурные растения 2-й подгруппы (im-2) находятся в этом состоянии с 4 до 7 лет, достигая высоты 0,35–1,2 м, 3–4 порядка ветвления. Листовые пластинки длиной 3,6–3,8 см, шириной 1,9 см с 7–8 парами боковых жилок. Такие растения имеют сравнительно большие приросты в высоту. Листья по форме приближаются к взрослым: индекс листа меньше (2,0–1,84), чем у растений предшествующих состояний.

Особи нормальной жизненности могут жить в этом состоянии с 4 до 6 лет, их высота 0,5–1,2 м, диаметр общей кроны до 1 м, диаметр крон основных скелетных осей 0,15–0,55 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 17–24 см, глубина проникновения корневой системы 17 см (см. табл. 2).

Растения пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 5 до 7 лет, достигая высоты 0,35–0,85 м. Диаметр общей кроны до 0,8 м при диаметре крон основных скелетных осей 0,1–0,35 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 15–20 см, глубина проникновения корневой системы 15 см (см. табл. 2).

Виргинильное онтогенетическое состояние (v) – небольшие растения с 7–15 основными скелетными осями, имеющими 4–5 порядков ветвления (см. рис. 3). В этом онтогенетическом состоянии наблюдается еще большее «кущение» за счет формирования основных скелетных осей из спящих почек, расположенных надземно на базальных частях стволиков. В этом онтогенетическом состоянии наблюдается еще большее формирование кроны, расположенной на высоте 0,15–0,85 м. Листья округло-яйцевидной формы: 5,3–6,0 см длиной и 2,5–3,0 см шириной с 7–9 парами боковых жилок. Виргинильные растения по степени раз-

ветвления побегов подразделяются на 2 подгруппы (см. табл. 2). К концу этого онтогенетического состояния основные скелетные оси начинают выравниваться с главной осью: имеют незначительные отличия по высоте и порядку ветвления. Корневая система поверхностная.

Виргинильные растения 1-й подгруппы (v-1). Хорошо выделяются 7–10 основных скелетных осей. Кроны каждого стволика начинаются с высоты 0,15–0,35 м. Порядок ветвления основных скелетных осей 3–5.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 6 до 8 лет, достигая высоты 1,2–1,6 м, с общим диаметром кроны до 1,5 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,5–0,8 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 20–35 см, глубина проникновения корневой системы 25 см (см. табл. 2).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 7 до 9 лет, достигая высоты 0,8–1,3 м, с общим диаметром кроны до 1,2 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,4–0,6 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 16–25,5 см, глубина проникновения корневой системы 20 см (см. табл. 2).

Виргинильные растения 2-й подгруппы (v-2) имеют более разветвленные основные скелетные оси в количестве 10–15 и быстрее растут в высоту по сравнению с растениями предыдущей возрастной подгруппы. Значение индекса листа увеличивается. Листовые пластинки имеют длину 5,6–6,8 см и ширину 2,6–2,9 см, 9–10 пар боковых жилок.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 8 до 12 лет, достигая высоты 1,0–2,0 м, с общим диаметром кроны до 2,4 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,8–1,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 29–41 см, глубина проникновения корневой системы 30 см (см. табл. 2).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 9 до 14 лет, достигая высоты 1,2–1,7 м, с общим диаметром кроны до 1,8 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,6–0,8 м. Длина годичных приростов побегов нарастания увеличивается до 21–32 см, глубина проникновения корневой системы 25 см (см. табл. 2).

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g-1). Растения имеют общую крону диаметром до 4 м, состоящую из 15–20 основных скелетных осей. Кроны основных скелетных осей имеют диаметр 0,7–1,5 м, порядок ветвления побегов 5–6. Крона занимает больше

половины высоты стволиков (см. рис. 3). Начинаются процессы «очистки» нижней части стволиков от боковых ветвей. В этом онтогенетическом состоянии особи ивы чернеющей впервые цветут и плодоносят. Генеративные побеги располагаются в малом количестве в верхней части кроны. Годичные приросты побегов нарастания становятся меньше, чем у виргинильных растений. У всех модельных особей не выражен главный корень, большое количество горизонтально расположенных придаточных корней отходит от подземной части. Индекс листа увеличивается. Листовые пластинки 4,5–5,4 см длиной и 2,1–2,2 см шириной.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 10 до 16 лет, достигая высоты 2,0–3,5 м, с общим диаметром кроны до 4 м при диаметре крон основных скелетных осей 0,7–1,5 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 17–28 см, глубина проникновения корневой системы 40 см (см. табл. 2).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 11 до 18 лет, достигая высоты 1,6–3,0 м, с общим диаметром кроны до 3,2 м, при диаметре крон основных скелетных осей 0,7–1,1 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 12–22 см, глубина проникновения корневой системы 35 см.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g-2). Растения имеют тупо-вершинную широкоовальную общую крону диаметром 5,0 м с небольшим числом отмерших побегов (см. рис. 3). Количество основных скелетных осей 20–25. Отдельные стволики диаметром крон 1,2–2,0 м, их порядок ветвления побегов 7–8. Средняя длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается. Цветение и плодоношение обильное и регулярное. Корневая система остается поверхностной.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 15 до 21 года, достигая высоты 3,5–4,5 м, с общим диаметром кроны до 5,0 м, при диаметре крон основных скелетных осей 1,5–2,0 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 18–21 см, глубина проникновения корневой системы 45 см (см. табл. 2).

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 14 до 20 лет, достигая высоты 3,0–4,2 м, с общим диаметром кроны до 4,0 м при диаметре крон основных скелетных осей 1,2–1,7 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 10–16 см, глубина проникновения корневой системы 40 см.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Особи обладают раскидистой общей кроной диаметром до 6,0 м, состоящей из 10–25 основных скелетных осей (см. рис. 3). Стволики имеют кроны диаметром 1,5–2,5 м. В кроне идет отмирание крупных скелетных ветвей, взамен из спящих почек базальных участков таких ветвей формируется вторичная крона.

Растения этого онтогенетического состояния обладают плодоношением от обильного до незначительного к концу состояния, малыми годичными приростами в высоту. К концу этого онтогенетического состояния процессы отмирания могут захватывать и корневую систему. Часть ее крупных скелетных корней отмирает. Индекс листа уменьшается. Листовые пластинки длиной 4,5–4,6 см и шириной 2,4–2,5 см с 8–9 парами боковых жилок.

В этом онтогенетическом состоянии особи нормальной жизненности находятся с 20 до 25 лет, достигая высоты 4,5–5,2 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 9–15 см, глубина проникновения корневой системы 60 см.

Особи пониженной жизненности находятся в этом онтогенетическом состоянии с 16 до 22 лет, достигая высоты 3,8–4,4 м. Длина годичных приростов побегов нарастания уменьшается до 7–9,5 см, глубина проникновения корневой системы 55 см.

Сенильный период (s). У сенильных особей листья полувзрослого типа: 4,4–4,5 см длиной и 2,1–2,2 см шириной с 8 парами боковых жилок. Корневая система почти полностью мертвая. Несколько стволиков сенильной особи могут полностью усохнуть, а оставшиеся имеют полностью усохшую или сломленную верхушку, низко расположенную часть вторичной кроны. Продолжительность пребывания в этом онтогенетическом состоянии около 3 лет.

Из описанного ранее онтогенеза следует, что аэроксильный кустарник *S. myrsinifolia* представляет собой надземную систему основных скелетных осей с длительностью жизни до 28 лет.

Жизненная форма «деревце» *S. myrsinifolia* состоит из одной основной скелетной оси с длительностью жизни до 30 лет.

При анализе онтогенеза различных жизненных форм *S. myrsinifolia* видно, что они формируются различно, т.е. имеют отличия на качественном уровне.

При сравнении жизненных форм *S. myrsinifolia* между собой можно сделать вывод, что они отличаются не только на качественном, но и на количественном уровне. Чисто внешне это проявляется в количестве основных скелетных осей. У аэроксильного кустарника *S. myrsinifolia* основных скелетных осей может быть

от 15 до 25. Это связано с тем, что в ходе онтогенеза особей данной жизненной формы происходит постепенное образование и смена основных скелетных осей, за счет чего их количество постепенно увеличивается, в то время как в ходе онтогенетического развития жизненной формы «деревце» в начале онтогенеза образуется одна основная скелетная ось и дальнейшей смены нескольких порядков скелетных осей, характерных для кустарников, у данной жизненной формы не происходит [10, 13–15].

При сравнении таблиц биоморфологических показателей онтогенезов *S. myrsinifolia* разных жизненных форм (см. табл. 1, 2) видно, что все количественные параметры, указанные в них, делятся на две группы: близкие по значениям и отличные. Жизненная форма «деревце» обладает чуть большим пределом абсолютного возраста (30 лет) основной скелетной оси по сравнению с жизненной формой аэроксильного кустарника (28 лет), в связи с этим она имеет несколько большие значения по общей высоте, глубине проникновения корневой системы. Такие показатели, как высота прикрепления кроны, диаметр основных скелетных осей, длина годичных приростов побегов нарастания имеют очень небольшие отличия в некоторых онтогенетических состояниях, поэтому они относятся к первой группе показателей – близкие по значениям. Общий диаметр кроны у данных жизненных форм *S. myrsinifolia* связан с количеством основных скелетных осей: так как жизненная форма «аэроксильный кустарник» имеет большее их количество, то она имеет и большее значение по этому параметру.

Заключение

Проведенные исследования показали, что в онтогенезе *S. myrsinifolia* значительна роль поливариантности развития; это приводит к формированию во взрослом состоянии двух жизненных форм: аэроксильного кустарника и деревца.

Онтогенез данных жизненных форм на первых этапах проходит одинаково, различия наступают в иматурном и виргинильном онтогенетических состояниях. Морфологически аэроксильный куст *S. myrsinifolia* представляет собой от 20 до 25 основных скелетных осей примерно одинакового возраста, причем происходит постепенное образование и смена основных скелетных осей, за счет чего их количество постепенно увеличивается, в то время как в ходе онтогенетического развития жизненной формы «деревце» в начале онтогенеза образуется одна основная скелетная ось и дальнейшей смены нескольких порядков скелетных осей, характерных для кустарников, у данной жизненной формы не происходит.

Выделенные жизненные формы *S. myrsinifolia* имеют определенную экологическую приуроченность. Если жизненная форма «аэроксильный кустарник» встречается по берегам и долинам рек, а также на достаточно увлажненных вторичных местообитаниях, то жизненная форма «деревце» встречается на сухих почвах в лесах при наличии верхушечного и бокового затенения.

Библиографический список

1. Harper, J. L. Population biology of plants / J. L. Harper. – London ; New York : Academic Press, 1977. – 892 p.
2. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Геоботаника. – М. ; Л. : АН СССР, 1960. – Т. 6. – С. 7–204.
3. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений / под ред. А. А. Уранова. – М. : Наука, 1967. – 156 с.
4. Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций / под ред. А. А. Уранова. – М. : Наука, 1968. – 233 с.
5. Age states of plants of various growth forms : a review / L. E. Gatzuk, O. V. Smirnova, L. I. Vorontzova, L. B. Zaugolnova, L. A. Zhukova // Journal of Ecology. – 1980. – Vol. 68 (3). – P. 675–696.
6. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М. : Наука, 1976. – 217 с.
7. Заугольнова, Л. Б. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова. – М. : Наука, 1988. – 184 с.
8. Smirnova, O. V. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations / O. V. Smirnova, M. M. Palenova, A. S. Komarov // Russian Journal of Developmental Biology. – 2002. – Vol. 33 (1). – P. 1–10.
9. Evstigneev, O. I. Ontogenetic stages of trees: an overview / O. I. Evstigneev, V. N. Korotkov // Russian journal of ecosystem ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
10. Валягина-Малюткина, Е. Т. Ивы европейской части России / Е. Т. Валягина-Малюткина. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 217 с.
11. Антонова, И. С. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны / И. С. Антонова, О. В. Азова, Е. В. Елсукова // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3: Биология. – 2001. – Вып. 2, № 11. – С. 67–78.

12. Анциферов, Г. И. Ива / Г. И. Анциферов. – М. : Лесная промышленность, 1984. – 101 с.
13. 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.
14. Дervиз-Соколова, Т. Г. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *S. viminalis* L. / Т. Г. Дervиз-Соколова // Биологические науки. – 1967. – № 11. – С. 64–70.
15. Дervиз-Соколова, Т. Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) / Т. Г. Дervиз-Соколова // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1974. – № 2. – С. 71–81.

References

1. Harper J. L. *Population biology of plants*. London; New York: Academic Press, 1977, 892 p.
2. Rabotnov T. A. *Geobotany*. Moscow; Leningrad: AS USSR, 1960, vol. 6, pp. 7–204.
3. *Ontogenez i vozrastnoy sostav populyatsy tsvetkovykh rasteny* [Ontogeny and age composition of flowering plants populations]. Ed. by A. A. Uranov. Moscow: Nauka, 1967, 156 p.
4. *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rasteny i stroyeniya ikh populyatsy* [Morphogenesis of flowering plants and structure of their populations]. Ed. by A. A. Uranov. Moscow: Nauka, 1968, 233 p.
5. Gatzuk L. E., Smirnova O. V., Vorontzova L. I., Zaugolnova L. B., Zhukova L. A. *Journal of Ecology*. 1980, vol. 68 (3), pp. 675–696.
6. *Tsenopulyatsii rasteny (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. Moscow: Nauka, 1976, 217 p.
7. Zaugolnova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. *Tsenopulyatsii rasteny (ocherki populyatsionnoy biologii)* [Plant coenopopulations (essays on population biology)]. Moscow: Nauka, 1988, 184 p.
8. Smirnova O. V., Palenova M. M., Komarov A. S. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2002, vol. 33 (1), pp. 1–10.
9. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. *Russian journal of ecosystem ecology*. 2016, vol. 1 (2). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
10. Valyagina-Malyutina Ye. T. *Ivy evropeyskoy chasti Rossii* [Willows of European Russia]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2004, 217 p.
11. Antonova I. S., Azova O.V., Yelsukova Ye.V. *Bulletin of St. Petersburg University. Ser. 3: Biology*. 2001, iss. 2, no. 11, pp. 67–78.
12. Antsiferov G. I. *Iva* [Willow]. Moscow: Lesnaya promyshlennost, 1984, 101 p.
13. Belyaeva I. V., Yepanchintseva O. V., Shatalina A. A., Semkina L. A. *Ivy Urala: atlas-opredelitel* [Willows of the Urals: Atlas-determinant]. Ekaterinburg: Ural Branch of RAS, 2006, 173 p.
14. Derviz-Sokolova T. G. *Biological sciences*. 1967, no. 11, pp. 64–70.
15. Derviz-Sokolova T. G. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1974, no. 2, pp. 71–81.

Недосеко, О. И.

Онтогенез *Salix myrsinifolia* Salisb. – жизненные формы: «деревце» и «аэроксильный кустарник» / О. И. Недосеко // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (4). DOI 10.21685/2500-0578-2018-4-5.