

Ирина Анатольевна ГЕТМАНЕЦ —  
зав. кафедрой ботаники  
Челябинского государственного  
педагогического университета,  
кандидат биологических наук, доцент  
igetmanec@mail.ru

УДК 581.4:581.5

## ИВЫ ЮЖНОГО УРАЛА:

### БИОМОРФЫ, ЭКОМОРФЫ, ЛАНДШАФТНЫЕ ГРУППЫ

### THE WILLOWS OF THE SOUTHERN URAL:

### BIOMORPHS, ECOMORPHS, LANDSCAPE GROUPS

**АННОТАЦИЯ.** Описана приуроченность ив Южного Урала к широтно-географическим зонам, намечены ландшафтные группы. Выявлена морфологическая поливариантность биоморф как результат адаптации к экстремальным условиям среды. Выделены эдафотопические и ценотические экоморфы и субстратно-экологические группы, детерминированные комплексом прямодействующих экологических факторов.

**SUMMARY.** The relationship of the willows of the Southern Ural to the latitudinal geographical zones is described, the landscape groups are determined in the given article. The morphological multivariance of the biomorphs, as a result of the adaptation to extreme environment conditions, is revealed. The edaphotopic and coenotic ecomorphs and substrate ecological groups are singled out. They are determined by a complex of the direct ecological factors.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА.** Биоморфа, экоморфа, субстратно-экологическая группа, ландшафтная группа.

**KEY WORDS.** Biomorph, ecomorph, substrate-ecological group, landscape group.

Род *Salix* L. занимает первое место в дендрофлоре Южного Урала по видовому разнообразию. Опираясь на современные сводки (И.В. Беляева, П.В. Куликов, Л.В. Рязанова), анализ обширного материала ведущих гербариев России (LE, SVER, МНА, СНРУ), а также руководствуясь собственными наблюдениями за ивами в рамках единой физико-географической страны (с 1989 г.) можно утверждать, что на территории Южного Урала произрастает 24 вида ив.

Полевые исследования проведены на равнинной территории Южного Урала в пределах трех широтных географических зон: лесной, лесостепной и степной в самых различных типах ландшафта: от темнохвойных и смешанных лесов до ковыльных степей, а также на горном Урале в поясах с различными высотными пределами от 300 до 1400 м н.у.м. В восточных предгорьях Урала на высоте 280-350 м н.у.м. в пределах южного лесничества Ильменского государственного заповедника на травяных и сфагновых болотах были изучены *Salix lapponum* L., *S. myrtilloides* L., *S. cinerea* L. На высоких горных вершинах подгольцового и гольцового поясов гор Уреньга, Ирмель, Зигальга, Нургуш исследованы арктомонтанные ивы *S. arctica* Pall., *S. glauca* L., *S. lanata* L., *S. uralicola* I. Beljaeva, обитающие близ верхней границы леса, а также в тундрах различного типа от болотистых до сухих. Изучение большинства кустарниковых ив *S. rosmarinifolia* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. triandra* L.,



*S. pentandra* L. и др. проведено в пределах лесостепи Южного Урала и степного Зауралья в местах их массового произрастания, в западных кустарниковых зарослях, «чилижниках», в заболоченных березово-осиновых и осиново-березовых колках, по краям осоковых болот. *S. alba* L., *S. viminalis* L., *S. triandra*, *S. vinogradovii* A. Skvorts. описаны из пойм средних и малых рек: Миасс, Ай, Урал, Уй, Юрюзань, Увелька, Караболка, Большой Ик и др.

Анализ полевых наблюдений позволил выявить приуроченность видовых таксонов к ботанико-географическим зонам в пределах исследуемой физико-географической страны, отметить массовые и единичные виды, а также наметить ландшафтные группы.

- Ивы, встречающиеся широко во всех природных зонах в пределах исследуемой территории, как правило, в интразональных типах растительности: *S. alba*, *S. caprea* L., *S. cinerea*, *S. triandra*, *S. pentandra*, *S. viminalis*.

- Узкозональные виды, отмеченные в одной природной зоне и приуроченные к специфическим условиям обитания: *S. glauca*, *S. arctica*, *S. lanata*, *S. uralicola*. Они тяготеют к обнаженным от леса склонам субальпийского пояса, горным плато. *Salix rosmarinifolia*, *S. vinogradovii*, *S. caspica* Pall. описаны из засоленных осиново-березовых колков блюдцевидных понижений рельефа.

Ландшафтные группы ив:

- виды, приуроченные к лесной зоне: *S. alba*, *S. arctica*, *S. aurita* L., *S. bebbiana* Sarg., *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. Gmelini* Pall., *S. glauca*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. pentandra*, *S. philicifolia* L., *S. pyrolifolia* Ledeb., *S. triandra*, *S. uralicola*, *S. viminalis*. Из приведенных 18 видов массовыми для лесной зоны являются лишь: *S. alba*, *S. caprea*, *S. cinerea*; *S. glauca*, *S. lapponum*, *S. myrsinifolia*, *S. pentandra*, *S. triandra*, *S. viminalis*, остальные встречаются единично, редко, спорадически;

- виды, произрастающие в пределах лесостепной зоны: *S. alba*, *S. aurita*, *S. bebbiana*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. Gmelini*, *S. x fragilis* L., *S. lapponum*, *S. myrsinifolia*, *S. pentandra*, *S. philicifolia*, *S. pyrolifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana* Willd., *S. triandra*, *S. viminalis*. Из 16 таксонов широко встречаются только 7: *S. alba*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. lapponum*, *S. myrsinifolia*, *S. pentandra*, *S. triandra*;

- виды, представленные в степной зоне: *S. acutifolia* Willd., *S. alba*, *S. bebbiana*, *S. caprea*, *S. caspica*, *S. cinerea*, *S. Gmelini*, *S. x fragilis*, *S. pentandra*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*. Массовыми видами являются *S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*;

- виды ив, адаптированные к антропогенно-измененным ландшафтам (урбанизированным городским экосистемам): *S. alba*, *S. cinerea*, *S. x fragilis*, *S. pentandra*, *S. viminalis*.

Подробный анализ приуроченности ив показал, что в широтном направлении видовой состав в целом и массовых видов в частности уменьшается. Эта тенденция вполне объяснима. Род возник в теплоумеренном поясе, и преимущественно развивался в сторону умеренного и холодного климата [1], о чем свидетельствует широкое распространение ив в горнолесной зоне Южного Урала и представленность молодого «холодолюбивого слоя» подродов *Vetrix* и *Chamaetae* в виде многочисленных бореальных секций:

Широкая зональная и поясная амплитуда, освоение различных экологических ниш, длительный путь биоморфологического таксонообразования, имеющий огромное значение в этой группе, привели к разнообразию биоморф. Ивы Южного Урала — листопадные макро- и нанофанерофиты, а также хамефиты с



акросимподиальным типом нарастания побеговых систем, представлены следующими биоморфами:

- одноствольные, мало-, многоствольные деревья, «деревья-кусты», с шаровидной и овальной кроной (*S. alba*, *S. caprea*, *S. x fragilis*);

- высокие и низкие, рыхлые и компактные, аэроксильные, геоксильные, эпигеогенно-гипогеогенные ксилоризомные кустарники (*S. aurita*, *S. caspica*, *S. glauca*, *S. lapponum*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. pentandra*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. vinogradovii* и др.);

- длинноксилоризомные факультативные полустланники и стланиковые деревья (*S. alba*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis*);

- аэроксильные, геоксильные, эпигеогенно- и гипогенно-ксилоризомные придаточнокорневые кустарнички (*S. arctica*, *S. glauca*, *S. lanata*).

Из 24 видов жизненной формой дерева обладают 2 вида (8,3%), деревья и кустарника — 3 вида (12,5%), кустарник — 15 видов (62,5%), кустарник-кустарничек — 4 вида (16,7%). Как видно, наиболее распространенной среди ив является жизненная форма кустарник (62,5%), причем она характерна как для крупнорослых, так и для низкорослых форм. И это неслучайно, поскольку кустарники, по выражению Т.И. Серебряковой, — «довольно универсальный тип жизненных форм, встречающийся во всех природных зонах и поясах растительности». Действительно, кустарниковые биоморфы мы отмечаем у большинства видов во всех ботанико-географических зонах, но специфика местобитаний определяет ход онтоморфогенеза и в итоге габитуальные особенности кустарниковой формы роста. На мезотрофных сфагновых болотах нами описаны невысокие (до 1 м), геоксильные, малоосные, с 2-4 скелетными осями этажированного строения и рыхлой кроной кустарники (*S. cinerea*, *S. lapponum*, *S. myrtilloides*).

В условиях речных долин, вдоль берегов, ежегодно затапливаемых во время весеннего паводка, *S. triandra*, *S. viminalis* представлены высокими (до 4 м), многоосными, геоксильными кустарниками, с большим количеством (до 40-50) хлыстообразных скелетных осей.

В заболоченных березово-осинных колках, приуроченных к западным понижениям рельефа, вокруг стариц, на пойменных влажно-разнотравных лугах с полупроточным увлажнением ивы, как правило, образуют трудно проходимые заросли и представлены компактными геоксильными кустами с шаровидной кроной высотой и диаметром до 2,5 м.

В осиново-березовых лесах, при освещенности на уровне почвы 3-4,5% от освещенности открытого места формируются полупростратные формы роста — геоксильные, длинноксилоризомные, факультативные полустланики с незначительной продолжительностью жизни до 15-17 лет. Эта тенденция отмечена и для других видов (*Tilia cordata* Mill., *Euonymus verrucosa* Scop., *Lonicera xylosteum* L.) [2], [3], [4].

В условиях избыточного увлажнения на осоковых и осоково-вейниковых болотах ивы образуют одноствольные «деревца» до 1 м высотой с маленькой продолжительностью жизни вследствие затопления многолетней базальной части материнского стволика и гибели расположенных на нем спящих почек.

В специфических условиях режима половодья формируются стланиковые формы деревьев (*S. alba*, *S. x fragilis*) с полностью лежащими стволами, либо поднимающимися над поверхностью песка. На надпойменных террасах жизненные формы этих ив представлены низкокронными одноствольными деревьями. Но такая биоморфа встречается редко и только в условиях природного и



антропогенного стресса. Чаще образуются «деревья-кусты» или малоствольные деревья, формированию которых способствует раннее пробуждение спящих почек в верхней или базальной части материнского ствола. Подобное явление в природной обстановке отмечено у липы, ильма и граба [4].

Трансформация биоморф по высотному профилю прослежена у *S. glauca*, *S. myrsinifolis*, *S. uralicola*. В поясе темно-хвойных лесов (750-800 м н.у.м.) на сухих каменистых склонах, где древесный ярус разрежен отмечены единичные особи ив, которые представлены рыхлыми геоксильными кустарниками с хлыстовидными стволиками. В поясе подгольцовых субальпийских темнохвойных лесов, на высоте около 1000 м н.у.м., где еловые леса и криволесья чередуются и комплексируют с влажными субальпийскими лугами, ивы представлены компактными геоксильными эпигеогенно-ксилоризомными кустарниками небольшой высоты (до 1 м) с 10-12 толстыми скелетными осями. На горных хребтах (1400 м н.у.м.) виды рода *Salix* L. — ксилоризомные кустарнички, со способностью к шпалерному росту, занимают тундровые лужайки и образуют площадки до 2-3 м<sup>2</sup>. Описанная выше морфологическая поливариантность биоморф представляет собой адаптационный механизм устойчивости видовых популяций к суровым экстремальным условиям среды (горные плато, безлесные поймы, сфагновые болота).

В целях упрощения классификации жизненных форм, с учетом неразрывного единства организма и среды, используют термин «экобиоморфа». Несомненно, экоморфа и биоморфа находятся в неразрывной связи, т.к. детерминированы как экологические потребности и биологические возможности видов. Не останавливаясь на эволюции самого понятия «экоморфа» и целесообразности его применения в экологическом анализе видового состава фитоценоза, примем его как тип отношения растений к определенным экологическим режимам внешней среды и рассмотрим отношения ив к режимам отдельных прямодействующих факторов, т.е. будем опираться с частными экоморфами в понимании Д.Н. Цыганова [5]. Далее приводим некоторые экологические характеристики видовых таксонов, выраженных через амплитуду толерантности по отношению к режимам следующих факторов: увлажнение почв, обобщенный солевой режим почв, кислотность почв, богатство почв азотом, переменность увлажнением и режим затенения.

Природные свойства ив крайне неоднородны, каждый вид обладает специфическими экологическими характеристиками. Однако у отдельных видов во взаимоотношениях со средой много общих черт, позволяющих группировать их по отношению к режиму определенного прямодействующего фактора. Как утверждают некоторые исследователи, особое значение в распространении бореальных видов, а ивы относятся к этой эколого-ценотической группе, имеют эдафотопические факторы [5]. По шкале увлажнения почв изученные ценопопуляции ив Южного Урала находятся в пограничных условиях от сухолесолугового / влажнелесолугового до болотнелесолугового и болотного увлажнения. Тем не менее можно отметить следующие группы:

- виды, тяготеющие к режиму сухолесолугового увлажнения (*S. caprea*, *S. Gmelini*, *S. rosmarinifolia*).
- виды, предпочитающие прибрежно-водный режим увлажнения (*S. alba*, *S. triandra*, *S. viminalis*).
- виды, болотнелесолугового и болотного режимов увлажнения (*S. myrtilloides*, *S. lapponum*, *S. cinerea*).



Что касается характеристики переменности увлажнения, то исследуемые виды предпочитают режимы от устойчивого до резкопеременного увлажнения.

По шкале кислотности почв можно отметить широкие пределы варьирования рН среды: от очень кислой (3,5-4,5) до слабощелочной (7,2-8,0).

- Ацидофилы: *S. aurita*, *S. myrtilloides*, *S. lapponum*, *S. cinerea*.

- Субалкалофилы: *S. alba*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. viminalis*.

Исследуемые ивы произрастают на небогатых и бедных почвах и даже засоленных. Тем не менее можно выделить группы ив, различающиеся по требованиям к трофности почвы:

- Произрастающие на очень бедной в минеральном отношении почве: *S. aurita*, *S. cinerea*, *S. Gmelini*, *S. starkeana*;

- Приуроченные к небогатой почве: *S. glauca*, *S. lanata*, *S. uralicola*;

- Тяготеющие к богатой в минеральном отношении засоленной почве: *S. alba*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, *S. rosmarinifolia*, *S. vinogradovii*.

По отношению к содержанию доступного азота в почве изученные виды группируются следующим образом:

- Виды, не требующие содержание азота в почве, анитрофилы: *S. aurita*, *S. caprea*, *S. Gmelini*, *S. rosmarinifolia*;

- Виды, произрастающие на почвах достаточно обеспеченных азотом, нитрофилы: *S. fragilis*, *S. myrsinifolia*, *S. triandra*.

Анализируя отношение исследуемых видов ив к прямодействующим эдафотопическим факторам, не всегда удается четко их сгруппировать в эдафоморфы (гидроморфы, рН-морфы, нитроморфы) вследствие нахождения их местообитаний в пограничных условиях действия того или иного режима. Целесообразно, на наш взгляд, выделять у ив субстратно-экологические группы, т.к. в некоторых случаях специфика субстрата, а не почвы, настолько велика, что находит отражение в структурно-динамических признаках жизненных форм, а последние служат индикаторами этих групп, являясь эталоном пластичности растений.

- Флювиафиты — группа ив, приуроченная к пойменному аллювию, легкому подвижному, быстро пересыхающему субстрату, состоящему из мелкопесчаных или илистых частиц, богатому органическими веществами (*S. alba*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*).

- Сфагнофиты — группа ив, приуроченная к субстрату, связанному с развитием торфяного слоя, который характеризуется большой водоудерживающей способностью, затрудненным боковым почвенным стоком и степенью увлажнения 90-92% (*S. aurita*, *S. cinerea*, *S. lapponum*, *S. myrtilloides*).

- Петрофиты — группа ив, связанная своим обитанием с каменистыми субстратами: скалами, осыпями, галечниками и полным отсутствием сформированной почвы, почвенное питание ограничено скоплением мелкозема (*S. arctica*, *S. glauca*, *S. lanata*, *S. uralicola*).

Как известно, все ивы гелиоморфны, но по степени светолюбия, учитывая пределы толерантности, их можно разделить на следующие группы:

- ивы открытых пространств: *S. alba*, *S. x fragilis*, *S. glauca*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. myrtilloides*, *S. myrsinifolia*, *S. viminalis*;

- ивы открытых пространств, но выдерживающие световой режим светлых лесов: *S. aurita*, *S. Gmelini*, *S. pentandra*, *S. phyllycifolia*, *S. starkeana*;

- ивы открытых пространств, но выдерживающие режим тенистых лесов: *S. caprea*, *S. cinerea*.



Климатопические экоморфы связаны с климатографической природой определяющих их факторов, а именно — с зональным режимом тепла и континентальностью климата. По термоклиматической шкале ивы Южного Урала можно сгруппировать следующим образом:

- субарктические/бореальные с тепловым довольством 20-30 ккал / см×см×год (*S. arctica*, *S. glauca*, *S. lanata*, *S. uralicola*);
- бореальная группа с тепловым довольством более высоким 30-40 ккал / см×см×год (*S. caprea*, *S. Gmelini*, *S. starkeana*, *S. viminalis*);
- неморальная группа — 40-50 ккал / см×см×год (*S. alba*, *S. x fragilis*, *S. rosmarinifolia*).

Смена режимов тепла определяет ритмологические изменения в жизни растений: развертывание почек, начало цветения, плодоношение. Безусловно, календарные строки наступления тех или иных фаз находятся в тесной связи с температурными условиями, которые корректируют биологические ритмы развития и сдвигают сроки на несколько дней, но, несмотря на это, можно проследить некоторые тенденции во времени цветения ив.

Существующие в литературе данные о сезонном развитии ив довольно ограничены, часто противоречивы и отмечаются лишь в систематических сводках. Наши наблюдения ив в естественных местообитаниях, а также в урбанизированных экосистемах позволили их сгруппировать по времени цветения следующим образом:

- ранневесенние: *S. alba*, *S. acutifolia*, *S. aurita*, *S. cinerea*. Их цветение начинается и заканчивается в апреле;
- весенние: *S. alba*, *S. cinerea*, *S. Gmelini*, *S. x fragilis*, *S. pentandra*, *S. starkeana*, *S. triandra*. Фаза цветения приходится на май;
- раннелетние: *S. alba*, *S. glauca*, *S. lapponum*, *S. myrtilloides*, *S. pentandra*, *S. uralicola*. Период цветения — июнь;
- позднелетние: *S. alba*, *S. pentandra*, *S. triandra*, *S. viminalis*. Время цветения совпадает со временем спада паводков — июль.

Изученные таксоны в пределах Южного Урала отличаются приуроченностью ко всем широтно-географическим зонам, а также к плюризональным типам растительности, образуя ландшафтные группы. Причем с севера на юг видовой состав в целом и массовых видов в частности уменьшается, что объясняется историей развития рода. Широкая зональная и поясная амплитуда привела к разнообразию биоморф от высокоствольных деревьев до низкорослых вегетативно-подвижных кустарничков. Морфологическая поливариантность жизненных форм представляет собой адаптационный механизм устойчивости ив к экстремальным условиям среды. Приуроченность к разнообразным экологическим нишам по высотному и широтному направлению позволила выделить климатопические эдафотопические и ценотические экоморфы. Но наиболее целесообразным является выделение субстратно-экологических групп, которые детерминированы комплексом прямодействующих экологических факторов, моделью которых могут служить субстратно-динамические признаки жизненных форм.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 260 с.
2. Истомина И.И. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. М., 1991. С. 68-78. Т. 96. Вып. 4.
3. Мазуренко М.Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений // Бот. журн. М., 1978. С. 593-603. Т. 63. № 4.



4. Чистякова А.А. Жизненные формы и их эколого-ценотическая обусловленность // Жизненные формы в экологии и систематике растений. Межвуз. сб. науч. труд. М.: МПГИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 70-76.
5. Цыганов Д.Н. Экоморфы и экологические свиты // Бюлл. МОИП. Отд. биол. М., 1974. С. 128-141. Т. 79. Вып. 2.
6. Беляева И.В., Епачинцева О.В., Шаталина А.А., Семкина Л.В. Ивы Урала: атлас-определитель. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2006. 173 с.
7. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург-Миасс: «Геотур», 2005. 537 с.
8. Рязанова Л.В. Конспект флоры степного юга Челябинской области. Челябинск: ЧГПУ, 2006. 445 с.
9. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. М., 1972. С. 84-149. Т. 1.
10. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

**Александр Германович СЕЛЮКОВ** —  
доцент кафедры зоологии и ихтиологии,  
кандидат биологических наук

**Екатерина Владимировна ЕФРЕМОВА** —  
аспирант кафедры зоологии и ихтиологии

**Галина Николаевна БОНДАРЕНКО** —  
доцент кафедры зоологии и ихтиологии,  
кандидат биологических наук  
[ags-bios@yandex.ru](mailto:ags-bios@yandex.ru)

Тюменский государственный университет

УДК 597:57.017.642:576.35

## **ЦИТОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПЕРВИЧНЫХ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ МУКСУНА COREGONUS MUKSUN (PALLAS)**

## **CYTOMORPHOLOGICAL TRANSFORMATIONS OF PRIMORDIAL GERM CELLS IN THE EMBRYOGENESIS OF MUKSUN COREGONUS MUKSUN (PALLAS)**

**АННОТАЦИЯ.** В статье анализируются цитоморфологические преобразования первичных половых клеток (ППК) у эмбрионов муксуна. Утверждается, что эти преобразования являются составляющими специфического единого процесса пролиферации в период их миграции в область половых зачатков.

**SUMMARY.** Dynamics of cytomorphological transformation of primordial germ cells (PGCs) in mucksun embryos was analyzed. It is asserted that these transformations of PGC are constituent elements of specific single proliferation process during their migration towards the area of gonadal anlage.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА.** Муксун, эмбриогенез, первичные половые клетки (ППК), пролиферация.

**KEY WORDS.** Mucksun, embryogenesis, primordial germ cells (PGCs), proliferation.