

## Морфоадаптивная обусловленность структурного разнообразия биоморф видов рода *Salix* L. Южного Урала

И. А. ГЕТМАНЕЦ

Челябинский государственный университет  
454001, Челябинск, ул. Братьев Кашириных, 129  
E-mail: igetmanec@mail.ru

Статья поступила 19.02.2015

Принята к печати 07.03.2015

### АННОТАЦИЯ

В различной экологической среде описаны этапы онтоморфогенеза и формирование жизненных форм ив, относящихся к разным субстратно-экологическим группам, структурные особенности которых являются индикаторами местообитаний. Показано, что разнообразие биоморф есть результат процесса формообразования с использованием видоспецифичных морфобиологических адаптаций побегов формирования, нарастания и их систем, но при этом сохраняется уникальная для рода *Salix* L. генетически детерминированная “архитектурная единица” – трехосный двулетний побеговый комплекс, образующий крону ив.

**Ключевые слова:** биоморфологические адаптации, петрофиты, флювиафиты, сфагнофиллы, субстрат, Южный Урал.

Биоморфа – интегральная характеристика всей совокупности внутренних свойств и внешнее выражение жизненных процессов растительных организмов, представляющая экологический и морфоадаптивный феномен. Выявление закономерностей формообразования, становление и преобразование жизненных форм на фоне изменения среды, а также сопоставление онтоморфогенезов видов в разной эколого-фитоценотической обстановке дает понимание интегрированной реакции растений на комплекс действующих на них факторов.

Широкая эврибионтность ив в природных экосистемах, распространение в зональных

и интразональных типах растительности позволяют предположить разнообразие биоморф. Отмечены деревья, стланиковые кустарники, аэроксильные и геоксильные кустарники, шпалерные кустарники, кустарнички с подземными и надземными ксилоризомами. Все приведенное многообразие описано в большей степени для тундровых и лесотундровых сообществ [Дервиз-Соколова, 1967; Минеева, 1980; Полозова, 1990]. С целью познания структуры тундровых и лесотундровых ценозов авторы изучали жизненные формы ив на северном пределе их распространения. Их исследования показали, что жизненные формы кустарниковых и кустар-

ничковых ив находятся в большом соответствии с современными ботанико-географическими условиями, а формообразующую роль в биоморфе играют сильные ветры, сухость субстрата и малоснежность. Эти условия приводят к синхронному отмиранию побегов кущения, к образованию утолщенных ксилоризомов, к формированию радиальной шпалеры и в целом к преобладанию подземной сферы над надземной. Что касается ив умеренной зоны Европейской части России, то проведены исследования единичных видов в эколого-популяционном направлении с целью описания их онтогенеза и жизненных форм [Дервиз-Соколова, 1967; Недосеко, 2010].

Несомненно, большой интерес представляет биоморфологическое изучение видов рода *Salix* в рамках единой физико-географической территории (Южный Урал) с характерной протяженностью в меридиональном направлении и пересечением целого ряда природных зон и высотной поясностью. Род *Salix* L. – самый многочисленный в дендрофлоре; ивы играют важную роль в растительном покрове разных ландшафтов, особенно в экстремальных условиях, близких к пределу существования растительной жизни: в высокогорьях, на олиготрофных болотах, по берегам рек; при этом они образуют устойчивые сообщества с эдификаторной ролью или являются ассектаторами. В связи с этим цель представленной работы – структурно-биологический анализ и выявление морфоадаптивной и экологической обусловленности закономерностей формообразования некоторых видов рода *Salix* в специфических местообитаниях.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для выявления структурного разнообразия биоморф некоторых видов рода *Salix* Южного Урала, обусловленного спецификой местообитаний, использованы традиционные методики и современные методы биоморфологии.

Биоморфологический метод заключался в системном анализе объектов с использованием методик И. Г. Серебрякова [1962], М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1977]. Особое внимание уделено годичному побегу ив и его

системе. При характеристике биоморф учтены особенности побегообразования и корнеобразования, расположение зоны возобновления относительно субстрата, степень вегетативной подвижности.

В настоящей работе жизненные формы ив проанализированы с позиций тектологического подхода [Кирпотин, 2004], предполагающего выделение иерархически соподчиненных структурно-динамических морфогенетических единиц, а также с позиций архитектурного подхода (выделение “архитектурной единицы”). Анализ “архитектурной единицы” выполнен по F. Halle и R. Oldeman [1970]. Название видов приведено в соответствии с принципом приоритета МКБН; латинские названия сверены с данными международного сайта International Plant Names Index; сокращение авторских имен стандартизировано по R. K. Brummitt и C. E. Powell [1992].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Методы структурно-биологического анализа находят широкое применение в аутоэкологии, так как они конкретно оценивают габитуальный полиморфизм, изменение хода онтоморфогенеза в разных эколого-фитоценологических условиях и позволяют выявить направление формообразовательных процессов в экологической и морфоадаптивной обусловленности.

Одной из наиболее значимых идей, появившихся в биоморфологии в последнее десятилетие, стало осознание растения как модульного организма, тело которого формируется в результате закономерного и последовательного накопления однотипных структурных элементов: модуль [Prevost, 1967; Савиных, 2006], годичный побег [Серебряков, 1962], система побега [Мазуренко, Хохряков, 1977] и др.

Биологический принцип, который определяет генезис годичных побегов – это поведение во времени очагов меристем верхушечных, пазушных и придаточных почек. Учитывая биологические принципы, динамику их развития и функциональную значимость, мы выделяем шесть типов годичных побегов у ив (рис. 1): главный побег (ГП), побег формирования (ПФ), побег нарастания (ПН), побег

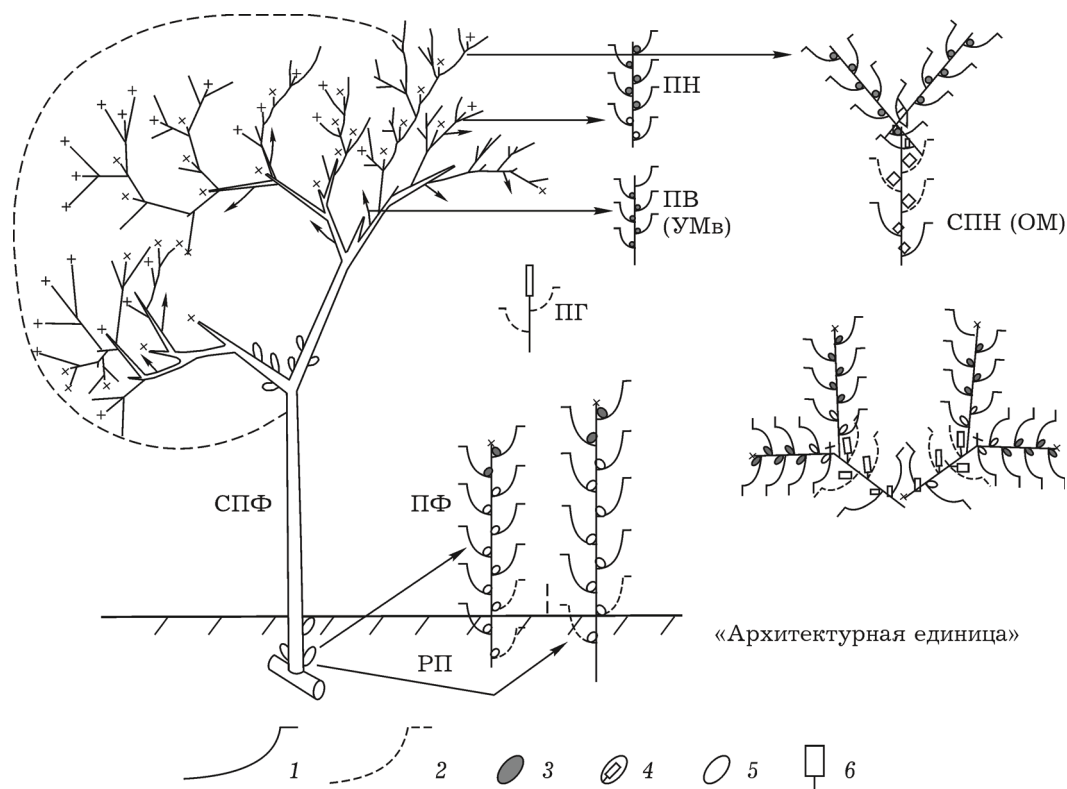


Рис. 1. Структурно-биологические единицы побегового тела ив. 1 – ассимилирующий лист, 2 – опадающий лист, 3 – почка регулярного возобновления, 4 – генеративная почка, 5 – спящая почка, 6 – соцветие. УМв – универсальный модуль ветвления; УМн – универсальный модуль нарастания; УМэ – универсальный эфемерный модуль; ОМ – основной модуль; СПФ – система побега формирования; СПН – система побега нарастания; РП – регенеративный побег; ПФ – побег формирования; ПН – побег нарастания; ПВ – побег ветвления; ПГ – побег генеративный

ветвления (ПВ), регенеративный побег (РП), побег генеративный (ПГ).

Главный побег развивается из зародышевой почки, надземный, вегетативный, ортотропный. На базе его стеблевой части строится многолетняя скелетная основа материнского куста.

Побег формирования развивается из спящей почки надземно или подземно, боковой, всегда вегетативный, удлиненный, анизотропный или плагиотропный. Он служит скелетной основой осей возобновления. В базальной его части метамеры укороченные, с чешуевидными листьями и спящими почками, составляющие 35–45 % от их общего числа. В средней и верхней частях метамеры с ассимилирующими листьями.

Побег нарастания развивается из почки регулярного возобновления, всегда надземно, боковой, удлиненный, ортотропный. В первой половине вегетационного сезона –

вегетативный; в конце сезона на нем закладываются генеративные и вегетативные почки. В связи с этим в его структуре четко проявляется зонирование.

Зона нарастания расположена в верхней части годичного побега и включает два близкорасположенных метамера с вегетативными почками. За счет ежегодного разворачивания этих почек происходит акросимподиальное нарастание и образование системы побега нарастания (СПН).

Зона генеративных почек располагается ниже зоны нарастания и включает метамеры с генеративными почками.

Резервная зона – нижняя часть побега нарастания. Она охватывает 6–7 узлов с вегетативными почками, которые с возрастом переходят в разряд спящих и составляют до 25 % от общего числа почек на побеге.

Побег ветвления развивается регулярно из спящей почки резервной зоны побега нарастания.

тания. Это вегетативный, ортотропный, малолетний побег. Он увеличивает ассимилирующую поверхность куста (см. рис. 1).

Регенеративный побег развивается нерегулярно из спящей почки базальной многолетней части системы побега формирования в результате повреждения растений или резких нарушений условий среды. Он восстанавливает корреляционные связи между деятельной корневой и побеговой системами. Это малолетний, вегетативный, анизотропный побег, существенно отличается от всех годичных побегов большими размерами, усиленным ростом.

Генеративный побег развивается на двухлетней оси побега нарастания до развертывания почек зоны нарастания или одновременно с ними. Это однолетний, узкоспециализированный побег, который после цветения и плодоношения отмирает целиком, т. е. неконструктивен (см. рис. 1).

Приведенная выше классификация использована для анализа пространственной организации побегового тела ив в различной экологической среде. Как известно, действие экологических факторов находит отражение в габитусе в целом и в морфологической структуре побегов. Причем действие факторов взаимосвязано и в целом определяет жизнь растения с тем только уточнением, что влияние одних проявляется довольно четко, а других – сглаженно. Одним из ведущих видов, особенно для бореальных, является эдафический, поэтому выделяют почвенно-экологические группы. Однако в некоторых случаях специфика субстрата настолько велика, что позволяет говорить о субстратно-экологических группах. Безусловно, субстрат в комплексе с остальными факторами определяет особенности биоморфа.

Учитывая специфику субстрата, мы выделяем три субстратно-экологические группы ив: флювиафиты, петрофиты и сфагнофилы. Адаптивные признаки их биоморфа являются индикаторами местообитаний, что согласуется с правилом В. Тишлера [Tischler, 1955], по которому биологические свойства видов отражают специфику местообитаний сообществ.

**Сфагнофилы. Динамика формирования сфагнового субстрата и биоморфа ив.** Одной

из разновидностей интразональных типов сообществ являются сфагновые болота, широко представленные в бореальной зоне, образующиеся в условиях климата с обильными атмосферными осадками, на выпуклой поверхности которых в течение длительного времени развиваются влаголюбивые торфяные мхи. Их отмершие нижние части пропитываются влагой, а верхние все время нарастают вверх, образуя сфагновый субстрат.

“*Salix flora*” Южного Урала включает виды ив (*S. cinerea* L., *S. lapponum* L., *S. myrtilloides* L.), приуроченные к сфагновым субстратам. Исследование на мезотрофных и олиготрофных осоково-сфагновых болотах озерной полосы восточных предгорий Южного Урала на высоте 280–350 м над ур. м. показало, что ивы тяготеют к периферии болота и образуют кустарниковый ярус с небольшой долей участия. Местообитания характеризуются сглаженным микрорельефом и сплошным волнисто-кочковатым сфагновым покровом. Вода залегает ниже уровня моховой дернины на 3–7 см, степень увлажнения на мочажинах 90–92 %. Их жизненные формы – невысокие (до 1 м), малоосные кустарники с рыхлой редкой кроной (рис. 2). Биоморфа состоит из 2–3 разновозрастных СПФ, характеризующихся этажным строением. Высота надземной части составляет 50–60 см, ее основание (нижний этаж) располагается в толще мохового субстрата на глубине 40–45 см, который характеризуется большой водоудерживающей способностью, постоянным переувлажнением и представляет собой отложение отмерших базальных участков сфагнума и других высших растений. Живой сфагновый покров и подстилающий его торф представляют субстрат, в котором укореняются и нарастают осевые структуры высших растений. Морфологический анализ структуры куста показал, что в толще моховой дернины расположены плагиотропные удлиненные участки ПФ первого и второго порядков, составляющие 1/2 длины осевой части СПФ со спящими почками. На поверхность выносятся их ортотропные части, несущие многолетние СПН, и однолетние генеративные побеги. Такая жизненная форма образуется в условиях ежегодного нарастания спе-

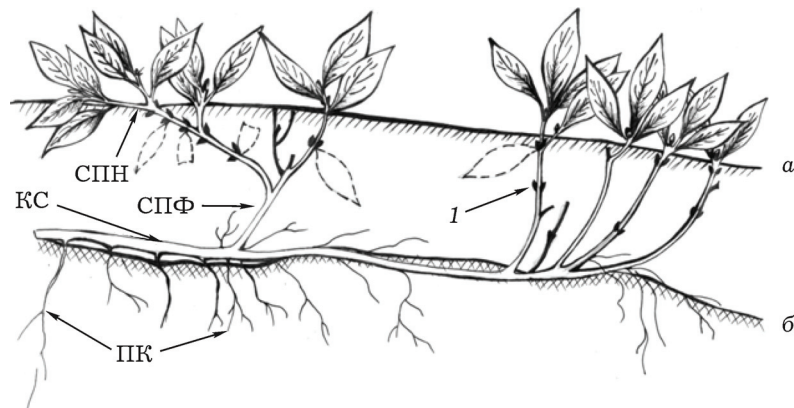


Рис. 2. Биоморфа *S. larropit* на сфагновом субстрате. а – сфагновый покров, б – твердый субстрат. 1 – спящие почки; СПН – система побега нарастания; СПФ – система побега формирования; КС – ксилоризома; ПК – придаточные корни

цифического сфагнового субстрата в ходе онтоморфогенеза, включающего несколько этапов.

Развитие проростков происходит по краю болота в условиях достаточного увлажнения и разреженности дернин мха. Ежегодное нарастание толщи сфагнового субстрата приводит к погребению главного побега, а раннее плодоношение (на 2–3 год) стимулирует формирование из спящих почек ПФ первого порядка. Таким образом, первый этап онтоморфогенеза завершается образованием удлиненных плагиотропных столоновидных побегов с чешуевидными листьями, расположенными в толще моховой подушки на глубине 40–45 см, которые впоследствии станут ксилоризомами.

На II этапе онтоморфогенеза отмечен ортотропный рост ПФ первого за пределами мохового субстрата, на котором в результате разворачивания двух верхних боковых почек формируются побеги нарастания, включающие все три зоны: нарастания, генеративных почек и резервную. На третий год жизни СПН резервная зона оказывается погребенной в сфагновом субстрате, так как происходит одновременное нарастание сфагноума и СПФ ив с опережением первого. II этап онтоморфогенеза длится около 5–6 лет, и в ходе его формируется “верхний этаж” надземной части побеговой системы за счет образования ПН нескольких порядков. Онтобиоморфа этого этапа представлена анизотропной СПФ, несущей СПН 5–7 порядков. Вдоль всей осевой части ПН предыдущего года рас-

полагаются неконструктивные специализированные генеративные побеги, и только в основании – вегетативные почки, перешедшие в разряд спящих, из которых впоследствии очень редко развиваются побеги ветвления.

Отмирание СПФ первого порядка стимулирует разворачивание почек базальной части и образование ПФ второго порядка, а затем и СПФ второго и N-го порядков. Зона возобновления кустарника погребается в сфагновый покров и укореняется. Основания скелетных осей подгнивают, и наблюдается их вертикальное погружение в субстрат. Самоподдержание жизнедеятельности партикул, образующихся в результате некротической партикуляции, обеспечивается активным придаточным корнеобразованием.

Таким образом, онтоморфогенез сфагнофилов рода *Salix* характеризуется незначительной продолжительностью жизни СПФ, быстрой их сменой, максимальной реализацией почек на побегах, причем чем больше побегов отмирает, тем больше их образуется. Выявленная у ив тенденция – интенсификация процессов смены побеговых систем – отмечается и для других родов при изучении их видов в экстремальных условиях среды [Мазуренко, 1986].

Морфоадаптивные особенности сфагнофилов – миниатюризация, усиление вегетативной подвижности за счет физиологической партикуляции придаточного корнеобразования, интенсификация смен побеговых систем и их “этажированное” строение – являются

индикаторами условий обитания и находят отражения в биоморфе (низкорослый рыхлый геоксильный кустарник с гипогеевыми и эпигеевыми ксилоризомами), которая представляет модель данной субстратно-экологической группы.

**Флювиафиты рода *Salix* и их биоморфологические особенности.** Главнейшими экологическими факторами в развитии растений пойм всегда признавались свет, тепло, вода и субстрат. Первые три, несомненно, являются необходимыми и важными для морфогенетического развития древесных растений пойменных местообитаний. К сезонному и суточному изменению света, тепла и влаги многолетние древесные растения приспособились в ходе филогенеза путем приобретения соответствующих ритмов развития, так как они не в состоянии изменять или ограничивать влияние этих факторов.

Решающим фактором развития древесных растений в пойме, на наш взгляд, следует считать субстрат. Именно он из года в год на протяжении и параллельно жизни одного поколения постоянно изменяется. В свою очередь, древесные растения, находясь в течение длительного времени под влиянием этого решающего фактора, не только приспособились к нему, но и стали на него воздействовать. Происходит сопряженная, равная по темпам развития коэволюция древесных растений и решающего фактора – субстрата, что подтверждено в работах А. П. Нечаева [1967].

Несмотря на то, что сам субстрат относится к косвенным факторам, нужно признать, что динамика его преобразования является решающим условием развития пойменных растений. В свою очередь, они, находясь под влиянием этого фактора, не только приспособились, но и стали участвовать в его формировании. Тем не менее абиотические факторы, воздействуя на быстро изменяющийся субстрат, детерминируют онтоморфогенез, что находит отражение в адаптивных признаках биоморф. Специфика субстрата настолько велика, что позволила М. Т. Мазуренко обосновать субстратно-экологическую группу – флювиафиты [Мазуренко, 2001].

Главной особенностью растений этой группы является удержание аллювия, почвы,

чему способствуют прочные, устойчивые стволы и побеги, которые, задерживая частицы, уносимые паводком, обеспечивают субстрат не только для себя, но и для других гигрофитов.

Группа ив *S. acutifolia* Willd., *S. alba* L., *S. fragilis* L., *S. triandra* L., *S. viminalis* L. связана своим местообитанием с поймами малых и средних рек Южного Урала (Ай, Б. Ик, Караболка, Миасс, Увелька, Уй, Урал, Юрюзань и др.). Они отнесены к флювиафитам, так как выработали биоморфологические адаптации, связанные с обитанием в своеобразных условиях среды, подверженных действию паводковых потоков. Пойменные ивы образуют густые кустарниковые заросли вдоль кромки воды; габикулярно – однотипны. Это высокие кустарники, до 7–8 м, с большим количеством СПФ (до 30–35) разных порядков, плагиотропными ксилоризомами толщиной до 6–8 см, толстыми опорными придаточными корнями, направленными в противоположные стороны и прочно удерживающими растения в субстрате (рис. 3). Отличительной особенностью формирования кустарниковых ив является быстрый рост ПФ и анизотропность. Его саблевидно изогнутая надземная часть становится основой кроны, представленной СПН 6–7 порядков. Очень близкое расположение СПФ совместно произрастающих растений способствует удержанию песка и ила, тем самым создавая субстрат для себя и других растений. Кроме того, кустарниковые заросли замедляют паводковый поток, препятствуют размыву берегов и тем самым преобразуют среду обитания.

Рассмотрим формирование биоморф ив на специфическом субстрате – аллювии, затапливаемом во время весеннего паводка. Осо-

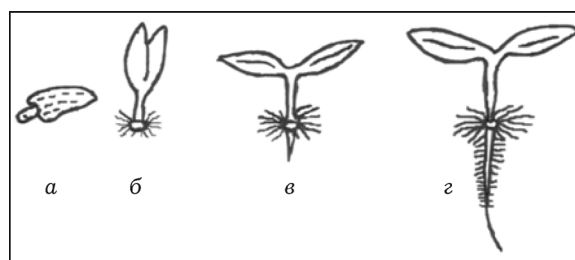


Рис. 3. Этапы прорастания семян и развитие проростка у *S. acutifolia*. по Ф. М. Никишину [1958]: а – через 9 ч, б – через 24 ч, в – через 36 ч, г – через 48 ч

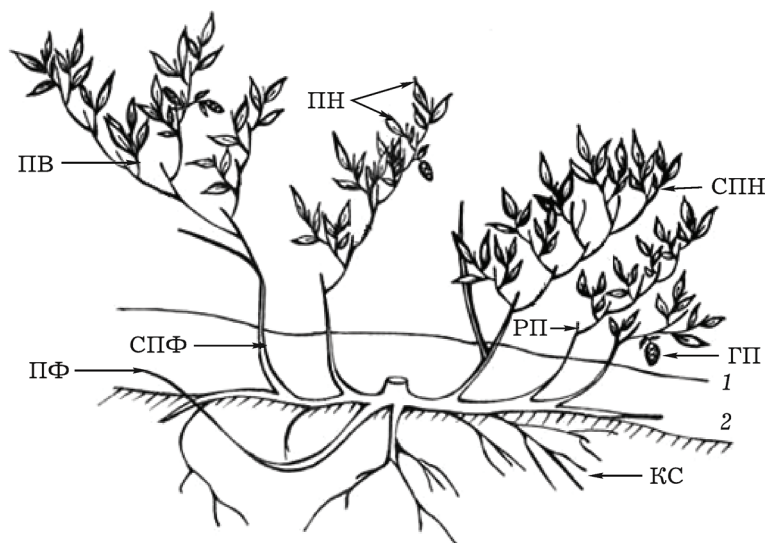


Рис. 4. Биоморфа флювиафитов на примере *Salix triandra*. 1 – уровень воды при затоплении, 2 – граница твердого субстрата. ПВ – побег ветвления, ПФ – побег формирования, СПФ – система побега формирования, СПН – система побега нарастания, РП – регенеративный побег, КС – ксилоризом, ПН – побег нарастания, ГП – генеративный побег

бый интерес представляют начальные этапы онтоморфогенеза. Образование семян и диссеминация происходят в начале июня и совпадают со временем схода бурных паводковых потоков. Из коробочек, раскрывающихся двумя створками, высыпаются семена, снабженные хохолком из одного ряда волосков, возникших из халазы семязачатка. Они состоят из мертвых клеток с тонкой бесцветной целлюлозной клеточной оболочкой. Хохолок способствует переносу семян на значительные расстояния и их плавучести [Николаева, 1964].

Подавляющая часть семян погибает, попадая в условия, непригодные для развития, и только незначительная их доля скапливается в рывинах влажного песчано-илистого субстрата. Отсутствие периода покоя и немедленное прорастание у семян – адаптация, возникшая в условиях напряженной динамики пойменного субстрата. Только семена, прорастающие без периода покоя, могут опередить паводок и закрепиться на обнаженном субстрате (рис. 4). Даже незначительный период покоя угрожает семени во время паводка смывом с поверхности аллювия, а в период спада – иссушением. Наличие волосков, способных прилипнуть к частицам аллювия, обеспечивает первичное закрепление семени. Через несколько часов после приземления по краю выпуклого ва-

лика, выступающего в виде кольца у плоского основания семени или прикрепительного диска в зоне гипокотила, появляются многочисленные сосочки, они быстро вытягиваются и превращаются в гипокотильные волоски [Goebel, 1933].

Они служат для длительного и надежного прикрепления прорастающего семени к поверхности рыхлого легко подвижного субстрата. Следовательно, отсутствие эндосперма у ив компенсируется наличием гипокотильных волосков, которые заменяют на начальной стадии развития проростку корень, для образования и проникновения в субстрат которого требуется сравнительно длительный период. Гипокотиль в верхней части проростка вытягивается, семядоли увеличиваются, сбрасывают семенную кожуру, приобретают зеленую окраску и способность к ассимиляции. После этого появляется главный корень, вертикально углубляется и закоревает проросток. Закрепившиеся молодые растения быстро развиваются на протяжении оставшейся части первого года вегетации, равной двум месяцам, и отличаются значительным приростом побега и корня. Это объясняется воздействием естественных гидропонных условий, так как речная вода, обогащенная минеральными и органическими элементами, питает проростки.

Сравнительная характеристика проростков ив в пойме р. Урал

Вид	Количество особей	Длина побега, см	Длина главного корня, см	Количество метамеров
<i>S. viminalis</i>	48	11 ± 0,7	18 ± 0,6	8 ± 0,2
<i>S. triandra</i>	52	9 ± 0,6	21 ± 0,7	7 ± 0,2
<i>S. alba</i>	35	14 ± 0,8	32 ± 0,9	12 ± 0,2

В таблице приведены данные о размерах побегов и корней, количестве метамеров проростков ив – флювиафитов – в конце первого года вегетации, собранных в пойме р. Урал (2007–2008 гг.).

Из таблицы видно, что проростки ивы белой обладают самыми высокими темпами роста, большим количеством метамеров; кустарниковые ивы (*S. triandra*, *S. viminalis*) отличаются меньшим приростом надземной и подземной систем, меньшим количеством метамеров.

Темпы нарастания корневой системы проростков определяют их приуроченность к соответствующим элементам мезорельефа поймы. Только проростки *S. alba*, обладающие быстрорастущим корнем, способны освоить повышение мезорельефа и достичь уровня грунтовых вод, а сформировав разветвленную систему корней, обеспечить длительный рост дерева, произрастающего на надпойменной террасе. Проростки *S. triandra* и *S. viminalis* заселяют понижение мезорельефа, отличающееся близким залеганием грунтовых вод. На второй год жизни молодых растений, после очередного весеннего паводка, они засыпаются песком или илом и оказываются погребенными почти на всю высоту главного побега. В его базальной части разворачивается почка и образуется беловато-розовый подземный стolon с удлиненными междоузлиями и редуцированными листьями. Часть боковых почек главного побега переходит в разряд спящих и обеспечивает возобновление побеговой системы в последующие годы. Главный побег нарастает акросимподиально и несет типичные листья. На этом завершается I этап онтоморфогенеза продолжительностью 2–3 года. Впоследствии разворачивание 2–5 спящих почек базальной части главного побега и образование анизотропных ПФ приводит к становлению кустовидной формы роста и означает переход к следующему этапу онтоморфогенеза. Базаль-

ные части ПФ полегают по направлению течения реки и укореняются в субстрате. Накопление питательных веществ в субстрате способствует развитию спящих почек на погруженных частях побегов. Образование СПФ – результат появления двух новых категорий побегов и их систем: системы побега нарастания и системы регенеративного побега.

К приспособлениям флювиафитов можно отнести высокую скорость отрастания и укоренение ПФ и РП, так как в течение 2–3 лет происходит формирование тонких стволиков, которые имеют вид “хлыстов” с редкой кроной, их гибкость и прочность обеспечивают стойкость перед напором водной стихии и катастрофических паводков, а близкое расположение создает эффект сети, в которую попадают ветошь, ил и аллювий. Раннее образование в онтоморфогенезе СПФ первого порядка, формирование кустовидной формы роста, а также развитие толстых придаточных корней, направленных в противоположные друг от друга стороны таким образом, что куст оказывается как бы на растяжках, способствуют удержанию растения при наступлении очередных паводков.

Таким образом, жизненные формы флювиафитов вырабатывают адаптации, способствующие противостоянию воздействию стремительных потоков, что находит отражение в структурной организации биоморфа.

**Петрофиты рода *Salix* и их биоморфологические особенности.** На Южном Урале горно-тундровый пояс выражен фрагментарно, венчает наиболее высокие горные хребты: Ирмель, Зигальга, Нургуш. Самая возвышенная его часть имеет характер типичных гольцов, представляя гигантские нагромождения каменных россыпей, где скапливается мелкозем [Горчаковский, 1975]. Основу растительного покрова горных плато составляют различные типы тундр, где господствуют мохово-лишайниковые сообщества из *Dicranum congestum* Brid., *Hylocomium splen-*



*dens* (Hedw.) B. S. G., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kinhd., *Cladonia alpestris* (L.) Raben., *C. Rangiferina* (L.) Wed., а также травяно-кустарничковый ярус, представленный *Bistorta major* S. F. Gray, *B. vivipara* (L.) S. F. Gray, *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *S. arctica* Pall, *S. glauca* L., *S. lanata* L.

Эти сообщества приурочены к субстрату, главной особенностью которого является отсутствие сформированной почвы, и как следствие, ограниченное скопление мелкозема, задерживающегося между камнями. В свою очередь, такой субстрат механически препятствует заселению, что и определяет прерывистость и колониальность в распределении растений и, в конечном итоге, ацено-тичность.

Виды ив представленных сообществ (*S. arctica*, *S. glauca*, *S. lanata*) мы относим к субстратно-экологической группе петрофитов, так как в их жизни определяющую роль, наряду с остальными абиотическими факторами, играют физические свойства субстрата.

В высокогорьях создается своеобразный комплекс экологических условий: короткий вегетационный период, избыток ультрафиолетовой радиации, губительные перепады температур, прохладное короткое лето и длительная холодная зима. Все это способствует увеличению интенсивности протекания физиологических процессов и быстрому прохождению всех фаз развития [Тихомиров, 1963; Мазуренко, 1986].

Для обитания в данных условиях растение должно обладать комплексом специфических морфологических, анатомических, ритмологических адаптаций, наличие которых позволяет выживать в условиях, близких к пределу существования растительной жизни. В подобной ситуации взаимоотношение организма со средой выражено наиболее четко. И с увеличением давления среды гармония достигается путем модификационных изменений габитуальных особенностей.

Исследование онтоморфогенеза и становление биоморф в экстремальных условиях позволяют отчетливо выявить приспособительные признаки к среде обитания, так как влияние биоты практически отсутствует, а абиотические факторы действуют интенсивно.

В гольцовом поясе в пределах горных плато хребтов Зигальга и Нургуш петрофиты ро-

да *Salix* образуют тундровые лужайки площадью до 2 м<sup>2</sup> на высоте 1100–1400 м над ур. м. В этих условиях нами изучен онтоморфогенез и описаны биоморфы. Это низкорослые стержнекорневые эпигеогенно-ксилоризомные кустарнички с высотой надземной части до 10–15 см. Их побеги формирования находятся в толще мохового покрова из бриевых мхов на глубине 5–7 см.

В условиях высокогорий онтоморфогенез происходит в три этапа:

I этап – система главного побега. В результате надземного прорастания семян формируется главный удлиненный побег, который в первый год жизни нарастает моноподиально. В середине августа на нем сформированы только вегетативные почки. Терминальная почка к концу вегетационного сезона усыхает, следовательно, главный побег переходит к симподиальному нарастанию, сохраняя ортотропное направление роста. Морфологической особенностью особей в первые годы жизни является интенсивное развитие главного корня, который обгоняет материнский побег. Последний отличается акросимподиальностью, малыми годичными приростами, ранним ветвлением на 2–3 году жизни за счет формирования недолговечных побегов ветвления и непродолжительной жизнью (до 3–5 лет). Его укороченная базальная часть быстро разрастается в толщину и приобретает вид ксилоризома с большим запасом спящих почек. Прекращение нарастания главной оси не влечет за собой ее отмирания, а базальная часть становится носителем почечного резерва и погружена в моховой субстрат.

Таким образом, I этап онтоморфогенеза завершается формированием стержнекорневого кустарничка (рис. 5).

II этап – система побега формирования первого порядка. В ходе этого этапа на 4–5 год жизни особи образуются ПФ первого порядка, отличающиеся анизотропностью. Плагиотропные базальные части погружены в моховой покров, что дает основание считать их эпигеогенными в своем происхождении. Они содержат большой запас спящих почек – резерв кустарничка, обеспечивающий дальнейшее длительное возобновление в условиях низких температур и сильных ветров. Их ортотропная часть невелика, содержит 3–4 метамера, один или два из которых при-

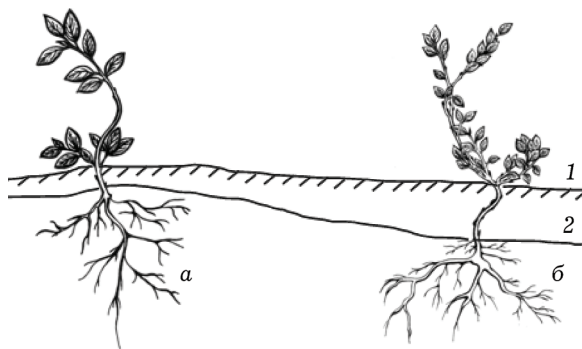


Рис. 5. Онтобиоморфы *S. glauca*. а – стержнекорневой кустарничек, б – малоосный эпигеогенно-ксилоризомный кустарничек. 1 – граница моховой поверхности, 2 – граница мелкозема

надлежат отмирающей верхушке побега, а следующие два, расположенные сближенно, содержат почки будущих побегов нарастания, представляющих впоследствии скелетную и ассимилирующую часть кроны небольшого по высоте кустарничка.

В подземной сфере сохраняется мощный главный корень, содержащий 2–3 боковых и способствующий удерживанию растений на горных скалах, кроме того, развиваются мощные придаточные корни. В ходе этого этапа формируется онтобиоморфа – малоосный эпигеогенно-ксилоризомный стержнекорневой кустарничек (см. рис. 5).

III этап – многоосный эпигеогенно-ксилоризомный кустарничек (образование СПФ второго и *N*-го порядков). На этом этапе происходит образование 5–6 скелетных осей или ПФ второго и последующих порядков. Высота кустарничка достигает максимальных размеров (20–25 см), диаметр стволиков – до 0,5 см.

Кронообразующая часть (СПН) представлена побегами нарастания 3–5 порядков. Анализируя строение годичных побегов нарастания, можно отметить, что почки распределены следующим образом: во 2–3 узле заложены вегетативные почки регулярного возобновления, в 4–6 – генеративные, в 7–8 – спящие, отмирающая верхушка содержит один метамер. Следовательно, побег нарастания кустарничка состоит из трех зон: нарастания, генеративной и резервной.

Годичный генеративный побег крайне специализирован и характеризуется следующими свойствами: длина составляет 5–7 см, с двумя ассимилирующими листьями, после

цветения и плодоношения отмирает и неконструктивен. Плагитропная часть кустарничка представлена многолетними ксилоризомами с большим запасом спящих почек.

Таким образом, биоморфологическими адаптациями ив, связанных своим обитанием с экстремальными условиями аридных высокогорий, является нанизм, к которому приводит миниатюризация побеговых систем, сопровождающаяся как сокращением размеров метамеров, так и их количественным убыванием. Нами отмечено отмирание около 1/3 длины годичного побега, перемещение резервной зоны побега нарастания и размещение плагитропных частей побегов формирования в моховой покров, представляющий своего рода высокогорный герпетобий, создающий оптимальные условия для жизнедеятельности растения.

При общей направленности приспособительной стратегии кустарничковых ив в сторону пассивной реакции на уменьшение своих потребностей путем сокращения размеров тела, олигомеризации числа метамеров растения компенсируют эти потери. Так, можно наблюдать, что на многолетних ксилоризомах образуются недолговечные регенеративные побеги, которые увеличивают ассимиляционную поверхность. Кроме того, отмечается преобладание размеров эпигеогенных плагитропных ксилоризомов над надземной ортотропной частью и погружение их в моховой покров, т. е. бриофилизация. Это явление отмечено и для других родов в условиях холодного арктического климата [Мазуренко, 1986].

Продолжением ряда адаптации к экстремальным условиям обитания могут служить насыщенные яркие окраски листьев и побегов, утолщенные плотные покровные ткани побегов, высокая степень опущения листьев.

Таким образом, специфические условия аридных высокогорий приводят к становлению биоморфы – многоосного эпигеогенно-ксилоризомного кустарничка (рис. 6).

Описанные пути онтоморфогенеза ив реализуются морфологическими адаптациями побеговых систем, приводящих к структурной поливариантности биоморф, но при выявленном разнообразии существует генетически детерминированная “архитектурная единица” – двулетний трехосный побеговый комплекс (см. рис. 1). Она возникает на ран-

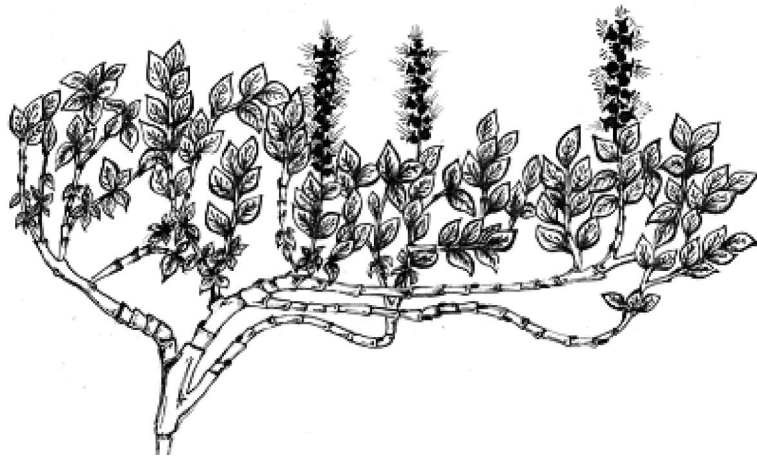


Рис. 6. Онтобиоморфа III этапа морфогенеза *S. glauca*. Многоосный эпигеогенно-ксилоризомный кустарничек (образование СПФ второго и *N*-го порядков)

них этапах онтоморфогенеза, прослеживается до его окончания, не зависит от видовой принадлежности и экопической приуроченности, определяется ограниченным набором модулей (элементарный, универсальный и основной) и способом их комплектации.

Как было отмечено, инструментом морфологического анализа побегового тела ив является годичный побег. Его метамерность всегда гетерономна (по длине междоузлий, строению пазушных элементов, типу листьев) и генетически детерминированна, что позволило нам выделить несколько элементарных модулей: а) вегетативная почка регулярного возобновления, лист, узел и очень короткое (<0,5) нижележащее междоузлие; б) вегетативная почка регулярного возобновления, лист, узел и длинное междоузлие; в) генеративная почка, лист, узел и длинное междоузлие; г) спящая почка, лист, узел, и длинное междоузлие; д) спящая почка, узел чешуевидный лист и междоузлие.

Их совокупность образует универсальный модуль (одноосный побег) – единицу морфогенеза, хронологические рамки которой определяются периодом интенсивной работы апикальной меристемы. Одноосный побег возникает ритмично, регулярно и обладает временной характеристикой. Строение и последовательность заложения модулей способствуют выделению структурно-функциональных зон побега: возобновления, генеративной и спящих почек.

Универсальных модулей у ив можно выделить несколько: универсальный модуль

нарастания (УМн) – конструктивный, вегетативный, возникает ежегодно. Он формирует крону деревьев, кустарников и кустарничков (см. рис. 1); универсальный эфемерный модуль (УМэ) – вегетативно-генеративный, возникает ритмично, локализован во времени и представляет собой короткоживущее соцветие с неконструктивными осевыми частями (см. рис. 1); универсальный модуль ветвления (УМв) – вегетативный, локализован во времени, увеличивает ассимилирующую поверхность кроны (см. рис. 1).

В результате мультипликации УМн формируется трехосная система, соответствующая элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И. С. Антоновой [2006] в кроне деревьев. Приведенная система обязательна в составе основного модуля ив (СПФ) как результат дифференциации побеговых систем на конструктивные, ассимилирующие, а также карпические однолетние зоны. В результате мультипликации универсального модуля нарастания формируется крона ив.

Таким образом, целостная взаимосвязанная структурная организация, с одной стороны, обеспечивает автономность модулей, с другой, упорядоченность и иерархическую соподчиненность, что и является основой модулярного роста.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанное структурное разнообразие биоморф ив есть результат адаптивных перестроек побегов формирования и нарастания и их

систем, затрагивающих у ив только вегетативную сферу и представляющих механизм устойчивости в экстремальных условиях, близких к пределу существования растительной жизни. Выделенные субстратно-экологические группы ив характеризуются специфическими наборами биоморфологических адаптаций. Для сфагнофилов типичны этажированность систем побегов формирования, некротическая партикуляция, вегетативная подвижность, погребение в моховой субстрат. Для петрофитов характерны миниатюризация, нанизм, полимеризация, олигомеризация побеговых систем, преобладание подземных частей над надземными. К адаптациям флювиафитов относятся раннее формирование кустовидной формы роста, большое число прочных систем побегов формирования и полегание их базальных частей по направлению течения реки. При выявленном структурном разнообразии жизненных форм существует уникальная для рода *Salix* жесткая генетически детерминированная «архитектурная единица», формирующая крону.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Антонова И. С. Изучение побеговых систем некоторых представителей семейства Ulmaceae Mirb. // Проблемы биологии растений: мат-лы Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Письянковой. СПб.: ТЕССА, 2006. С. 232–235.
- Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 282 с.
- Дервиз-Соколова Т. Г. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *Salix viminalis* L. // Биол. науки. 1967. № 11. С. 64–70.
- Кирпотин С. Н. Жизненные формы организма как паттерны организации // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М.: МПГУ, 2004. С. 121–124.
- Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.
- Мазуренко М. Т. Флювиафиты – новая экологическая группа растений // Биология внутренних вод. 2001. № 3. С. 45–47.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 159 с.
- Минеева О. Н. Особенности роста и структуры побегов ивы монетолистной в связи с оценкой продуктивности тундровых сообществ // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1980. С. 131–138.
- Недосеко О. И. Ивы Нижегородской области. Арзамас: Изд-во АГПИ им. А. П. Гайдара, 2010. 171 с.
- Нечаев А. П. Семенное возобновление ивовых на галечниках р. Буреи // Лесоведение. 1967. № 1. С. 54–63.
- Никишин Ф. М. Биологические особенности семян и вегетативное размножение Salicaceae умеренной зоны // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 10. С. 1473–1478.
- Николаева Е. С. К эмбриологии тополя *Populus balsamifera* L. // Там же. 1964. Т. 49, № 11. С. 1644–1649.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов ив *Salix* L. (Salicaceae) на острове Врангеля // Там же. 1990. Т. 75, № 12. С. 1700–1711.
- Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. С. 243–283.
- Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с.
- Brummitt R. K., Powell C. E. Authors of Plant Names. Kew: Royal Botanic Gardens, 1992. 732 p.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1933. Vol. 3. 382 s.
- Halle F., Oldeman R. A. A. Essaisurl'architectureet la dinameque de croissance des arbrestropicaux. Paris: Mason, 1970. 178 p.
- Prevost M. F. Architecture delquelques Apocynacees ligneuses. // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. Vol. 4. P. 24–36.
- Tischler W. Synökologie der Landtiere. Stuttgart, 1955. 110 s.

## Morphoadaptive Determination of Structural Diversity of Biomorphs of *Salix* L. Species in Southern Urals

I. A. GETMANETS

Chelyabinsk State University  
454001, Chelyabinsk, Brat'yev Kashirinykh str., 129  
E-mail: igetmanec@mail.ru

The stages of ontomorphogenesis of willows and development of their life forms in different ecological environments were described. The willows belonged to different ecological groups, which structural features served as indicators of habitats. It was shown that the diversity of biomorphs was due to the morphogenesis process with species-specific morphobiological adaptations of shoot systems. At the same time the unique, genetically determined «architectural unit» of genus *Salix* L., – a triaxial biannual shoot complex, that formed willow's crown, was retained.

**Key words:** biomorphological adaptation, petrophytes, sphagnicolous plants, substrate, Southern Urals.