
ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.5(470.11)

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ *SALIX VIMINALIS* L. (*SALICACEAE*) В ПРИУСЛОВНЫХ СООБЩЕСТВАХ НА КРУПНЫХ РЕКАХ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© А. С. Пахов¹, Т. Ю. Браславская²
A. S. Pakhov¹, T. Yu. Braslavskaya²

Ontogeny of *Salix viminalis* L. (*Salicaceae*) trees in riparian communities
of the northern large rivers of the European Russia

¹ ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени Академика Н. П. Лаврёрова УрО РАН
163000, Россия, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23. Тел.: +7 (8182) 28-76-36, e-mail: dirnauka@fciarctic.ru

² ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Россия, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14. Тел.: +7 (499) 743-00-16, e-mail: cepfras@cepl.rssi.ru

Аннотация. Изучено онтогенетическое развитие ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.) при произрастании в сожнутых зарослях на пойменных островах в нижнем течении рек Северной Двины и Мезени; описан онтоморфогенез жизненной формы одноствольного дерева. Актуальность исследования обусловлена тем, что ранее в биоморфологической литературе онтоморфогенез *S. viminalis* был описан только в различных кустарниковых жизненных формах, хотя в геоботанической литературе были известны примеры сформированных этим видом лесов в поймах крупных рек Западной Сибири, а также севера Европейской России. В ходе исследования был проведен морфологический анализ 350 растений *S. viminalis*, по итогам статистической обработки материала были описаны онтогенетические состояния этого вида и уровни жизнестойкости в них. Установлено, что биоморфологическими предпосылками онтоморфогенеза одноствольного дерева являются ортотропный рост и акротонное нарастание главного побега, акротонное ветвление побеговых систем. Также для онтоморфогенеза одноствольного дерева *S. viminalis* необходимы популяционные и фитоценологические предпосылки – массовое поселение на незадернованном речном аллювии проростков этого и ещё нескольких аллювиальных видов ив, формирование густых зарослей, где нет условий для кущения стволов (пробуждения спящих почек в их базальных частях) и быстро очищаются от нижних ветвей средние части стволов растущих ив. Определена продолжительность онтогенетических состояний у деревьев *S. viminalis* при разной жизнестойкости. В частности, выявлено, что при нормальной жизнестойкости переход молодых деревьев в генеративное состояние происходит в 4–5-летнем возрасте. При выявленной общей продолжительности жизни одноствольных деревьев 60–70 лет они не переходят в семенное состояние и плодоносят до конца жизни благодаря регулярной реинтерации в побеговых системах – формированию побегов вторичной кроны. Сформулированы критерии диагностики онтогенетических состояний и уровней жизнестойкости на основе морфологических признаков, удобных для проведения массовых полевых учётов ценопопуляций, – высоты, радиуса кроны, порядка ветвления, усыхания верхушки ствола и формирования вторичной кроны.

Ключевые слова: ива корзиночная (*Salix viminalis* L.), онтогенез, дерево, побеговая система, пойма.

Abstract. Studied was the ontogeny development of basket willow (*Salix viminalis* L.) plants growing in closed thickets on floodplain islands in the lower reaches of the Northern Dvina and Mezen rivers. These willow plants developed as the single-trunk trees, their ontomorphogenesis of this life form was described in details. The relevance of the study is due to the fact that previously, in the biomorphological literature, described was only the ontomorphogenesis of *S. viminalis* in various shrub life forms, although examples of forests formed by this species were known in the geobotanical literature on floodplains of large rivers in Western Siberia, as well as in the north of European Russia. During the study, a morphological analysis of 350 *S. viminalis* plants was carried out; based on the results of statistical processing of the data, the ontogeny stages of this species and the vitality levels were described. It has been found that the biomorphological prerequisites for the ontomorphogenesis of a single-trunk tree are orthotropic and acrotonic growth of the main shoot (tree trunk), and acrotonic branching of shoot systems. Also, for the ontomorphogenesis of a single-trunk basket willow tree, population and community prerequisites are necessary such as mass settlement of seedlings of *S. viminalis* and several other alluvial willow species on the not-overgrown river alluvium, the formation of dense thickets where there are no conditions for tillering of trunks (awakening dormant buds in their basal parts), and the middle parts of the growing willow trunks are quickly cleared of lower branches. The duration of ontogenetic states in *S. viminalis* trees with various vitality

was determined. In particular, it was revealed that with normal vitality, the transition of young trees to a reproductive stage occurs at the age of 4–5 years. With the identified total lifespan of single-trunk trees being 60–70 years, they do not go into a senile stage and bear fruit until the end of their lives due to regular reiteration in shoot systems, i. e. the formation of shoots of the secondary crown. Criteria for diagnosing ontogeny stages and vitality levels are formulated based on morphological characteristics, convenient for conducting mass field surveys of coenopopulations, those are tree height, crown radius, branching order, drying of the trunk apex and the formation of a secondary crown.

Keywords: basket willow (*Salix viminalis* L.), ontogeny, tree, shoot system, floodplain.

DOI: 10.22281/2686-9713-2024-3-51–71

Введение

Изучение онтоморфогенеза древесных видов в различных условиях произрастания, в разных частях их ареалов не только является всегда актуальной задачей биоморфологии растений (Serebriakov, 1962; Halle et al., 1978; Sovremennye..., 2008), но и создаёт основу для исследований популяционной организации лесных и кустарниковых растительных сообществ (Populiatsonnaia..., 1990; Vostochnoevropaiskie..., 2004). Для этих целей онтоморфогенез древесных видов необходимо изучать в разных частях их ареалов (Diagnozu..., 1989).

Ива корзиночная (*Salix viminalis* L.; здесь и далее латинские названия видов приводятся по: Cherepanov, 1995) – пионерный вид, поселяющийся на незадернованных наносах речного аллювия (Skvortsov, 1968; Valiagina-Maliutina, 2004). Она произрастает в обширном ареале, который на территории нашей страны включает европейскую часть (от лесотундры на севере до степи в низовьях реки Кубани на юге), Урал, Западную и Восточную Сибирь, Алтай (Skvortsov, 1968; Areal..., 1977). На такой большой территории к настоящему времени проведены только отдельные региональные исследования онтогенеза и разнообразия жизненных форм у растений этого вида в различных экологических условиях.

А. К. Скворцов (Skvortsov, 1968) для всего ареала в нашей стране, а Е. Т. Валягина-Малютина (Valiagina-Maliutina, 2004) для средней полосы европейской части России указали у ивы корзиночной жизненные формы высокого кустарника и многоствольного дерева высотой до 6–8(10) м; однако эти авторы не рассматривали подробно онтоморфогенез данного вида. Т. Г. Дервиз-Соколова в средней полосе европейской части России описала, как у *S. viminalis* в результате погребения и пригибания побегов наносами аллювия вместо куста формируются жизненные формы с плагиотропными (стелющимися) побегами и скелетными осями (Derviz-Sokolova, 1967). В этом же регионе О. И. Недосеко, проводившая исследования онтоморфогенеза различных видов ив, для *S. viminalis* описала стадии развития жизненной формы аэроксильного кустарника с продолжительностью жизни до 30–33 лет, достигающего высоты 7 м и формирующего в генеративном состоянии систему многочисленных (более 40), периодически сменяющих друг друга скелетных осей (Nedoseko, 2014, 2021). И. А. Гетманец (Getmanets, 2011) при изучении ив на Южном Урале определила, что у *S. viminalis* в поймах малых и средних рек формируется жизненная форма кустарника высотой до 7–8 м с большим количеством стволиков (30–35) и с плагиотропными ксилоризомами и прочными придаточными корнями, надежно удерживающими растение в грунте.

Вместе с тем, ещё в первой половине XX в. в ходе геоботанических исследований в поймах Печоры и других рек печорского бассейна (Республика Коми, подзона северной тайги), были описаны обширные по площади древовидные ивняки, в которых доминирует преимущественно ива корзиночная, часто формирующая жизненную форму одноствольного дерева. Было отмечено, что такие сообщества распространены в тех частях поймы, которые заливаются полыми водами, тогда как при отсутствии ежегодного затопления в луговых сообществах ивы растут в жизненной форме кустарника (Sambuk, 1930; Lashchenkova, 1954). В поймах крупных рек Западной Сибири (Обь, Иртыш) тоже хорошо известны ивовые леса с участием и господством *S. viminalis* в древостоях (Bokk, 1968; Prokor'ev, 1974, 2001; Vasil'ev, 1988; Taran, 1999). Но в ходе исследований этих лесов не применялись биоморфологические методы и не был охарактеризован полный онтоморфогенез вида. Таким

образом, осталось неясным, в результате чего онтогенетическое развитие *S. viminalis* может приводить к формированию одноствольного дерева. Цель нашего исследования – получить ответ на этот вопрос. Оно было проведено на севере Архангельской области, где в ходе геоботанических исследований пойменной растительности тоже были обнаружены прирусловые леса (рис. 1) с господством в древостое одноствольных деревьев *S. viminalis* (Braslavskaia et al., 2022).



Рис. 1. Леса с преобладанием *Salix viminalis*. А – на пойменном острове р. Мезени (возраст древостоя – около 28 лет, высота – 9–11 м). В – на пойменном острове р. Северной Двины (возраст распадающегося древостоя – около 67 лет, высота – 18–20 м). Фото: Т. Ю. Браславская.

Fig. 1. Forests dominated by *Salix viminalis* trees. А – on a floodplain island of the Mezen River (tree stand age is about 28 yrs., height – about 9–11 m). В – on a floodplain island of the Northern Dvina River (age of decaying tree stand is about 67 yrs., height – about 18–20 m). Photo: T. Yu. Braslavskaya.

Материалы и методы

Материал собран в подзоне северной тайги, в устьевых участках течения рек Северной Двины (на пойменном острове Краснофлотский: 64°29'59,9" с. ш., 40°36'57,65" в. д.) и Мезени (на нескольких безымянных пойменных островах вблизи д. Дорогорское: 65°35'38" с. ш., 44°30'37" в. д.). Северная Двина – крупная равнинная река с широкой долиной, пойма которой достигает в ширину 10 км и более. Её сток составляет в среднем 109 км³/год, суммарный сток наносов – в среднем 4,5 млн. т/год, причём 90% годового стока наносов в устьевой области реки приходится на май и июнь. Мезень – крупная равнинная река, сток которой составляет в среднем 26 км³/год, суммарный сток наносов – в среднем 0,8 млн. т/год. Весеннее половодье в устьевых участках обеих рек длится около двух месяцев: на Северной Двине – с конца апреля до конца июня, на Мезени – с начала мая до конца июня. На обеих

реках примерно на 90–100 км от устьев распространяются вверх по течению полусуточные колебания уровня воды с амплитудой до 0,6–0,8 м, вызванные приливно-отливными течениями; они наблюдаются в том числе и в районах, где были проведены наши исследования (Zotin, Mikhailov, 1965; Zalogin, Rodionov, 1969; Il'ina, Grakhov, 1987; Romanov et al., 2013).

На пойменных островах в естественно сформировавшихся пионерных сообществах были исследованы модельные растения *S. viminalis*. В местах их произрастания были проведены учётные ценопопуляций для определения их общей плотности: при высоте растений до 3,5 м – на площадках 4 м², при высоте 4–10(11) м – 100 м², при высоте более 10–11 м – 400 м². На тех же площадках выполнялись геоботанические описания по опубликованной методике (Metodicheskie..., 2010) с характеристикой расположения участков в пойменной местности и в мезорельефе, режима хозяйственной деятельности, ярусной структуры и флористического состава растительных сообществ (с указанием в каждом ярусе обилия видов растений по шкале Ж. Браун-Бланке). Исследованные сообщества относятся к классу *Saicetea purpureae* Moog 1958 и порядку *Saicalia purpureae* Moog 1958, в рамках которого могут быть предварительно отнесены к союзу *Gailo borealis*–*Salicion viminalis* O. Lavrinenko et A. Kochergina 2022 (Lavrinenko, Kochergina 2022); однако это решение, как и синтаксономический статус этих сообществ в ранге ассоциации, необходимо в будущем уточнить (предметом настоящей публикации эти вопросы не являются).

Признаки, изучаемые у модельных растений, были выбраны с учётом общих критериев выделения периодов и стадий в онтогенезе лиственных деревьев (Diagnozy..., 1989; Vostochnoevropaiskie ..., 1994; Vostochnoevropaiskie..., 2004; Evstigneev, Korotkov, 2016), а также был учтён опыт описания онтогенеза и развития побеговых систем у древесных и кустарниковых ив (Getmanets, 2011; Nedoseko, 2014, 2021).

Сбор материала для описания начальных онтогенетических состояний *S. viminalis* (р – v₁ и самые молодые по календарному возрасту g₁) проводился в августе 2014 г. на почти не посещаемой людьми отмели в северо-западной оконечности о. Краснофлотский. Модельные растения (всего – 66) выкапывались полностью, их основания тщательно отмывались от грунта. В камеральных условиях был проведён детальный анализ строения побеговой системы каждого модельного растения: выявление границ между элементарными побегами и определение характера роста побегов из незимующих почек (при его наличии) – силлептические или пролептические (в понимании D. Müller-Doblies и F. Weberling – см.: Kostina et al., 2022), составление графической схемы соподчинения элементарных побегов и побеговых систем (Antonova, Sharovkina, 2011), определение календарного возраста каждой побеговой системы и всего растения на основе соподчинения элементарных побегов и побеговых систем разного возраста. У однолетних растений проверяли наличие/отсутствие семядольных листьев. Для каждого элементарного побега определяли номер узла на родительском побеге, в котором он развился, измеряли общую длину, диаметр основания и угол отхождения от родительского побега, подсчитывали число метамеров; у элементарных побегов, развившихся в текущем сезоне, отмечали состояние верхушечной почки. Двухлетние побеговые системы (ДПС) классифицировали по функциональным типам: ростовые, осваивающие, основные, узкоконтурные (Antonova et al., 2012; Sharovkina, 2013; Antonova, Fat'ianova, 2016). У крупных растений проверяли наличие соцветий (серёжек). Корневые системы модельных растений детально не исследовали, но отмечали, выражен ли главный корень, а также ярусное расположение придаточных корней на погребённых аллювиальными наносами нижних частях побегов. Наиболее интересные детали морфологического строения фотографировали.

В тех же местообитаниях одновременно было проведено исследование начальных стадий онтогенеза *Salix triandra* L. таким же методом (Pakhov, Braslavskaja, 2014). Оно показало, что в естественной сомкнутой заросли при погребении растений новыми слоями аллювия у стволиков, сохранившихся после весеннего половодья, не начинается кущение (то есть интенсивное базитонное ветвление в приземной или подземной нижней части – см.: Zhmylev et al.,

2005), а сохраняется акросимподиальное нарастание и акротонное ветвление. Причём каждый такой ствол формирует на погребённом участке собственную систему придаточных корней и проявляет тенденцию к ортотропному (вертикальному) росту, то есть в ценопопуляции выступает как самостоятельная счётная единица (Tsenoropuliatsii..., 1976). То же самое было выявлено и в результате исследования начальных стадий онтогенеза *S. viminalis* (см. ниже). Наблюдения старых одноствольных деревьев *S. viminalis* во время маршрутных обследований о. Краснофлотский (рис. 1, Б) стали дополнительным обоснованием для того чтобы рассматривать у этого вида каждый ствол в качестве счётной единицы – объекта, имеющего собственный онтогенез. Такой подход позволил описывать старшие онтогенетические состояния без трудоёмких раскопок нижних частей стволиков.

Сбор материала для описания старших онтогенетических состояний (v_2 – g_3) был проведён в поймах Северной Двины и Мезени в летние месяцы 2015–2018 гг. У всех (284) модельных счётных единиц (стволов) измеряли: высоту (общую и отхождения нижних ветвей живой кроны; в дальнейшем на основе результатов этих измерений были рассчитаны абсолютная и относительная протяжённость живой кроны), окружность ствола на высоте 1,3 м (затем пересчитывалась в диаметр), 4 перпендикулярных радиуса кроны (на их основе были рассчитаны средний радиус и площадь проекции кроны по формуле площади круга); также отмечали наклон ствола (при наличии). Характеризуя крону, определяли видимый порядок ветвления (за первый порядок были приняты ветви, отходящие от ствола); отмечали, прослеживается ли главная ось кроны (ствол) до самой верхушки, формирование реинтератов (парных симподиальных побегов нарастания ствола – см.: Halle et al., 1978) и ветвей вторичной кроны на стволе и скелетных ветвях, усыхание верхушки кроны (при наличии), формирование и развитость корки на стволе. У некоторых экземпляров определяли календарный возраст путем подсчёта годичных (элементарных) побегов в составе ствола (при его высоте до 5–6 м) или путем взятия керн у основания ствола буравом Пресслера. Кроме того, в 2016 г. было проведено дополнительное обследование растений в молодых ивниках, где ранее исследовали прегенеративные онтогенетические состояния; в результате этих наблюдений был определён возраст перехода ивы корзиночной в генеративное состояние.

Все результаты полевых исследований были внесены в базу данных MS Access (Braslavskaia, Pakhov, 2017). Расчёты дополнительных морфометрических показателей растений, группировка модельных растений в выборки выполнялись при помощи запросов в базе. Расчёт описательной статистики для разных признаков в выборках онтогенетических состояний и уровней жизненности, а также попарное сравнение выборок (по критерию Манна–Уитни) выполнены в программе Statistica 6.0. Онтогенетические состояния выделялись по критериям общего строения побеговых систем и структуры живой кроны, наличия генеративных органов. Уровни жизненности – нормальный, пониженный и низкий (Tsenoropuliatsii..., 1976) – выделялись на основе сравнительного анализа растений в одном и том же онтогенетическом состоянии по высоте и диаметру ствола, видимому порядку ветвления, наличию/отсутствию аномалий роста (например, наклона ствола, усыхания верхушки ствола или скелетных ветвей, пробуждения спящих почек).

Результаты

Изучение на острове Краснофлотский р. Северной Двины и на островах в приустьевой области р. Мезени ивовых сообществ на разных стадиях первичной сукцессии показало, что входящие в их состав растения *S. viminalis* чаще всего формируют жизненную форму одноствольного дерева. Поэтому именно её онтоморфогенез стал главным объектом исследования. Также было выявлено, что ивы, которые развиваются хорошо, начинают цвести и плодоносить на 4–5-й годы жизни, то есть успевают за 3–4 года перейти не только из ювенильного онтогенетического состояния в имматурное, но и из имматурного – в виргинильное. Это обстоятельство было учтено при выделении прегенеративных онтогенетических состояний и описании их диагностических признаков.

Семена всех видов *Salix* – очень мелкие, снабжены хохолком из длинных волосков, распространяются анемохорно (Valiagina-Maliutina, 2004). Диссеминация *S. viminalis* на севере Архангельской области происходит в июне (Pakhov, 2017), в период спада весеннего половодья. На русловых отмелях и косах, поверхность которых превышает меженный уровень воды не более чем на 0,5 м, на незадернованных или слабо задернованных песчаных и илистых аллювиальных отложениях, освободившихся от воды, массово появляются проростки *S. viminalis*, одновременно с ними могут поселяться *S. acutifolia* Willd., *S. dasyclados* Wimm. В июле в этих местообитаниях появляются также проростки *S. triandra*. В конце первого сезона вегетации выявлена суммарная плотность однолетних растений всех видов ив от 15000 до 1647500 шт./га (Braslavskaja, Pakhov, 2016).

Проростки *S. viminalis* представляют собой мелкие одноосные растения (рис. 2, А) с противными семядольными листьями, выше которых на главном побеге развивается 1–2 укороченных междоузлия с очередными настоящими листьями, имеющими длину не более 1 см. В этом онтогенетическом состоянии растения пребывают около одного месяца; оно заканчивается с опадением семядолей, после чего растение переходит в ювенильное состояние. Выделить уровни жизненности у проростков сложно, а в связи с кратковременностью этого состояния – не имеет практического смысла.

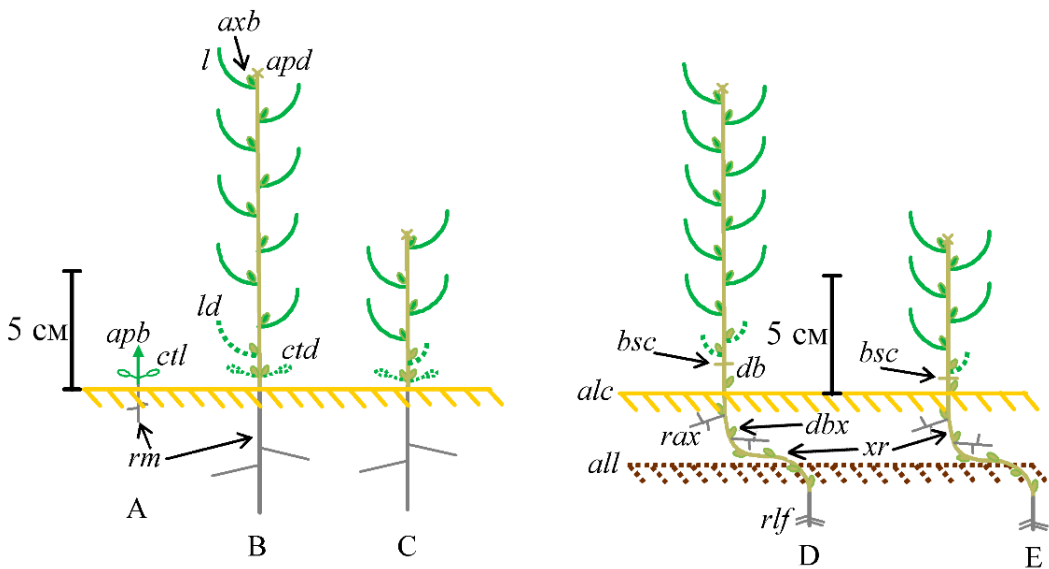


Рис. 2. Схемы строения *S. viminalis* в начале онтогенетического развития:

А – проросток (р), В–Е – ювенильные (j) растения; В и D – j нормальной жизненности (1 и 2 года соответственно), С и Е – j пониженной жизненности (1 и 2 года соответственно). Условные обозначения: *alc* – уровень поверхности аллювиальных наносов в текущем вегетационном сезоне, *all* – то же в прошлом вегетационном сезоне, *apb* – живая верхушечная почка, *apd* – засохшая верхушечная почка, *axb* – пазушная почка, *bsc* – рубец от почечных чешуй между 1-летним и 2-летним модулями монопоидально нарастающего главного побега, *ctl* – семядоль, *ctd* – засохшая семядоль, *db* – спящая почка, *dbx* – спящая почка на ксилоризоме, *l* – лист, *ld* – засохший лист в базальной части главного побега, *rax* – придаточные корни в узлах ксилоризома, *rlf* – мочка из боковых корней, сформировавшаяся на главном корне, *rm* – главный корень, *xr* – ксилоризом из базальной части главного побега (модуля, развившегося в 1-й год жизни растения).

Fig. 2. Structure diagrams of *S. viminalis* plants at early ontogeny stages.

A – plantule (p), B–E – juvenile (j) seedlings: B and D – normal vitality (1 and 2 yrs old correspondingly), C and E – reduced vitality (1 and 2 yrs old correspondingly). Abbreviations: *alc* – alluvium surface level in the current year, *all* – alluvium surface level a year ago, *apb* – living apical bud, *apd* – dried apical bud, *axb* – axillary bud, *bsc* – bud-scale scar between 1-year and 2-year modules of monopodial main shoot, *ctl* – cotyledon, *ctd* – dried cotyledon, *db* – dormant bud, *dbx* – dormant bud on xylorhizome, *l* – leaf, *ld* – dried leaf in the basal zone of main shoot, *rax* – adventitious roots in xylorhizome nodes, *rlf* – fibril of lateral roots formed on the main root, *rm* – main root, *xr* – xylorhizome (the basal part of main shoot formed in the 1st year and buried with alluvium in the 2nd year of willow's life).

Ювенильные растения – тоже одноосные, но с 7–20 настоящими листьями на главном побеге. До конца первого сезона вегетации ортотропный главный побег при нормальном развитии достигает высоты более 10 см (рис. 2, В; табл. 1), при пониженной жизнечности – высоты 5–6 см (рис. 2, С).

Во время второго сезона вегетации главный побег может нарастать моноподиально, но встречаются и растения с акросимподиальным нарастанием, при котором из самой верхней живой пазушной почки формируется элементарный побег замещения (Mazurenko, Khokhriakov, 1977), называемый также модулем нарастания (Getmanets, 2011).

Далее в тексте употребляется название «побег нарастания» (как синоним элементарного побега замещения и модуля нарастания), поскольку мы согласны с И. А. Гетманец, что в онтогенезе ив именно нарастание является основной функцией этой структуры. Элементарные побеги в составе многолетних побегов в большинстве случаев названы модулями.

У некоторых растений *S. viminalis* во время второго сезона вегетации на главном побеге не формируются элементарные побеги ветвления (или модули ветвления, по: Getmanets, 2011), то есть не распускаются пазушные почки (кроме самой верхней из живых, если нарастание идет акросимподиально). В таких случаях растения *S. viminalis* и в течение всего второго сезона вегетации остаются одноосными – ювенильными (рис. 2, D, E). У 2-летних ювенильных растений побег нарастания может быть мощным и достаточно длинным (не менее 10 см) – они отнесены к подгруппе нормальной жизнечности (рис. 2, D). Если же побег нарастания развит хуже, не достигает длины 10 см, то 2-летние ювенильные растения имеют пониженную жизнечность (рис. 2, E). Низкую жизнечность у *S. viminalis* в ювенильном состоянии мы не выделяли. Одноосные растения с календарным возрастом более 2 лет не были найдены.

Таблица 1

Морфологические параметры растений *S. viminalis* в прегенеративном периоде онтогенеза

Table 1

Morphological parameters of *S. viminalis* plants in the pre-reproductive period of their ontogeny

Показатель	Жизнечность	Онтогенетическое состояние							
		j		im		v ₁		v ₂	
		n*	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$
Высота, см	нормальная	10	13,40±0,02 ^α	21	46,40±0,06 ^α	7	239,60±0,16 ^α	–	–
	пониженная	22	6,61±0,00 ^β	2	24,60±0,02 ^α	6	184,00±0,13 ^β	–	–
	низкая	–**	–	2	66,60±0,08 ^α	6	99,20±0,15 ^γ	48	144,20±0,11
Диаметр основания, см	нормальная	10	0,24±0,00 ^α	21	0,28±0,00 ^α	7	0,35±0,00 ^α	–	–
	пониженная	22	0,15±0,00 ^β	2	0,43±0,00 ^α	6	0,40±0,00 ^α	–	–
	низкая	–	–	2	0,41±0,00 ^α	6	0,61±0,00 ^α	48	3,90***±0,00
Порядок ветвления	нормальная	10	0	21	1	7	1,86±0,14 ^α	–	–
	пониженная	22	0	2	1	6	1,00±0,00 ^β	–	–
	низкая	–	–	2	1	6	1,00±0,00 ^β	48	3,29±0,06
Календарный возраст, лет	нормальная	10	1,00±0,00 ^α	21	1,90±0,07 ^α	7	4,14±0,14 ^α	–	–
	пониженная	22	1,09±0,06 ^α	2	1,50±0,50 ^α	6	3,83±0,17 ^α	–	–
	низкая	–	–	2	2,00±0,00 ^α	6	3,33±0,21 ^α	10	9,40±0,50

Примечания. *n – объем выборки, $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – среднее значение с ошибкой (надстрочными греческими буквами показана значимость различий между выборками, согласно тесту Манна-Уитни при $p < 0,05$: разные буквы – различия значимы, одинаковые буквы – различия не значимы). **В данном онтогенетическом состоянии не выделен этот уровень жизнечности. *** – диаметр ствола на высоте 1,3 м.

Важно отметить, что перед началом второго сезона вегетации, во время очередного половодья, на поверхности, заселённой молодыми ивами, откладывается новый слой аллювия, погребаяющий их главные побеги частично или полностью. Вследствие этого между 1-летними и 2-летними ювенильными растениями *S. viminalis* визуально не заметны различия по высоте, измеряемой от уровня поверхности аллювиальных отложений (рис. 2).

В имматурное онтогенетическое состояние *S. viminalis* переходит, когда начинается ветвление главного побега. Обычно это происходит на второй год жизни: на 2-летнем модуле главного побега одновременно с ростом нового ортотропного побега нарастания распускаются из пазушных почек, расположенных чуть ниже него, 1–4 акротонных побега ветвления, растущих не ортотропно, хотя и направленных более-менее вверх (рис. 3); все остальные пазушные почки на 2-летнем модуле главного побега остаются, как правило, спящими. При нормальном развитии растения число метамеров и общая длина побега нарастания в несколько раз больше, чем у каждого из акротонных побегов ветвления, поэтому формируется ДПС ростового типа (рис. 3, А, D). Если же побег, распустившийся из самой верхней пазушной почки, не мощнее акротонных побегов ветвления и растет не ортотропно, то формируется ДПС осваивающего типа (рис. 3, Б, С). 2-летние ветвящиеся растения с ДПС осваивающего типа отнесены к подгруппе пониженной жизнеспособности.

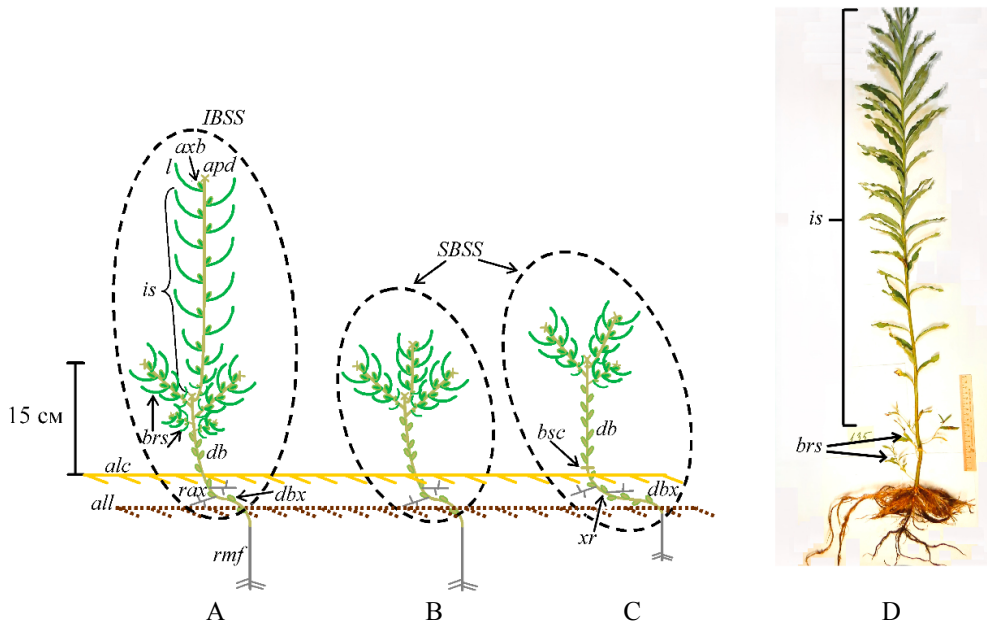


Рис. 3. Схемы строения (А–С) и внешний вид (D) имматурных (im) растений *S. viminalis*.

Жизнеспособность: А, D – нормальная (2 года), В – пониженная (2 года), С – низкая (3 года). Условные обозначения: *alc* – уровень поверхности аллювиальных наносов в текущем вегетационном сезоне, *all* – то же в прошлом вегетационном сезоне, *apd* – засохшая верхушечная почка, *axb* – пазушная почка, *brs* – побег ветвления, *bsc* – рубец от почечных чешуй между 1-летним и 2-летним модулями монопоидально нарастающего главного побега, *db* – спящая почка, *dbx* – спящая почка на ксилоризоме, *IBSS* – ростовая двулетняя побеговая система, *is* – побег нарастания, *l* – лист, *rax* – придаточные корни в узлах ксилоризомы, *rmf* – главный корень с мочкой боковых корней, *SBSS* – осваивающая двулетняя побеговая система, *xr* – ксилоризом из базальной части главного побега (модуля, развившегося в 1-й год жизни растения). Фото: А. С. Пахов.

Fig. 3. Structure diagrams (A–C) and appearance (D) of *S. viminalis* seedlings at immature (im) ontogeny stage. Vitality: A, D – normal (2 yrs old), B – reduced (2 yrs old), C – bad (3 yrs old). Abbreviations: *alc* – alluvium surface level in the current year, *all* – alluvium surface level a year ago, *apd* – dried apical bud, *axb* – axillary bud, *brs* – branching shoot, *bsc* – bud-scale scar between 1-year and 2-year modules of monopodial main shoot, *db* – dormant bud, *dbx* – dormant bud on xylorhizome, *IBSS* – increment biennial shoot system, *is* – increment shoot, *l* – leaf, *rax* – adventitious roots in xylorhizome nodes, *rmf* – main root with fibрил of lateral roots, *SBSS* – spreading biennial shoot system, *xr* – xylorhizome (the basal part of main shoot formed in the 1st year of willow's life). Photo: A. S. Pakhov.

Растения, начавшие ветвиться лишь на 3-м году жизни, тоже формируют ДПС осваивающего типа (рис. 3, С), по нашим наблюдениям. По внешнему облику надземной части они похожи на 2-летние имматурные растения, поскольку у них почти не заметен 3-летний модуль главного побега, большая часть которого погребена новым слоем аллювия, отложившимся на пойме перед началом 3-го сезона вегетации. Такие растения не только меньше разветвлены, чем нормально развивающиеся 3-летние ивы (рис. 4, А), но и значительно отстают от них по скорости роста в высоту, вследствие чего в формирующейся густой заросли оказываются в условиях затенения. Как и все аллювиальные ивы, *S. viminalis* – светолюбивый вид (Derviz-Sokolova, 1967; Skvortsov, 1968; Valiagina-Maliutina, 2004), поэтому отстающие в росте и затенённые растения быстро отмирают, то есть практически не имеют перспектив развития. С учётом всех этих обстоятельств растения *S. viminalis*, начавшие ветвиться в 3-летнем возрасте, отнесены к подгруппе низкой жизнеспособности имматурного онтогенетического состояния.

Если развитие проходит более благополучно, то растения *S. viminalis* в 3-й год жизни ветвятся уже до 2 порядка (рис. 4, А; табл. 1): на каждом из акротонных побегов ветвления формируется ДПС осваивающего типа. На главном побеге обычно снова формируется ростовая ДПС (верхушечная) с побегом нарастания. При этом все ДПС включают не только побег нарастания и/или акротонные побеги ветвления, но и не менее 10 мезотонных побегов обрастания (Mazurenko, Khokhriakov, 1977) длиной 1–12 см, которые увеличивают суммарную площадь фотосинтетической поверхности растения, но эфемерны – отмирают после одного сезона вегетации. В базальной части всех 2-летних модулей (на главном побеге и на боковых) почки остаются спящими (их число варьирует от 5 до 21), как и обычно у ив (Skvortsov, 1968; Getmanets, 2011). На 3-летнем модуле главного побега тоже выражена базальная зона из 3–18 спящих почек – так называемая резервная (Getmanets, 2011). Кроме того, для этого этапа жизни растений *S. viminalis* характерно ускорение роста главного побега (формирующегося ствола): в 3-й или 4-й год жизни в несколько раз увеличивается длина побега нарастания – до 60–90 см или даже до 1,2–1,6 м. Поэтому 3–4-летние растения можно отнести к раннему виргинильному (v_1) онтогенетическому состоянию. Признаки нормальной жизнеспособности у таких растений – ветвление до 2 порядка, наличие ростовой и нескольких осваивающих ДПС в системе ветвления главного побега, высота более 2 м (табл. 1). Признаки пониженной жизнеспособности – формирование на главном побеге верхушечной ростовой (слаборазветвлённой) или узкоконтурной (неветвящейся) ДПС и боковых осваивающих или узкоконтурных (неветвящихся) ДПС (если все боковые ДПС – неветвящиеся узкоконтурные, то порядок ветвления – 1); общая высота – не более 2 м. У наиболее угнетённых ранних виргинильных растений общая высота – менее 1,5 м, структура верхушечной ДПС на главном побеге – ближе к осваивающему или узкоконтурному типу, чем к ростовому (рис. 4, С), а порядок ветвления – не более 1 (табл. 1); это – признаки низкой жизнеспособности у онтогенетического состояния v_1 .

Как уже было сказано, нормально развивающиеся одноствольные растения *S. viminalis* начинают цвести и переходят в генеративное состояние на 4-м году жизни (рис. 4, D). Это легко определяется в начале сезона вегетации по появлению в составе ДПС мезотонных боковых генеративных побегов с мелкими листьями и соцветиями (серёжками) на верхушках. Они чередуются с мезотонными вегетативными побегами обрастания, от которых отличаются меньшей длиной (не более 5–10 см) и меньшим размером листьев. Как и побеги обрастания, генеративные побеги эфемерны: к середине сезона вегетации опадают серёжки, а базальные части генеративных побегов (длиной 1–5 см) сохраняются до конца сезона, но опадают во время листопада.

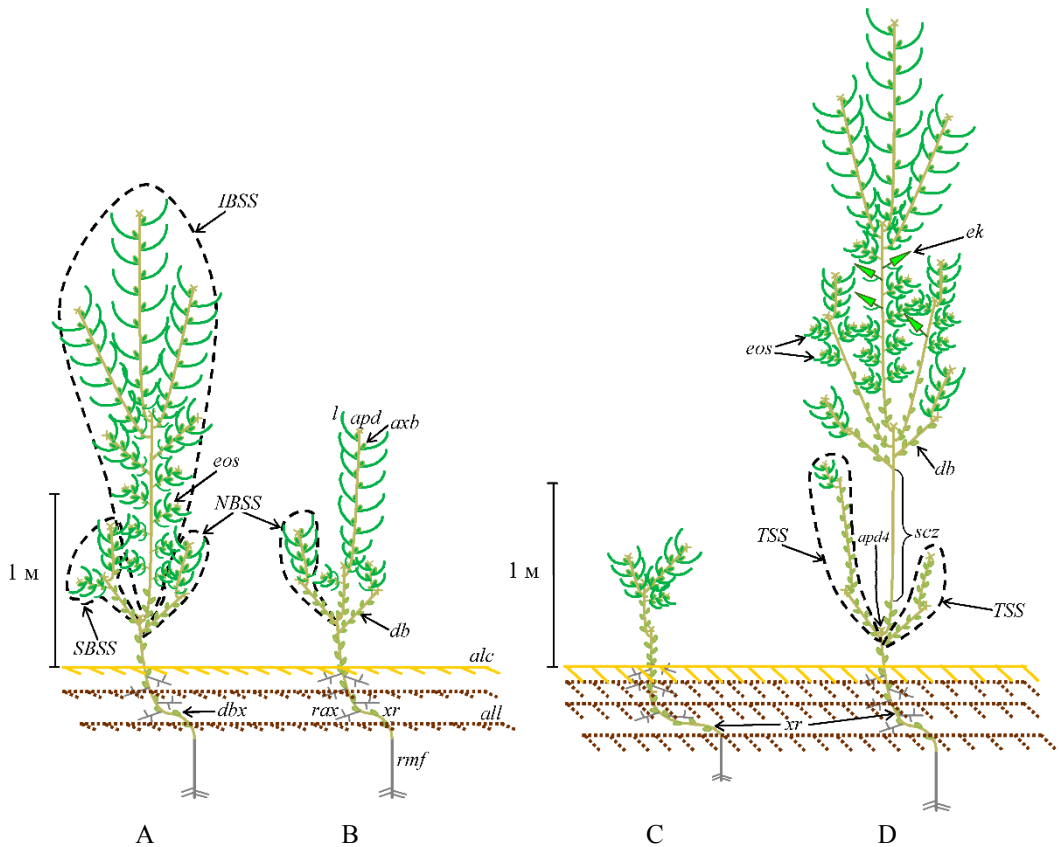


Рис. 4. Схемы строения растений *S. viminalis* в раннем виргинильном (v_1) состоянии (A–C) и в момент перехода в раннее генеративное (g_1) состояние (D).

Жизненность растений: A и D – нормальная (3 и 4 года соответственно), B – пониженная (3 года), C – низкая (4 года). Условные обозначения: *alc* – уровень поверхности аллювиальных наносов в текущем вегетационном сезоне, *all* – то же во время предыдущих сезонов, *apd* – засохшая верхушечная почка, *apd4* – засохшая верхушечная почка на 4-летнем модуле ствола, *axb* – пазушная почка, *db* – спящая почка, *dbx* – dormant bud on xylorhizome, *ek* – эфемерный мезотонный генеративный побег с верхушечным соцветием (серёжкой), *eos* – эфемерный мезотонный побег обрастания, *IBSS* – ростовая ДПЦ, *l* – лист, *NBSS* – узкоконтурная ДПЦ, *rax* – придаточные корни в узлах ксилоризома, *rmf* – главный корень с мочкой боковых корней, *SBSS* – осваивающая ДПЦ, *scz* – зона рубцов (после опадения эфемерных побегов обрастания) на 3-летнем модуле ствола, *TSS* – 3-летняя побеговая система из акротонного побега ветвления на 4-летнем модуле ствола, *xr* – ксилоризом из базальной части главного побега.

Fig. 4. Structure diagrams of *S. viminalis* plants at early virgin (v_1) ontogeny stage (A–C) and at the beginning of early reproductive (g_1) stage (D).

A, D – normal vitality (3 and 4 yrs old correspondingly), B – reduced vitality (3 yrs old), C – bad vitality (4 yrs old). Abbreviations: *alc* – alluvium surface level in the current year, *all* – alluvium surface levels in previous years, *apd* – dried apical bud, *apd4* – dried apical bud on four-year module of trunk, *axb* – axillary bud, *db* – dormant bud, *dbx* – dormant bud on xylorhizome, *ek* – ephemeral mezone reproductive shoot with terminal inflorescence (katkin), *eos* – ephemeral mezone overgrowth shoot, *IBSS* – increment biennial shoot system, *l* – leaf, *NBSS* – narrow-contour biennial shoot system, *rax* – adventitious roots in xylorhizome nodes, *rmf* – main root with the fibril of lateral roots, *SBSS* – spreading biennial shoot system, *scz* – zone of scars (formed after abscission of ephemeral overgrowth shoots) on three-year module of the trunk, *TSS* – three-year shoot system formed from acrotone branch on the four-year module of the trunk, *xr* – xylorhizome (basal part of the main shoot formed in the earlier years of willow's life).

Растения v_1 пониженной жизненности тоже могут перейти в генеративное состояние в возрасте 4–5 лет. Но если этот переход задерживается, то растения можно отнести к позднему виргинильному состоянию (v_2). Видимо, их отставание в развитии обусловлено недостатком ассимилятов из-за невозможности развить большую площадь фотосинтетической

поверхности при слабой разветвлённости. В состоянии v_2 высота растений, а также порядок ветвления могут постепенно увеличиваться в течение ещё нескольких лет (рис. 5, D; табл. 1). Но в заросли, среди быстро растущих и затеняющих их генеративных деревьев, у растений v_2 не улучшается жизнённость, они остаются самыми низкими и уже не имеют перспектив развития. Поэтому все поздние виргинильные растения *S. viminalis* отнесены к низкой жизнённости. Выявленный у них максимальный возраст надземной части ствола – 10 лет, а немногочисленных боковых ветвей – 3 года.

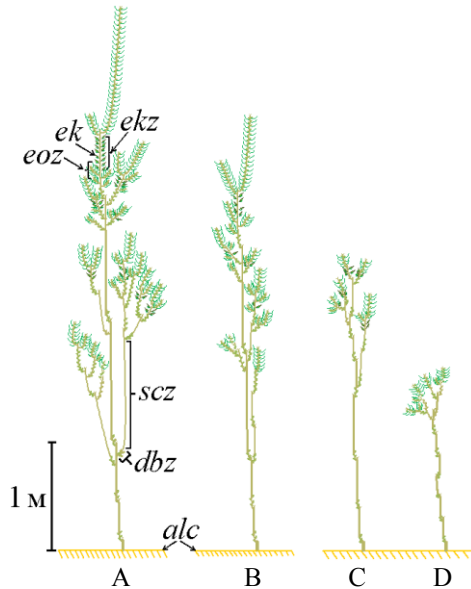


Рис. 5. Схемы строения растений *S. viminalis* в раннем генеративном (g_1) состоянии (A – нормальная жизнённость, B – пониженная, C – низкая) и в позднем виргинильном (v_2) состоянии при низкой жизнённости (D).

У растений показана только надземная часть. Условные обозначения: *alc* – уровень поверхности аллювиальных наносов в текущем вегетационном сезоне, *dbz* – зона спящих почек в основании многолетнего модуля побеговой системы, *ek* – эфемерный мезотонный генеративный побег с верхушечной серёжкой, *ekz* – зона генеративных побегов на 2-летнем модуле побеговой системы, *eoz* – зона эфемерных мезотонных побегов обрастания на 2-летнем модуле побеговой системы; *scz* – зона рубцов (после опадения эфемерных побегов обрастания и генеративных побегов) на многолетнем модуле побеговой системы; пояснения к остальным обозначениям на схеме – см на рис. 4.

Fig. 5. Structure diagrams of *S. viminalis* plants at early reproductive (g_1) ontogeny stage (A–C) and late virgin (v_2) stage (D). Only plants' aboveground parts are shown. Vitality levels: A – normal, B – reduced, C and D – bad. Abbreviations: *alc* – alluvium surface level in the current year, *dbz* – basal zone of dormant buds on a perennial module within the shoot system, *ek* – ephemeral mezotone reproductive shoot with terminal inflorescence (katkin), *ekz* – zone of reproductive shoots on a biennial module within the shoot system, *eoz* – zone of ephemeral mezotone overgrowth shoots on a biennial module within the shoot system, *scz* – zone of scars (formed after abscission of ephemeral overgrowth and reproductive shoots) on a perennial module within the shoot system; explanations on other diagram elements – see Fig. 4.

В зарослях плодоносящих ив, достигших высоты 4–5 м (при выявленной суммарной плотности размещения стволов всех видов – от 63000 до 97000 шт./га), у *S. viminalis* был отмечен возраст надземной части стволов 6–7 лет (рис. 5, A, B), то есть у таких растений g_1 полный календарный возраст (с учётом погребённых в наносах аллювия оснований стволов) мог составлять приблизительно 8–10 лет. В их побегообразовании выражены те же закономерности, которые описаны у предыдущих онтогенетических состояний: на верхушке ствола формируется ростовая ДПС (рис. 5), а многолетние боковые ветви на стволе формируются в результате акротонного ветвления. Для растений g_1 такого возраста характерно формирование на 2-летних модулях специализированной зоны с многочисленными генеративны-

ми побегами – ниже акротонных побегов ветвления и выше мезотонных эфемерных побегов обрастания. При нормальной и пониженной жизненности у деревьев *S. viminalis* в онтогенетическом состоянии g_1 хорошо заметна на верхушке ствола ростовая ДПС с очень длинным побегом нарастания. На многолетних модулях побеговой системы базальные резервные зоны спящих почек остаются без изменений.

Измерения и сравнительный анализ деревьев g_1 , произрастающих в разновозрастных зарослях (разной давности появления), выявили статистически значимые различия между уровнями жизненности по высоте, диаметру ствола на высоте 1,3 м, видимому порядку ветвления, среднему радиусу кроны (табл. 2). Для массовых полевых учётов наиболее удобны в качестве диагностических признаков уровней жизненности высота, диаметр ствола и видимый порядок ветвления. Молодые генеративные деревья ивы корзиночной нормальной жизненности имеют высоту от 5 до 8(8,5) м, диаметр ствола – обычно 4–5 см, порядок ветвления – 4 или больше. Пониженная жизненность характеризуется высотой от 3 до 5 м, диаметром ствола – обычно около 3 см, порядком ветвления (3)4; низкая жизненность – высотой от 2 до 3 м, диаметром ствола 1,0–1,5 см и порядком ветвления 3(4). Широкий диапазон высот (особенно при нормальной жизненности) обусловлен тем, что продолжительность состояния g_1 – около 10–15 лет, а в течение этого времени пропорционально увеличивается, прежде всего, высота деревьев. Однако по мере приближения к переходу в состояние g_2 постепенно уменьшается длина побегов нарастания на верхушке, то есть снижается скорость роста дерева в высоту.

У светолюбивых деревьев при произрастании в сомкнутой заросли кроны незначительно разрастаются вбок, а в связи с этим слабо выражен и радиальный рост ствола. Также в этих условиях быстро отмирают нижние боковые ветви, верхушки которых оказываются на 0,5–1 м ниже верхних ветвей; поэтому у генеративных деревьев *S. viminalis* нормальной и пониженной жизненности нет значимых различий по относительной протяжённости кроны.

Морфологические параметры *S. viminalis* в генеративном периоде онтогенеза

Таблица 2

Morphological parameters of *S. viminalis* in the reproductive period of ontogenesis

Table 2

Показатель	Жизненность	Онтогенетическое состояние					
		g_1		g_2		g_3	
		<i>n</i>	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$
Высота, м	нормальная	27	5,21±0,08 ^α	23	11,93±0,22 ^α	3	17,33±1,64 ^α
	пониженная	32	4,03±0,09 ^β	47	10,68±0,14 ^β	6	16,25±1,30 ^α
	низкая	32	2,36±0,08 ^γ	55	9,55±0,17 ^γ	11	15,16±0,86 ^α
Диаметр на высоте 1,3 м, см	нормальная	27	3,7±0,2 ^α	23	15,5±1,6 ^α	3	19,7±2,7 ^α
	пониженная	32	1,8±0,1 ^β	47	13,2±0,7 ^β	9	19,9±1,3 ^α
	низкая	32	1,2±0,1 ^γ	55	14,0±1,5 ^γ	12	17,3±1,1 ^α
Средний радиус кроны, м	нормальная	27	0,34±0,01 ^α	23	1,52±0,02 ^α	3	2,56±0,09 ^α
	пониженная	32	0,28±0,01 ^β	47	1,18±0,03 ^β	9	1,68±0,06 ^β
	низкая	32	0,16±0,01 ^α	55	0,82±0,02 ^γ	9	1,02±0,09 ^γ
Площадь проекции кроны, м ²	нормальная	27	0,37±0,03 ^α	23	7,31±0,19 ^α	3	20,62±1,51 ^α
	пониженная	32	0,25±0,02 ^β	47	4,52±0,31 ^β	9	8,91±0,66 ^β
	низкая	32	0,09±0,01 ^γ	55	2,16±0,10 ^γ	9	3,45±0,51 ^γ
Относительная протяжённость кроны, %	нормальная	27	25±2 ^α	23	28±2 ^α	3	30±13 ^α
	пониженная	32	26±2 ^α	46	24±1 ^β	6	62±15 ^α
	низкая	32	17±1 ^β	54	24±1 ^β	11	55±9 ^α
Порядок ветвления	нормальная	27	4,3±0,1 ^α	23	8,3±0,2 ^α	3	5,8±0,3 ^α
	пониженная	32	3,8±0,1 ^β	47	7,3±0,2 ^β	8	5,8±0,2 ^α
	низкая	32	3,5±0,1 ^γ	54	5,4±0,2 ^γ	10	5,7±0,4 ^α

Примечания. **n* – объём выборки, $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – среднее значение с ошибкой (надстрочными греческими буквами показана значимость различий между выборками, согласно тесту Манна–Уитни при $p < 0,05$; разные буквы – различия значимы, одинаковые буквы – различия не значимы).

В возрасте 20–25 лет, при высоте около 8–9 м, деревья *S. viminalis* переходят в зрелое генеративное состояние. В это время меняется характер побегообразования на ветвях кроны (и нередко – на верхушке ствола): на 2-летних модулях в апикальной части вместо одного, самого мощного побега нарастания развиваются по 2 побега нарастания примерно одинаковой мощности – формируется структура, которую И. А. Гетманец (Getmanets, 2011 : 97) называла «вилчатой» или «вилкой», отмечая, что это – закономерность побегообразования, которая проявляется у *Salix* spp. во взрослом состоянии. Поэтому ДПС, имеющие такую структуру, можно отнести к типу «основные» (Antonova et al., 2012; Antonova, Fat'ianova, 2016). По данным И. А. Гетманец (Getmanets, 2011 : 97), у таких ДПС в средней зоне 2-летних модулей все боковые побеги – генеративные (эфемерные). На верхушке ствола парные побеги нарастания, формирующие «вилки» (рис. 6), – это реитераты (Halle et al., 1978): они продолжают расти ортотропно (или почти ортотропно – чтобы избежать взаимного затенения).

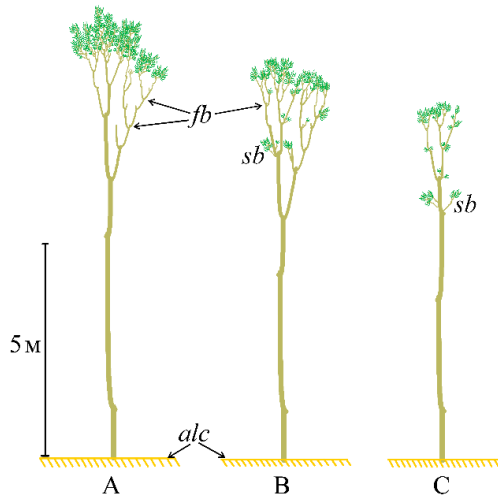


Рис. 6. Схемы габитуса деревьев *S. viminalis* в зрелом генеративном (g_2) состоянии (подземные органы не показаны). Жизненность: А – нормальная, В – пониженная, С – низкая. Условные обозначения: *alc* – уровень поверхности аллювиальных наносов в текущем вегетационном сезоне, *fb* – «вилчатые» (Getmanets, 2011) разветвления в кроне, *sb* – ветви вторичной кроны.

Fig. 6. Structure diagrams of *S. viminalis* trees at mature reproductive (g_2) ontogeny stage; only trees' aboveground parts are shown. Vitality levels: A – normal, B – reduced, C – bad. Abbreviations: *alc* – alluvium surface level in the current year, *fb* – «fork» (Getmanets, 2011) embranchements in crown, *sb* – branches of the secondary crown.

К моменту, когда ивы, одновременно поселившиеся на участке, переходят в зрелое генеративное состояние, уже происходит значительное естественное изреживание сформированной ими заросли (выявленная суммарная плотность размещения стволов всех видов – от 3800 до 13400 шт./га). Благодаря этому улучшаются возможности для бокового разрастания крон деревьев, а следовательно – и для радиального роста их стволов. Но на эти ростовые процессы продолжает влиять дифференциация по жизненности (табл. 2), ранее сложившаяся в заросли. У деревьев в зрелом генеративном состоянии диагностическими признаками уровней жизненности могут служить не только средний радиус кроны и порядок ветвления, но и наличие вторичной кроны (побегов, сформировавшихся в результате пробуждения спящих почек в средней или базальной части ствола и/или скелетных ветвей). Пробуждение спящих почек – индикатор того, что корни получают недостаточно продуктов фотосинтеза от первичной кроны (Fiziologija..., 2005), и кроме того – результат ослабления апикального доминирования в побеговых системах (как и переход к «вилчатому» нарастанию). Деревья со средним радиусом кроны не менее 1,4 м, порядком ветвления не менее

8 и без вторичной кроны мы отнесли к нормальной жизненности; обычно такие признаки характерны для самых высоких деревьев в этом состоянии (табл. 2; рис. 6, А). Деревья со средним радиусом кроны от 1 до 1,4 м, порядком ветвления 7, без вторичной кроны или с небольшим числом её ветвей – к пониженной жизненности (табл. 2; рис. 6, В). Если у дерева *S. viminalis* в состоянии g_2 вся крона – вторичная (при любой степени её развития), а также если средний радиус первичной кроны – менее 1 м, то жизненность – низкая; порядок ветвления у таких деревьев – 5–6 (табл. 2). Также деревья низкой жизненности – наименее высокие в сообществах (табл. 2; рис. 6, С), что бывает в том числе и результатом раннего отмирания у них верхней части ствола с последующим отрастанием молодых реинтератов.

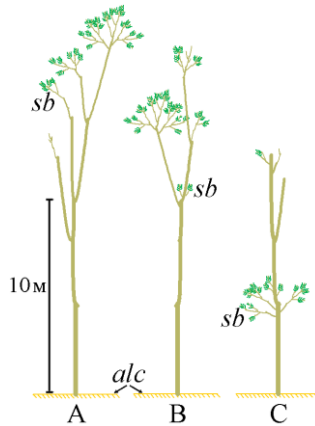


Рис. 7. Схема габитуса деревьев *S. viminalis* в позднем генеративном (g_3) состоянии (подземные органы не показаны). Жизненность: А – нормальная, В – пониженная, С – низкая. Условные обозначения: *alc* – уровень поверхности аллювиальных наносов в текущем вегетационном сезоне, *sb* – ветви вторичной кроны.

Fig. 7. Structure diagrams of *S. viminalis* trees at late reproductive (g_3) ontogeny stages; only trees' aboveground parts are shown. Vitality levels: A – normal, B – reduced, C – bad. Abbreviations: *alc* – alluvium surface level in the current year, *sb* – branches of the secondary crown.

В возрасте 40–45 лет деревья ивы корзиночной переходят в позднее генеративное состояние (g_3), когда уже в любых условиях произрастания апикальное доминирование верхушки ствола ослабляется, пробуждаются спящие почки на стволе и формируется вторичная крона, состоящая из вегетативных и генеративных побегов. При этом первичная крона тоже может сохраняться. Высота деревьев на этом этапе развития – 12,0–20,5 м (рис. 7), диаметр ствола – (12)15–20(26) см. Большой разброс диаметров и высот обусловлен, во-первых, значительной продолжительностью этого состояния (15–30 лет); кроме того, засохшие верхушки деревьев нередко ломаются, в результате чего уменьшается высота. Но вследствие продолжающегося изреживания древостоев (суммарная плотность размещения стволов – от 900 до 1450 шт./га) продолжительность жизни и длина ветвей кроны (как первичной, так и вторичной) у деревьев в этом онтогенетическом состоянии достигают больших значений (табл. 2). Так, у деревьев нормальной жизненности средний радиус кроны – более 2 м (часто – более 2,5 м); качественный признак нормальной жизненности – живая верхушка ствола с первичной кроной. Пониженная жизненность характеризуется радиусом кроны 1,4–2,0 м (обычно 1,5–1,8 м) и засыханием верхушки ствола. Деревья низкой жизненности характеризуются значительным числом отмерших ветвей и, как правило, уже полным отсутствием первичной кроны; средний радиус кроны у них – всегда менее 1,5 м, нередко менее 1 м.

Максимальный выявленный календарный возраст деревьев *S. viminalis* – 65–70 лет, причём способность к плодоношению у них сохраняется вплоть до смерти, хотя семенная продукция таких старых деревьев снижается, поскольку старые части крон массово отмирают, а новообразование побегов ослаблено.

Обсуждение

Проведённое подробное исследование строения побеговых систем у растений *S. viminalis* в прегенеративных (im , v_1) и раннем генеративном (g_1) онтогенетических состояниях показало, что у этого пионерного вида онтоморфогенез одноствольного дерева возможен в результате регулярного проявления трёх биоморфологических механизмов: 1) формирования на главном побеге растения длинного акротонного побега нарастания и на его основе – вершущей ДПС ростового типа в следующем вегетационном сезоне, 2) мощного акротонного ветвления, 3) длительного покоя почек в базальных частях всех многолетних модулей побеговых систем вследствие сильно выраженного апикального доминирования. Постоянное действие апикального доминирования обеспечивается тем, что развитие растений не нарушается механическими повреждениями главного побега или другими процессами, прекращающими или тормозящими его рост. Изученные нами молодые растения в ходе своего развития не подвергались вытаптыванию, обламыванию или обгрызанию, поскольку выросли на участках, практически не посещаемых людьми и крупными животными. Также на этих участках растения не подвергались негативному воздействию застойного заливания во время вегетации, в результате которого корневые системы оказываются в анаэробных условиях, угнетаются и плохо снабжают побеги.

Ранее при исследовании в прирусловой пойме р. Оки роста *S. viminalis* в стланиковой форме (Derviz-Sokolova, 1967) тоже было отмечено, что главный побег первоначально ветвится акротонно, даже если вынужденно пригибается к поверхности грунта под тяжестью наносов аллювия. В побеговых системах старше 2-х лет, которые неоднократно подвергались пригибанию, наблюдалось сначала интенсивное мезотонное ветвление, а потом и пробуждение спящих почек в базальных частях побегов; при этом все побеги ветвления проявляли тенденцию к ортотропному росту и формированию придаточных корней. На песчаных отмелях (пляжах) в результате такого роста формировалась жизненная форма стланика, в составе которой разные ортотропные побеги (стволики) не различались по толщине и не вырастали выше 50-60 см. Можно предположить, что они погребались аллювием и механически повреждались не только во время паводков, но и в периоды межени – в результате проведения русловых работ для поддержания судоходства. На прирусловых валах был описан другой вариант развития: главный побег ивы, принявший горизонтальное положение и погребенный под наносами, был явственно толще, чем его боковые побеги, растущие ортотропно; в этом случае жизненную форму многоствольного растения Т. Г. Дervиз-Соколова назвала стланиковым деревом. Возможно, это был результат погребения дерева, которое изначально росло вертикально и формировало ортотропный ствол, но потом полегло, после чего на стволе сформировались многочисленные и мощные порослевые побеги вторичной кроны.

В исследованиях онтоморфогенеза *S. viminalis* в жизненных формах кустарников – геоксильного (Getmanets, 2011) и аэроксильного (Nedoseko, 2014, 2021) – было описано пробуждение спящих почек в базальной части главного побега уже в начале 2-го года жизни семенных растений, а основным типом ветвления у этого вида было названо базитонное ветвление, приводящее исключительно к появлению побегов формирования (будущих новых стволиков куста). По-видимому, исследованные в последних двух случаях растения развивались в условиях каких-то регулярных внешних воздействий, под влиянием которых главный побег (а впоследствии – и позже появившиеся стволики) достаточно рано прекращали рост. Оба исследования были проведены в староосвоенных регионах; сбор материала, по-видимому, проводился вблизи от населённых пунктов, где на приречную древесную растительность могли влиять рекреация и выпас. В исследовании И. А. Гетманец, охватившем несколько аллювиальных видов ив в поймах малых и средних рек Южного Урала, даже у *Salix alba* L. и *S. fragilis* L. – видов, для которых общеизвестна жизненная форма одноствольного дерева (Skvortsov, 1968; Valiagina-Maliutina, 2004), – ни разу не наблюдалось произрастание в такой форме; это косвенно подтверждает, что исследованные ею растения ив росли в неблагоприятных условиях и не могли развиваться нормально.

Другой фактор, стимулирующий пробуждение спящих почек, – это освещение (Kramer, Kozlovskii, 1984; Schneider et al., 2019). В молодых ивниках каждое растение находится в плотном окружении соседних растений, поселившихся на участке одновременно с ним. Создаваемое соседями боковое затенение препятствует кущению стволов ив (Lashchenkova, 1954). Кроме того, боковое затенение способствует очищению стволов от старых боковых ветвей (рис. 8), в результате чего особенности габитуса одноствольного дерева становятся заметнее. Таким образом, онтоморфогенез этой жизненной формы на ранних этапах регулируют процессы не только организменного, но и популяционного, а также ценотического уровня. Видимо, кущение у *S. viminalis* тоже регулируется процессами в сообществе: если заросль ив становится разреженной в результате повреждений или частичного уничтожения растений, то боковая подсветка благоприятствует развитию базитонных побегов формирования, то есть онтоморфогенезу куста (Getmanets, 2011; Nedoseko, 2014, 2021).

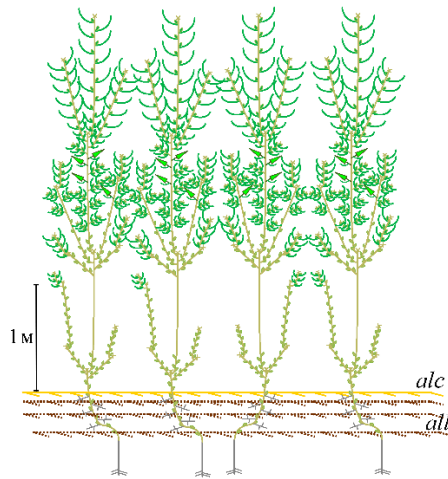


Рис. 8. Схема расположения молодых генеративных (g_1) ив в сомкнутой ненарушенной заросли: сформировавшиеся в начале жизни боковые ветви постепенно отмирают в затенении.

Условные обозначения: *alc* – уровень поверхности аллювиальных наносов в текущем вегетационном сезоне, *all* – то же в прошлых вегетационных сезонах.

Fig. 8. Diagram of allocation of early reproductive (g_1) *S. viminalis* trees in dense thickets: the lateral branches formed at the beginning of willow's life are gradually died off in the shade.

Abbreviations: *alc* – alluvium surface level in the current year, *all* – alluvium surface levels in previous years.

При отсутствии внешних воздействий на формирующееся пионерное сообщество ив, возникают конкурентные отношения между растениями в заросли, в результате чего древовидные ивы дифференцируются по жизненности – проявляется поливариантность онтогенеза. Вероятные варианты такого развития показаны в виде графа (рис. 9). Ухудшение жизненности может происходить во всех онтогенетических состояниях, поскольку потребности растений в питании возрастают вместе с увеличением размеров. Сохранять нормальный уровень жизненности и полностью осуществить онтогенетическое развитие удастся только немногим растениям из первоначально заселивших аллювий ив. В тех состояниях, для которых характерен наиболее быстрый рост (v_1 , g_1), дифференциация по жизненности приобретает наиболее массовый характер. Растения, жизненность которых становится низкой, достаточно быстро отмирают, в результате чего заросль изреживается, некоторое количество ресурсов высвобождается и может быть использовано растениями как нормальной, так и пониженной жизненности. Последним это позволяет выжить ещё некоторое время в прежнем состоянии (или с ухудшением жизненности); возможно, некоторые из них могут перейти и на следующий этап онтогенетического развития.

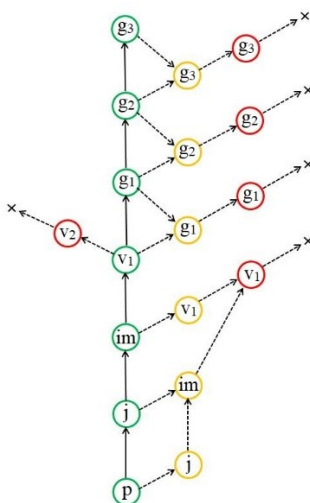


Рис. 9. Граф переходов между онтогенетическими состояниями и уровнями жизненности у деревьев *S. viminalis*. Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v₁ – раннее виргинильное, v₂ – позднее виргинильное, g₁ – раннее генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – позднее генеративное. Уровни жизненности: зелёные круги – нормальный, жёлтые – пониженный, красные – низкий. Крестики – отмирание. Стрелками показаны переходы между онтогенетическими состояниями: сплошные линии – при нормальном развитии, пунктирные линии – при ухудшении жизненности.

Fig. 9. Graph of *S. viminalis* plants' transitions between ontogeny stages and vitality levels.

Ontogeny stages: p – plantule, j – juvenile seedling, im – immature seedling, v₁ – early virgin sapling, v₂ – late virgin sapling, g₁ – early reproductive tree, g₂ – mature reproductive tree, g₃ – late reproductive tree. Vitality levels: green circles – normal, yellow circles – reduced, red circles – bad. Crosses – plants' death. Different ontogeny tracks are indicated with line types of arrows: solid lines – normal development, dotted lines – development with vitality decline.

Сформулированные диагностические критерии онтогенетических состояний *S. viminalis* применимы к пионерным ивовым лесам, формирующимся на аллювиальных отложениях в поймах крупных северных рек в Европейской России и, возможно, в Западной Сибири. Для описания онтогенетических состояний у деревьев *S. viminalis* в других регионах требуются самостоятельные исследования.

Заключение

Проведённое исследование показало, что жизненная форма одноствольного дерева формируется у *Salix viminalis* как закономерный результат биологических и экологических свойств этого вида на изменённом и популяционном уровнях и под влиянием фитоценологических условий в природных малонарушенных местообитаниях. В норме побеговые системы *Salix viminalis* нарастают акросимподиально и формируют боковые ветви кроны акротонно. Поскольку этот вид светолюбив (как и все аллювиальные ивы) и способен развивать очень большую скорость роста главного побега в высоту, то при произрастании в сомкнутой заросли акротонные боковые ветви, сформировавшиеся в начале онтогенеза (в имматурном и виргинильном состояниях), очень недолговечны: главный побег быстро очищается от них; вследствие затенения не начинается и кущение стволов ив. При этом формирование сомкнутых прирусловых зарослей – это результат массового заселения незадернованных аллювиальных отложений всходами ив, то есть проявления аллювиальными видами ив реактивной популяционной стратегии, которая выражается в высокой семенной продукции, малой массе семян и их анемохории с большой дальностью разлета. При произрастании в сомкнутых зарослях и отсутствии механических повреждений главного побега у молодых растений *Salix viminalis* тенденция к росту в жизненной форме одноствольного дерева устойчиво проявляется на 4–5-м году жизни (в это же время совершается переход в раннее

генеративное состояние). Вследствие светолюбия молодые одноствольные растения резко дифференцируются по жизненности даже при небольших изначальных различиях скорости роста в высоту. Отставшие в росте растения низкой жизненности довольно быстро и массово отмирают. Но даже такое естественное изреживание зарослей не создает условий для кущения выживших растений, поскольку их кроны быстро разрастаются вбок и затенение базальных спящих почек на стволах не прекращается. Поэтому тенденция роста в форме одноствольного дерева сохраняется до конца онтогенеза. Леса с преобладанием *Salix viminalis* в этой жизненной форме могут существовать до 60–70 лет.

Работа выполнена за счёт средств государственного задания по теме «Биоразнообразие и экосистемные функции лесов» (регистрационный номер НИОКТР 124013000750-1), государственного задания по теме «Исследование закономерностей пространственно-временных изменений лесных экосистем на приарктических территориях Европейского Севера России» (регистрационный номер НИОКТР 122011400384-2) и при поддержке РФФИ (№ 14-34-50640).

Список литературы

- [Antonova, Sharovkina] Антонова И. С., Шаровкина М. М. 2011. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. С. 52–62.
- [Antonova et al.] Антонова И. С., Фатьянова Е. В., Зайцева Ю. В., Гниловская А. А. 2012. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС». С. 390–402.
- [Antonova, Fat'ianova] Антонова И. С., Фатьянова Е. В. 2016. О системе уровней строения деревьев умеренной зоны // Бот. журн. Т. 101. № 6. С. 628–649.
- [Arealy ...] Ареалы деревьев и кустарников СССР. В 3 т. Т. 1. 1977. Л.: Наука. 164 с.
- [Bokk] Бокк Э. Н. 1968. Ивняки поймы Верхней Оби: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 195 с.
- [Braslavskaia, Pakhov] Браславская Т. Ю., Пахов А. С. 2016. Формирование популяций ив на пойменном острове в низовьях р. Северной Двины // Лесотехнический журн. Т. 6. № 4 (24). С. 29–37.
- [Braslavskaia, Pakhov] Популяционная экология и биоморфология древесных растений (база данных). Свидетельство гос. регистрации № 2017620294 от 10.03.2017. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=39362263>. Дата обращения: 5.10.2023.
- [Braslavskaia et al.] Браславская Т. Ю., Пахов А. С., Ююкова А. А. 2022. Леса класса *Salicetea purpureae* Moog 1958 в северотаёжной подзоне (Архангельская область) // Растительный покров Европейского Севера и Арктики: XIV Перфильевские научные чтения, посвящённые 140-летию со дня рождения И. А. Перфильева: сб. мат. межрегиональной науч. конф. САФУ им. М. В. Ломоносова. Сост.: Т. А. Паринова. Архангельск: КИРА. С. 140–144.
- [Cherepanov] Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья'95. 992 с.
- [Derviz-Sokolova] Дервиз-Соколова Т. Г. 1967. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *Salix viminalis* L. // Науч. докл. высш. школы. Биологические науки. № 11. С. 64–71.
- [Diagnozu...] Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. 1989. М.: Прометей. 102 с.
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. V. 1 (2). P. 1–31.
- [Fiziologiya...] Физиология растений: Учебник для студентов вузов. 2005. М.: Академия. 640 с.
- [Getmanets] Гетманец И. А. 2011. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: Дис. ... докт. биол. наук. Омск. 330 с.
- Halle F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. 1978. Tropical Trees and Forests. An Architectural analysis. Berlin: Heidelberg; N-Y.: Springer-Verlag. 441 p.
- [Irina, Grakhov] Ильина Л. Л., Грахов А. Н. 1987. Реки Севера. Л.: Гидрометеониздат. 128 с.
- [Kostina et al.] Костина М. В., Викторова В. П., Барабаничкова Н. С. 2022. Понятие «побег» в биоморфологии: ритмологический аспект апикального роста и ветвления // Биоморфология растений: традиции и современность: материалы Междунар. науч. конф. Киров: Вятский гос. ун-т. С. 38–45.
- [Kramer, Kozlovskii] Крамер П. Д., Козловский Т. Т. 1983. Физиология древесных растений: Пер. с англ. М.: Лесн. промышленность. 464 с.
- [Lashchenkova] Лащенкова А. Н. 1954. Древовидные ивняки (*Arboreo-Saliceta*) // Производительные силы Коми АССР. Т. 3. Ч. 1. М.–Л.: Изд. АН СССР. С. 222–225.
- [Lavrinenko, Kochergina] Лавриненко О. В., Кочергина А. Г. 2022. Новые ассоциации и высшие синтаксоны ивняков в восточноевропейском секторе Арктики // Растительность России. № 44. С. 97–135. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2022.44.97>

- [Mazurenko, Khokhriakov] Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. 1977. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука. 158 с.
- [Metodicheskie...] Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. 2010. М.: Тов. науч. изд. КМК. 383 с.
- [Nedoseko] Недосеко О. И. 2014. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы. Нижний Новгород: Национальный исследовательский Нижегородский гос. ун-т им. Н. И. Лобачевского. 426 с.
- [Nedoseko] Недосеко О. И. 2021. Поливариантность онтогенеза аллювиальных и неаллювиальных видов *Salix* L. (*Salicaceae*) бореальной зоны Евразии // Сибирский экологический журн. № 5. С. 512–527.
- [Pakhov] Пахов А. С. 2017. Фенология аллювиальных видов ив в условиях дельты реки Северной Двины // Тез. докл. Всерос. науч. конф. «Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Основные результаты и пути развития». Москва, 20–22 марта 2017 г. / Отв. сост. А. А. Трунов, П. Д. Полумиева, А. А. Романовская. М.: ФГБУ «ИГКЭ Росгидромета и РАН». С. 408–409.
- [Pakhov, Braslavskaja] Пахов А. С., Браславская Т. Ю. 2014. Жизненные формы и структура побеговых систем ивы трёхтычинковой (*Salix triandra* L.) в начале онтогенеза в условиях низовий р. Северной Двины // Тр. IX междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящённой памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. Т. 2. М.: МПГУ С. 354–357.
- [Populiationnaia...] Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). 1990. Пушино. 92 с.
- [Prokor'ev] Прокопьев Е. П. 1974. Пойменные леса рек северной части Томской области // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томском гос. ун-те. Т. 3. С. 104–116.
- [Prokor'ev] Прокопьев Е. П. 2001. Синтаксономический обзор лесной растительности поймы р. Иртыш // *Kyulovia*. Сибирский бот. журн. Т. 3. № 1. С. 13–23.
- [Romanov et al.] Романов А. В., Грищенко И. В., Осадчая М. В., Соколова Г. В. 2013. Визуализация гидрологических процессов в период весеннего половодья на реках Архангельской области // Гидрометеорологические прогнозы (Тр. Гидромет. НИЦ РФ. Вып. 349). СПб.: Гидрометеоздат. С. 88–103.
- [Sambuk] Самбук Ф. В. 1930. Ботанико-географический очерк долины реки Печоры // Тр. Бот. Музея АН СССР. Вып. 22. С. 1–145.
- [Schneider et al.] Schneider A., Godin C., Boudon F., Demotes-Mainard S., Sakr S., Bertheloot J. 2019. Light Regulation of Axillary Bud Outgrowth Along Plant Axes: An Overview of the Roles of Sugars and Hormones. Review article // *Front. Plant Sci. Sec. Plant Physiology*. P. 1–17. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01296>
- [Serebriakov] Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа. 380 с.
- [Sharovkina] Шаровкина М. М. 2013. Особенности строения верхней части кроны *Tilia platyphyllos* Scop. в различных экологических условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 19 с.
- [Skvortsov] Скворцов А. К. 1968. Ивы СССР. М.: Наука. 264 с.
- [Sovremennye...] Современные подходы к описанию структуры растений. 2008. Киров: ООО «Лобань». 355 с.
- [Taran] Таран Г. С. 1999. Ивовые леса поймы Оби между устьями Тьма и Ваха (*Salicetea purpureae* Moog 1958) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Тр. Гербария им. В. В. Сапожникова. Вып. 5. Барнаул: Изд. АГУ. С. 47–56.
- [Tsenopopuliatcii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М.: Наука. 217 с.
- [Valagina-Maliutina] Валагина-Малюткина Е. Т. 2004. Ивы европейской части России. Иллюстрированное пособие для работников лесного хозяйства. М.: Тов. науч. изд. КМК. 217 с.
- [Vasil'ev] Васильев С. В. 1988. Лесообразование в пойме Средней Оби: Дис. ... канд. биол. наук. Красноярск. 211 с.
- [Vostochnoevropeskie...] Восточноевропейские широколиственные леса. 1994. М.: Наука. 364 с.
- [Vostochnoevropeskie...] Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2-х кн. Кн. 1. 2004. М.: Наука. 479 с.
- [Zalugin, Rodionov] Залогин Б. С., Родионов Н. А. 1969. Устьевые области рек СССР. М.: Мысль. 312 с.
- [Zhmylev et al.] Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. 2005. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. Тула: ИПШ «Гриф и К». 256 с.
- [Zotin, Mikhailov] Зотин М. И., Михайлов В. Н. 1965. Гидрология устьевой области Северной Двины. М.: Гидрометеорологическое изд. (отделение). 376 с.

References

- [Antonova, Sharovkina] Antonova I. S., Sharovkina M. M. 2011. Nekotorye osobennosti stroeniia pobegovykh sistem i krony molodykh generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* Scop. v umerenno-kontinental'nom klimate v raznykh usloviakh biotopa [Some features of the structure of shoot systems and crowns of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. In temperate continental climate in different biotope conditions] // *Vestnik SPbGU*. V. 3. Iss. 4. P. 52–62. (In Russian)
- [Antonova et al.] Antonova I. S., Fat'ianova E. V., Zaitseva Iu. V., Gnilyovskaia A. A. 2012. Mul'timasshtabnost' pobegovykh sistem nekotorykh derev'ev umerennoi zony (raznoobrazie, klassifikatsiia, terminologii) [Multiscale shoot systems of some temperate zone trees (diversity, classification, terminology)] // *Aktual'nye problemy sovremennoi biomorfologii*. Kirov: ООО «Raduga-PRESS». P. 390–402. (In Russian)

- [Antonova, Fat'ianova] *Antonova I. S., Fat'ianova E. V.* 2016. O sisteme urovnei stroeniia derev'ev umerennoi zony [On the system of levels of structure of temperate zone trees] // Bot. zhurn. V. 101. № 6. P. 628–649. (In Russian)
- [Arealy...] Arealy' derev'ev i kustarnikov SSSR. V 3 t. [Tree and shrub ranges of the USSR. In 3 vol.]. 1977. Leningrad: Nauka. V. 1. 164 p.
- [Bokk] *Bokk E. N.* 1968. Ivniaki poimy Verkhnei Obi [Willow forests in floodplain of the Upper Ob' River]: Diss. ... kand. biol. nauk. Novosibirsk. 195 p. (In Russian)
- [Braslavskaia, Pakhov] *Braslavskaia T. Yu., Pakhov A. S.* 2016. Formirovanie populiatsii iv na poimennom ostrove v nizov'iakh r. Severnoi Dviny [Formation of willow populations on the bottomland island in lower reach of the Northern Dvina river] // Lesotekhnicheskii zhurn. V. 6. № 4 (24). P. 29–37. <http://doi.org/10.12737/23432> (In Russian)
- [Braslavskaia, Pakhov] *Braslavskaia T. Yu., Pakhov A. S.* 2017. Populiatsionnaia ekologiya i biomorfologiya drevnykh rastenii (baza dannykh) [Population ecology and biomorphology of woody plants (database)]. Svidetel'stvo gos. reg. № 2017620294 ot 10.03.2017. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=39362263>. Date of access: 5.10.2023. (In Russian)
- [Braslavskaia et al.] *Braslavskaia T. Yu., Pakhov A. S., Iushkova A. A.* 2022. Lesa klassa *Salicetea purpureae* Moor 1958 v severotaezhnoi podzone (Arkhangel'skaia oblast') [Forests of the class *Salicetea purpureae* Moor 1958 in the Northern taiga subzone (Arkhangelsk Oblast)] // Rastitel'nyi pokrov Evropeiskogo Severa i Arktiki: XIV Perfil'evskie nauchnye chteniia, posviashchennye 140-letiiu so dnia rozhdeniia Ivana Aleksandrovicha Perfil'eva: sbornik materialov mezhtseimnoi nauchnoi konferentsii. SAFU im. M. V. Lomonosova. Sost.: T. A. Parinova. Arkhangelsk: KIRA. P. 140–144. (In Russian)
- [Cherepanov] *Cherepanov S. K.* 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR)]. St. Petersburg: Mir i sem'ia. 992 p (In Russian)
- [Derviz-Sokolova] *Derviz-Sokolova T. G.* 1967. O stlanikovom kharaktere rosta derevianistykh rastenii na primere *Salix viminalis* L. [About prostrate growth of woody plants using *Salix viminalis* L. as an example] // Nauchn. doklady vysshei shkoly. Biol. nauki. № 11. P. 64–71. (In Russian)
- [Diagnozy...] Diagnosty i kluchi vozrastnykh sostoianii lesnykh rastenii. Derev'ia i kustarniki [Diagnoses and keys of age states of forest plants. Trees and shrubs]. 1989. Moscow: Prometei. 102 p. (In Russian)
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N.* 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. V. 1. № 2. P. 1–31.
- [Fiziologiya...] Fiziologiya rastenii: Uchebnik dlia studentov vuzov [Plant Physiology: Textbook for university students]. 2005. Moscow: Academia. 640 p. (In Russian)
- [Getmanets] *Getmanets I. A.* 2011. Ekologicheskoe raznoobrazie i biomorfologiya roda *Salix* L. Iuzhnogo Urala [Ecological diversity and biomorphology of the genus *Salix* L. of the Southern Urals]: Dis. ... dokt. boil. nauk. Omsk. 330 p. (In Russian)
- Halle F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B.* 1978. Tropical Trees and Forests. An Architectural analysis. Berlin: Heidelberg; N-Y.: Springer-Verlag. 441 p.
- [Il'ina, Grakhov] *Il'ina L. L., Grakhov A. N.* 1987. Reki Severa [Rivers of the North]. Leningrad: Gidrometeoizdat. 128 p. (In Russian)
- [Kostina et al.] *Kostina M. V., Viktorov V. P., Barabanshchikova N. S.* 2022. Poniatie «pobeg» v biomorfologii: ritmologicheskii aspekt apikal'nogo rosta i vetvleniia [The concept of «shoot» in biomorphology: rhythmological aspect of apical growth and branching] // Biomorfologiya rastenii: traditsii i sovremennost': materialy Mezhdunar. nauch. konf. Kirov: Viatskii gos. un-t. P. 38–45. (In Russian)
- [Kramer, Kozlovskii] *Kramer P. D., Kozlovskii T. T.* 1983. Fiziologiya drevnykh rastenii [Physiology of woody plants]. Moscow: Lesnaia promyshlennost'. 464 p. (In Russian)
- [Lashchenkova] *Lashchenkova A. N.* 1954. Drevovidnye ivniaki (Arboreo-Saliceta) [Tree willows (Arboreo-Saliceta)] // Proizvoditel'nye sily Komi ASSR. V. 3. Part 1. Moscow–Leningrad: Izd. AN SSSR. P. 222–225. (In Russian)
- [Lavrinenko, Kochergina] *Lavrinenko O. V., Kochergina A. G.* 2022. Novye assotsiatsii i vysshie sintaksony ivniakov v vostochnoevropeiskom sektore Arktiki [New associations and higher syntaxa of willow scrubs in the East European sector of the Arctic] // Rastitel'nost' Rossii. № 44. P. 97–135. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2022.44.97> (In Russian)
- [Mazurenko, Khokhriakov] *Mazurenko M. T., Khokhriakov A. P.* 1977. Struktura i morfogeneza kustarnikov [Structure and morphogenesis of shrubs]. Moscow: Nauka. 158 p. (In Russian)
- [Metodicheskie...] Metodicheskie podkhody k ekologicheskoi otsenke lesnogo pokrova v basseine maloi reki [Methodological approaches to ecological assessment of forest cover in a small river basin]. 2010. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 383 p. (In Russian)
- [Nedoseko] *Nedoseko O. I.* 2014. Boreal'nye vidy iv podrodov *Salix* i *Vetrix*: ontomorfogeneza i zhiznennye formy. [Boreal willow species of the genera *Salix* and *Vetrix*: ontomorphogenesis and life forms] // Natsional'nyi issledovatel'skii Nizhegorodskii gos. un-t im. N. I. Lobachevskogo. 426 p. (In Russian)
- [Nedoseko] *Nedoseko O. I.* 2021. Polivariantnost' ontogeneza alluvial'nykh i nealluvial'nykh vidov *Salix* L. (*Salicaceae*) borel'noi zony Evrazii [Polyvariance of ontogenesis of alluvial and non-alluvial species of *Salix* L. (*Salicaceae*) of the boreal zone of Eurasia] // Sibirskii ekologicheskii zhurn. № 5. P. 512–527. <http://doi.org/10.15372/SEJ20210502> (In Russian)
- [Pakhov] *Pakhov A. S.* 2017. Fenologiya alluvial'nykh vidov iv v usloviakh del'ty reki Severnoi Dviny [Phenology of alluvial willow species in the conditions of the Northern Dvina River delta] // Tez. dokl. Vseros. nauch. konf. «Monitoring sostoiانيا i zagriazneniia okruzhaiushchei sredy. Osnovnye rezul'taty i puti razvitiia». Moskva, 20–22 marta 2017 g. / Otv. sost. A. A. Trunov, P. D. Polumieva, A. A. Romanovskaia. Moscow: FGBU «IGKE Rosgidrometa i RAN». P. 408–409. (In Russian)

[Pakhov, Braslavskaja] *Pakhov A. S., Braslavskaja T. Yu.* 2014. Zhiznennye formy i struktura pobegovykh sistem ivy trekhtychinkovoi (*Salix triandra* L.) v nachale ontogeneza v usloviakh nizovii r. Severnoi Dviny [Life forms and structure of shoot systems of almond willow (*Salix triandra* L.) at the beginning of ontogenesis in the lower reaches of the Northern Dvina River. Northern Dvina.] // Tr. IX mezhdunar. konf. po ekologicheskoi morfologii rastenii, posviashchennoi pamiati I. G. i T. I. Serebriakovykh. V. 2. Moscow: MPGU. P. 354–357. (In Russian)

[Populiatsonnaia...] Populiatsonnaia organizatsiia rastitel'nogo pokrova lesnykh territorii (na primere shirokolistvennykh lesov evropeiskoi chasti SSSR) [Population organisation of the vegetation cover of forest territories (on the example of broad-leaved forests of the European part of the USSR)]. 1990. Pushchino. 92 p. (In Russian)

[Prokop'ev] *Prokop'ev E. P.* 1974. Poimennye lesa rek severnoi chasti Tomskoi oblasti [Floodplain forests of rivers in the northern part of Tomsk Oblast] // Tr. NII biologii i biofiziki pri Tomskom gos. un-te. V. 3. P. 104–116. (In Russian)

[Prokop'ev] *Prokop'ev E. P.* 2001. Sintaksonomicheskii obzor lesnoi rastitel'nosti poimy r. Irtys [Syntaxonomic review of forest vegetation of the Irtys River floodplain] // Krylovia. Sibirskii bot. zhur. V. 3. № 1. P. 13–23. (In Russian)

[Romanov et al.] *Romanov A. V., Grishchenko I. V., Osadchaia M. V., Sokolova G. V.* 2013. Vizualizatsiia gidrologicheskikh protsessov v period vesennego polovod'ia na rekakh Arkhangel'skoi oblasti [Visualization of hydrological processes during the spring flood on the rivers of the Arkhangel'sk region] // Gidrometeorologicheskie prognozy (Tr. Gidromet. NITS RF. Vyp. 349). St. Peterburg: Gidrometeoizdat. P. 88–103. (In Russian)

[Sambuk] *Sambuk F. V.* 1930. Botaniko-geograficheskii ocherk doliny reki Pechory [Botanical and geographical sketch of the Pechora River valley] // Tr. Bot. Muzeia AN SSSR. V. 22. P. 1–145. (In Russian)

Schneider A., Godin C., Boudon F., Demotes-Mainard S., Sakr S., Bertheloot J. 2019. Light Regulation of Axillary Bud Outgrowth Along Plant Axes: An Overview of the Roles of Sugars and Hormones. Review article // Front. Plant Sci. Sec. Plant Physiology. P. 1–17. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01296>

[Serebriakov] *Serebriakov I. G.* 1962. Ekologicheskaja morfologija rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperm and coniferous plants]. Moscow: Vysshaja shkola. 380 p. (In Russian)

[Sharovkina] *Sharovkina M. M.* 2013. Osobennosti stroeniia verkhnei chasti krony *Tilia platyphyllos* Scop. v razlichnykh ekologicheskikh usloviakh [Peculiarities of the structure of the upper part of the crown of *Tilia platyphyllos* Scop. in different ecological conditions]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. St. Petersburg. 19 p. (In Russian)

[Skvortsov] *Skvortsov A. K.* 1968. Ivy SSSR [Willows of the USSR]. Moscow: Nauka. 264 p. (In Russian)

[Sovremennye...] Sovremennye podkhody k opisaniu struktury rastenii [Modern approaches to the description of plant structure]. 2008. Kirov: OOO Loban'. 355 p. (In Russian)

[Taran] *Taran G. S.* 1999. Ivovye lesa poimy Obi mezdu ust'iami Tyma i Vakha (*Salicetea purpureae* Moor 1958) [Willow forests in floodplain of the Ob' River between the mouths of Tym and Vakh Rivers (*Salicetea purpureae* Moor 1958)] // Botanicheskie issledovaniia Sibiri i Kazakhstana: Tr. Gerbariia im. V. V. Sapozhnikova. V. 5. Barnaul: Izd. AGU. P. 47–56. (In Russian)

[Tsenopopuliatсии...] Tsenopopuliatсии rastenii (osnovnye poniatii i struktura) [Plant cenopopulations (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow: Nauka. 217 p. (In Russian)

[Valiagina-Maliutina] *Valiagina-Malyutina E. T.* 1976. Ivy evropeiskoi chasti Rossii. Illiustrirovannoe posobie dlia rabotnikov lesnogo khoziaistva [Willows of European Russia. Illustrated manual for forestry stuff]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 217 p. (In Russian)

[Vasil'ev] *Vasil'ev S. V.* 1988. Lesoobrazovanie v poime Srednei Obi [Forest formation in floodplain of the Middle Ob' River]: Dis. ... kand. biol. nauk. Krasnoyarsk. 211 p. (In Russian)

[Vostochnoevropeiskie...] Vostochnoevropeiskie shirokolistvennye lesa [Eastern European broad-leaved forests]. 1994. Moscow: Nauka. 364 p. (In Russian)

[Vostochnoevropeiskie...] Vostochnoevropeiskie lesa: istoriia v golotsene i sovremennost': V 2 knigakh. Kniga 1. [East European Forests: Holocene History and Modernity: In 2 books. Book 1]. Moscow: Nauka. 479 p. (In Russian)

[Zalagin, Rodionov] *Zalagin B. S., Rodionov N. A.* 1969. Ust'evye oblasti rek SSSR [Mouth areas of the rivers of the USSR]. Moscow: Mysl'. 312 p. (In Russian)

[Zhmylev et al.] *Zhmylev P. Iu., Alekseev Iu. E., Karpukhina E. A., Balandin S. A.* 2005. Biomorfologija rastenii: illiustrirovannyi slovar'. Uchebnoe posobie [Plant Biomorphology: Illustrated Dictionary. Textbook]. Tula: IP «Grif i K». 256 p. (In Russian)

[Zotin, Mikhailov] *Zotin M. I., Mikhailov V. N.* 1965. Gidrologiia ust'evoi oblasti Severnoi Dviny [Hydrology of the Northern Dvina estuary area]. Moscow: Gidrometeorologicheskoe izdatel'stvo (otdelenie). 376 p. (In Russian)

Сведения об авторах

Пахов Александр Сергеевич

м. н. с.

ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лаврова УрО РАН», Архангельск
E-mail: alexander.pakhoff@yandex.ru

Alexander Sergeevich Pakhov

Junior Researcher

Federal Research Center for the Integrated Study of the Arctic named after Academician N. P. Laverov of the Ural Branch of the RAS, Arkhangelsk
E-mail: alexander.pakhoff@yandex.ru

Браславская Татьяна Юрьевна

к. б. н., в. н. с.

ФГБУН «Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН», Москва
E-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

Tatiana Yurievna Braslavskaya

PhD in Biological Sciences, Senior Researcher

Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Moscow
E-mail: t-braslavskaya@yandex.ru