

УДК 581.412

DOI: 10.24412/2072-8816-2026-20-1-33-45

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДУЛИ БОЛОТНЫХ ВИДОВ ИВ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ ЕВРАЗИИ

© 2026 О.И. Недосеко^{1,2,*}, М.В. Костина^{2,3,**}

¹Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского, Арзамасский филиал
ул. К. Маркса, 36, г. Арзамас, Нижегородская обл., 607220, Россия

²Московский педагогический государственный университет
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

³Севастопольский государственный университет
ул. Университетская, 33, Севастополь, 299053, Россия

*e-mail: nedoseko@bk.ru

**e-mail: mv.kostina@mpgu.su

Аннотация. На примере четырех видов болотных ив выделены четыре жизненные формы. У двух видов в зависимости от экологических условий проявляется морфологическая поливариантность развития, приводящая к формированию во взрослом состоянии нескольких жизненных форм: у *Salix rosmarinifolia* формируется две жизненные формы – эпигеогенно-геоксильный (до 2.5 м) и гипогеогенно-геоксильный (до 3.2 м) кустарники, у *S. aurita* формируется три жизненные формы – эпигеогенно-геоксильный (до 3.4 м) и гипогеогенно-геоксильный (до 4 м) кустарники и жизненная форма деревце (до 1.5 м). У *S. lapponum* и *S. myrtilloides* в связи с однотипными условиями произрастания во взрослом состоянии образуется одна жизненная форма – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник (до 1.7 м). Архитектурный модуль ив – это трехлетняя побеговая система (ТПС), основанная на трех признаках: варианте ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей генеративных побегов. С учетом этих признаков у изученных видов выделено три архитектурных модуля.

Ключевые слова: бореальные виды ив, болотные виды, жизненные формы, архитектурные модули.

Поступила в редакцию: 01.08.2025. **Принято к публикации:** 05.03.2026.

Для цитирования: Недосеко О.И., Костина М.В. 2026. Жизненные формы и архитектурные модули болотных видов ив бореальной зоны Евразии. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 20(1): 33–45. DOI: 10.24412/2072-8816-2026-20-1-33-45

ВВЕДЕНИЕ

С современной точки зрения для развития фундаментальных основ биоморфологии и популяционно-онтогенетического направления необходимо целенаправленно изучать разнообразие биоморф, онтогенеза и популяционной организации с позиций структурного и биологического многообразия.

Решение этих задач невозможно без изучения становления жизненных форм и архитектурных моделей растений конкретных систематических групп в разных частях их ареалов. Особый интерес представляют таксоны с большим разнообразием жизненных форм. К таковым на территории России относится род *Salix* L. По разным данным он включает 300–450 видов, широко представленных в разных растительных сообществах (Skvortzov, 1968, 1999; Argus, 1997). В средней полосе европейской России растёт 40 видов ив (Antsiferov, 1984; Valyagina-Malyutina, 2004), которые отнесены к трем подродам: *Salix*, *Vetrix* Dum. и *Chamaetia* (Dum.) Nas. Широкое распространение представителей рода *Salix* коррелирует с разнообразием их жизненных форм (Mazurenko, 2010), что обусловлено высокой пластичностью к ведущим факторам среды (освещение, затопление, степень аэрации и сухость субстрата).

Анализируя литературу можно заключить, что в арктических и гипоарктических районах Северо-Востока бывшего СССР среди ив наиболее часто встречается жизненная форма стланикового стержнекорневого кустарничка с надземными ветвями и древесными эпигеогенными корневищами (ксилоризомами) (Derviz-Sokolova, 1982a, b); в условиях Колымского нагорья у ив подрода *Chamaetia* преобладают подушковидные жизненные формы (Mazurenko, 2007); среди ив Южного Урала наиболее часто встречается жизненная форма кустарник (Getmanets, 2011).

Жизненные формы бореальных видов ив различных фитоценозов, в том числе и болотная группа, недостаточно изучены.

В последнее время в морфологии растений усилилось изучение надземных и подземных органов древесных растений на основе концепции «архитектурных моделей», предложенной и развиваемой F. Halle с соавторами (Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975; Tomlinson, 1978). Данная концепция основывается на изучении прежде всего деревьев экваториального и тропического бессезонного климата. Сопоставление структуры побеговых систем 15 видов лесообразующих деревьев умеренной зоны с архитектурными моделями, показало, что ни по одной модели полного соответствия не наблюдается, что обусловлено несовпадением признаков, которые нуждаются в дополнении или в уточнении применительно к условиям сезонного климата (Kostina et al., 2024). Нами предложена методика изучения архитектурных модулей на примере видов рода *Salix*, основанная на трех признаках – долговечность вегетативных частей генеративных побегов, вариант ветвления и размер зоны отмирания вегетативных побегов (число отмирающих верхних метамеров) (Nedoseko, 2018).

Цель исследования: на примере болотных видов ив выявить разнообразие жизненных форм и их архитектуру

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей. Районы исследований относятся к Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области и характеризуются умеренно-континентальным климатом (Rastitelnost..., 1980).

Объекты исследования – бореальные виды ив, произрастающие в условиях осоковых и сфагновых болот, заболоченных лугов. В настоящей работе мы используем классификацию рода *Salix*, предложенную А.К. Скворцовым (Skvortsov, 1968, 1999). Название видов приведено в соответствии с принципом приоритета МКБН; латинские названия сверены с данными международного сайта International Plant Names Index; название секций представлено в соответствии с А. К. Скворцовым (1999).

Нами исследовано 4 вида из двух подродов *Vetrix* и *Chamaetia*. К подроду *Vetrix* относятся 3 вида: *S. aurita* L. из секции *Vetrix* Dumort., *S. lapponum* L. из секции *Villosae* Rouy., *S. rosmarinifolia* L. из секции *Incubaceae* A. Kern. К подроду *Chamaetia* – 1 вид *S. myrtilloides* L. (секция *Myrtilloides* Koehne).

При определении жизненных форм использовалась классификация лесных кустарников, разработанная И.И. Истоминой и Н.Н. Богомоловой (Istomina, Bogomolova, 1991).

Для выделения и характеристики онтогенетических состояний использовалась классификация Т.А. Работнова (Rabotnov, 1950) и А.А. Уранова (Uranov, 1975). Определение онтогенетических состояний деревьев и кустарников проведено по методике, разработанной и апробированной многими авторами (Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016 и др.).

Для изучения архитектурных модулей применялась авторская методика изучения трехлетних побеговых систем (ТПС) молодых генеративных особей рода *Salix* (Nedoseko, 2018).

По классификации А.К. Скворцова (Skvortsov, 1968) все изученные виды – неаллювиальные, то есть могут селиться на разнообразном субстрате, в том числе на глинистом, торфяном или покрытом мхами, песчаном; они менее требовательны к аэрации субстрата и часто мирятся с застойным увлажнением или же вообще довольствуются умеренным увлажнением обычных лесных или луговых почв. *S. aurita* произрастает на мезотрофных окраинах болот, в светлых березовых лесах; в увлажненных вторичных местообитаниях, на кислых, бедных почвах. *S. lapponum* предпочитает эвтрофные и переходные болота, сырые и заболоченные луга и

лесные прогалины, заболоченные леса. *S. rosmarinifolia* встречается на торфянистых лугах, эвтрофных и переходных болотах (Skvortzov, 1968).

S. myrtilloides предпочитает мезотрофные болота, осоково-кустарниковые и вейниковые переходные зоны по краям сфагновых болот, сырые луга, ерники, сырые и заболоченные сосняки и лиственничники; реже выходит на чистые сфагновые болота, так же редко в горных тундрах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненные формы *Salix rosmarinifolia*

В литературных источниках (Skvortzov, 1968; Getmanets, 1994; Valyagina-Malyutina, 2004) жизненная форма *S. rosmarinifolia* определяется как низкий кустарник до 1.5-2.5 м с подземным стеблем и многочисленными, тонкими ветвями, направленными вверх. Нами установлено, что во взрослом состоянии ива розмаринолистная может формировать жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники (рис. 1). Растения таких жизненных форм растут в разных экологических условиях, у них разное происхождение стволиков и их различные количественные характеристики.

Онтогенез *S. rosmarinifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный изучен на модельных экземплярах, которые растут на заболоченных лугах (рис. 1 А). Онтогенез *S. rosmarinifolia* жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник изучен на особях, которые растут по окраинам осоковых и торфяных болот (рис. 1 Б).

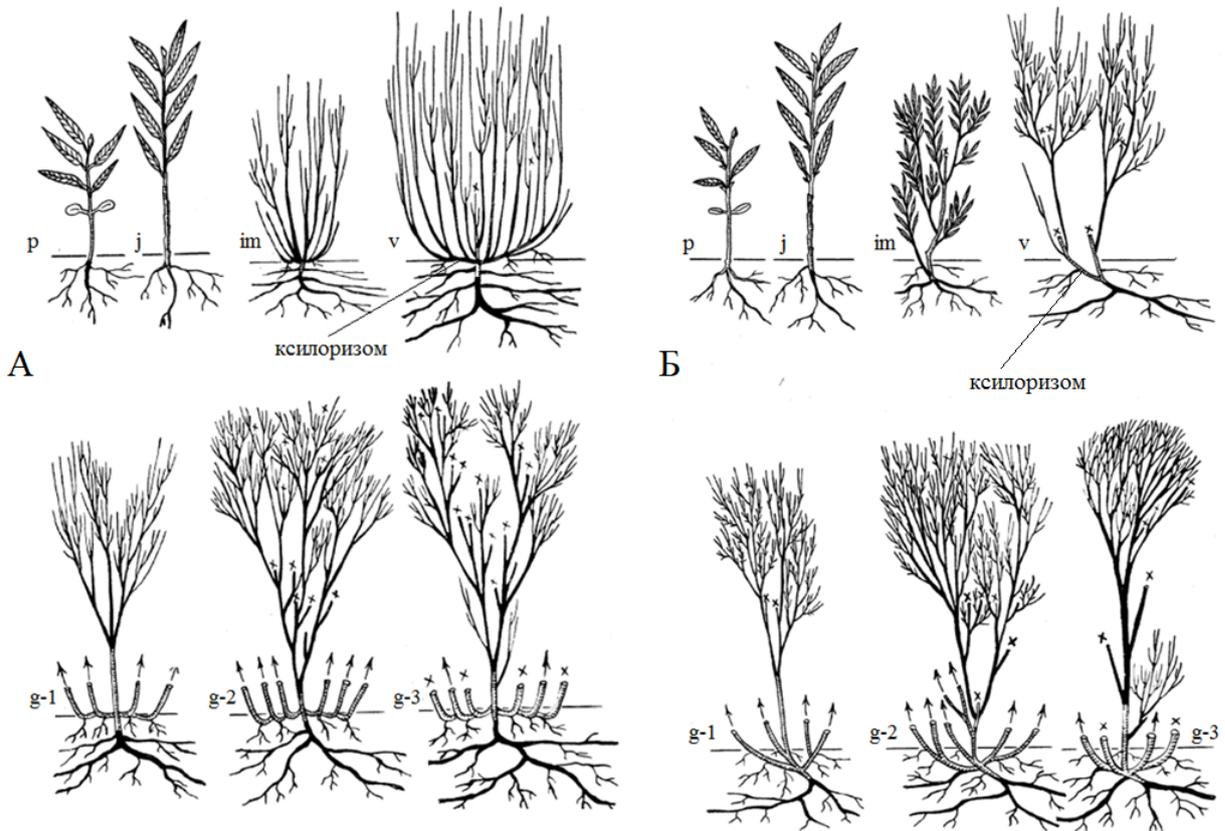


Рис. 1. Схема онтогенеза особей *Salix rosmarinifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник (А), гипогеогенно-геоксильный кустарник (Б)
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Fig. 1. Scheme of ontogenesis of *Salix rosmarinifolia* individuals of the epigeogenic-geoxyl shrub (A), hypogegenic-geoxyl shrub (B)
Symbols: arrows show the direction of growth of skeletal axes, crosses – dead shoots

Первые этапы онтогенеза (развитие проростка, ювенильного растения) протекают так же, как и у эпигеогенно-геоксильного кустарника (рис. 1). Основные изменения наступают в имматурном и виргинильном состояниях.

Взрослые растения *S. rosmarinifolia* жизненных форм эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарник формируются в результате развития побегов формирования из спящих почек базальной части имматурных или виргинильных растений (рис. 1).

Побеги формирования усиленно растут и ветвятся и к 3–5 году жизни становятся стволиками. У проростка спящими становятся почки, находящиеся в пазухах семядольных листьев. У растений последующих онтогенетических состояний спящими на годичных побегах будут мелкие почки, образующиеся в пазухах почечных чешуй, а также одна или две почки в пазухах нижних фотосинтезирующих листьев. С возрастом увеличивается число спящих почек. В результате развития побегов формирования из надземно расположенных спящих почек на саблевидно-изогнутых побегах базальной части растений, формируется жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник (рис. 1). Она представлена системой стволиков с длительностью жизни до 20 лет, которые сменяют друг друга в ходе онтогенеза и каждый из них образует систему придаточных стеблевых корней. Взрослые особи *S. rosmarinifolia* этой жизненной формы вырастают до 1.7–2.26 м, для них характерно компактное расположение многочисленных стволиков (до 318 скелетных осей) с диаметром у основания 1.5–2 см. Диаметр общей кроны куста достигает 8 м. В результате развития побегов формирования из подземно расположенных спящих почек короткого ксилоризома образуется жизненная форма гипогеогенно-геоксильный кустарник (рис. 1). Такие кустарники вырастают до 3.2 м, у них небольшое число стволиков (9–42), образующих систему придаточных стеблевых корней, продолжительность жизни их до 25 лет.

Жизненные формы *Salix aurita*

В литературных источниках жизненная форма *S. aurita* определяется как невысокий кустарник высотой 1–3 м (Skvortzov, 1968; Valyagina-Malyutina, 2004). Нами установлено, что во взрослом состоянии ива ушастая может формировать жизненную форму геоксильный кустарник в двух модификациях – эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный (рис. 2) и жизненную форму деревце (рис. 3). Растения этих жизненных формы обитают в различных экологических условиях, у них разное происхождение основных скелетных осей и разные их количественные характеристики.

Онтогенез растений жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник *S. aurita* изучен на особях, растущих на открытых участках заболоченного луга, по окраинам осоковых болот (рис. 2 А).

Растения жизненной формы гипогеогенно-геоксильный кустарник встречаются на окраинах осоковых болот в березовом лесу при наличии верхнего яруса древесной растительности (рис. 2 Б).

Первые этапы онтогенеза (проросток, ювенильное состояние) протекают так же как и у эпигеогенно-геоксильных кустов (рис. 2). Основные различия появляются в *im*- и *v*-онтогенетических состояниях. Как и у *S. rosmarinifolia*., жизненные формы эпигеогенно-геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники *S. aurita* образуются в результате развития побегов формирования из спящих почек нижней части осей имматурных или виргинильных растений (рис. 2). К 3–5 году жизни побеги формирования становятся стволиками. Еще у проростка часть почек становится спящими – это почки, которые находятся в пазухах семядолей. У остальных растений число спящих почек увеличивается за счет мелких почек, которые формируются в пазухах почечных чешуй и нижних фотосинтезирующих листьев. В течение онтогенеза отмечено ветвление спящих почек, что приводит к увеличению их численности.

Жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник образуется при надземном развитии побегов формирования из спящих почек, расположенных на саблевидно-изогнутых базальных частях стволиков (рис. 2 А), состоит из сменяющих друг друга стволиков с продолжительностью жизни до 25 лет, которые образуют каждый раз свою систему придаточных стеблеродных корней. Такие особи вырастают до 2.2–3.4 м, содержат до 60 компактно расположенных стволиков, их диаметр 3.0–6.8 см; диаметр общей кроны куста до 3.5–4.2 м.

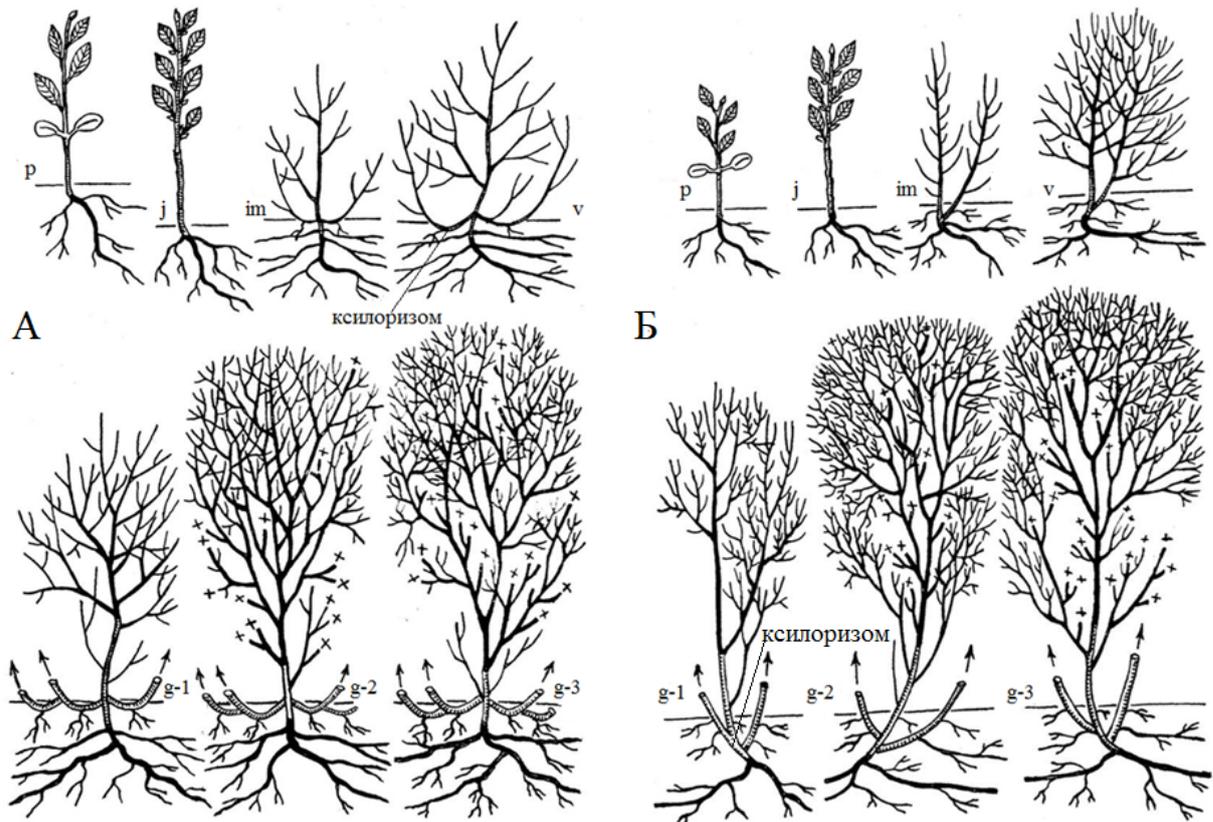


Рис. 2. Схема онтогенеза особей *Salix aurita* жизненной формы эпигеогенно-геоксилный кустарник (А), гипогеогенно-геоксилный кустарник (Б)
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Fig. 2. Scheme of ontogenesis of *Salix aurita* individuals of the epigeogenic-geoxyl shrub (A), hypogeogenic-geoxyl shrub (B)
Symbols: arrows show the direction of growth of skeletal axes, crosses – dead shoots

Жизненная форма гипогеогенно-геоксилный кустарник *S. aurita* формируется при развитии побегов формирования из подземно расположенных спящих почек ксилоризома (рис. 2 Б). Особи этой жизненной формы вырастают до 4.0 м, у них до 2–4 стволиков, диаметр ствола 6–9 см; диаметр общей кроны куста до 1.8–3.2 м.

Жизненная форма деревце *S. aurita* встречается один раз на возвышении в сухом участке березового леса вблизи травяного болота (вблизи д. Пиявочное Арзамасского района) (рис. 3).

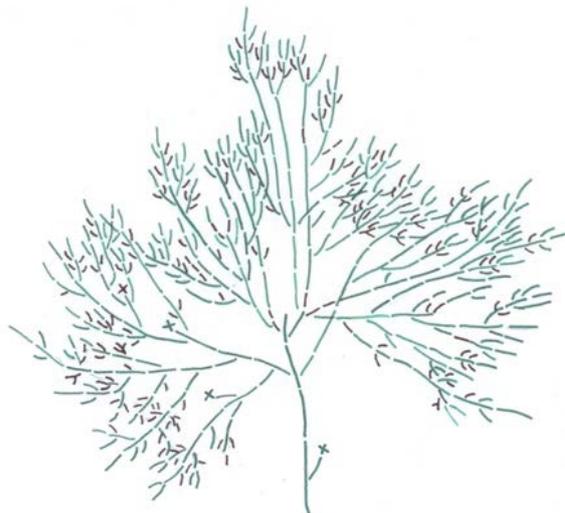


Рис. 3. Схема строения основной скелетной оси *Salix aurita* (жизненная форма деревце) в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии
Условные обозначения: зеленым цветом обозначены побеги средней длины, черным – короткие побеги

Fig. 3. Structural diagram of the main skeletal axis of *Salix aurita* (life form of a tree) in a middle-aged generative ontogenetic state
Symbols: green indicates shoots of medium length, black indicates short shoots

Растение данной жизненной формы находится в средневозрастном генеративном состоянии. Его высота – 1.55 м, возраст – 20 лет, его диаметр – 3.2 см, крона расположена на высоте 24 см, при этом ее диаметр 1.4 м. Порядок ветвления побегов – 8–9, длина годовых приростов побегов нарастания – 16–25 см. Из спящей почки подземно расположенного ствола сформировалась 8-летняя поросль, достигающая высоты 54 см.

Система главного корня проникает до глубины 10–15 см. Длинные поверхностные придаточные корни диаметром 1–2.5 см и длиной до 4.5 м направлены в разные стороны и достигают воды в болотце, их длина до 4.5 м, а диаметр до 1–2.5 см.

Жизненные формы *Salix myrtilloides* и *S. lapponum*

По литературным данным жизненная форма *S. myrtilloides* определяется как низкий болотный кустарник высотой до 0.2–0.8 (1.3) м (Valyagina-Malyutina, 2004), 0.8–1.5 м (Mazurenko, 2008). В ходе наших исследований установлено, что во взрослом состоянии *S. myrtilloides* может иметь жизненную форму низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник высотой до 1 м (рис. 4 А).

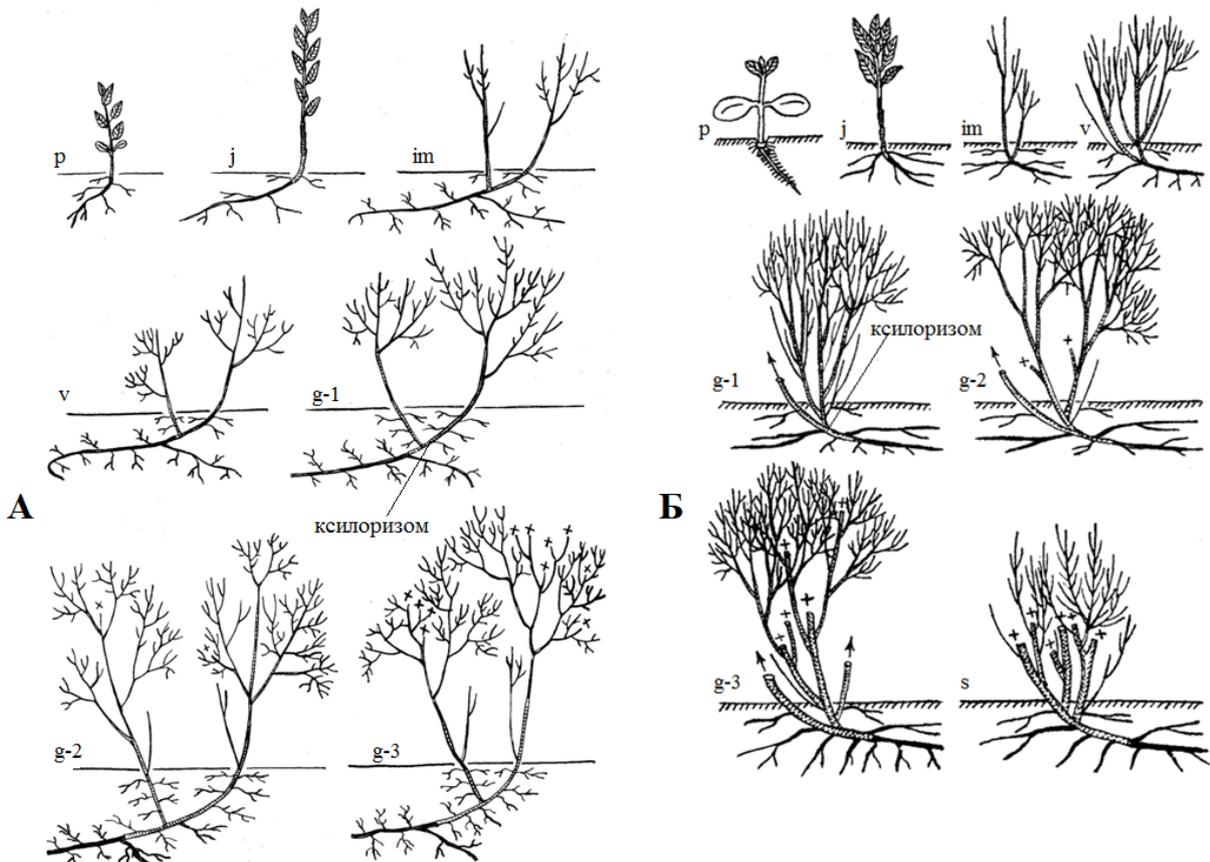


Рис. 4. Схема онтоморфогенеза особей *Salix myrtilloides* (А) и *S. lapponum* (Б) жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник
Условные обозначения: стрелочками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги

Fig. 4. Scheme of ontomorphogenesis of *Salix myrtilloides* (A) and *S. lapponum* (B) individuals of the life form of a low long-xylorhizome hypogeogetic-geoxyl shrub
Symbols: arrows indicate the direction of growth of skeletal axes, crosses indicate dead shoots.

Онтогенез особей *S. myrtilloides* данной жизненной формы был изучен на модельных экземплярах, произрастающих на окраинах осоковых и сфагновых болот (на сфагновых и осоковых кочках) при наличии верхнего яруса травяной и древесной растительности. В составе данного фитоценоза произрастают единичные экземпляры березы белой, сосны обыкновенной,

ели европейской, ивы пепельной, ивы ушастой, ивы приземистой, голубики, много осоки, мха сфагнума и клюквы.

S. lapponum растет на эвтрофных и переходных болотах, заболоченных лугах. В Нижегородской области ива лапландская встречается спорадически, небольшими малочисленными группами особей. Численность имеет тенденцию к снижению (Красная..., 2005). В Нижегородской области вид отмечен на территории Лысковского, Тоншаевского, Ветлужского, Шахунского, Краснобаковского, Воскресенского, Семеновского, Борского, Выксунского, Кулебакского, Балахнинского, Володарского, Арзамасского, Воротынского районов (Красная..., 2005). Местообитания ивы лапландской в Нижегородской области охраняются на территории государственного природно-биосферного заповедника «Керженский», Пижемского комплексного заказника, Пустынского охотничьего заказника и 8 государственных памятников природы (болота и озера) (Красная..., 2005).

В Арзамасском районе *S. lapponum* произрастает на болоте Козьем и болоте Мостовом, которые находятся на территории Пустынского заказника. Нами *S. lapponum* обнаружена на болоте около села Пошатово Арзамасского района – это новое местонахождение *S. lapponum*, не указанное ранее в литературных источниках. Здесь совместно с ивой лапландской произрастают береза бородавчатая, ива пятитычинковая, ива ушастая, ива пепельная, в травянистом ярусе – виды осок, сабельник болотный, шлемник обыкновенный, лапчатка прямостоячая, мох сфагнум.

По литературным данным жизненная форма *S. lapponum* определяется как низкий кустарник, высотой 1–1.5 м (Skvortzov, 1968; Gubanov et al., 2003). Нами жизненная форма *S. lapponum* определяется как низкий длинноксилоризомный гипогегенно-геоксильный кустарник, высотой до 1.5 м, с несколькими скелетными осями (5–7), диаметром стволиков до 2 см (рис. 4 Б).

Таким образом, в ходе онтогенеза у *S. lapponum*, как и у *S. myrtilloides*, во взрослом состоянии образуется жизненная форма низкий длинноксилоризомный гипогегенно-геоксильный кустарник. Данная жизненная форма образуется в результате развития стволиков (основных скелетных осей) из подземно расположенных спящих почек ксилоризома (рис. 4). Низкий длинноксилоризомный гипогегенно-геоксильный куст *S. lapponum* состоит из небольшого числа основных скелетных осей (до 4) с длительностью жизни до 13 лет, образующих систему придаточных стеблеродных корней.

Особи данной жизненной формы наиболее часто произрастают на окраинах осоковых и сфагновых болот, т.е. в местообитаниях, покрытых сфагновыми мхами. В ходе проведенных исследований у *S. lapponum* и *S. myrtilloides* было выделено 2 группы особей по уровню жизненности: 1) особи нормальной жизненности и 2) особи пониженной жизненности (размерная поливариантность). Данные особи могут встречаться в пределах одного растительного сообщества, однако особи нормальной жизненности тяготеют к более разреженным участкам подобных ценозов, характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон (в основном на свободных от растительности или с редкой растительностью сфагновых кочках), а особи пониженной жизненности встречаются на более затененных участках.

Архитектоника изученных видов ив

В качестве основной структурной единицы ив мы рассматриваем трехлетнюю побеговую систему (ТПС), которая состоит из трехлетнего, двухлетнего (одного или нескольких) и нескольких однолетних побегов последнего года вегетации (Nedoseko, 2018). Архитектурный модуль ив – это трехлетняя побеговая система (ТПС), основанная на трех признаках: варианте ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей генеративных побегов.

Структура ТПС зависит от варианта ветвления: у изученных видов кустарников – мезо- и базитония. Сам вариант ветвления коррелирует с числом отмирающих верхних метамеров: у жизненных форм высотой 2.5–4.0 м на побеге отмирает до четырех, у жизненных форм, высотой 1.0–1.7 м – до половины метамеров побега.

Кроме того, структура ТПС зависит от этапности опадения генеративных побегов.

По этому признаку генеративные побеги изученных видов ив можно разделить на две группы: одноэтапно-оппадающие (*S. aurita*, *S. lapponum*); двуэтапно-оппадающие (*S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*) (Nedoseko, Viktorov, 2017; Nedoseko, 2018).

Так как двуэтапно-оппадающие генеративные побеги опадают в два этапа, и их нижняя олиственная часть остается на двулетнем побеге до осени, то их, необходимо учитывать в составе ТПС. Учитывая долговечность вегетативных частей генеративных побегов, вариант ветвления и размер зоны отмирания вегетативных побегов у изученных видов можно выделить следующие архитектурные модули:

1 – модуль I, основанный на мезотонном ветвлении с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для кустарников средней величины (*S. aurita*) (рис. 5);

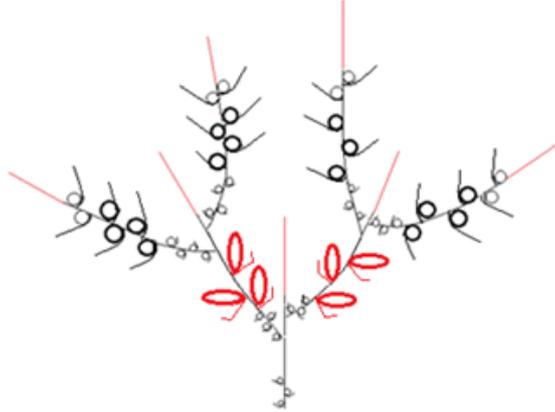


Рис. 5. Архитектурный модуль I / **Fig. 5.** Architectural module I

2 – модуль II, основанный на базитонном ветвлении с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для низких кустарников (*S. lapponum*) (рис. 6);

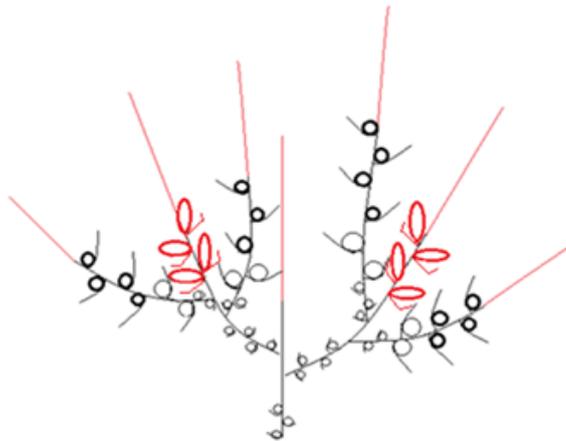


Рис. 6. Архитектурный модуль II / **Fig. 6.** Architectural module II

3 – модуль III, основанный на базитонном ветвлении с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами. Характерен для низких кустарников *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides* (рис. 7).

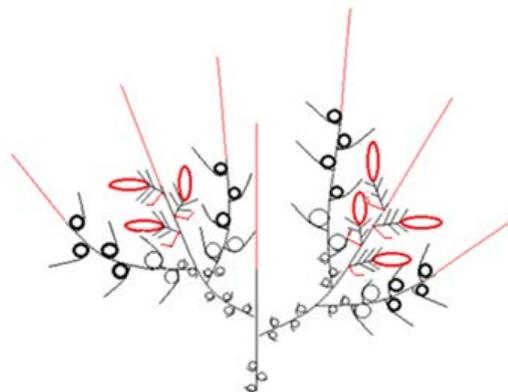


Рис. 7. Архитектурный модуль III / **Fig. 7.** Architectural Module III

(red shows dying parts of shoots and falling parts of generative shoots)

(красным цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)

Условные обозначения

- - спящая почка,
- - вегетативная почка,
- - генеративная почка,
- - лист,
- ┌ - почечная чешуя,
- - соцветие,
- ✚ - вегетативная часть генеративного побега

Спящая почка –	inactive bud
вегетативная почка –	vegetative bud
генеративная почка –	fruit bud
лист –	leaf
почечная чешуя –	bud scale
соцветие –	inflorescence
вегетативная часть генеративного побега –	the vegetative part of the generative shoot

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно литературным данным ивы сформировались в начале третичного периода (Krishtofovich, 1957; Graham, 1964; Pavlyutkin, 2002; Ilinskaya, Klimova, 2006) в условиях бессезонного климата. Первичной ареной трансформации жизненных форм ив исследователи считают поймы рек (Skvortzov, 1968; Afonin, 2006; Mazurenko, 2010; Getmanets, 2011). В дальнейшем бореальные виды ив эволюционировали в различных адаптивных зонах (Afonin, 2006; Getmanets, 2011). В каждой зоне сформировались жизненные формы, наиболее полно соответствующие тем или иным экологическим условиям. К анцестральной жизненной форме ив относят деревья и высокие кустарники с прямостоячими побегами, растущие по берегам рек (Skvortzov, 1968). Выходя за пределы пойм, жизненные формы ив стали претерпевать изменения. На открытых участках заболоченного луга, по окраинам осоковых болот формировалась вегетативно-подвижная жизненная форма эпигеогенно-геоксильный кустарник (рис. 1А, 2А). При этом кустарники становились более низкими, базальные части их анизотропных стволиков укоренялись придаточными корнями, погружаясь в субстрат, куст расширяется, увеличивается число стволиков и усиливается вегетативное разрастание за счет ксилоризомов.

На затененных, участках по окраинах осоковых и сфагновых болот при наличии верхнего яруса древесной растительности образовалась жизненная форма гипогеогенно-геоксильного кустарника (рис. 1Б, 2Б). Эпигеогенно-геоксильные кустарники чаще растут вне полога леса, а гипогеогенно-геоксильные кустарники растут под пологом древесной растительности. Вероятно, это связано с повышенной светолюбивостью эпигеогенно-геоксильных форм. Данные жизненные формы характерны в основном для *S. rosmarinifolia*, *S. aurita*. На сухих субстратах под пологом древесного яруса сформировалась жизненная форма «деревце» (*S. aurita*,) (3). Особи данной жизненной формы – небольшой высоты, с одним стволиком и низкорасположенной кроной с небольшим числом вариантов побегов.

На болотистых субстратах скелетные оси погружались в моховую подушку, укоренялись там с помощью придаточных корней, образуя жизненную форму низкий длиноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник (рис.4). Растения *S. myrtilloides* и *S. lapponum* данной жизненной формы произрастают в условиях олиготрофных болот, обводненных с поверхности. Болотные виды имеют небольшую продолжительность онтогенеза, выработали следующие приспособления: способность быстрого укоренения, образование длинных ксилоризомов, небольшую высоту особей и уменьшение разнообразия побегов и побеговых систем в кроне.

В качестве основной структурной единицы побеговой системы ив мы рассматриваем трехлетнюю побеговую систему (ТПС), которая соответствует ЭПС – элементарной побеговой

системе (Antonova, Lagunova, 1999). На основе ТПС с учетом трех признаков: вариант ветвления, размер зоны отмирания вегетативных побегов (число отмирающих верхних метамеров), долговечность вегетативных частей генеративных побегов у изученных видов ивы выделяем три архитектурных модуля.

Каждой группе ив, относящихся к одинаковым жизненным формам, присущи разные архитектурные модули, что обусловлено разным вариантом ветвления и этапностью опадения генеративных побегов (табл. 1).

Таблица 1. Жизненные формы и архитектурные модули изученных видов ив

Table 1. Life forms and architectural modules of the studied types of willows

Виды ив Types of willows	<i>S. aurita</i>	<i>S. rosmarinifolia</i>	<i>S. myrtilloides</i>	<i>S. lapponum</i>
<i>Жизненные формы Life forms</i>				
Эпигеогенно-геоксильный кустарник Epigeogenic-geoxylic shrub	+	+		
Гипогеогенно-геоксильный кустарник Hypogeogenic-geoxylic shrub	+	+		
Дерево Tree	+			
Низкий длиннохлоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник Low long-xylorizome hypogeogenic-geoxyl shrub			+	+
<i>Архитектурные модули Architectural modules</i>				
Архитектурный модуль I Architectural Module I	+			
Архитектурный модуль II Architectural Module II				+
Архитектурный модуль III Architectural Module III		+	+	

Возможно, эта особенность позволяет ивам существовать в различных экологических условиях и проявлять поливариантность развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antsiferov] Анциферов Г.И. 1984. Ива. М. 101 с.
- [Antonova, Lagunova] Антонова И.С., Лагунова Н.Г., 1999. О модульной организации некоторых групп высших растений. — Журнал общей биологии. 60(1): 49–59.
- [Afonin] Афонин А.А. 2006. Изменчивость ив брянского лесного массива и перспективы их селекции на устойчивость и продуктивность: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Брянск. 46 с.
- Argus G.W. 1997. Infrageneric classification of *Salix* (Salicaceae) in the new world. — Systematic Botany Monographs. 52: 1–121.
- [Getmanets] Гетманец И.А. 1994. Морфологические особенности побегов и жизненные формы *Salix rosmarinifolia* L., *Salix repens* L. — Успехи экологической морфологии растений: межвузовский сборник научных трудов. М. С. 20–21.
- [Getmanets] Гетманец И.А. 2011. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: дис. ... д-ра биол. наук. Омск. 330 с.
- Graham A. 1964. Origin and evolution of the biota of S.E. — North America. Evolution. 18: 571–585.
- [Gubanov et al.] Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2003. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 2. М. 665 с.

- [Derviz-Sokolova] Дервиз-Соколова Т.Г. 1982а. Морфология ив Северо-Востока СССР в связи с проблемами жизненных форм покрытосеменных растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 53 с.
- [Derviz-Sokolova] Дервиз-Соколова Т.Г. 1982б. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР. — Бот. журн. 67(7): 975–982.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview. — *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 1 (2): 1–31.
- Halle F. 1975. The concept of architectural models in vascular plants. — В кн.: Тезисы докладов XII Международного Ботанического конгресса. Л. Т. 1. С. 216.
- Halle F., Oldemann R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- [Pinskaya, Klimova] Ильинская И.А., Климова Р.С. 2006. *Salix protopaniculata* (Salicaceae) из нижнего миоцена Приморья. — Бот. журн.. 91(8): 1242–1243.
- [Istomina, Bogomolova] Истомина И.И., Богомолова Н.Н. 1991. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников. — Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 96(4): 68–78.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.И., Стаменов М.Н. 2004. Архитектурные модели лесообразующих видов деревьев средней полосы Европейской части России. — Бот. журн. 109(10): 89–106.
- [Krasnaya...] Красная книга Нижегородской области. 2005. Нижний Новгород. 328 с.
- [Krishtofovich] Криштофович А.Н. 1957. Палеоботаника. Л. 650 с.
- [Mazurenko] Мазуренко М.Т. 2007. Пути соматической эволюции ивы (*Salix* L.) подрода *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov на северо-востоке Азии. — Бюллетень Глав. бот. сада РАН. 193: 106–116.
- [Mazurenko] Мазуренко М.Т. 2010. Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде Ива (*Salix*, Salicaceae L.). — Бюллетень Бот. сада-института ДВО РАН. 7: 4–22.
- [Nedoseko, Viktorov] Недосеко О.И., Викторов В.П. 2017. Филогенетические связи жизненных форм и архитектурных модулей бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*. — В кн.: Систематика и эволюционная морфология растений: материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. М. С. 277–282.
- [Nedoseko] Недосеко О.И. 2018. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* Dumort. в онтогенезе: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 43 с.
- [Pavlyutkin] Павлюткин, Б.И. 2002. Неогеновые виды *Salix* и *Chosenia* (Salicaceae) Приморья, Дальний Восток России. — Ботанический журнал. 87(4). С.129-138.
- [Rabotnov] Работнов, Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Труды Ботанического института АН СССР им. В.Л. Комарова. Сер.3 (Геоботаника). 6: 7–204.
- [Rastitelnost...] Растительность Европейской части СССР. 1980. М. 429 с.
- [Skvortzov] Скворцов А.К. 1968. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М. 255 с.
- Skvortsov A. K. 1999. Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision. Joensuu: University of Joensuu. 307 p.
- [Smirnova et al.] Smirnova, O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovskii A.M. 1999. Ontogeny of a tree. — Бот. журн. 84(12): 8–19.
- Tomlinson F.B. 1978. Branching and axis differentiation in tropical trees. — *Tropical trees as living systems*. Cambridge. P.187–207.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2. С.7–34.
- [Valyagina-Malyutina] Валягина-Малюткина Е.Т. 2004. Ивы европейской части России. М. 217 с.

LIFE FORMS AND ARCHITECTURAL MODULES OF SWAMP WILLOW SPECIES IN BOREAL ZONE OF EURASIA

© 2026 O.I. Nedoseko^{1*}, M.V. Kostina^{2,3,**}

¹Lobachevsky National Research Nizhny Novgorod State University, Arzamas branch
36, K. Marx Str., Arzamas, Nizhny Novgorod region, 607220, Russia

²Moscow Pedagogical State University
6/3, Kibalchicha Str., Moscow, 129164, Russia

³Sevastopol State University
33, Universitetskaya Str., Sevastopol, 299053, Russia

*e-mail: nedoseko@bk.ru

**e-mail: mv.kostina@mpgu.su

Abstract. Using the example of four types of swamp willows, 4 life forms and three architectural modules are distinguished. Depending on the environmental conditions, morphological polyvariety of the development is manifested in two species, leading to the formation of several life forms in adulthood: in *Salix rosmarinifolia*, two life forms are formed – epigeogenic-geoxylic and hypogeogenic-geoxylic shrubs, in *S. aurita*, three life forms are formed – epigeogenic-geoxylic and hypogeogenic-geoxylic shrubs and a life form of a tree. In *S. lapponum* and *S. myrtilloides*, due to the same type of growing conditions, one life form is formed in the adult state – a low long-xylorizome hypogeogenic-geoxyl shrub. The willow architectural module is a three-year shoot system (TSS) based on three traits: the branching variant, the size of the vegetative shoot dieback zone, and the longevity of the vegetative parts of generative shoots. Based on these features, three architectural modules have been identified in the studied species.

Keywords: boreal willow species, marsh species, life forms, architectural modules.

Submitted: 01.08.2025. **Accepted for publication:** 05.03.2026.

For citation: Nedoseko O.I., Kostina M.V. 2026. Life forms and architectural modules of swamp willow species in boreal zone of Eurasia. — Phytodiversity of Eastern Europe. 20(1): 33–45. DOI: 10.24412/2072-8816-2026-20-1-33-45

REFERENCES

- Antsiferov G.I. 1984. Iva [The Willow]. Moscow. 101 p. (In Russ.)
- Antonova I.S., Lagunova N.G., 1999. On modular organization of some groups of plants. — Zhurn. Obschch. biol. 60(1): 49–59. (In Russ.)
- Afonin A.A. 2006. Izmenchivost' iv bryanskogo lesnogo massiva i perspektivy ikh selektsii na ustoichivost' i produktivnost' [Variability of willows in the Bryansk forest and prospects for their selection for stability and productivity]. Avtoref. dis. ... dokt. s-kh. nauk. Bryansk. 46 s. (In Russ.)
- Argus G.W. 1997. Infrageneris classification of *Salix* (Salicaceae) in the new world. — Systematic Botany Monographs. 52: 1–121.
- Getmanets I.A. 1994. Morfologicheskie osobennosti pobegov i zhiznennye formy *Salix rosmarinifolia* L., *Salix repens* L. [Morphological features of shoots and life forms of *Salix rosmarinifolia* L., *Salix repens* L.]. — In: Uspekhi ekologicheskoi morfologii rastenii. — Mezhdvuzovskii sbornik nauchnykh trudov. Moscow. P. 20–21. (In Russ.)
- Getmanets I.A. 2011. Ekologicheskoe raznoobrazie i biomorfologiya roda *Salix* L. Yuzhnogo Urala [Ecological diversity and biomorphology of the genus *Salix* L. in the Southern Ural]. Dis. ... d-ra biol. nauk. Omsk. 330 p. (In Russ.)
- Graham A. 1964. Origin and evolution of the biota of S.E. — North America. Evolution. 18. P. 571–585.
- Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tihomirov V.N. 2003. Illyustrirovannyi opredelitel' rastenii Srednei Rossii [Illustrated guide to plants of Central Russia]. V. 2. Moscow. 665 p. (In Russ.)
- Derviz-Sokolova T.G. 1982a. Morfologiya iv Severo-Vostoka SSSR v svyazi s problemami zhiznennykh form pokrytosemennykh rastenii [Morphology of willows of the North-East of the USSR

- in connection with the problems of life forms of angiosperms]. Avtoref. dis. ... d-ra boil. nauk. Moscow. 53 p. (In Russ.)
- Derviz-Sokolova T.G. 1982b. Zhiznennyye formy iv Severo-Vostoka SSSR [Life forms of the willows of the North-East of the USSR]. — Bot. zhurn. 67(7): 975–982. (In Russ.)
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 1(2): 1–31.
- Halle F. 1975. The concept of architectural models in vascular plants. — In.: Tezisy dokladov XII Mezhdunarodnogo Botanicheskogo congressa. V. 1. Leningrad. P. 216.
- Halle F., Oldemann R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Ilyinskaya I.A., Klimova R.S. 2006. *Salix protopaniculata* (Salicaceae) from the lower miocene of Primorye. — Bot. zhurn. 91(8): 1242–1243 (In Russ.).
- Istomina I.I., Bogomolova N.N. 1991. Ontogenesis polyvariability and life forms of forest shrubs. — Byulleten' MOIP. Otd. Biol. 96(4): 68–78. (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Stamenov M.N. 2004. Constructive organization of forest-forming tree species growing in the middle zone of European Russia. — Bot. zhurn. 109(10): 89–106. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Nizhegorodskoi oblasti [The Red Book of the Nizhny Novgorod region]. 2005. Nizhny Novgorod. 328 p. (In Russ.).
- Krishtofovich A.N. 1957. Paleobotanika [Paleobotany]. Leningrad. 650 p. (In Russ.).
- Mazurenko M.T. 2007. The courses of somatic evolution of willows (*Salix* L.), the subgenus *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov, in northeastern Asia. — Byulleten Glav. bot. sada RAN. 193: 106–116. (In Russ.).
- Mazurenko M.T. 2010. The main evolutionary rearrangements of biomorfes in the genus Willow (*Salix* L., Salicaceae). — Byulleten Bot. sada-instituta DVO RAN. 7: 3–22. (In Russ.).
- Nedoseko O.I., Viktorov V.P. 2017. Filogeneticheskie svyazi zhiznennekh form i arkhitekturnykh modulei boreal'nykh vidov iv podrodov *Salix* i *Vetrix* [Phylogenetic relationships of life forms and architectural modules of boreal willow species and subgenera *Salix* and *Vetrix*]. — In: Sistematika i evolyutsionnaya morfologiya rastenii. Materialy konferentsii, posvyashchyonnoi 85-letiyu so dnya rozhdeniya V.N. Tikhomirova. Moscow. P. 277–282. (In Russ.).
- Nedoseko O.I. 2018. Stanovlenie zhiznennykh form i arkhitektoniki kron boreal'nykh vidov iv podrodov *Salix* i *Vetrix* Dumort. v ontogeneze [Formation of life forms and crown architecture of boreal species and willows of the subgenera *Salix* and *Vetrix* Dumort. in ontogenesis]. Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Moscow. 43 p. (In Russ.).
- Pavlyutkin B.I. 2002. Neogene *Salix* and *Chosenia* (Salicaceae) of Primorye, Russian Far East. — Bot. zhurn. 87(4): 129–138. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyi tsikl mnogoletnih travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow communities]. — Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR im. V.L. Komarova. Ser. 3. Geobotanika. 6: 7–204. (In Russ.).
- Rastitelnost Evropeiskoi chasti SSSR [The vegetation of the European part of the USSR]. 1980. Moscow. 429 p. (In Russ.).
- Skvortsov A. K. 1999. Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision. Joensuu: University of Joensuu. 307 p.
- Skvortzov A.K. 1968. Ivy SSSR – sistematicheskii i geograficheskii obzor [Willows of the USSR (systematic and geographical review)]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Smirnova, O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovskii A.M. 1999. Ontogeny of a tree. — Bot. Zhurn. 84(12): 8–19. (In Russ.).
- Tomlinson F.B. 1978. Branching and axis differentiation in tropical trees. — In: Tropical trees as living systems. Cambridge. P. 187–207.
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. — Biol. nauki. 2: 7–34. (In Russ.).
- Valyagina-Malyutina E.T. 2004. Ivy evropeiskoi chasti Rossii [Willows of the European part of Russia]. Moscow. 217 p. (In Russ.).