



УДК 581.4

Н.В. Шкуратова

О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ РОДА *SALIX* L.

В статье проводится обзор состояния современного уровня знаний о жизненных формах древесных растений и многообразии жизненных форм, характерных для многочисленного рода *Salix* в связи с распространением и родственными связями. Для рода *Salix* L. характерен широкий диапазон жизненных форм – от крупных деревьев и кустарников умеренной зоны до ксилоризомных кустарничков арктической и голарктической областей.

Жизненные формы являются объектом внимания специалистов разных отраслей ботаники. Исследователей интересует широкий круг вопросов, в том числе: фитоценологическая роль жизненных форм, спектры жизненных форм в разных ценозах и различных таксонах, особенности морфо-анатомических признаков жизненных форм и влияние на них экологических факторов, решение вопросов классификации жизненных форм на филогенетической основе, разработка вопросов происхождения и эволюции жизненных форм в пределах разных таксонов [1]. Изучение жизненных форм в пределах какого-либо естественного таксона позволяет судить о путях и направлениях эволюции как самих жизненных форм, так и самих таксонов. Проблема жизненных форм состоит также в выявлении закономерности формирования в онтогенезе и в ходе эволюции таксонов на фоне изменения среды [2].

Проблема выбора жизненных форм актуальна и для практики зеленого строительства. В прошлом недооценка роли кустарников в деле степного лесоразведения привела к значительной гибели лесных посадок так называемого «нормального типа», т. е. посадок, состоящих только из деревьев. К сожалению, опыт степного лесоразведения, с применением разных древесных жизненных форм, еще очень слабо используется в практике городского зеленого строительства, что значительно понижает устойчивость древесных насаждений или ведет их к преждевременной гибели.

Понятие о «жизненной форме» как совокупности приспособительных признаков ввел один из основоположников экологии растений Е. Варминг. По его определению, это форма, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни. А.П. Шенников в 1964 году определил жизненную форму как «виды растений, сходные по форме и приспособлению к среде». Та же мысль по-иному выражена В.В. Алехиным (1944): «Жизненная форма – это результат длительного приспособления растений к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике». И.Г. Серебряков (1962) рассматривает жизненную форму как своеобразный габитус определенных групп растений, возникающий в онтогенезе в результате роста и развития и исторически сложившийся в определенных условиях внешней среды как выражение приспособленности к этим условиям [3].

Разногласия современных исследователей в отношении значения термина «жизненная форма» наблюдаются по целому ряду аспектов. Вопрос о признаках, которые рассматриваются как ведущие в отношении растения к определенной жизненной форме, основательно разработан С.Н. Кирпотиным (1994), который считает, что при выделении жизненной формы важен результат, то есть сама форма, а не способ, каким этот результат достигнут, и не условия, которые содействовали достижению этого результата. В.Н. Голубев (1980) жизненные формы рассматривает как «морфологические систе-



мы, характеризуючыся всей совокупностью признаков структурного, функционального и биохимического характера». Однако, как замечает В.А. Недолужко, подобное определение более соответствуют определению морфологической характеристики вида или внутривидового таксона, а не жизненной формы [4].

По определению П.Ю. Жмылева и соавторов (1993), жизненная форма есть «общий облик растения, обусловленный своеобразием его системы надземных и подземных вегетативных органов..., формирующихся в онтогенезе в результате роста и развития растения в определенных условиях среды». Авторами делается попытка объединить в одном понятии, кроме признаков собственно формы, также и происхождение этой формы и условия среды, в которых форма развивается. В.А. Недолужко предлагает дополнить приведенное выше определение и понимать под жизненной формой растительного организма общий габитус растения, определяемый морфологическим своеобразием его внесубстратных и внутрисубстратных органов. Автор указывает, что подобного рода уточнение обусловлено рядом факторов, в том числе:

- необходимостью охвата жизненных форм водных неприкрепленных растений, паразитических форм, эпифитов и других растений, не имеющих подземных, а в некоторых случаях – и надземных органов;
- габитус растения не может быть обусловлен «своеобразием его органов»;
- в формировании жизненной формы в ряде случаев играет большую роль не только вегетативная, но и генеративная сфера, например, у некоторых паразитов (цветок *Rafflesia*);
- именно морфологическое своеобразие, а не кариологическое или биохимическое является определяющим при определении той или иной жизненной формы [4].

Наиболее разработанной современной классификацией жизненных форм остается классификация, предложенная И.Г. Серебряковым. В ней использован комплекс признаков в соподчиненной системе и приняты такие единицы классификации, как отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, секции жизненных форм и собственно жизненная форма. Выделение отделов основано на структуре надземных осей (древесные, полудревесные и травянистые); типов – на относительной длительности жизни надземных осей или на длительности жизни растений в целом. Классы в пределах типов выделяют на основе структуры побегов, например, растения с прямостоячими, стелющимися и другими побегами. Более мелкие таксономические единицы выделены по более частным признакам.

По И.Г. Серебрякову, все жизненные формы деревянистых растений относятся к двум отделам – древесные (деревья, кустарники, кустарнички, древовидные и кустарниковые лианы, растения-подушки) и полудревесные растения (полукустарники, полукустарнички, полукустарниковые и полукустарничковые лианы) [1; 5].

Дерево – эволюционно наиболее древний тип жизненной формы семенных растений, возникший около 400 млн лет назад. Деревья всегда обладают достаточно развитым одревесневшим стволом, разветвленным или неветвящимся, сохраняющимся в течение всей жизни растения – от десятков до тысячи лет. Высота деревьев может составлять от 2–5 до 100 м и более. Самый высокий процент деревьев – во флоре влажно-тропических лесов, а в тундре, высокогорьях нет ни одного настоящего прямостоячего дерева. Во флоре умеренной лесной зоны Европы деревья составляют не более 10–12% общего числа видов. Поэтому жизненная форма «дерево» является высокоспециализированным типом растения, приспособленным к климатическим и ценотическим условиям, наиболее оптимальным для роста. К древесным формам относятся наиболее



крупные высшие растения, они обладают способностью нарастания побегов, кроны их занимают максимальное пространство над землей.

У кустарников главный ствол выражен только в первые годы жизни растения. Затем он теряется среди равных ему или даже более мощных надземных стеблей (скелетных осей), последовательно возникающих из спящих почек; позже ствол отмирает. Большинство видов кустарников несет полностью одревесневающие удлиненные побеги. Среди кустарников с полностью одревесневающими удлиненными побегами различают прямостоячие (виды лещины, барбариса, розы, сирени, жимолости), полупростратные и стелющиеся, у которых главная ось и боковые ветви лежащие, укореняющиеся, но приподнимающиеся у верхушки. Такие кустарники (сосна горная стланиковая, ольховник кустарниковый, горные заросли ивняков и кустарниковых видов можжевельника) широко распространены в субальпийских и субарктических областях, образуя криволесье. В отличие от деревьев длительность жизни надземных скелетных ветвей кустарников в большинстве случаев невелика: 10–20 лет (от 2–3 до 40 лет и более). Высота кустарников от 0,8–1 до 5–6 м, диаметр надземных скелетных осей от 1–2 до 5–8 см.

Кустарнички – древесные растения, у которых главная ось имеется лишь в начале онтогенеза. Затем она сменяется боковыми надземными осями, образующимися из спящих почек базальной части материнской оси. Поэтому во взрослом состоянии кустарнички имеют большое число ветвящихся скелетных осей, связанных друг с другом надземно и подземно и последовательно сменяющихся в течение онтогенеза растений. Длительность жизни прямостоячих надземных осей у кустарничков обычно не превышает 5–10 лет, а высота растений может составлять от 5–7 до 50–60 см. Среди кустарничков преобладают вечнозеленые (вереск, брусника, клюква, толокнянка, водяника, линнея), но есть и листопадные (голубика) или такие, как черника: до 10–12 лет она вечнозеленая, а позже становится листопадной. Кустарнички широко распространены в тундре, лесотундре, тайге и высокогорных областях.

Полукустарники – полудревесные растения, у которых удлиненные побеги на значительной части длины ежегодно остаются травянистыми и отмирают. Сохраняются и одревесневают лишь базальные части надземных осей. В отличие от деревьев и кустарников у полукустарников почки возобновления располагаются только близ поверхности почвы. Обитают они преимущественно в засушливых областях (виды полыни, астрагала, тмина, шлемника, дрока). К полукустарникам также принято относить многолетние растения типа малины, ежевики и малиноклена. У них побеги обычно одревесневают полностью, но живут только два года. В первый год побеги несут листья и почки возобновления, во второй – листья, цветки и плоды. После созревания плодов побеги отмирают, а на смену им вырастают новые побеги, опять-таки с двухлетним циклом развития.

Лианы – растения с гибкими неустойчивыми стеблями, которые для своего роста в высоту нуждаются в опоре. Лианы могут быть древовидными (виды гнетума, ротанговых пальм, винограда, актинидии), кустарниковыми со стеблями не толще 10 см (виды древогубца, лимонника, виноградовика), кустарничковыми (плющ обыкновенный), полукустарниковыми (паслен сладко-горький). Некоторые древовидные лианы являются самыми длинными растениями на Земле; например, отдельные виды ротанговой пальмы способны достигать 300 м в длину.

Древесные растения-подушки – жизненная форма, возникающая в крайне жестких условиях существования (пустыня, тундра, высокогорье). Для растений-подушек (виды руты, астрагала, волчегонника, молочая) характерны ничтожно малый прирост, сильная редукция листьев, выровненная поверхность подушки высотой от 0,1 до 1 м [5].



Данные об объеме рода *Salix L.* на земном шаре противоречивы – от 300–350 видов до 526 видов. Многочисленные виды рода *Salix L.* распространены достаточно широко. Ивы произрастают в умеренно холодных областях Европы и Азии, Северной Америке, в горах Китая, субтропической зоне Африки и Южной Америки. Из умеренно холодных областей Европы ивы проникли и в арктическую зону. Совсем нет их в Австралии, Новой Зеландии, Океании, в антарктической области, а также в западной части Индонезии, западной тропической Африке и восточной Бразилии [6; 7].

В условиях Арктики биоморфологические приспособления пассивного и активного типа привели к появлению у растений в одном случае – кустарников и кустарничков, в другом – стлаников и стланичков [8], что расширило диапазон жизненных форм рода *Salix* – от привычных нам крупных деревьев и кустарников умеренной зоны до ксилоризомных кустарничков арктической и голарктической областей [9].

Т.Г. Дервиз-Соколова, изучая жизненные формы ив Чукотского полуострова, в частности морфогенез *Salix pulchra Cham.*, отмечает широкий спектр ее жизненных форм. Здесь она представлена четырьмя жизненными формами: высокий аэроксильный кустарник высотой 3,5–5 м; низкий аэроксильный кустарник; аэроксильный стланичковый кустарник всего 0,5–0,8 м высотой; стланичковый стержневой кустарничек с надземными ветвями, переходящими в древесные эпигеогенные корневища (ксилоризомы), с более или менее многочисленными придаточными корнями [10; 11].

К кустарничкам относятся в основном арктические виды ив: *Salix myrsinites L.*, *Salix pulchra Cham.*, *Salix arctica Pall.*, *Salix reticulata L.*, *Salix herbacea L.*, *Salix reptans Rupr.* и *Salix polaris Wahlenb.* У многих из них стволики целиком погружены в субстрат, а на поверхности появляются только немногочисленные листья и сережки. У таких видов, как *Salix herbacea L.*, *Salix polaris Wahlenb.* и другие, развиваются настоящие столоны (подземные побеги) с рудиментарными чешуйками вместо листьев. Т.Г. Дервиз-Соколова «подземные столоны» (многолетние одревесневающие корневища) предлагает называть «ксилоризомами». В отличие от наземных побегов ив, ветвление которых происходит симподиально, столоны (ксилоризы) растут моноподиально. При этой системе ветвления главная ось не прекращает роста в длину, развиваясь из верхушечной почки, и образует ниже своей точки роста боковые ветви. Моноподиальный характер роста типичен для ивы травянистой и полярной [9; 11].

В различных ветвях рода *Salix* сходный морфологический прогресс по многим линиям осуществлялся параллельно. Переход от древесной к кустарниковой форме роста независимо осуществили виды секций *Amygdalinae* и *Longifoliae* в подроде *Salix*. Как отмечает А.К. Скворцов, виды подродов *Vetrix* и *Chamaetia* произошли не от этих секций и, следовательно, независимо от них перешли к кустарниковому росту [6].

А.К. Скворцов подразделяет род *Salix* на 3 подрода, в которых жизненные формы распределяются следующим образом [6]:

– в подроде *Salix* большинство представителей дерева. Листья всегда равномерно пильчатые, острые, плоские, с не сдавленными жилками и не подвернутыми краями, прицветные чешуи сережек не окрашены, тычинок часто более 2, нити их опущенные. К этому подроде относятся: *Salix fragilis L.*, *Salix triandra L.*, *Salix pentandra L.*, *Salix songarica Anderss.*, *Salix babylonica L.*, *Salix alba L.*, *Salix nipponica Fr. Et Sav.*, *Salix cardiophylla Trautv. et Mey.*, *Salix Urbaniana Seemen.*;

– к подроде *Vetrix* относят более высокорослые виды – кустарники или деревья умеренной лесной зоны, влажных местообитаний аридных зон и отчасти субальп и лесотундры. Кроме более высокого роста, видам этой группы свойственно заметное раз-



личие между почками, заключающими зачатки вегетативных или генеративных побегов; также обычно ранее цветение и коррелированное с ранним цветением строение генеративного побега: отсутствие или слабое развитие на нем листьев и темная окраска прицветных чешуй. Представителями подрода являются: *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L., *Salix acutifolia* Willd., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Salix vulpine* Anderss., *Salix cineria* L., *Salix aurita* L., *Salix hultenii* B. Floder., *Salix livida* Whld., *Salix orotchonorum* Kimura, *Salix taraikensis* Kimura, *Salix poronaica* Kimura, *Salix oblongifolia* Trautv. et Mey., *Salix rossica* Nas., *Salix Schwerinii* E. Wolf., *Salix yezoënsis* Kimura, *Salix pseudolinearis* Nas., *Salix sachalinensis* Fr. Schmidt., *Salix lapponum* L., *Salix rorida* Laksch., *Salix rosmarinifolia* L., *Salix purpurea* L.

– подрод *Chamaetia* включает главным образом альпийские и тундровые виды – низкорослые и стелющиеся кустарнички. У них обычно сережка завершает удлинённый и облиственный побег, в связи с этим цветение происходит относительно поздно, а семена успевают созреть только к концу вегетационного периода. Очевидно, представители этого подрода произошли от подрода *Vetrix* благодаря упрощению вегетативной сферы. К этому подроду относятся: *Salix glauca* L., *Salix reticulata* L., *Salix herbacea* L., *Salix polaris* Wahlenb., *Salix berberifolia* Pall. [12].

По таксономической характеристике флора Белоруссии очень близка флорам сопредельных с ней регионов и в целом флоре умеренного пояса Восточно-европейской равнине. Древовидные растения представлены 108 видами, из них 27 деревья, 58 кустарники, 23 полукустарники и кустарнички [13].

В Республике Беларусь всего известно 16 видов ив, а также широко культивируемый вид *Salix babylonica* L. В Красную книгу Беларуси занесен один вид – *Salix myrtilloides* L., мелкий кустарник, который обитает на мезотрофных осоково-сфагновых болотах с преобладанием в травяном покрове осок топяной и волосистоплодной. Под профилактическую охрану взят небольшой кустарник *Salix lapponum* L. – довольно редкий «пограничный» с уязвимыми экотопами (преимущественно болотными) вид [14; 15].

Во флоре Беларуси к деревьям относятся такие виды, как *Salix acutifolia* Willd., *Salix alba* L., *Salix caprea* L., *Salix dasyclados* Wimm., *Salix fragilis* L., *Salix pentandra* L., *Salix triandra* L., кустарниками являются *Salix acutifolia* Willd., *Salix aurita* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L., *Salix dasyclados* Wimm., *Salix lapponum* L., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Salix myrtilloides* L., *Salix pentandra* L., *Salix purpurea* L., *Salix rosmarinifolia* L., *Salix starkeana* Willd., *Salix triandra* L., *Salix viminalis* L. [16].

Некоторые виды (*Salix caprea* L., *Salix dasyclados* Wimm., *Salix triandra* L.) представлены одновременно и деревом, и кустарником. Между деревом и кустарником довольно трудно провести точное разграничение, и это деление в некоторой степени условно, так как трансформация жизненных форм не однонаправлена и зависит от условий окружающей внешней среды. Нередко один и тот же вид в разных географических и экологических условиях принимает довольно различные жизненные формы, значительно отличающиеся друг от друга.

Таким образом, многообразие жизненных форм растений на Земле отражает как различные уровни приспособленности их к условиям внешней среды, так и разные этапы эволюции. Для рода *Salix* L. характерен широкий диапазон жизненных форм – от крупных деревьев и кустарников умеренной зоны до ксилоризомных кустарничков арктической и голарктической областей. Во флоре Беларуси род *Salix* L. представлен жизненными формами дерево и кустарник. Наиболее многочисленный по видовому составу подрод *Vetrix*. Большая часть видов являются крупными кустарниками, а ряд видов



одновременно могут быть как деревьями, так и кустарниками. Мелкие кустарники приурочены исключительно к болотным экотопам. Кустарнички характерны для арктических зон, в белорусской флоре не встречаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Культиасов, И.М. Экология растений / И.М. Культиасов. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1982. – 384 с.
2. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – М. : Мир, 1978. – 382 с.
3. Горышина, Т.К. Экология растений : учеб. пособие / Т.К. Горышина. – М. : Высш. шк., 1979. – 368 с.
4. Недолужко, В.А. Снова о понятии «жизненная форма» у растений / В.А. Недолужко // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI в.в. : тез. докл. II(X) съезда Рус. ботан. общ-ва, С.-Петербург, 26–29 мая 1998 г. / Рос. акад. наук, Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова. – СПб., 1998. – Т. 1. – С. 59.
5. Булыгин, Н.Е. Дендрология / Н.Е. Булыгин. – Л. : Агро-промизд. Ленинградское отделение, 1991. – 352 с.
6. Скворцов, А.К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор / А.К. Скворцов. – М. : Наука, 1968. – 260 с.
7. Fang-Zhen-Fu. Spreading and Origin of Salix genus / Fang-Zhen-Fu // Acta phytotaxon. Sin. – 1987. – Vol. 25, № 4. – P. 307–313.
8. Чавчавадзе, Е.С. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России / Е.С. Чавчавадзе, О.Ю. Сизоненко ; отв. ред. В.М. Еремин. – СПб. : Росток, 2002. – 272 с.
9. Алексеев Ю.Е. Растения тундры / Ю.Е. Алексеев, С.А. Баландин, М.Г. Вахрамеева. – М.: Классикс стиль, 2003. – 208 с.
10. Дервиз-Соколова, Т.Г. Нектарники ив и их возможное происхождение / Т.Г. Дервиз-Соколова // Морфологическая эволюция высших растений : материалы 6 Моск. совещ. по филогении раст., Москва, дек. 1981 г. / Моск. гос. ун-т. – М., 1981. – С. 36–37.
11. Валягина-Малюткина, Е.Т. Ивы европейской части России / Е.Т. Валягина-Малюткина. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 217 с.
12. Скворцов, А.К. Порядок ивовые / А.К. Скворцов // Жизнь растений : в 6 т. – М. : 1981. – Т. 5. (2). – С. 81–86.
13. Козловская, Н.В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны / Н.В. Козловская. – Минск : Наука и техника, 1978. – 128 с.
14. Определитель высших растений Беларуси / под ред. В.И. Парфенова. – Минск : Дизайн ПРО, 1999. – 472 с.
15. Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / редколлегия Л.И. Хоружик (предс.) и др. – Минск: БелЭн, 2005. – 456 с.
16. Парфенов, В.И. Ивы Белоруссии : таксономия, фитоценология, ресурсы / В.И. Парфенов, И.Ф. Мазан. – Минск : Наука и техника, 1986. – 167 с.

N.V. Shkuratova About Life Forms of Genus Salix L.

The article provides an overview of the state of current knowledge about the life forms of woody plants and a variety of life forms characteristic of the numerous kinds of Salix in connection with the distribution and related links. Genus Salix L. characterized by a wide range of life forms, from large trees and shrubs in the temperate zone to the Arctic and shrubs ksilorizomnyh Holarctic region.