

УДК583.41:582.734.4

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПЕРЕСТРОЕК БИОМОРФ  
В РОДЕ ИВА (*SALIX L.*, *SALICACEAE*)

© М.Т. Мазуренко

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток  
mazurenkom@mail.ru

Эволюция в роде ива (*Salix L.*) первоначально происходила в поймах рек. Ивы приспосабливались к паводкам, половодьям, аллювиальным отложениям, причем перестраивались как генеративные, так и вегетативные органы. Ивы перешли к энтомофилии. Одновременно деревья трансформировались в кустарники, а в горах и в Арктике – в кустарнички. За пределами речных пойм экологическая и географическая амплитуда распространения расширялась. Эти процессы сопровождались сокращением как отдельных органов, так и всего растения. Потери компенсировались усилением ветвления и активными адаптациями в экстремальных условиях – возникновением подушковидности, усилением вегетативной подвижности.

**Ключевые слова:** жизненные формы растений, ива, пойма, кустарники, деревья, побеговые системы, эволюция.

Ивы (*Salix L.*) – крупный род семейства ивовые *Salicaceae L.*, насчитывающий от 300 до 550 видов, большинство из которых распространены в северном полушарии. Ивам принадлежит важная роль в сложении растительного покрова. В таежной зоне России они повсеместно распространены в местах повышенного увлажнения: по речным долинам, берегам водоемов. Обилие их резко возрастает в зоне лесотундры и тундры вплоть до крайних границ распространения растительности на севере Арктики. Их широкое распространение коррелирует с разнообразием жизненных форм.

Род ива привлекает внимание ботаников очень давно. Наиболее полной сводкой по этому роду остается монография А.К.Скворцова (1968), изданная во второй половине XX века и не утратившая своего значения и в настоящее время. В ней приводится обстоятельный литературный обзор, начиная с середины XVIII века, с линнеевской эпохи, вплоть до середины XX века. Выделенные А.К.Скворцовым 7 периодов отражают развитие изучения рода.

После фундаментальной работы А.К.Скворцова прошло 50 лет. За это время исследование ив, которое в настоящее время получило название саликологии, активно продолжается. Исследования проводятся в следующих направлениях: уточняется систематическое положение таксонов разного ранга

(Беляева, 1994, 1998, 2000, 2002; Гашева, 2005; Петрук, 2007, 2008 а,б, и др.). Ивы, будучи чрезвычайно изменчивым родом в отношении морфологических признаков, изучаются многими авторами (Афонин, 1996, 1998, и др.). В работе А.А. Афонова (2005) приводятся ссылки на более чем 40 источников, посвященных изменчивости морфологических признаков. Продолжаются обработки систематических признаков ив в региональных флорах.

Интерес ученых привлекают особенности генеративных органов: хромосомного аппарата (многочисленные ссылки в работе А.А. Афонова (2005), цветка, пыльцы (Малютина, 1972; Петрук 2008, и др.), вопросы гибридизации и получения декоративных форм ив (Беляева, Епанчинцева, 2006, и др.), проводится отбор видов на газоустойчивость (Кулагин, 1987а,б, 1991 и др.), уточняется хорология видов (Петрук, Байков, 2009). Изучаются жизненные формы (Дервиз-Соколова, 1962а,б, 1966, 1968, 1971; Гетманец, 1994, 1999; Мазуренко, 1998, 2007, 2008 и др.). Значение ив для человека огромно (Морозов, 1950; Левицкий, 1965; Анциферов, 1984; Шабуров, 1998; Троекурова, 1999; Фисанович, 2002, и др.).

Ивовые относятся к своеобразной группе сережкоцветных, однопокровных. Семейство столь своеобразно и естественно, что признается за самостоятельный порядок *Salicales* (Тахтаджян, 1970).

Мы поставили перед собой задачу выяснить основные направления эволюции жизненных форм рода. Ивы – голоксилный род, включающий большое разнообразие биоморф: деревья, аэроксилные, геоксилные кустарники, кустарнички. Большое разнообразие форм роста позволяет выяснить главные пути ароморфозов приспособительной эволюции.

Эволюции и филогении рода касается А.К.Скворцов (1968), признавая за анцестральные жизненные формы дерева, произрастающие в поймах, наиболее близкие к тополям, жизнен-

ная форма которых – деревья. Направление эволюции жизненных форм от деревьев к редуцированным, травянистого облика кустарничкам признается и другими исследователями (Гатцук и др., 1971; Дервиз-Соколова, 1971). Это эволюционное направление поддерживается сравнительным анализом более мелких признаков, таких как: форма листа, зубчатость листьев, форма чешуй, форма сережки, окраска прицветных чешуй, число нектарников, длина нитей тычинок и др. (Скворцов, 1968).

При описании жизненных форм, их побеговых систем мы пользуемся методиками, разработанными нами ранее (Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1980, 1986). Мы опираемся на данные наших многолетних наблюдений за видами ив, в основном на Северо-Востоке России: Магаданской области (Охотоморье, Колымское нагорье), на Чукотке, а также в Европейской части России. Нами привлекался литературный материал, касающийся не только жизненных форм, но и вегетативных и генеративных органов.

Для выяснения основных направлений эволюционных перестроек жизненных форм мы избрали в качестве моделей виды ив, преимущественно распространенные на крайнем Северо-Востоке России (КСВ). Выбор диктовался несколькими причинами: 1 – КСВ России (Охотоморье, Колымское нагорье, Чукотка, включая о. Врангеля) находится в зоне вечной мерзлоты, отличается суровым климатом, резкими перепадами температур; 2 – на этой территории насчитывается более 70 видов ив, обитающих в самых разнообразных обитаниях от долин рек до горных и арктических тундр; 3 – это арена активного видообразования рода (Скворцов, 1968; Юрцев, 1987, и др.); 4 – на сегодняшний день работы, посвященные особенностям жизненных форм ив на Севере, как европейском, так и дальневосточном, позволяют с большей полнотой выявить модулы эволюционных перестроек, предлагаемых автором этой работы (Дервиз-Соколова, 1962а,б, 1966, 1968, 1976; Мазуренко, 1986, 2007, 2008; Полозова, 1990; Секретарева, 1982, 1989, 1992, 1994, 1995); 5 – нами на этой территории в течение более 20 лет изучались биоморфы, побегообразование более 20 видов ив, в том числе близкого к ивам вида чозения (Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1986; Мазуренко, Москалюк, 1989, 1992).

Жизненная форма ив кустарников, в зависимости от местообитаний, особенностей субстрата, экстремальных условий часто варьирует. Возникают экобиоморфы – отклонения жизненной формы от основной жизненной формы оптимальных местообитаний.

Мы придерживаемся номенклатуры, принятой во Флоре СССР (Черепанов, 1995) и во Флоре Магаданской области (Хохряков, 1985).

Кроме ив в семействе ивовые числятся еще два рода: тополь (*Populus* L.) и чозения (*Chosenia* Skvortsov). Произрастающие в поймах рек, будучи высокими деревьями, они начинают цветение, уже сформировав крону – в более позднем возрасте в сравнении с ивами. Ивы, жизненные формы которых преимущественно кустарники, вступают в фазу плодоношения в более раннем возрасте, в сравнении с тополями. Все виды тополей, чозения – все без исключения ветроопыляемые раннецветущие виды. Что касается ив, то они энтомофилы.

Чозения ранее относилась к роду ива и была выделена в самостоятельный монотипный род и вид (Скворцов, 1968). Это основано на устройстве цветка с рудиментами нектарников, строению почек, сходными с *S. cardiophylla* Trautv. & С.А. Мей. in Middend., а по анатомическому строению листа – с американской секцией *Longifoliae*, считающейся примитивной. От ив чозения также отличается и строением древесины (Скворцов, 1968). Чозения как и тополя – высокие деревья.

Предметом дискуссии остаются разные способы опыления представителей родов семейства. Тополя и чозения – ветроопыляемые деревья, цветут рано, в безлистном состоянии. Ивы перешли к насекомопопылению. Перестройки, переход к насекомопопылению, происходил у ив в поймах рек.

Переход к насекомопопылению сочетался с трансформацией деревьев в кустарники. Среди ив крупных деревьев мало. Это деревья с низко посаженной и пышно развитой кроной, иногда лежащими стволами по направлению течения реки.

Ветроопыление тополей связано и с очень ранним цветением в безлистном состоянии, способствующим раскачиванию сережек ветром.

У ив присутствует как цветение в безлистном состоянии, так и после разветывания листьев. Причем раннее (безлистное) состояние свойственно деревьям и кустарникам, растущим в поймах. Это: *S. pyrolifolia* Ledeb., *S. alba* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. viminalis* L., *S. dasyclados* Wimmer, *S. lapponum* L., *S. acutifolia* Will., *S. rosmarinifolia* L. и др. Насекомым выгоден ранний сбор меда, когда еще очень мало цветущих видов растений. Меда, собираемого насекомыми с цветков ив, мало. Следы предковых ветроопыляемых форм проявляются и в том, что у ив, как и у тополей, соцветия – сережки. Но у большинства ив сережки в связи с насекомопопылением стали прямостоячими.



Рис. 1. Ива чукчей (*S. tschuktchorum* Skvortsov).  
Фото Н.В. Синельниковой

Соцветие ив – сережка. Имеются виды ив с длинными, поникающими как у тополей и чозении сережками: *S. alba*, *S. triandra* L., *S. hastata* L., *S. pyrolifolia*, *S. pentandra* L. и др. Возможность одновременно насекомо- и ветроопыления не отрицается и требует дальнейших исследований (Crawford, Balfour, 1990; Peeters, Totland, 1999; Totland, Sottocornola, 2001).

У видов ив, распространенных за пределами пойм, насекомопыление, видимо, усиливалось. Особенно это заметно на примере ивы козьей (*S. caprea*), обильно цветущей ранней весной и привлекающей множество насекомых. У некоторых ив – кустарничков тундр на стелющихся побегах вертикально торчат, словно свечи, единичные крупные сережки, с яркими пыльниками, привлекающими насекомых (рис. 1).

В тундрах Таймыра ивы опыляются насекомыми (Ходачек, 1980).

Сережка может быть сидячей или развивается на верхушке небольшого облиственного побега. Генеративные побеги делятся на три категории: 1 – сережка завершает облиственный короткий побег. После цветения сережка опадает, а побег остается жизнеспособным; 2 – сережка находится на укороченном побеге с двумя, реже тремя укороченными листьями. После цветения сережка вместе с нижней частью генеративного побега отмирает и опадает. Встречается и двуступенчатое опадение сережек; 3 – соцветие представлено только сережкой, которая после цветения полностью опадает (Скворцов, 1968). Коррелирует ли этот признак с особенностями жизненной формы, связан ли

с особенностями опыления, возможностью раскачивания сережек или, наоборот, их прочного прикрепления к стеблю, специализацией – предмет отдельного исследования.

Цветки ив своеобразные. Место околоцветника занимают одна или две (реже несколько) железок, выделяющих нектар. В некоторых случаях они сливаются в лопастной, покрытый железками, диск. Количество тычинок колеблется от 2–3 до 12. Если тычинок две, что типично, тогда они расположены трансверзально, если их больше (много), то они расположены без определенного порядка. Сильно варьирует и длина тычинок (Беляева, Епанчинцева, 2006, и др.).

Завязь находится на ножке – гинофоре. Состоит из двух, расположенных трансверзально, плодолистиков, прикрытых прицветной чешуей, природа которой явно листовая. У ивы трехтычинковой (*S. triandra*) Е.Т. Малютиной (1972) прослежен редуционный ряд переходов от листа к прилистнику, а затем – к прицветной чешуе. Данные подтверждены А.А.Федоровым (1949) на примере *S. cinerea*.

Плодолистиков может быть не два, а больше, что дает повод говорить об апокарпном гинееце как предковой форме рода. Предполагается (Скворцов, 1968; Малютина, 1972), что эволюция в роде и шла по пути редукции несколькочленного апокарпного гинееца, сопровождаясь специализацией частей цветка, сокращением числа семязпочек от 40 у ивы трехтычинковой (*S. triandra*), до 6–7 у таких видов, как *S. alba*, *S. fragilis* L., *S. acutifolia*, *S. starkeana* Willd., *S. rosmarinifolia*.

Аномалии в развитии генеративных органов у гибридных ив, по мнению И.В. Беляевой с соавт. (1994, 1995), дают повод говорить о несбалансированности генотипа, который сильно влияет и на фенотип. На нестабильность, отклонения в цветках ив обращалось внимание неоднократно (Velpovsky, 1904; Малютина, 1972, 1973а,б).

Стоит обратить внимание и на нестабильное число частей цветка. Это, на наш взгляд, говорит о перестройках, которые в относительно недавнее в геологическом отношении времени привели ивы к энтомофилии. Этот тезис подтверждается и тем, что морфология пыльцевых зерен сходна с таковой у чозении (типичного ветроопыляемого вида), но резко отличается от таковой у тополей (Куприянова, 1965; Афонин, 1996, 1997).

Цветок традиционно считается наиболее консервативным органом с постоянным числом членов. Но цветки ив (соцветия) не всегда имеют четко стабильное число членов. Разбалансированность проявляется и в числе нектарников. У видов



подрода *Vetrix* один нектарник, а в под родах *Salix* и *Chamaetia* – по два, причем часто передний и задний нектарники в основании соединены, и между ними развиваются дополнительные лопасти, возможно рудименты (Малютина, 1972).

Особенности строения пыльцевых зерен не только чозении, но и ив – один из важных диагностических признаков – был исследован на современном уровне П.И.Токаревым и Е.Л. Храмовой (1999). Характер скульптуры пыльцевых зерен, особенности строения апертур, формирующихся в процессе эволюции, рассматриваются как адаптации и к климатическим условиям, и к агентам опыления. Авторы разделяют точку зрения на то, что у ив присутствует как насекомопопыление, так и ветроопыление, что отражается в скульптурных особенностях пыльцевых зерен. У насекомопопыляемых видов хорошо развита скульптура поверхности пыльцы. У ветроопыляемых видов структура поверхности пыльцы мелкосетчатая. Эти данные подтверждают важность палинологического метода на современном уровне (Петрук, 2008).

Вегетативные органы ив: почки, прилистники и особенно листья характеризуются большой изменчивостью как фенотипической, так и генотипической, что сильно затрудняет работу систематиков (Скворцов, 1968; Афонин, 2005 и др.). Особенно затруднительна при определении видов сильно варьирующая форма листа. Пластинка листа варьирует в диапазоне от узколинейной до округлой. Размеры листьев, их количество на побеге также сильно варьируют. У пойменных ив листья в основном узколинейные. У ив, распространенных за пределами пойм, листья чаще округлые. В зависимости от жизненной формы, размеров куста, кустарничка зависят и размеры побегов, число листьев на них и их размеры. А.К.Скворцов (1968) определил в качестве примитивных признаков вегетативных органов остроконечные листья.

Ивы от тополей и чозении отличает и то, что среди них мало деревьев, они преимущественно кустарники. В сравнении с чозенией и тополями, обитающими в большинстве своем в поймах, только ивы вышли далеко за пределы пойм. В отличие от тополей ивы не дают корневых отпрысков. Нарастание побегов ив исключительно симподиальное. Только одно–двухлетним проросткам свойственен моноподиальный рост.

Отличает ивы от тополей и отсутствие моноподиально нарастающих брахибластов, типичных для тополей. Терминальная почка закладывается как атавизм у самой примитивной секции *Hum-*

*boldiana*. Смена моноподиального нарастания на симподиальное было вынужденным и, по мнению R.Scharfetter (1953), произошло под влиянием умеренного климата. По нашему мнению, эта особенность развилась и благодаря произрастанию ив в речных поймах в связи с особенностями гидрологического режима рек. В процессе эволюции, при переходе к симподиальности усилилась роль спящих почек на верхушках побегов, обеспечивающих запас прочности побегов при обломах верхушек побегов (Бахтилова, 1996).

К более примитивным признакам рода А.К.Скворцов отнес и жизненную форму дерева, приуроченную к аллювиальным местообитаниям.

Первичной ареной трансформации жизненных форм мы, вслед за А.К.Скворцовым (1968), считаем поймы рек, где ивы вплотную соприкасались с анцестральными тополями, встраиваясь в пойменный режим. Трансформация жизненных форм шла параллельно с сильной изменчивостью вегетативных органов (Афонин, 2005). Только немногие из видов ив – высокоствольные деревья. Чаще в поймах распространены низкоствольные, сильноветвящиеся почти от самой земли ширококронные деревца или высокие кустарники.

Поймы рек подвергаются периодическому затоплению. Здесь протекают аллювиальные процессы (отложение взвешенных в воде частиц), движение среды (ветер, течение воды при разливах рек). В динамичных условиях пойм формировались адаптивные особенности растительности, в том числе и ив.

Важная особенность ив, выработанная в поймах, – это быстрота как цветения, завязывания плодов, быстрого рассеивания и прорастания семян, так и роста проростков. Это связано с приуроченностью к гидрологическому режиму рек, встраиванию в ритм реки, прорастанию семян на речном аллювии у приплекса. Пионерные виды знаменуют начало сукцессионного ряда зарастания пойм (Ахтямов, 2001; Синельникова, 2009; и др.).

Семена ив без эндосперма, с пучком волосков – типичные анемохоры. Зеленый, то есть фотосинтезирующий зародыш, легко проникаемая оболочка обуславливают прорастание семян без эндосперма уже в первые сутки.

Ива джунгарская (*S. songorica* Anders) и ива Вильгельмса (*S. wilhelmsiana* M.B.) в низовьях Аму-Дарьи (Сагитов, 1962, 1964) обычны на берегах протоков по свежееотложенным наносам. Паводок проходит в конце мая, достигая пика в июле, и заканчивается во второй декаде августа. Ива джунгарская начинает завязывать семена 14–19 апре-

ля, семена созревают 23–28 июля, в начале падения уровня паводка и обнажения отмелей. Семена прорастают в воде, не тонут, плавают на поверхности, прорастая в воде в течение 14 часов. Сначала отрастают корневые волоски, препятствующие погружению семян в воду, затем разворачиваются семядоли. Семядольные листья тоже обеспечивают устойчивость проростков на поверхности воды. В воде проростки остаются жизнеспособными в течение 18 дней. Процессы прорастания семян идут ускоренно уже в воде, затем проростки, прибиваемые течением к берегу, укореняются на сильно увлажненных береговых наносах. Прорастание в воде содействует быстрому приживанию проростков на аллювиальных наносах до наступления осеннего похолодания.

На реке Буря в Приамурье семена ив имеют специальные приспособления для закрепления, прорастания и формирования проростков на обнаженной гальке (Нечаев, 1967). Семеношение происходит во второй половине июля – начале августа, когда в пойме устанавливается наиболее благоприятный температурный режим, который совпадает с началом обнажения первичной отмели, что обеспечивает успешность возобновления. Плавающая в холодной воде, семена проходят предпосевную обработку в естественных условиях и прорастают в воде. Попадая на галечник, они образуют всходы быстрее, чем семена, которые не проходили такой подготовки. Отсутствие у семян ивовых периода покоя и способность к прорастанию сразу после созревания – одна из адаптаций ив к напряженному динамическому состоянию пойменного субстрата (Нечаев, 1967).

Приведенные два примера указывают на то, что скорость в развитии проявляется у ив на самых ранних этапах онтогенеза. Особенность речных наносов играет важную роль в прикреплении семян и их прорастании.

В зависимости от особенностей субстрата А.К.Скворцов (1968) делит ивы на две основные экологические группы – аллювиальные и неаллювиальные. Аллювиальные требуют для роста хорошо аэрируемого субстрата и проточного увлажнения и селятся на речных наносах – аллювии и делювии вдоль рек, горных ручьев, речных долинах стока.

Некоторые виды аллювиальных ив избирательны по отношению к характеру аллювия. Например, *S. songorica*, *S. alba*, *S. wilhemsiana* тяготеют к песчано-илистым речным наносам, а *S. viminalis*, *S. schwerinii* E.Wolf, *S. turanica* Nasarov чаще растут на песке или на мелкой гальке, *S. niedzwieckii* Goerz.

и *S. elaeagnos* Scop. приурочены к крупному галечнику, так же как и чозения (Мазуренко, Москалюк, 1989). Это связано напрямую с гидрорежимом определенной реки, скоростью прорастания, особенностями их роста, жизненными формами (Браславская, 2004).

Ивы, приуроченные к руслам рек (как долинным, так и горным), имеют широкую зональную и высотную амплитуду распространения. Виды, приуроченные в основном к лесной зоне по долинам рек, могут уходить в степную зону (*S. triandra*, *S. viminalis*), а на север уходят до зоны тундры (*S. viminalis*, *S. dasyclados*, *S. udensis* Trautv. et Mey). В Средней Азии, например, некоторые аллювиальные виды могут достигать высоты 3000 м (*S. pycnostachya* Andersson, *S. capusii* Franch., *S. wilhemsiana*).

На КСВ России на Колымском нагорье по горным рекам ивы *S. alaxensis* Coville, *S. boganidensis* Trautv. поднимаются до высот 1000 м над ур. моря.

Не только субстрат, но и сила речного потока играет важную роль для прибрежных аллювиальных видов ив КСВ. Экологическая группа растений, обитающих в речных поймах и приспособившая свои жизненные формы к резким паводкам соответственно субстратам, названа А.К.Скворцовым (1968) аллювиальными, мной – аллювиефилами (Мазуренко, 1998). В такой же степени виды растений, приуроченные к аллювиальным субстратам, могут быть названы и glareофитами (от *glarea* – гравий, крупнозернистый песок). В то же время особенности этой группы связаны не только с субстратом, но прежде всего с особенностями гидрорежима реки, в частности, с характером паводков. Приспособленные к паводкам растения названы мной флювиофитами (Мазуренко, 2001). *Fluvius* – в переводе означает «течение воды». В эту группу вошли многочисленные виды ив, обитающие в поймах северного полушария, а также близкие к ним виды родов тополь (*Populus*) и чозения (*Chosenia*). Все они приспособлены к экстремальному паводковому режиму, реагируя на него не пассивно, а активно. Их прочные гибкие стволы не только сопротивляются водному потоку, но одновременно фильтруют и задерживают аллювий, ил, который несет река.

Подобных примеров сверхскорости, встроенности в гидрорежим много. А.К. Скворцов (1968) считает эту особенность аллювиальных ив главным и вполне современным оружием ивовых в завоевании пространства.

Пойменные виды отличаются длинными гибкими побегами. Возможно образование до четырех порядков побегов за вегетационный сезон. В этом

еще одна особенность скорости роста ив. Вполне вероятно, это относится к выработанной особенности сопротивляться стремительным водным потокам, не только встречая их сопротивление стоя, но и протягиваясь стволами по течению реки. Гибкость, свойственная длинным побегам некоторых видов ив (*S. viminalis* и др.), позволяет выдержать потоки воды и не сломаться. Длинные гибкие побеги – «лоза» – широко используются для плетения в хозяйственных целях (Афонин, 2005 и др.).

Гибкость, повисание побегов, так называемая плакучесть – одна из особенностей ив-деревьев. Например, *S. babilonica* L. широко распространена в культуре южных районов за свойство «плакучести», придающее изящество кроне дерева. Геотропное направление роста побегов ив, вероятнее всего, возникало из-за тяжести систем побегов последних порядков, активного ветвления (до 4-х порядков и более у ивы вавилонской за один сезон). Это было и выгодной адаптацией, позволив создать большое количество зеленой массы в середине кроны. Обеспечивает большую энергетическую базу большое количество биомассы и более пышная крона, компактно расположенные недолговечные молодые побеги на более долговечных скелетных осях.

Эта особенность вызывает сильное отмирание частей побегов в середине кроны, а также возникновение у ивы ломкой (*S. fragilis*) возможность вегетативного размножения с помощью обломов краев побегов, которые, уплывая вниз по руслу, прибывают к берегу, укореняются и дают вегетативное потомство.

Экотипы ив В.Н.Сукачев (1953) назвал позднепойменными, объясняя это тем, что ивы-кустарники во время половодий оказываются полностью погруженными в воду и начинают вегетацию, цветут после спада воды. В то же время вершины крон крупного дерева ивы белой, ракиты (*S. alba*) даже при очень высоком паводке находятся над поверхностью воды и поэтому распускаются ранней весной (Сукачев, 1953). Части стволов ракиты, на длительное время погруженные в воду, обильно покрываются придаточными корнями. После спада воды на стволах остаются засохшие корни, вследствие чего местное название этой ивы – «моховичная ветла» (Шингарева-Попова, 1935). Эти корни также фильтруют паводковые потоки.

Способность образовывать многочисленные придаточные корни характерна не только для ракиты, но и для ив, подвергающихся длительному затоплению и погребению нижней части ствола аллювиальными наносами. Придаточные корни на

побегах обычны для ив: трехтычинковой (*S. triandra*), шерстистопобеговой (*S. dasyclados*), остролистной (*S. acutifolia*). У этих видов в коре имеются особые группы клеток, способные к делению и образованию корней (Денисов, 1954; Рубцов, Салмина, 1982, 1983; Валягина-Малюткина, 2004), что дает возможность этим видам легко вегетативно размножаться.

Эта биоморфологическая особенность обеспечивает разные сроки сезонного развития. У одних ив они проходят до затопления, у других – после. Растения, во время паводка полностью погруженные в воду, не способны к ассимиляции. Отрастание побегов и листьев у них идет до паводка – ранней весной или после его спада. В зависимости от этого и плодоношение бывает ранним или поздним, особенно если паводок продолжительный. Но у ракиты (*S. alba*) кроны остаются над водой, многочисленные придаточные корни на погруженных в воду стволах активно функционируют и дают возможность «приблизить» воду к ассимилирующим органам во время длительного половодья.

Согласуясь со спадом воды, отрастанием побегов и зеленением, цветение ив в разных местах прирусловой поймы наступает в разное время. Позднепойменные экотипы, задержавшиеся в росте из-за пребывания под водой, потом развиваются очень быстро. Они успешно используют свой укороченный вегетационный период и уже к началу августа дают зрелые плоды (Сукачев, 1953). Так, в пойме Волги разные виды ив (*S. triandra*, *S. rossica* Nas., *S. alba*, *S. acutifolia*) заселяют разные по отношению к руслу уровни поймы с определенной степенью развития почв. Соответственно занимаемым местообитаниям, каждому виду присуща «своя» скорость роста – и наиболее сильна она у ив, расположенных близ русла реки (Левицкий, 1965).

Гидрорежим определенной реки существенно различается в пределах ее протяженности, в зависимости от близости или удаленности местообитаний от истоков, орографии района и др. Это сказывается как на видовом составе, так и на физиономическом облике ив близ речного потока. Общим является то, что во всех географических районах прирусловым ивнякам присущ быстрый рост и высокая прочность стволиков, отражающие их функции, связанные с накоплением и фильтрацией ила. По мере удаления от русла реки сила роста кустарниковых ив ослабевает. Как показали исследования Э.Н. Бокк (1985), выполненные в Обской пойме, длительное (4 месяца) половодье с несколькими подъемами воды напрямую влияет на радиальный рост деревьев *S. alba*. Для ив (*S. dasyclados*,

*S. triandra*, *S. viminalis*), распространенных в широких поймах Евразии (рр. Волга, Кама, Дон и др.), выявлена такая важная особенность, как способность противостоять затоплению и заилению паводками (Сагитов, 1962, 1964). Ивы в указанных поймах, с одной стороны, сопротивляются весеннему стремительному паводковому потоку, а с другой – вынуждены во время половодья долго находиться погруженными в водную среду без кислорода и в это время неспособны к вегетации. В связи с этим у кустарниковых ив, например, у чернотала (*S. rossica*), растущего на низкой, постоянно заливаемой пойме и принимающего на себя основной удар весеннего паводка, стволы расположены близко по отношению друг к другу и отличаются особенно быстрым ростом.

В зарослях ивы корзиночной (*S. viminalis*) на р. Лене во время ледохода кроны подрезаются ледоломом, но после спада воды быстро восстанавливаются за счет мощных порослевых побегов – побегов формирования (Ефимова, 1999).

Напрямую с паводками связано возобновление и семеношение ив. Так, в пойме р. Оби между устьями рек Тыма и Ваха паводки очень сильные, высота половодий достигает 15 м (Таран, 1999). В этом районе всходы ив (*S. triandra*, *S. viminalis*), появляясь после спада воды через 2,5 месяца, к концу сентября достигают 30–50 см. Однако все они на следующий год смываются очередным паводком. Только в маловодные годы (один раз в 7–8 лет) проростки вступают в следующую стадию развития (сукцессии) (Васильев, 1984; Бокк, 1985) и проходят стадии смыкания, чащи и т.д.

На реках, протекающих в восточно-европейских лесах, на только что возникших во время паводка молодых формах рельефа могут приживаться устойчивые к затоплению пионерные виды кустарников и деревьев: *S. alba*, *S. fragilis*, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. acutifolia*. Заселение ими высоких частей отмелей и верхних частей русловых гряд происходит благодаря адаптациям к затоплению. Это: 1 – сохранение всхожести у семян, погруженных в воду в течение 1,5–2 мес.; 2 – способность тканей переходить к анаэробному дыханию; 3 – исключительно быстрый рост ювенильных особей с мощными, до 1 м, приростами; 4 – способность к росту в период затопления; 5 – отмирание верхушек корней в период затопления и быстрая регенерация в период окончания; 6 – образование в период паводка эфемерных придаточных корней на стволах. Большинство этих адаптаций компенсирует недостаток кислорода в тканях ив при затоплении.

Отложение нового слоя аллювия и погребение нижних частей пионерных кустарников вызывает также кислородное голодание. В верхней части толщи наносов на стволиках отрастают придаточные корни, снабжающие растения кислородом, а также обеспечивающие активное вегетативное разрастание. Начальные стадии онтогенеза особей, возникших семенным путем, подвергаются сильному самоизреживанию. Те, что остаются через 10–15 лет живыми, продолжают развитие за счет отбегов и активного вегетативного разрастания (Шингарева-Попова, 1935). Парциальные кусты быстрее, чем семенной подрост, растут в высоту и взрослеют. Таким путем формируются кустарниковые ивняки, стадия которых на молодых участках длится несколько десятилетий, пока они не попадают под сомкнутый полог деревьев и, будучи светолюбивыми породами, быстро стареют и отмирают (Браславская, 2004).

В лесном хозяйстве европейской части России ивняки делятся на две группы: 1 – пойменно-аллювиальные прирусловые ивняки, ивняки центральной поймы; 2 – прибрежно-болотные ивняки низинных болот, верховых болот и ивняки в составе хвойно-широколиственных лесов (Правдин, 1952).

Классификация, основанная на приуроченности ив к поймам или внепойменным сообществам, имеет прямое отношение к их жизненным формам. Ивы, будучи чрезвычайно полиморфными и склонными к гибридизации относительно жизненных форм, также проявляют большую пластичность. Наиболее однотипны среди пойменных ив деревья, среди которых наиболее крупное дерево имеет ракита (*S. alba*). Стоит обратить внимание на широкую крону, часто в нижней части достигающую земли, и стволы, в некоторых случаях лежащие по направлению водных потоков. Более пластичны высокие кустарники. Среди них можно проследить все переходы: от небольшого дерева до типичного аэроксильного, а при погружении нижних скелетных осей в грунт и их укоренении – до геоксильного (Гетманец, 1994, 1998, 1999; Недосеко, 2008а,б, 2009).

К типичным пойменным флювиафитам, приуроченным к аллювиальным обитаниям вдоль рек, относятся ива пятитычинковая (*S. pentandra*) – небольшое одноствольное (реже немногоствольное) деревцо со стволом (стволами), сохраняющими ортотропное направление роста (Недосеко, 1994), а также ива корзиночная (*S. viminalis*) – аэроксильный высокий кустарник, реже невысокое деревцо, образующее густые ивняки вдоль рек и ручьев по аллювиальным наносам, на песчаных отмелях, об-





Рис. 2. Ивняки в пойме р. Оки.  
Фото П.А. Хохрякова

рывах. Ива ломкая (*S. fragilis*) – дерево средней величины с нетолстым стволом, часто наклонным, иногда (на песках) – крупный кустарник. Она растет сплошными рощами (ивняками) вдоль берегов рек и озер. Ива трехтычинковая (*S. triandra*) – высокий аэроксильный кустарник, с часто лежащими стволиками. В прирусловой пойме образует ленточные ивняки.

За пределами поймы ивы освоили разнообразное обитание, чаще тяготея к влажным экотопам. Ива розмаринолистная (*S. rosmarinifolia*) – низкий аэроксильный кустарник с плотной кроной, имеет широкую экологическую амплитуду. Приурочена к осоково-кустарниковым и осоково-сфагновым болотам со слабо проточным увлажнением, к светлым опушкам сосновых боров, реже растет на заболоченных и сырых водораздельных лугах. Ива остролистная (*S. acutifolia*) – крупный аэроксильный кустарник или многоствольное дерево. Растет на песчаных аллювиальных отложениях в поймах рек, образует чистые насаждения, как в прирусловой, так и центральной пойме. Не переносит застойного увлажнения, отсутствует на болотах. Ива пепельная (*S. cinerea*) – геоксильный вегетативно подвижный кустарник. Стволики в основании лежащие или восходящие, укореняющиеся. Растет на дерново-подзолистых, торфяно-болотных и торфянистых почвах. В центральной и прирусловой пойме крупных рек иногда образует чистые насаждения, выходит и на лесные опушки. Ива мирзинолистная (*S. myrsinifolia* Salisb.) дает все переходы от деревца до геоксильного кустарника, обычно в центральной пойме крупных рек. Выходит за пределы пойм – на сырые луга, вырубку, поляны и опушки, на окраины болот, сосняков и березняков. Ива шерстистопобеговая (*S. dasyclados*) – имеет

все переходы от деревца до крупного геоксильного кустарника. Встречается повсеместно: в понижениях центральной и прирусловой поймы, образуя сплошные насаждения, выходит за пределы поймы на сырые луга. Ива козья (*S. caprea*) – дерево средней величины (одноствольное или немногоствольное) или деревцо, реже высокий кустарник. Растет часто в нижних ярусах осветленных лесов на возвышенных участках центральной поймы. Выходит на опушки.

Ивы на среднерусской равнине, распространенные преимущественно вдоль рек, придают неповторимое очарование ландшафту (рис.2).

Крупные полусферические кроны деревьев (*S. alba*), высоких или невысоких деревьев (*S. pentandra*, *S. viminalis*, *S. fragilis*, *S. triandra*) создают рощи – ивняки, протянувшиеся вдоль русла рек. Река формировала жизненные формы, приспособившаяся к своему режиму. Стволы с прочной коркой, пропитанной дубильными веществами, выдерживают как паводок, так и половодья: прочные, они не гниют, приспособившись к длительному анаэробному периоду во время половодий.

Для пойменных ив характерны длинные гибкие побеги – лоза. Их гибкость – один из способов сопротивляться резкому току воды. В других случаях облом концов побегов ивы ломкой (*S. fragilis*) – способ вегетативного размножения, реакция на резкие удары стремительного потока.

В поймах шел отбор на более низкие формы роста с быстрым развитием. С выходом за пределы пойм жизненные формы изменялись. На болотах, влажных почвах кусты стали приземистыми, побеги прочными, косо-вверх направленными (*S. myrtilloides* L., *S. cinerea*). Первоначально шло освоение широкой поймы, припойменных обитаний. Ивы вполне приспособились к жизни в очень тяжелых условиях застойных вод. Осваивались обводненные черноольховые леса и моховые болота (*S. lapponum*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. rosmarinifolia*, *S. starceana* Willd.) (Евстигнеев, 2000).

Выход на прирусловые валы, более сухие в сравнении с прибрежными аллювиальными обитаниями, позволили ивам в дальнейшем выйти за пределы пойм (*S. caprea*, *S. aurita* L., *S. acutifolia*, *S. vinogradovii* A.K.). С другой стороны, приспособленность к аллювиальным и песчаным субстратам позволила сохранить приуроченность к песчаным субстратам и вне пойм (*S. dasyclados*, *S. repens* L.). За пределами поймы *S. caprea* сохранила во многих чертах форму дерева. Более комфортные, прогреваемые ранней весной и светлые обитания способствовали более активным перестройкам ге-



неративных органов в сторону энтомофилии. Формировалась компактная кустовидная форма роста, одновременно с этим побеги стали прочными, косо-вверх направленными при акросимподиальном ветвлении двумя замещающими побегами ветвления. «Вилка», созданная косо вверх направленными побегами, обеспечивает большую компактность кустов (Гетманец, 1998).

Одной из особенностей обитания на моховых сильно обводненных подушках стала способность к укоренению частей стволиков. Эта способность была выработана еще на прирусловых валах при погребении и укоренении нижних частей побегов. Как следствие, у этих видов наблюдается уклонение в сторону геоксильности.

Неаллювиальные виды, вышедшие за пределы пойм, оказались весьма адаптированными к освоению разнообразных субстратов: глинистых, торфянистых, покрытыми мхами, песчаных, щебенистых. Требования к аэрации субстрата видов, вышедших за пределы пойм, часто не столь велики. Некоторые могут мириться с застойным увлажнением и заболачиванием (*S. myrtilloides*).

Выработанные в поймах в условиях стресса черты, среди которых: скорость роста, активное ветвление, возможность придаточного укоренения в стоячей воде во время переживания периода половодья, активное укоренение на влажном аллювии или песке – позволили ивам освоить заболоченные берега водоемов: *S. aurita*, *S. borealis* (Fries) Nasarov, *S. cinerea*, *S. dasyclados*, *S. rosmarinifolia*, *S. starceana* и др. Это преимущественно кустарники. Их габитус находится в прямой зависимости от степени погружения в болотистый грунт и степени укоренения базальных участков, часто лежащих, что влияет на образование вегетативно-подвижных форм роста. Один и тот же вид в зависимости от субстрата, степени его увлажнения, может иметь две формы роста. На более сухих субстратах – деревцевидную, а в увлажненных – кустовидную с активно укореняющимися плагиотропными ксилоризомами.

Аэроксильные и геоксильные кустарники (*S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. lapponum*, *S. glauca* L., *S. vinogradovii*, *S. aurita*, *S. triandra*) заселяют луга, заболоченные берега водоемов, сырые понижения.

В более аридном климате Даурии большая часть видов ив приурочены к речным поймам, не выходя за их пределы. В лесном поясе: *S. hastata*, *S. ledebouriana* Trautv., *S. rivalis* Galanin, *S. rorida* Lacsch, *S. viminalis*, *S. udensis*, *S. rosmarinifolia*, *S. dasyclados*. В лесостепном: *S. kochiana* Trautv., *S. mycrosta-*

*chia* Turcz. et Trautv., *S. taraiensis* Kimura, *S. myabeana* Seemen. В верхнем лесном: *S. sochondinensi* Galanin, *S. glauca*, *S. divaricata* Pallas (Галанин и др., 2009).

Для ив, распространенных на реках КСВ, кроме особенностей гидрорежима определенной реки важное значение имеет высокоширотное положение самого региона. Оно определяет короткое лето, близкое залегание вечной мерзлоты, холодную воду, долгое, в течение всего лета, таяние снегов, близко залегающих к руслам рек, резкий континентальный климат. Высокие летние температуры вызывают быстрое таяние снегов в жаркие периоды и неоднократные, вплоть до августа, стремительные, внезапные паводки. На реках КСВ – Колыме и ее притоках: Коркодон, Омолон, в том числе на реках Охотского побережья: Армань, Ола, Хасын и др., – продолжительных половодий не наблюдается. Кроме весеннего, самого обильного паводка, в течение лета бывает еще несколько; все они краткосрочные. В широких поймах паводковый поток быстро слабеет, и в течение нескольких дней вода спадает. На заселении пойм ивами, чозенией, тополем душистым (*Populus suaveolens* Fisch.) сказывается и сильное меандрирование рек.

У самого приплекса образуют густые заросли: ива росистая (*S. rorida*), ива ложнопятитычинковая (*S. pseudopentandra* (Floderus) Floderus), ива удская (*S. udensis*), ива Шверина (*S. schwerinii*), ива прутовидная (*S. viminalis*), ива деревцевидная (*S. arbusculoides* Andersson) и др. Однотипные по габитусу прибрежные ивняки образуют вдоль реки непрерывные полосы шириной в несколько метров. В течение лета они несколько раз подвергаются сильным кратковременным паводкам, регулярно повторяющимся вплоть до августа. Биоморфологические особенности этих ив напрямую связаны с илонакоплением во время паводков. Прибрежные ивовые полосы представляют собой густые рощи высоких кустарников. Стволики отдельных кустов толщиной 5–7 см находятся на расстоянии друг от друга, в пределах нижних 20–50 см оголены. Кроны каждого деревцевидного куста смыкаются, образуя сплошную зеленую массу листвы. Удлиненные побеги часто дуговидно склоняются. Аллювий, ил и ветошь во время паводка застревают между стволиками. Проростки ив и чозении успевают сформироваться до заморозков. Прирусловые ивы отличает высокая скорость роста, прорастания семян (Мазуренко, 2008). Дальнейший ход онтогенеза связан с отступанием русла реки, ее меандрированием. По мере отступления реки паводковый поток под молодыми растениями ослабевает, осаждаются более мелкие фракции ила, песка.

Иные обитания у ивы сухолюбивой (*S. xerophila* Floderus). Она растет не вдоль речного потока, а на расстоянии 5–10 м. Это одноствольное деревцо высотой до 5 м с раскидистой жидкой кроной или 2–4-ствольный кустарник, у которого верхушки стволиков объединены единой кроной. Кусты или деревца ивы сухолюбивой не смыкаются, а растут друг от друга на расстоянии в несколько метров. Во время паводков потоки воды часто не достигают кустов ивы или заливают лишь основания стволиков, осажая мелкий песок. Вокруг кустов земля часто зарастает тонким слоем зеленых мхов. Эту иву отличает сильное отмирание концов побегов (иногда на треть, а то и на половину), отчего крона приобретает своеобразный «колючий» облик. Жизненная форма ивы сухолюбивой отражает контрасты континентального климата с амплитудой температурных перепадов в 50 градусов. В промежутках между паводками песчаный грунт накаляется, и поступление воды к растущим побегам затрудняется, вызывая отмирание концов побегов.

Роши ивы грушанколистной (*S. pyrolifolia*) находятся не у самого русла реки, а на расстоянии, также в заливаемой части поймы часто в местах с сильным увлажнением, в застойных водах. У тонкоствольного деревца с небольшой кроной основания стволов погружаются в воду на 10–20 см.

Более низкие густые заросли высотой 1,5 м вдоль горных ручьев и речных долин образует ива аляскинская (*S. alaxensis*), уходящая на север вплоть до Чукотки. Прочные скелетные оси и ортотропные замещающие побеги косо вверх направлены, отрастают по двое на верхушке прошлогоднего побега и таким образом образуют вилкообразное разветвление, подобное иве розмаринолистной. В прочных разветвлениях во время паводков осажается песок.

На Северо-Востоке у невысоких кустарников, таких как ива колымская (*S. kolymensis* Seeman), ива копьевидная (*S. hastata*), ива Крылова (*S. krylovii* E. Wolf.), ива шерстистая (*S. lanata* L.), ива сизая (*S. glauca*) экологическая амплитуда более широкая. Это широко распространенные на КСВ виды, образующие густые заросли в редколесьях, на надпойменных террасах вдоль небольших водотоков. Ветвление у них подобно иве аляскинской. Высота растений, их жизненные формы могут сильно варьировать в зависимости от географической широты. Уходя далеко на север вплоть до о. Врангеля, ива шерстистая *S. lanata* subsp. *richardsonii* трансформируется как в гемипростратный, так и полностью простратный кустарничек с системами побегов, отрастающими от центрального ксилоподия,

хранящего почки для возобновления побеговых систем (Полозова, 1990). Размеры побегов, листьев резко сокращены, в сравнении с тем же видом на Колымском нагорье. Утраты выражаются в сильном отмирании побегов и побеговых систем. Одновременно отрастают новые системы побегов из почек на ксилоподии. Более активную позицию на о. Врангеля занимает ива ползучая (*S. reptans* Ruprecht), у которой распластанные системы побегов укореняются и дают дочерние парциальные кусты, усиливая полимеризацию побеговых систем взамен отмирающим.

Ива черничная (*S. myrtilloides*) – кустарник средних размеров, иногда достигает высоты до 1,5 м, часто на Севере он более мелкий, принимающий на болотистых редколесьях на сфагнуме форму кустарничка. Скелетные оси на болотах могут быть погружены в холодные стоячие воды вплоть до кроны (Мазуренко, 2008).

Наибольшей вариабельностью характеризуется ива красивая (*S. pulchra* Chamisso), широко распространенная по всему КСВ. Высота кустов сильно варьирует (от 0,5 до 3 м) и зависит от высоты снежного покрова. Те, что находятся выше границы снежного покрова, отмерзают. Способствует отмиранию концов побегов и обкусывание надснеговых побегов птицами и животными. В результате образуется типичный полукустарник (рис. 3).

Отмирание значительной части побегов носит как факультативный, так и облигатный характер. Кусты могут быть как прямостоячими, так и гемипростратными. Их основания зарастают мхом. Новые системы побегов отрастают от плагитропной части, увеличивая ширину куста и способствуя разрастанию большой куртины.

На о. Врангеля ива красивая становится типичным кустарничком со строго простратным направлением роста побегов. Как и в случае с другими ивами на острове (ивой сизой, ползучей и шерстистой), правильность расположения замещающих побегов утрачивается. Все побеги, системы побегов становятся полностью простратными. В первой части онтогенеза возобновление систем побегов идет за счет спящих почек на ксилоподии. Системы побегов могут укореняться на расстоянии от материнского ксилоподия, чему способствуют влажные моховые покровы. В результате возникает новая зона кущения, новый дочерний ксилоподий. Со временем образуется дочерний парциальный куст, такой же плагитропный, как и материнский. Системы побегов располагаются на грунте мозаично. Разнообразие форм роста увеличивается по направлению к северу. На о. Врангеля ива



Рис. 3. *S. pulchra* Chamisso. Обратите внимание на сильное отмирание побегов над снегом  
Фото А.В. Андреева

красивая представлена четырьмя формами роста. Многочисленные обитания, связанные с моховыми, сфагновыми покровами в речных долинах, на горных склонах являются прибежищем одиночных кустов, которые почти полностью погружаются в мох и им угнетены. Бриофилия (Мазуренко, Хохряков, 1989) для ив на КСВ – явление широко распространенное.

Ива скальная (*S. saxatilis* Turcz.) образует низкие ивняки в долинах рек, растет вдоль ручьев на моховинах горных тундр. В зависимости от обитаний кустарник может быть прямостоячим или полностью простратным. На Колымском нагорье типичны большие наледы, оттаивающие в течение всего летнего сезона и часто не успевающие полностью растаять до осеннего похолодания. Динамика оттаивания наледи связана с фенологией ивы скальной. Например, на водоразделе реки Жданки и Омолона ива зимой лежит под большой наледью высотой до 5 м. В течение короткого лета лед медленно стаивает, постепенно освобождая ветви ивы. Рядом с наледью лежат еще недавно прижа-

тые льдом к земле ее ветви, а готовые распуститься сиреневые сережки уже торчат на расплывающихся ветвях. На расстоянии нескольких метров от наледи, побеги, скелетные оси начинают дугообразно приподниматься. За короткое лето ива скальная успевает не только отцвести, но и рассеять семена. В середине лета на расстоянии 5-7 м от наледи она давно отцвела и густо зеленеет, а вблизи наледи еще цветет и это продолжается вплоть до заморозков. У наледей растет как типичная ива скальная с приостренно-эллиптическими зубчатыми по краю листьями, так и близкий к ней вид с обратнойяйцевидными яйцевидными листьями – ива дымчатая (*S. fumosa* Tutcz.). В сверхэкстремальных условиях идет активное видообразование.

По направлению юг-север низкие кустарники меняют свою форму роста. Пригибаясь, прижимаясь к почве снегом, льдом сокращают размеры, приобретают форму простратных кустарничков, часто погруженных в сфагнум, тогда как в южных районах КСВ биоморфы тех же видов более высокие. Их основания зарастают мхами, что способствует ветвеукоренению и образованию парциальных кустов, разрастанию по поверхности субстрата. Резко усиливается вегетативная подвижность. Кустарники легко размножаются и генеративно, тяготея к песчаным субстратам, где легко и быстро всходят их семена. Оба эти фактора способствуют их массовому распространению на огромной территории, особенно за пределами лесной растительности, где они становятся эдификаторами (Секретарева, 1982, 1989, 1992, 1994, 1995).

Моховые покровы, особенно сфагновые, играют большую роль в сложении растительного покрова КСВ. Для влаголюбивых и выносливых ив он является часто субстратом, в котором погружаются как вертикально, так и горизонтально их скелетные оси, укореняются и таким путем расселяются. Мы находим ивы как в заболоченных листовничниках, так и на сфагновых подушках северных экспозиций. Такие виды, как *S. lanata*, *S. kolymensis*, *S. hastata* и др. факультативно превращаются в вертикально погруженные кустарнички. Одновременно сокращаются размеры побегов, листьев, плодоношение становится редким. В таком состоянии ивы могут существовать теоретически бесконечно, наращивая ежегодно биомассу над поверхностью мха и отмирая в нижней части. Вертикальная часть вынужденного ксилоризома контролируется высотой мохового покрова. Такая же форма роста и у облигатных бриофилов.





Рис. 4. Ива монетолистная (*S. nummularia* Andersson). Следует обратить внимание на стелющиеся побеги формирования. Фото Н.В. Синельниковой

Разнообразие форм роста резко увеличивается у кустарничков тундровых сообществ. На КСВ они относятся к подроду *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov.

В секции *Retusae* Kerner преобладают распластанные на сырой щебенке или погруженные в моховой покров кустарнички – бриофилы. Ива сетчатая (*S. reticulata* L.) – обычный вид на КСВ. У нее вертикально погруженные в моховой покров тонкие скелетные оси. На дневной поверхности находятся два жестких листа, распластанные на моховой подушке и последний укороченный прирост. Все растение отличается мелкими размерами. На КСВ эта ива – строгий бриофил, в отличие от экобиоморф этого же вида на Европейском севере, где она, кроме моховых, растет и на сухих щебенистых субстратах (Дервиз-Соколова, 1962а, 1962б). К моховым обитаниям тяготеет широко распространенная на горных тундрах ива арктическая (*S. arctica* Pallas). В отличие от ивы сетчатой, ее скелетные оси не вертикальные, а плагиотропные, распростерты по поверхности грунта и большей частью покрыты мхами. Побеги укореняются и расползаются в стороны и, таким образом, растение расселяется. Варьирующая по размерам листа раса с более крупными листьями в южных частях ареала *S. crassijulis* Trautv. Северная раса *spp. S. jami-taridensis* A.Skvortsov et Petrovskii – форма с более узкими листьями, в основном, распространена в Арктике. Экологическая амплитуда ивы арктической также довольно широкая. Растет она и на скалах, на каменистых склонах и часто похожа на иву клинолистную (*S. sphenophylla* Scvortsov) с суженным к основанию листом, строго приуроченную к кустарничковым щебнистым тундрам.

Но жизненная форма ивы клинолистной отличается от ивы арктической. От надземного ксиллоподия регулярно отрастают системы побега формирования (СПФ), по мере роста распластывающихся по поверхности почвы. Циклы развития СПФ разнообразны. По окончании цикла развития эти системы отмирают частично или полностью (Мазуренко, 1986). Образуется причудливый рисунок из плагиотропных скелетных осей разного возраста, которые служат базой для возникновения новых СПФ. Жизненная форма этой ивы несколько напоминает иву ползучую (*S. reptans*) на о. Врангеля (Полозова, 1990). В отличие от ивы арктической ива клинолистная тяготеет к более сухим субстратам, что отражается на особенностях расы *S. pseudotorulosa* (Scvortsov) Czerепанов с опушенными коробочками и округло-яйцевидными листьями.

У ивы монетолистной (*S. nummularia* Andersson) распространение по грунту идет более активно с помощью отрастающих в разные стороны длинных, относительно всего растения, побегов формирования, которые всегда остаются наземными (рис. 4).

У ивы жилковатой (*S. phlebophylla* Andersson), распространенной на каменистых гольцах в тундре, побеги геофитизировались, стали специализированными ксилоризомами (Дервиз-Соколова, 1966).

Особую группу представляют собой подушковидные грибовидные кустарнички из секции *Myrtosax*: ива чукчей (*S. tschuktschorum*) и ива Хохрякова (*S. khokhrjakovii* Skvortsov) с плотно прилегающими друг к другу мелкими побегами, обеспечивающими подушковидность. Любопытно отметить, что в некоторых случаях подушка садится на грунт, распластывается. Влагообеспечение идет за счет оттайки вечной мерзлоты. Близкородственная ива барбарисолистная (*S. berberifolia* Pallas) также имеет склонность к подушковидности, но, в отличие от прямостоячего невысокого стволика у двух предыдущих видов, здесь стволик принимает плагиотропное направление роста, представляя собой карликовое лежачее деревцо с подушковидными ветвями (рис.5) (Мазуренко, 1986, 2007).

У ив красноплодной (*S. eritrocarpa* Komarov) и магаданской (*S. magadanense* NedoI.) подушковидность выражена так же сильно, но при сохранении не опадающих, а засыхающих листьев, обеспечивающих укрытие скелетных осей, вытянутых и прижатых к скалам, на щебенке, на вулканическом шлаке (рис. 6).

Особую обособленную группу образуют очень мелкие, почти травянистые формы кустарничков с малолетними побегами и тонкими скелетными осями, травянистыми столонами. У ивы полярной (*S. polaris* Wahlrnberg) они погружены в моховую по-

душку. У ивы Юрцева (*S. jurtzevii* Skvortsov) и ивы дарпирской (*S. darpirense* Khokhr. et Jurtz.) – во влажную мелкую щебенку на горных тундрах (рис. 7).

У мелких листьев, едва 1 см длиной, жилки стянуты к основанию. А.К.Скворцов (1968) обращает внимание на то, что эта особенность характерна для ювенильных форм. Правомерно предположить, что такие резко редуцированные ювенильные формы роста возникали у ив независимо друг от друга в крайне неблагоприятных условиях существования и сохранили особенности анцестральной формы листа (см. Хохряков, 1985: рис. 47, с. 118). Причем такие карлики могли возникать в разных географически отдаленных точках. Примером служит наиболее мелкий вид ива лилипут (*S. liliputa* Nas.). На севере такая форма роста оказалась довольно жизненной. На севере Европы это – ива травянистая (*S. herbaceae* L.), сочетающаяся со мхами. На о. Врангеля на сухих карбонатных почвах ива круглолистная (*S. rotundifolia* Trautv.) приобретает подушковидную форму, а в сочетании со мхами становится погруженной вегетативно-подвижной. Такая форма роста ивы круглолистной в виде расползающихся на мхах ковров широко распространена на Чукотке и о. Врангеля. Такую же форму типичного бриофила имеет ива круглолистная в верховьях Омолона на Колымском нагорье (Мазуренко, 2009).

У ивы арктической и у ивы клинолистной – стелющихся кустарничков – одна крупная (5–7 см) прямостоячая сережка отрастает от полностью плагиотропного побега. Бросается в глаза несоразмерность малых размеров побегов и крупной сережки, что наводит на мысль о гетеробатмии. Число сережек у тундровых кустарничков сокращено, у некоторых видов сережки становятся маленькими, малочленными. Это в наибольшей степени выражено у полутравянистых видов, у которых сережки становятся сидячими, карликовыми, малочленными.

Ивы связаны своим происхождением с родственными им тополями и чозенией. В процессе эволюции ивы перешли к насекомопопылению. Наиболее древние в роде ива виды, относящиеся к подроду *Salix*, сохранили некоторые черты, связывающие их с тополями. Некоторые черты ветроопыляемых предков сохраняются и у современных видов. Переход к энтомофилии резко обособил этот род, что отразилось и в строении пыльцевых зерен (Куприянова, 1965).

Подроды *Salix*, *Vetrix*, *Chamaetia* выстраиваются в ряд от примитивных к прогрессивным по нескольким параметрам. У некоторых видов пойменных ив, например, *S. triandra*, *S. alba*, *S. pyrolifolia*, *S. jensiseensis* A.B., *S. viminalis*, *S. dasyclados* и др.,



Рис. 5. Ива барбарисолистная (*S. berberifolia* Pallas). Обратите внимание на подушковидную форму роста  
Фото Е.Николина



Рис. 6. Ива дарпирская (*S. darpirense* Khokhr. et Jurtz.)  
Фото Н.В. Сунельниковой

сережки узкоцилиндрические, рыхлые, длинные, сохраняют висячее положение – поникают. У них мягкие оси-соцветия, позволяющие раскачиваться на гибких, часто склоняющихся вниз ветвях. Эта особенность говорит о том, что ивы стали энтомофилами в недавнем, по геологическим меркам, времени. Подтверждает это положение строение цветков, лишенных околоцветника, и то, что они собраны в сережки. Период цветения ив ранневесенний и очень короткий, а нектара мало. Но по мере выхода ив за пределы пойм и в высокогорья при трансформации роста в кустарники и кустарнички размеры сережек сокращались. Они стали бо-





Рис. 7. Ива красноплодная (*S. erythrocarpa* Komarov) Фото А.В. Андреева

лее толстыми и короткими, плотными, торчащими, а ось соцветия – твердой, что обеспечивает большую устойчивость и обозреваемость ярких пыльников насекомыми. Вероятнее всего, о перестройке анемофилии в сторону энтомофилии говорят и неустойчивое число членов цветка: плодолистиков, тычинок, длины тычиночных нитей. У примитивных форм прицветные чешуи в основании срастаются с ножкой коробочки, абаксиальным нектарником и тычинками. В процессе эволюции прицветные чешуи стали свободными. Неокрашенные чешуи стали бурыми или чернеющими, неоппадающими. Менялось и опушение прицветных чешуй: от опушения с внутренней стороны у основания до опушения длинными волосками на верхушке у прогрессивных форм.

У примитивных форм наблюдаются два-три нектарника или вместо них просто один железистый диск. Эволюция шла в сторону образования только одного нектарника с адаксиальной стороны.

У анцестральных видов тычинок несколько: более трех (до 12), а нити тычинок короткие. У прогрессивных – число тычинок стало постоянным: три или две. Часто наблюдается срастание ни-

тей тычинок, а сами нити становятся длиннее.

Что касается пыльников, то эволюция шла в направлении от мелких неокрашенных пыльников до крупных, яркоокрашенных, от завязи на ножке – к полностью сросшимся столбикам.

Шло не только сокращение длины сережек, и изменение положения их на ортотропную, торчащую, шло сокращение числа цветков в соцветиях, как женских, так и мужских, сокращение числа сережек на растениях от многочисленных на крупных деревьях и кустарниках до единичных у кустарничков тундр. Этот последовательный ряд требует дальнейшего исследования и сравнения с трансформацией жизненных форм рода. Выяснения корреляций.

Семена ив без эндосперма, созревают быстро. Интервал от завязывания плодов до созревания семян, их рассеивания короткий, всхожесть быстро утрачивается. Особенности их рассеивания, прорастания напрямую связаны с гидрорежимом рек. И в этом отношении ивы проявляют свойства сверхскоростных растений. В некоторых случаях (ива сонгарская) семена их всходят в воде и прибывают к берегу с раскрытыми и фотосинтезирую-



щими семядолями.

В процессе адаптации к короткому летнему периоду у прогрессивных форм, у северных кустарничков, выработалась способность сохранять способность к всхожести в течение зимнего периода, связанную с тем, что молодые проростки при позднелетних всходах не успевают сформироваться.

К поймам приурочены и ивы с наиболее крупными формами роста – деревья и высокие кустарники. Но деревьев в сравнении с кустарниками мало. В отличие от тополей и чозений для ив-деревьев типична форма с невысоким толстым стволом и большая раскидистая крона. Чаще в поймах рек растут крупные деревцевидные кустарники.

Эволюция жизненных форм рода шла по пути выхода их за пределы пойм, трансформации деревьев в высокие кустарники – низкие кустарники – кустарнички. Изменениям подвергались не только побеговые системы, но и отдельные органы: почечные чешуи, листья, черешки листьев. Почечные чешуи являются одним из систематических признаков при определении видов. У предковых форм почечные чешуи со свободными краями. У прогрессивных форм почечные чешуи срастались в цельный колпачок.

Листья и черешки претерпели трансформацию. Черешки от сверху желобчатых, с железками у основания листа утратили железистость, характерную для тополей, и стали выпуклыми.

Способность молодых листьев выделять пахучую смолу у ив утратилась. К примитивным формам листьев у ив относятся остроконечные крупные листья. Перестройки шли в сторону короткоприостренных или тупых листьев.

Для пойменных видов ив характерны длинные, до полуметра, гибкие вегетативные побеги с крупными удлиненными листьями, у некоторых видов получившее название «лоза» и используемые для плетения. Эта особенность у видов, растущих вне пойм утратилась, размер побегов сократился, у полутравянистых видов до долей сантиметра.

К особенностям побегов следует отнести и их ломкость, четко проявляющуюся у ивы ломкой (*S. fragilis*), у которой концы побегов не только гибкие, но и ломкие, легко обламываются и, не засыхая, уносятся течением реки. Прибиваясь к берегу вниз по течению, они быстро укореняются и дают начало вегетативному потомству.

Одной из важных особенностей, позволяющих ивам создавать большую биомассу несмотря на сокращенный период вегетации (связанный с периодами паводка и длительными половодьями), является способность ветвиться в течение всей веге-

тации. В некоторых случаях, например, у ракиты, возможно образование до 4 порядков приростов. Эта особенность в процессе приспособительной эволюции утрачивается.

Древесные или древовидные формы роста трансформировались в кустарник. А в арктических районах и на горных тундрах – в кустарнички. Радиация видов рода шла по пути не только расширения границ распространения, но и увеличения одного вида на площади, расширения экологического спектра обитаний.

Древовидные виды ив сосредоточены в южных областях, а на севере распространены по более благоприятным местообитаниям в долинах рек. Кустарниковые ивы наиболее широко распространены в бореальной зоне, в основном, образуя кустарниковые заросли (ивняки) в долинах северных рек и вдоль крупных ручьев. Выше в горы они поднимаются только вдоль водотоков. Кустарничковые ивы – жители горных мохово-лишайниковых тундр наиболее экстремальных обитаний (сфагновых болот, песков, скал).

Такие черты, как влаголюбие, светолюбие, скорость роста, приуроченность к бедным аллювиальным субстратам у ив выработалась в поймах рек. В речных поймах ивы выработали способность активно сопротивляться быстрому течению реки во время паводков, способности к ило- и аллювионакоплению на берегах рек. Также выработали способность к длительному затоплению во время половодий, способность корнеобразования на стволах. Большая скорость роста, способность производить в течение сезона до четырех порядков ветвлений, быстрое рассеивание и одновременно быстрая всхожесть семян позволяет ивам заселять пионерные сообщества рядом с речными потоками.

Выйдя за пределы пойм, ивы резко расширили экологическую амплитуду, приспособившись к разнообразным субстратам, сохранив такие особенности как влаголюбие и светолюбие.

Одна из главных адаптивных черт, связанная с экстремальными обитаниями, – это сокращение размеров растений. На особенности сокращения размеров при приспособлении к более суровым условиям, в частности, к более холодным, северным, в разных систематических группах обращалось внимание неоднократно (обзор в книге М.Т. Мазуренко, 1986). Наглядна эта особенность и у ив. Как в пределах всего рода, так и в отдельных близкородственных таксонах хорошо прослеживается уменьшение как общих, так и частных размеров (отдельных органов) с увеличением степени экстремальности. Например, при сравнении разме-

ров листьев четырех близкородственных видов внутри подсекции *Sempervirentes* подрода *Chamaetia*.

У ивы красноплодной, ивы магаданской с Камчатки и Охотоморья листья 1–3 см в поперечнике, у дарпирской с высокогорий хребта Черского 0,5–0,2 см, а у круглолистной на о. Врангеля листья до 0,5 см. Такие же ряды сокращения листьев, побегов прослеживаются и в других рядах близкородственных видов при сравнении ивы Хохрякова и ивы жилколистной (*S. phlebophylla*).

Редукционные ряды выстраиваются и для жизненных форм в пределах близкородственных видов и в вариациях экобиоморф в пределах одного вида. Особенно резки переходы к более мелким размерам в наиболее экстремальных условиях. Первоначально отклонения в сторону уменьшения размеров носят ненаследственный характер. Затем закрепляются стабилизирующим отбором.

Сокращение размеров растений и их отдельных органов в связи с приспособлениями к экстремальным обитаниям сопровождается количественным убыванием числа метамеров, различного рода редукциях – уменьшении числа цветков в соцветиях, замещающих побегов, числа порядков ветвлений (симподиев), скелетных осей – общая закономерность, свойственная всем древесным растениям. У ив эта закономерность прослеживается с особой наглядностью.

Число цветков в сережках ив у деревьев и крупных кустарников обычно достигает нескольких десятков, а листьев на побеге – около десятка. А у видов ив, распространенных на северо-востоке, с минимальными размерами листьев – дарпирской, круглолистной, Юрцева – число листьев на побеге не более трех, число цветков в сережке 2–3. Сокращение числа членов прослеживается как при рассмотрении всего ряда, так и на примере отдельных близкородственных видов.

Для того чтобы компенсировать потери, активизируются почки, длительность их покоя сокращается. Увеличивается количество порядков ветвлений при сохранении размеров, вызванных стрессом: при «подстригании» снегом, морозом, при обкусывании, обломах. В сухих условиях увеличение ветвления идет в надземной части растения, в результате образуются подушковидные формы роста с близкорасположенными по отношению друг к другу побегам, в которые надувается и застревает песок, застревают сухие отмершие части растения. Усиливает подушковидность и отмирающая, но не опадающая, листва, свойство, первоначально возникающее как дополнительное укрытие побегов, а в дальнейшем увеличивающая внутреннюю среду подушки.

На КСВ у ивы чукчей, ивы Хохрякова подушки могут достигать в высоту 20 см при ширине подушки до 25 см. На сухих и холодных известняковых почвах на о. Врангеля ива круглолистная, благодаря активному ветвлению очень маленьких по своим размерам растений, становится так же подушковидной. Подушечки невелики, возвышаются над почвой на несколько см (сообщение Т.Г.Полозовой). Одновременно на влажных и более кислых субстратах ива круглолистная полностью простратный кустарничек, разрастающийся вегетативно и образующий ковровые покрытия.

Увеличение количества побеговых систем, компенсирующие потери, выражается и в активном отращивании СПФ. *S. arbuscula* L., *S. divaricata*, *S. sphenophylla* Skvortsov. имеют мощный стержневой корень, от верхушки каудексоподобного ксиллоподия и от многолетних «пеньков» – побочных ксиллоподиев – отрастают недолговечные, простертые на грунте, веточки – побеги формирования и побеги дополнения.

Многие из ив способны к столонообразованию. Например, *S. stolonifera* Cov., *S. herbaceae*, *S. polaris*. Потери в размерах компенсируются увеличением (полимеризацией) столоновидных ПФ – ксилоризомов. Именно за счет активного ветвления парциальных кустиков образуются коврики. Первый тип характерен для более влажных местообитаний – мохово-лишайниковых тундр, сырой известняковой щебенки, второй – для сухих каменистых плато. Обе эти стратегии освоения как влажных, так и сухих грунтов сводятся к стремлению организма компенсировать экстремальное влияние среды, вызывающую миниатюризацию и олигомеризацию, и компенсировать давление среды увеличением числа побеговых систем. Этот процесс идет благодаря интенсификации отращивания почек.

Аркто-монтанные виды ив в основном являются простратными кустарничками с укореняющимися ветвями. Только в крайне экстремальных условиях высокогорий и высоких широт распространены очень сильно редуцированные формы ив – почти травянистые, с погруженными в мох или грунт столонами, едва возвышающиеся над поверхностью мха (ива травянистая, ива полярная). В крайних условиях высокогорий и высоких широт распространены ивы с целиком погруженными в грунт деревянистыми стволиками ксилоризомами, такие как ива круглолистная и ива жилколистная.

Подземные и погруженные в мох органы размножения у этих видов специализированы и являются доминирующим способом размножения. Многие из них способны к столонообразованию (*S. stolonifera*, *S. herbaceae*, *S. polaris*). По-

тери в размерах у этих вдов компенсируются увеличением (полимеризацией) столоновидных ксилоризомов. Именно за счет активного ветвления парциальных кустиков образуются коврики. Другие виды: *S. arbuscula*, *S. divaricata*, *S. sphenophylla* имеют мощный стержневой корень, от верхушки каудексоподобного ксилоподия которого и от многолетних «пеньков» – побочных ксилоподиев – отрастают недолговечные простертые на грунте веточки – побеги формирования и побеги дополнения. Первый тип характерен для более влажных местообитаний – мохово-лишайниковых тундр, сырой известняковой щебенки, второй – для сухих каменистых плато.

Наибольшее распространение в таежной зоне получила жизненная форма разнообразных по своему габитусу кустарников, среди которых часто встречаются крупные, деревцевидные. На влажных субстратах основания кустов полегают (ива розмаринолистная, ива пепельная), укореняются и дают начало развитию дочерних парциальных кустов, формируя крупные куртины. У аркто-монтанных кустарничков на влажных субстратах, будь то моховые или влажные мелкощебенистые, вегетативная подвижность усиливается и становится доминирующей в расселении вида.

В пределах рода мы наблюдаем разнообразные способы вегетативной подвижности при усилении ее специализации, переходе факультативных форм к облигатным. В усилении способности к вегетативному расселению большую роль играла влаголюбивая природа ив. В этом выражается и полимеризация. Усилению вегетативной подвижности способствует и снежный покров, который с одной стороны играет роль укрытия, а с другой – прижимает живые части, способствуя укоренению соприкасающихся с грунтом ветвей.

Одним из возможных путей ароморфозов у ив являются неотении. А.К.Скворцов (1968) обращал внимание на форму листьев с жилками, стянутыми к основанию типичных для ювенильных форм. Обрыв онтогенеза на ранних стадиях, его задержка могла вызвать закрепившиеся отбором карликовые формы роста, удерживающиеся в суровых условиях высокогорий благодаря вегетативной подвижности. Ароморфозы у ив могут возникать как на ранних этапах онтогенеза, так и в виде пролонгаций, чему способствует метамерное строение побеговых систем, их высокая укореняемость и возможность появления дочерних парциальных кустов.

Автор выражает сердечную благодарность А.В. Галанину, Т.Г. Полозовой, Т.А. Москалюк, Н.В. Синельниковой, А.В. Андрееву и В.А. Антипиной.

*Анциферов Г.И.* Ива. – М., Лесн. пром-сть. 1984. – 101 с.

*Афонин А.А.* Индивидуальная изменчивость размеров листьев ивы пепельной под влиянием эколого-генетических факторов // Матер. научно-практ. конфер. проф.-препод. состава Брянской гос. инж.-технол. академии (тез. докл.). Брянск, Изд-во БГИТА, 1996. С. 38–39.

*Афонин А.А.* Индивидуальная изменчивость длины пыльцевых зерен у ивы козьей в различных условиях произрастания // Вклад ученых и специалистов в национальную экономику. Брянск, Изд-во БГИТА, 1997. С. 41–43.

*Афонин А.А.* Изменчивость морфометрических признаков в популяциях ивы мирзинолистной // Вклад ученых и специалистов в национальную экономику. Брянск, Изд-во БГИТА, 1998. С. 104–107.

*Афонин А.А.* Методологические принципы создания устойчивых высокопродуктивных насаждений ив (на примере автохтонных видов *Salix* Брянского лесного массива). – Брянск: Брянский гос. университет, 2005. – 146 с.

*Ахтямов М.Х.* Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы реки Амур. – Владивосток, Дальнаука, 2001. – 138 с.

*Бахтилова О.Б.* О терминальных и чешуепазушных почках у ив // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1996. С. 34–43.

*Беляева И.В.* *Salicaceae* // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., Наука. 1994. С. 149–157.

*Беляева И.В.* Новый гибрид *Salix triandra* и *S. dasyclydos* (*Salicaceae*) // Ботан. журн., 1998. Т. 83. № 11. С. 111–113.

*Беляева И.В.* Новая разновидность *Salix viminalis* (*Salicaceae*) из Тюменской области // Бот. журн., 2000. Т. 85. № 8. С. 104.

*Беляева И.В.* Новый вид рода *Salix* (*Salicaceae*) с Урала // Ботан. журн., 2002. Т. 87. № 4. С. 153–159.

*Беляева И.В., Шабурова В.И., Дьяченко А.П., Ивушкин С.В.* Аномалии в развитии генеративных органов у гибридных ив // Актуальные вопросы современной морфологии растений. М., 1995. С. 121–133.

*Беляева И.В., Епанчинцева О.В., Шаталина А.А., Семкина Л.А.* Ивы Урала: атлас-определитель. – Екатеринбург: УрО РАН, 2006. – 173 с.

*Бокк Э.Н.* Влияние половодий на динамику радиального прироста ветлы в Обской пойме // Лесоведение, 1985. № 6. С. 30–36.

*Браславская Т.Ю.* Восточно-европейские леса. – М., Наука. 2004. – 426 с.

*Валягина-Малюткина Е.Т.* Ивы Европейской части России. – М.: Товарищество научных изд. КМК, 2004. – 217 с.

*Васильев С.В.* Рельефообразующая роль пойменных ивняков // Средоулучшающая роль леса (экологические проблемы) // Тезисы всесоюзной научно-практической конференции. Новосибирск, 1984. С. 89–90.

*Галанин А.В., Беликович А.В., Роечко Е.Н.* Конспект дендрофлоры Даурии // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. / Ботан. сад-институт ДВО



РАН. – Владивосток, 2009. Вып. 3. С. 4–32. <http://botsad.ru/journal/number3.htm>

Гатиук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М. Пути перехода от кустарников к травам в некоторых таксонах покрытосеменных // Четвертое Московское совещание по филогении растений: Тез. докл. М., 1971. Т. 2. С. 7–10.

Гашева Н.А. Диагностические признаки представителей рода *Salix*, используемые для определения ив, произрастающих в Тюменской области // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. ИПОС СО РАН, 2005. № 6. С. 109–122.

Гетманец И.А. Морфологические особенности побегов и жизненные формы *Salix rosmarinifolia* L., *Salix repens* L. // Успехи экологической морфологии растений и её влияние на смежные науки. М.: Прометей. 1994. С. 20–21.

Гетманец И.А. Биоморфология ив секции *Insubaseae* Kerger рода *Salix* L. Автореф. дисс... канд. биол. наук. – М., 1998. – 16 с.

Гетманец И.А. Метамерная организация побегового тела растений на примере ив секции *Insubaseae* Kerger. // Тр. VI Междунар. Конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.Г. Серебряковых. М.: Изд-во МПГУ, 1999. С. 64–65.

Денисов А.К. Пойменные дубравы лесной зоны. – М.-Л., Гослесбумиздат, 1954. – 84 с.

Дервиз-Соколова Т.Г. Жизненные формы ив Северо-востока СССР // Ботан. журн. 1962а. Т. 67. Вып. 7. С. 975–982.

Дервиз-Соколова Т.Г. Изменение в морфологическом строении *Salix reticulata* L. в зависимости от экологических условий // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1962б. Т. 67. № 3. С. 124–128.

Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix phlebophylla*, *S. rotundifolia* // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1966. Т. 71. № 2. С. 28–36.

Дервиз-Соколова Т.Г. О жизненных формах ив Чукотки, относящихся к секции *Myrtosalix* Kern. // Рефераты докладов всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. М., 1968. С. 91–93.

Дервиз-Соколова Т.Г. Возможные пути эволюции в роде *Salix* L. // Четвертое совещание по филогении растений: Тез. докл. М., 1971. № 1. С. 113–115.

Дервиз-Соколова Т.Г. Ивнячковые сообщества Чукотки. Формации *Salix rotundifolia* Trautv. // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1976. № 6. С. 103–107.

Евстигнеев О.И. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского Полесья // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 128–135.

Ефимова А.П. Особенности роста стволов ивы корзиночной в пойменных ивняках долины средней Лены // Флора и растительность Якутии. М., 1999. С. 89–92.

Кулагин А.Ю. Экологические особенности некото-

рых видов ив в связи с техногенезом // Биомониторинг лесных экосистем. Каунас, 1987а. С. 180–185.

Кулагин А.Ю. Эколого-биологические особенности ивы серой и ивы козьей // Дендрология, техногенез, вопросы охраны природы. Уфа, 1987б. С. 37–51.

Кулагин А.Ю. Регенерационные способности и экологическая видоспецифичность ив // Экология, 1991. № 6. С. 3–6.

Куприянова Л.А. Палинология сережкоцветных. – М.-Л., 1965. – 215 с.

Левецкий И.И. Ива и ее использование. – М.: «Лесная промышленность», 1965. – 97 с.

Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока. – М.: Наука, 1980. – 231 с.

Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений крайнего Севера. – М.: Наука, 1986. – 209 с.

Мазуренко М.Т. Сравнительный анализ онтогенезов нескольких видов ив с неоппадающей листвой северо-востока СССР // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток, 1988. С. 108–199.

Мазуренко М.Т. Аллювиефилы – новая экологическая группа растений // Труды 6 международной конференции по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1998. С. 199.

Мазуренко М.Т. Флювиафиты – новая экологическая группа растений // Биология внутренних вод, 2001. № 3. С. 45–47.

Мазуренко М.Т. Пути соматической эволюции ивы (*Salix* L.) подрода *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov на северо-востоке Азии // Бюллетень ГБС. 2007. – Вып. 193. – С. 106–117.

Мазуренко М.Т. Кустарники рода *Salix* L. (*Salicaceae*) северо-востока России, структура и морфогенез // Бюллетень МОИП. Отд. биол., 2008. Т. 113. Вып. 5. С. 36–41.

Мазуренко М.Т. Эволюционные перестройки ив (*Salix* L.) подрода *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov на северо-востоке России // Современные проблемы эволюционной биологии. Брянск, 2009. С. 202–207.

Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. Онтогенез *Chosenia arbutifolia* в Магаданской области // Ботан. журн., 1989. Т. 4. № 5. С. 601–613.

Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. Удивительная северянка чозения // Природа, 1992. № 12. С. 52–59.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. – М.: Наука, 1977. – 160 с.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюллетень МОИП, 1989. № 4. Т. 94. С. 64–73.

Малютин Е.Т. О морфологической природе частей цветка некоторых видов рода *Salix* L. и возможные пути их эволюции // Ботан. журн., 1972. Т. 57. № 5. С. 524–530.

Малютин Е.Т. О гермофродитизме у ив секции *Vetrix* // Изв. высш. учебн. заведений. Лесной журн., 1973а. № 1.

- Малютина Е.Т. О причинах изменения пола у *S. triandra* L. f. *quadrivalvis* // Бюллетень ГБС, 1973б. Вып. 88.
- Матвеева А.А. Типы леса поймы р. Хопра в пределах Теллермановского лесного массива // Биоценологические исследования в дубравах лесостепной зоны. М.: Изд-во АН СССР. 1963. С. 99–124.
- Морозов И.Р. Ивы СССР, их использование и применение в защитном лесоразведении. – М.-Л.: Гослесбухиздат, 1950. – 167 с.
- Недосеко О. Н. Поливариантность жизненных форм у ивы пятитычинковой (*Salix pentandra* L.) // Бюллетень МОИП. Отд. биол., 1994. Т. 99. Вып 5. С. 105–118.
- Недосеко О.Н. Онтогенез ивы пятитычинковой жизненной формы одноствольного дерева // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск, 2008а. С. 490–492.
- Недосеко О.Н. Поливариантность жизненных форм у *Salix caprea* L. // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск. 2008б. С.492–493.
- Недосеко О.Н. Отдельные местонахождения и жизненные формы ивы виноградова (*Salix vinogradovii* A.Scvorts.) в пределах Нижегородской области // Труды международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И.Серебряковых. 2009. Т. 2. С. 94–97.
- Нечаев А.П. Семенное возобновление ивовых на галечниках р. Буреи // Лесоведение, 1967. № 1. С. 54–63.
- Петрук А.А. К систематике ив подрода *Chamaetia* во флоре Азиатской России // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Матер. I (III) Всероссийской молодежной научно-практической конф. ботаников в Новосибирске. Новосибирск, 2007. С. 278–279.
- Петрук А.А. О случаях однодомности и монстрозного развития цветка у представителей подрода *Chamaetia* (*Salix*, *Salicaceae*) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. VII Международной научно-практической конф. Барнаул, 2008. С. 254–257.
- Петрук А.А. К систематике *Salix kimurana* и *S. berberifolia* subsp. *vyshinii* (*Salicaceae*) // «Чтения памяти А.П. Хохрякова (1933–1998) / Материалы Всероссийской научной конференции». Магадан, 2008а. С. 69–71.
- Петрук А.А. К систематике полиморфного вида *Salix myrtilloides* во флоре Азиатской России // «Чтения памяти А.П. Хохрякова (1933–1998) / Материалы Всероссийской научной конференции». Магадан, 2008б. С. 71–72.
- Петрук А.А. О некоторых отклонениях в развитии генеративных органов у ив подрода *Chamaetia* (Dumort.) Nasarov (род *Salix* L.) // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений / Материалы конференции, посвященной памяти Р.Е. Левиной. Ульяновск, 2008в. С. 29–31.
- Петрук А.А. Палиноморфология подрода *Chamaetia* (*Salix*, *Salicaceae*) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии / Материалы VII Международной научно-практической конференции. Барнаул, 2008г. С. 250–253.
- Петрук А.А. Морфология пыльцевых зерен ив (род *Salix*) из подрода *Chamaetia* // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008д. С. 302–307.
- Полозова Т.Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Бот. журн. 1990. Т. 75. С. 1700–1711.
- Правдин Л.Ф. Ива, ее культура и использование. – М., Изд-во АН СССР, 1952. – 168 с.
- Рубцов М.В., Салмина Ю.Н. Формирование придаточных корней ив в аллювиальных отложениях Вычегды // Лесоведение, 1982. № 2. С. 37–43.
- Рубцов М.В., Салмина Ю.Н. Использование погребенных зарослей ивы для определения хронологии пойменных отложений // Лесоведение, 1983. № 5. С. 69–70.
- Сагитов С.И. К биологии ивы джунгарской (*Salix songorica* Anders.) // Узбекский биологический журнал, 1962. № 3. С. 27–29.
- Сагитов С.И. Биологическое соответствие роста и развития видов рода и развития видов рода ива (*Salix* L.) с гидрорежимом рек Средней Азии: Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Нукус, 1964. – 25 с.
- Секретарева Н.А. Обзор сообществ кустарниковых ив на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн., 1982. Т. 67. № 3. С.32–34.
- Секретарева Н.А. Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн., 1989. Т. 74. № 4. С. 498–508.
- Секретарева Н.А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив сырых и влажных местообитаний (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн., 1992. Т. 77. № 9. С. 51–64.
- Секретарева Н.А. Сообщества кустарниковых ив на острове Врангеля // Бот. журн., 1994. Т. 79. № 12. С. 58–64.
- Секретарева Н.А. Ассоциации сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsonii* на острове Врангеля // Бот. журн., 1995. Т. 80. № 5. С. 47–58.
- Синельникова Н.В. Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верхней Колымы. – Магадан, СВНЦ ДВО РАН, 2009. – 214 с.
- Скворцов А.К. Ивы СССР. – М., Наука. 1968. – 262 с.
- Сукачев В.Н. О позднепойменных экотипах ив // Доклады АН СССР, 1953. Т. 22 № 3. С. 675–678.
- Таран Г.С. Ивовые леса поймы Оби между устьями Тыма и Ваха // Бот. Исследования Сибири и Казахстана. Тр. Герб. им. С.А.Сапожникова, 1999. Вып. 5. С. 47–56.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. – Л., «Наука», 1970. – 1944 с.

Токарев П.И., Храмова Е.Л. Ультраскульптурные особенности пыльцевых зерен представителей семейства Salicaceae s.L. // Мат. X Московского совещания по филогении растений. М., 1999. С. 172–175.

Троекурова Т.А. Плетение из лозы. – Ростов-на-Дону, Феникс, 1999. – 154 с.

Федоров А.А. Случай аномалии у *Salix caprea* L. и вероятное его истолкование // Бот. журн. 1949. Т. 34. № 3. С. 23–54.

Фисанович Т.М. Плетение из лозы. – М., Цитадель-трейд, 2002. – 256 с.

Ходачек Е.А. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980. С. 105–117.

Хохряков А.П. Флора Магаданской области. – М., Наука, 1985. – 397 с.

Черепанов С.Л. Сосудистые растения СССР. Л., Наука, 1995. С. 456–460.

Шабуров В.И. Гибридные ивы – перспективный сырьевой источник для производства плетеных изделий / В.И. Шабуров, И.В. Беляева, А.П. Дьяченко // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. СПб., Изд-во СПб ГЛТА, 1998. С. 124–129.

Шингарева-Попова Н.С. Пойменные осокоревые и ветловые леса. – Л., Гослестехиздат, 1935. – 71 с.

Юрцев Б.А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн., 1987. Т. 72. № 11. С. 1436–1447.

Crawford R.M., Balfour I. Female-biased sex ratios and differential growth in arctic willows // *Okologie*, 1990. Bd. 184. Hf. 4. P. 291–302.

Peeters L., Totland D. Wind to insect pollination ratios and floral traits in five alpine *Salix* species // *Canad. J. Bot.*, 1999. V. 77. № 4. P. 556–563.

Scharfetter R. Biografien von Pflanzensippen // Wien, 1953, S. 74–97.

Totland D., Sottocornola M. Pollen limitation of reproductive success in two sympatric alpine willows (Salicaceae) with contrasting pollination strategies // *Am. J. Bot.*, 2001, V. 88. № 6. P. 1011–1015.

Velenovsky J. Vergleichende Studien uber der Salix-blute // *Beih. Bot. Zentrallblatt*, 1904.

**THE MAIN EVOLUTIONARY RE-ARRANGEMENTS OF BIOMORPHES IN THE GENUS WILLOW (SALIX L., SALICACEAE)**  
**M.T. Mazurenko**

*Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok*

**Key words:** life forms, willow, floodplain, sprout, shrubs, tree, evolution.

Evolution of willows (*Salix* L.) originally occurred in floodplains. Willows have been adapted to high water levels and alluvial deposits; generative and vegetative organs have been reconstructed accordingly. Willows have passed to entomophilies and simultaneously transformed into shrubs while in mountainous and Arctic regions they transformed into dwarf shrubs. Ecologically and geographically willows started to extend out in the riparian zones. These processes were accompanied by reduction of tree organs and sometimes the whole reduction of a tree as life form. Losses were compensated by strengthening of branching and active adaptation to extreme conditions – appearing of so called “cushion-plant”, amplifying vegetative mobility.

II. 7. Bibl. 99.