

УДК 582.623 DOI 10.21685/2500-0578-2025-1-4

ВАРИАНТЫ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ (*SALICACEAE*)

О. И. Недосеко¹, М. В. Костина², Н. А. Леонова³¹ Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского, Арзамасский филиал, Арзамас, Россия² Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия² Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия³ Пензенский государственный университет, Пенза, Россия³ Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», Пенза, Россия¹ nedoseko@bk.ru, ² mv.kostina@mpgu.su, ³ na_leonova@mail.ru

Аннотация. У бореальных видов ив еще недостаточно изучена структурно-функциональная организация и динамика развития генеративных побегов, что и определило цель исследования. У 16 видов бореальных ив изучали строение весенних генеративных побегов регулярного возобновления и летних вторично цветущих генеративных побегов. Обращали внимание на время появления генеративных побегов, длину, степень олиственности и продолжительность существования вегетативной зоны. У *S. myrsinifolia* выявляли расположение мужских и женских цветков в обоеполых соцветиях и расположение генеративных побегов (мужских, женских и обоеполых) в побеговой системе растения. Установлено, что у изученных видов ив помимо генеративных побегов регулярного возобновления могут развиваться вторично цветущие генеративные побеги. Генеративные побеги регулярного возобновления делятся на одноэтапно опадающие (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. lapponum*), двухэтапно опадающие (*S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*) и условно неоппадающие (*S. pentandra*). Среди вторично цветущих генеративных побегов выделено пять вариантов, различающихся длиной и олиственностью вегетативной зоны. Вторично цветущие генеративные побеги по времени появления можно разделить на летние и позднелетние. У одного и того же вида генеративные побеги регулярного возобновления и вторично цветущие генеративные побеги могут различаться по строению вегетативной зоны. У *S. myrsinifolia* на одном растении могут формироваться мужские, женские и обоеполые соцветия, а генеративные побеги с мужскими соцветиями развиваются как из зимующих почек, так и из спящих почек. Полиморфизм генеративных побегов ив обусловлен степенью олиственности и длительностью сохранности вегетативной зоны, временем образования генеративных побегов, образованием не только однополых, но и обоеполых соцветий.

Ключевые слова: *Salix*, *Salicaceae*, генеративные побеги регулярного роста, вторично цветущие, одноэтапно опадающие, двухэтапно опадающие, условно неоппадающие, однополые и обоеполые

Для цитирования: Недосеко О. И., Костина М. В., Леонова Н. А. Варианты генеративных побегов бореальных видов ив (*Salicaceae*) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-4>

VARIANTS OF GENERATIVE SHOOTS OF BOREAL WILLOW SPECIES (*SALICACEAE*)

O.I. Nedoseko¹, M.V. Kostina², N.A. Leonova³¹ National Research Nizhny Novgorod Lobachevsky State University, Arzamas Branch, Arzamas, Russia² Sevastopol State University, Sevastopol, Russia² Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia³ Penza State University, Penza, Russia³ State Nature Reserve "Volga Forest-Steppe", Penza, Russia¹ nedoseko@bk.ru, ² mv.kostina@mpgu.su, ³ na_leonova@mail.ru

Abstract. The structural and functional organization and dynamics of the development of generative shoots in boreal willow species have not been sufficiently studied yet, which determined the aim of the study. The structure of spring generative shoots of regular renewal and summer secondary flowering generative shoots was examined in 16 species of boreal willows. Attention was paid to the time of the appearance of generative shoots, the length, the degree of vegetation and the duration of the vegetative zone. In *S. myrsinifolia*, the location of male and female flowers in bisexual inflorescences and the location of generative shoots (male, female, and bisexual) in the plan shoot system were revealed. The study found that the examined willow species can develop, in addition to

generative shoots of regular renewal, secondary flowering generative shoots. Generative shoots of regular renewal are divided into single-stage falling (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. lapponum*), two-stage falling (*S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*) and conditionally non-matching (*S. pentandra*). Among the secondary flowering generative shoots, 5 variants were identified, differing in the length and variety of the vegetative zone. Secondary flowering generative shoots can be divided into summer and late summer shoots according to the time of appearance. In the same species, generative shoots of regular renewal and secondary flowering generative shoots may differ in the structure of the vegetative zone. In *S. myrsinifolia*, male, female, and bisexual inflorescences can form on the same plant, while generative shoots with male inflorescences develop from both wintering buds and dormant buds. Polymorphism of generative willow shoots is determined by the degree of vegetation and duration of the vegetative zone, the time of formation of generative shoots, the formation of not only unisexual, but also bisexual inflorescences.

Keywords: *Salix*, Salicaceae, generative shoots regular growth, secondary flowering, single-stage-falling, two-stage-falling, conditionally non-falling, unisexual and bisexual

For citation: Nedoseko O.I., Kostina M.V., Leonova N.A. Variants of generative shoots of boreal willow species (*Salicaceae*) Change of microbial formations in organic poultry waste materials during natural degradation processes. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-4>

Введение

Обычно генеративные побеги ив описывают как сидячие сережки с катафиллами в основании или сережки на ножке с катафиллами и листьями срединной формации [1, 2].

С позиций данного подхода по соотношению во времени между развитием вегетативных побегов и сережек различают сережки ранние, почти ранние, одновременные и поздние [1]. Если ранние сережки цветут до распускания листьев, то к моменту начала цветения поздних сережек на вегетативных побегах уже появляются листья срединной формации. Сроки цветения нередко коррелируют с наличием или отсутствием листьев срединной формации на ножке под соцветием. Однако, как отмечал А. К. Скворцов [1], тип развития сережек не является абсолютно зафиксированным для каждого вида и может различаться в разных частях ареала, меняться из-за погодных условий, варьировать в пределах одной особи или популяции.

А. К. Скворцов [1] также обращал внимание на характер отмирания сережек. Он отмечал, что опадение поздних и одновременных сережек часто бывает двуступенчатым. После цветения отмирают мужские сережки, а после плодоношения – женские, при этом ножка генеративного побега с листьями сохраняет до конца вегетационного периода. У сравнительно немногих видов в пазухах листьев развиваются нормальные почки, и тогда нижняя часть побега не опадает вовсе [3].

Генеративный побег мы рассматриваем с позиций структурно-ритмологического подхода, разработанного И. Г. Серебряковым [4], т.е. как один из вариантов конструктивных единиц, развивающихся за один цикл видимого роста. В состав генеративного побега в отличие от вегетативного элементарного побега помимо почечных чешуй, стебля, листьев и почек входит еще и соцветие [5].

Ранее нами дана была классификация генеративных побегов ряда видов ив, в которой учитывались такие признаки, как длина генеративного побега, длина вегетативной зоны, степень олиственности вегетативной зоны, наличие или отсутствие почек регулярного возобновления [6]. Однако генеративные побеги многих видов бореальных ив в данной классификации не рассматривались.

Кроме того, у ив могут развиваться вторично цветущие побеги, строение и время появления которых также следует учитывать при выявлении разнообразия генеративной сферы представителей данного рода [7]. Вторичное цветение может быть вызвано стрессом, таким как жара, засуха, механическое нарушение, аномальная погода или недостаток минерального питания [8–10].

Ивы – двудомные и раздельнополые растения, однако среди них иногда встречаются однодомные и даже обоеполые особи [11–17].

Такие случаи отклонения в строении соцветий и цветков в иностранной литературе было отмечено у 45 видов. В отечественной литературе обоеполые особи приводятся для восьми видов. При этом основное внимание уделяется морфологии обоеполых цветков – числу тычинок, плодолистиков, степени их срастания, а особенности строения генеративных побегов, в том числе и соцветий, а также расположение генеративных побегов в побеговой системе растений в этих работах не рассматриваются [18–20].

Цель работы состояла в выявлении строения, времени появления и расположения генеративных побегов в побеговой системе растений у 16 бореальных видов ив.

Материалы и методы

Объекты исследования. Объектами изучения были 16 бореальных видов ив из 3 подродов. К подроду *Salix* относятся 4 вида – *S. pentandra*

L., *S. triandra* L., *S. euxina* I. V. Belyaeva и *S. alba* L. К подроду *Vetrix* принадлежат 11 видов – *S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. viminalis* L., *S. gmelinii* Pall., *S. lapponum* L., *S. acutifolia* Willd., *S. rosmarinifolia* L., *S. vinogradovii* A. Scvorts. К подроду *Chamaetia* относится *S. myrtilloides* L. Полевые исследования проводились на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей. Районы исследований характеризуются умеренно-континентальным климатом [21].

Наблюдения проводили начиная с конца марта в течение всего вегетационного периода (по сентябрь включительно, когда можно было встретить вторично цветущие особи). Обращали внимание на наличие или отсутствие листьев срединной формации в вегетативной зоне, этапность опадения генеративных побегов, время появления генеративных побегов, расположение тычиночных и пестичных цветков в обоеполых соцветиях у *S. myrsinifolia*.

При изучении генеративных побегов обращали внимание на длину вегетативной зоны, степень ее олиственности, этапность отмирания генеративных побегов.

При изучении вторично цветущих генеративных побегов отмечали также время их появления – летние и позднелетние.

При рассмотрении обоеполой особи изучали распределение мужских и женских цветков в пределах одного соцветия, а также характер почек, из которых развиваются генеративные

побеги (почки регулярного возобновления или спящие почки).

Генеративные побеги фотографировали и составляли их схемы.

Результаты исследования

У бореальных видов ив в зависимости от времени появления генеративные побеги можно разделить на побеги регулярного возобновления и вторично цветущие.

Генеративные побеги регулярного возобновления

В основании генеративных побегов находится двукилевая почечная чешуя, которая, по версии W. Troll [22], образованна парой сросшихся предлистьев в виде цельного колпачка. Выше по оси генеративного побега располагаются катафиллы или еще и листья срединной формации. Эту часть генеративного побега мы называем вегетативной зоной. Завершается генеративный побег сережковидной открытой кистью.

По степени олиственности вегетативной зоны генеративные побеги можно сгруппировать в четыре типа и расположить в сравнительно морфологический ряд (рис. 1). Крайними членами этого ряда являются, с одной стороны, генеративные побеги с короткой вегетативной зоной и катафиллами – I тип (рис. 1,а).

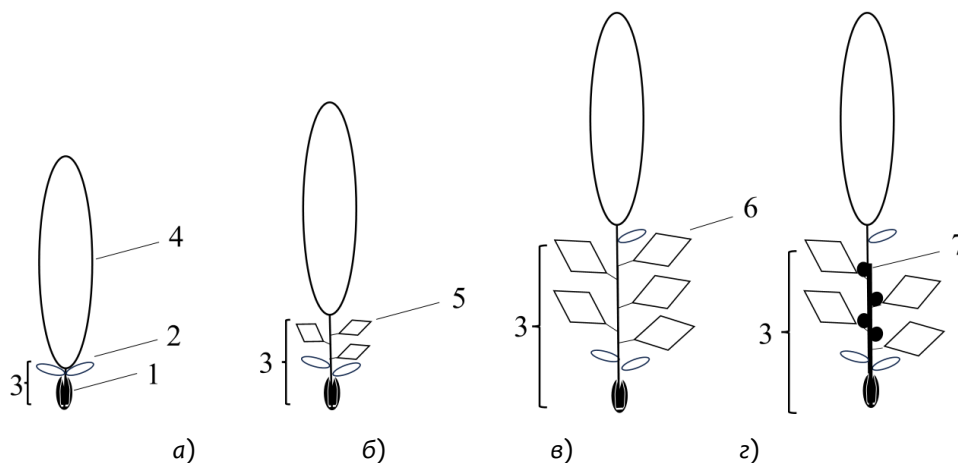


Рис. 1. Строение генеративных побегов изученных видов ив:

- а – генеративные побеги I типа; б – генеративные побеги II типа; в – генеративные побеги III типа;
г – генеративные побеги IV типа; 1 – двукилевая почечная чешуя; 2 – катафиллы;
3 – вегетативная зона; 4 – сережковидная открытая кисть; 5 – небольшие листья срединной формации;
6 – крупные листья срединной формации; 7 – почки регулярного возобновления

Fig. 1. Structure of generative shoots of the examined willow species:

- а – generative shoots of type I; б – generative shoots of type II; в – generative shoots of type III;
г – generative shoots of type IV; 1 – two-keeled bud scale; 2 – cataphylls;
3 – vegetative zone; 4 – catkin-shaped open raceme; 5 – small leaves of the middle formation;
6 – large leaves of the middle formation; 7 – buds of regular renewal

С другой стороны этого ряда находятся генеративные побеги с длинной вегетативной зоной, катафиллами и листьями срединной формации – III тип (рис. 1,в). Промежуточное положение в этом ряду занимают генеративные побеги с вегетативной зоной средней длины, катафиллами и небольшими листьями срединной формации – II тип (рис. 1,б). Следует

отметить, что среди рассмотренных видов и нет видов, у которых в вегетативной зоне в пазухах листьев закладывались почки регулярного возобновления IV тип (рис. 1,г). В этом случае генеративный побег отмирает не полностью, остается многолетний резид, который входит в состав многолетней побеговой системы растения [3].



Рис. 2. Генеративные побеги *S. acutifolia*: мужские и женские

Fig. 2. Generative shoots of *S. acutifolia*: male and female

Характер отмирания генеративных побегов

Среди генеративных побегов регулярного возобновления по характеру отмирания выделены одноэтапно опадающие, двухэтапно опадающие и условно неоппадающие.

Одноэтапно опадающие генеративные побеги характерны для семи видов: *S. acutifolia*,

S. aurita, *S. caprea*, *S. gmelinii*, *S. lapponum*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii* (рис. 2–8). Генеративные побеги опадают обычно вместе со своей короткой нижней вегетативной частью и катафиллами: мужские генеративные побеги – вскоре после цветения, женские – после созревания семян и их освобождения из коробочек.



Рис. 3. Генеративные побеги *S. aurita*: тычиночные и пестичные

Fig. 3. Generative shoots of *S. aurita*: staminate and pistillate



Рис. 4. Генеративные побеги *S. caprea*: мужские и женские

Fig. 4. Generative shoots of *S. caprea*: male and female



Рис. 5. Генеративные побеги *S. gmelinii*: мужские и женские

Fig. 5. Generative shoots of *S. gmelinii*: male and female



Рис. 6. Женские генеративные побеги *S. lapponum*

Fig. 6. Female generative shoots of *S. lapponum*

Рис. 7. Генеративные побеги *S. viminalis*: мужские и женскиеFig. 7. Generative shoots of *S. viminalis*: male and femaleРис. 8. Генеративные побеги *S. vinogradovii*: мужские и женскиеFig. 8. Generative shoots of *S. vinogradovii*: male and female

Опадение генеративных побегов двуэтапно происходит у восьми изученных видов *S. alba*, *S. cinerea*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*, *S. triandra* (рис. 9–16). У них вначале отчленяется в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – нижняя олиственная часть генеративного побега. Летом

олиственная часть генеративных побегов сохраняется и функционирует как вегетативный побег. Она может достигать длины 1,0–2,5 см и содержать 2–5 листьев (*S. alba*, *S. cinerea*, *S. euxina*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*, *S. triandra*) или длины 4 см и содержать 5–8 листьев (*S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*).

Рис. 9. Генеративные побеги *S. alba*: мужские и женскиеFig. 9. Generative shoots of *S. alba*: male and female



Рис. 10. Генеративные побеги *S. cinerea*: мужские и женские

Fig. 10. Generative shoots of *S. cinerea*: male and female



Рис. 11. Генеративные побеги *S. euxina*: тычиночные и пестичные

Fig. 11. Generative shoots of *S. euxina*: staminate and pistillate



Рис. 12. Генеративные побеги *S. myrsinifolia*: мужские и женские

Fig. 12. Generative shoots of *S. myrsinifolia*: male and female



Рис. 13. Генеративные побеги *S. myrtilloides*: мужские и женские

Fig. 13. Generative shoots of *S. myrtilloides*: male and female



Рис. 14. Генеративные побеги *S. rosmarinifolia*: мужские и женские

Fig. 14. Generative shoots of *S. rosmarinifolia*: male and female



Рис. 15. Генеративные побеги *S. starkeana*: мужские и женские

Fig. 15. Generative shoots of *S. starkeana*: male and female

Рис. 16. Генеративные побеги *S. triandra*: мужские и женскиеFig. 16. Generative shoots of *S. triandra*: male and female

Условно неоппадающие генеративные побеги характерны только для *S. pentandra*. У этого вида вегетативный участок женских генеративных побегов сохраняется до весны следующего

года. Однако поскольку полноценные почки регулярного возобновления в вегетативной зоне не образуются, то этот участок резидом не становится (рис. 17).

Рис. 17. Генеративные побеги *S. pentandra*: мужские и женскиеFig. 17. Generative shoots of *S. pentandra*: male and female

Одноэтапно опадающие генеративные побеги относятся к первому и второму выделенному нами типу, двухэтапно опадающие – к третьему типу. Исключение представляет *S. rosmarinifolia*, генеративные побеги которой относятся к второму варианту. Из всех изученных нами видов условно неоппадающие генеративные побеги *S. pentandra* наиболее близки к четвертому типу, но резид у них не формируется.

Вторично цветущие генеративные побеги

В районах исследований встречены вторично цветущие особи восьми видов: *S. cinereal*,

S. euxina, *S. gmelinii*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii* (рис. 18–28).

По нашим наблюдениям, вторично цветущие генеративные побеги могут развиваться в начале и середине лета (июнь, июль), а также в конце лета – в начале осени (август, сентябрь). Мы не выявляли динамику развития вторично цветущих генеративных побегов относительно материнского побега. Поэтому разделение генеративных побегов на силлептические и пролептические требует дальнейшего изучения.



Рис. 18. Генеративные побеги на побеге текущего года *S. cinerea* (июнь)

Fig. 18. Generative shoots on the current year shoot of *S. cinerea* (June)



Рис. 19. Мужские генеративные побеги *S. euixina* на побегах текущего года (сентябрь)

Fig. 19. Male generative shoots of *S. euixina* on the current year shoots (September)



Рис. 20. Мужской генеративный побег на побеге текущего года *S. gmelinii* (июнь)

Fig. 20. Male generative shoot on the current year shoot of *S. gmelinii* (June)



Рис. 21. Мужские генеративные побеги на побеге текущего года *S. myrsinifolia* (июнь)

Fig. 21. Male generative shoots on the current year shoot of *S. myrsinifolia* (June)



Рис. 22. Женский генеративный побег *S. myrsinifolia* на побеге текущего года, образовавшийся из пазушной почки: листья поедены вредителями (август)

Fig. 22. Female generative shoot of *S. myrsinifolia* on the current year shoot, formed from an axillary bud: leaves eaten by pests (August)



Рис. 23. Женские генеративные побеги на побеге текущего года *S. rosmarinifolia* (июль)

Fig. 23. Female generative shoots on the current year shoot of *S. rosmarinifolia* (July)



Рис. 24. Мужские генеративные побеги на побеге текущего года *S. triandra* (июль)

Fig. 24. Male generative shoots on the current year shoot of *S. triandra* (July)



Рис. 25. Женские генеративные побеги на побегах текущего года *S. triandra* (июль)

Fig. 25. Female generative shoots on the current year shoots of *S. triandra* (July)



Рис. 26. Женские генеративные побеги на побеге текущего года *S. viminalis* (июль)

Fig. 26. Female generative shoots on the current year shoot of *S. viminalis* (July)



Рис. 27. Мужской генеративный побег на побеге текущего года *S. viminalis* (июль)

Fig. 27. Male generative shoot on the current year shoot of *S. viminalis* (July)



Рис. 28. Женские генеративные побеги на побегах текущего года *S. vinogradovii* (июнь)

Fig. 28. Female generative shoots on the current year shoots of *S. vinogradovii* (June)

В ходе исследования было выявлено, что у одного и того же вида строение вторично цветущих генеративных побегов и побегов регулярного возобновления может различаться по длине и степени олиственности вегетативной зоны. Например, у *S. triandra* генеративные побеги регулярного возобновления имеют вегетативную олиственную зону длиной до 2,5 см с 5 крупными листьями срединной формации. У вторично цветущих генеративных побегов этого вида может образоваться или короткая вегетативная зона длиной 0,1–0,3 см без листьев срединной формации или удлиненная длиной 1,6 см с 1–2 листьями срединной формации.

Вторично цветущие генеративные побеги у ив мы классифицировали по двум признакам:

длине вегетативной зоны и характеру ее олиственности. По длине вегетативной части выделено три варианта: короткая (0,1–0,3 см); средняя (0,5–1,5 см); длинная (1,7–3,6 см). По наличию или отсутствию листьев срединной формации выделили два варианта вегетативной зоны – неолиственная и олиственная (табл. 2). Учитывая перечисленные признаки, возможно выделить шесть вариантов вторично цветущих генеративных побегов (табл. 1). Однако результаты исследования показали, что у изученных нами видов не встречается один вариант – вторично цветущие генеративные побеги с неолиственной длинной вегетативной частью. Варианты строения вторично цветущих генеративных побегов представлены в табл. 1.

Таблица 1

Варианты вторично цветущих генеративных побегов *S. euxina*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*

Table 1

Variants of secondary flowering generative shoots *S. euxina*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*

	Длина нижней части вег.-ген. побегов					
	Короткая (0,1–0,3 см)		Средней длины (0,5–1,5 см)		Длинная (1,7–3,6 см)	
	Наличие олиственности					
	неолиственная	олиственная	неолиственная	олиственная	неолиственная	олиственная
<i>S. euxina</i>		+				
<i>S. vinogradovii</i>		+				
<i>S. gmelinii</i>		+				
<i>S. viminalis</i>	+			+		
<i>S. triandra</i>	+	+				+
<i>S. cinerea</i>				+		
<i>S. myrsinifolia</i>		+		+		
<i>S. rosmarinifolia</i>		+	+			+

У *S. cinerea*, *S. euxina*, *S. gmelinii*, *S. vinogradovii* встречается только один вариант вторично цветущих генеративных побегов, у *S. myrsinifolia*, *S. viminalis* – два варианта, у *S. rosmarinifolia* и *S. triandra* – три варианта.

Вторично цветущие генеративные побеги с неолиственной нижней частью средней длины встречены у одного вида – *S. rosmarinifolia*. При этом общая длина таких генеративных побегов – 1,6–2,0 см, длина нижней части – 0,5–0,7 см.

Вторично цветущие генеративные побеги с олиственной нижней частью средней длины встречены у трех видов – *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. viminalis*. Их нижняя часть длиной 0,5–1,5 см с 2–5 листочками, при этом общая длина генеративных побегов – 1,1–2,5 см (*S. cinerea*, *S. myrsinifolia*) или 2,2–6,0 см (*S. viminalis*).

Вторично цветущие генеративные побеги с длинной олиственной вегетативной зоной отмечены у 2 видов – *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*. Их нижняя часть длиной 1,7–3,6 см, содержит 4–5 листьев. Общая длина 2,7–5,5 см (*S. rosmarinifolia*) или 3,6–7,0 см (*S. triandra*).

Строение генеративных побегов однодомной особи *S. myrsinifolia*

У молодого генеративного однодомного растения *S. myrsinifolia*, имеющего жизненную форму аэроксильный кустарник, высотой 2 м 35 см были обнаружены генеративные побеги с мужскими и женскими соцветиями, а также побеги, имеющие соцветия с мужскими и женскими цветками (рис. 29–31).

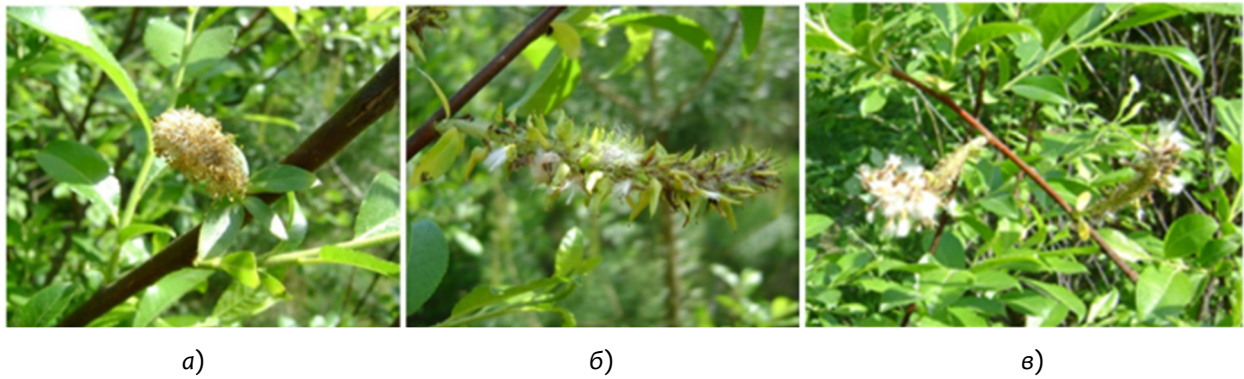


Рис. 29. Мужской генеративный побег (а), женский генеративный побег (б), генеративный побег с мужскими и женскими цветками (в), образовавшиеся на обоеполой особи *S. myrsinifolia*

Fig. 29. Male generative shoot (a), female generative shoot (b), generative shoot with male and female flowers (c), formed on a bisexual individual of *S. myrsinifolia*

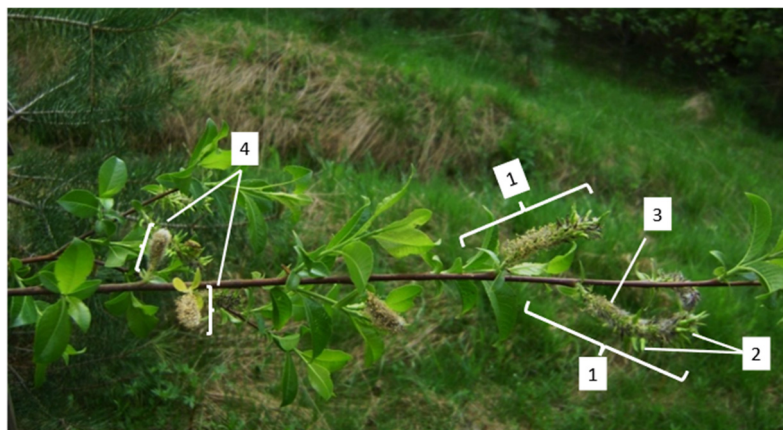


Рис. 30. Двухлетняя ветка *S. myrsinifolia* с мужскими генеративными побегами и с обоеполыми генеративными побегами:

1 – генеративные побеги с соцветием из мужских и женских цветков;
2 – женские цветки; 3 – мужские цветки; 4 – генеративный побег с мужскими цветками

Fig. 30. Two-year-old branch of *S. myrsinifolia* with male generative shoots and with bisexual generative shoots:
1 – generative shoots with inflorescence of male and female flowers;
2 – female flowers; 3 – male flowers; 4 – generative shoot with male flowers

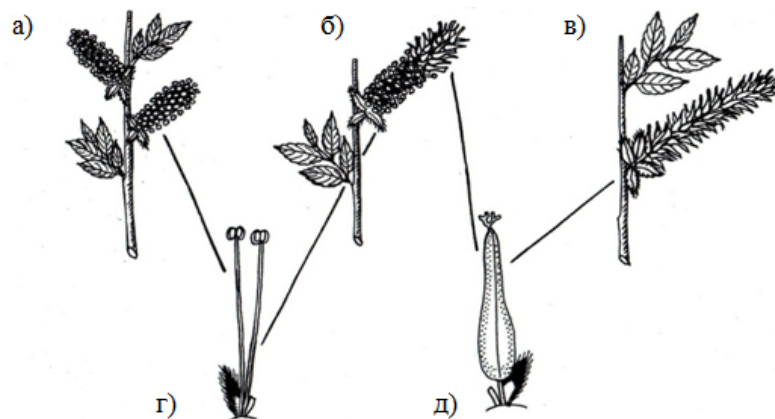


Рис. 31. Генеративные побеги *S. myrsinifolia*:

а – с мужским соцветием; б – с обоеполым соцветием;
в – с пестичным соцветием; г – мужской цветок; д – женский цветок

Fig. 31. Generative shoots of *S. myrsinifolia*:
a – with male inflorescence; b – with bisexual inflorescence;
c – with pistillate inflorescence; d – male flower; e – female flower

Длина соцветий с мужскими цветками варьировала от 1,8–2,7 см. В вегетативной части таких генеративных побегов имелись от 2 до 3 небольших листьев срединной формации. Длина соцветий с женскими цветками варьировала от 3,8–6,0 см. Вегетативная часть генеративных побегов была представлена 3–4 листьями. Соцветия с мужскими и женскими цветками были длиной 2,7–4,3 см, в вегетативной части генеративных побегов развивалось от 2 до 3 листьев. В таких соцветиях мужские цветки всегда были расположены в нижней части, а женские – в верхней части соцветия в числе от 5–7

до 45 шт. На 11 мая коробочки были длиной до 7 мм и ножкой до 1,5 мм.

Таким образом, самыми длинными были соцветия с женскими цветками, самыми короткими – соцветия с мужскими цветками. Соцветия с мужскими и женскими цветками по длине занимали среднее положение. Результаты исследования показали, что мужские, женские и обоеполые генеративные побеги формируются из почек регулярного возобновления, но мужские генеративные побеги могут развиваться из спящих почек (рис. 32).

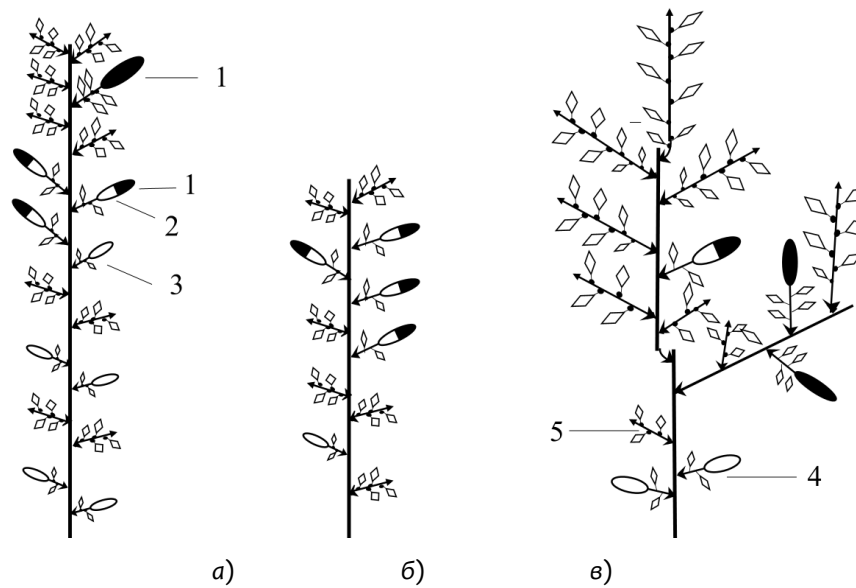


Рис. 32. Варианты расположения мужских, женских и обоеполых генеративных побегов *S. myrsinifolia* в системе двулетних и трехлетних вегетативных побегов: 1 – женский генеративный побег, образовавшийся из почки регулярного возобновления; 2 – обоеполый генеративный побег из почки регулярного возобновления; 3 – мужской генеративный побег из почки регулярно возобновления; 4 – мужской генеративный побег, образовавшийся из спящей почки

Fig. 32. Variants of the arrangement of male, female and bisexual generative shoots of *S. myrsinifolia* in the system of biennial and triennial vegetative shoots: 1 – female generative shoot formed from a regular renewal bud; 2 – bisexual generative shoot from a regular renewal bud; 3 – male generative shoot from a regular renewal bud; 4 – male generative shoot formed from a dormant bud

По расположению генеративных побегов на двулетних – и трехлетних побегах выделено пять типов побегов (см. рис. 32):

1) двулетние вегетативные побеги с женскими, обоеполыми и мужскими соцветиями (см. рис. 32,а);

2) двулетние вегетативные побеги с обоеполыми и мужскими соцветиями (см. рис. 32,б);

3) двулетние вегетативные побеги с женскими соцветиями (см. рис. 32,в);

4) двулетние вегетативные побеги с обоеполыми соцветиями (см. рис. 32,г);

5) трехлетние вегетативные побеги с мужскими соцветиями из спящих почек (см. рис. 32,е).

Была отмечена следующая закономерность: на двулетних побегах длиной от 42 до 62 см развивается от 5 до 9 генеративных побегов, из которых соцветия с мужскими цветками всегда располагаются в нижней части побегов, а женские и обоеполые – в верхней части. На двулетних побегах менее 25 см длиной образуется 1–2 генеративных побега, они с мужскими или с обоеполыми соцветиями. На трехлетних побегах длиной до 30 см формируется 2–3 генеративных побега с мужскими соцветиями, которые развиваются из спящих почек.

По литературным данным [12, 18, 20], андрогиния у ив может быть вызвана различными

причинами, основные из них – неблагоприятные природные воздействия и регулярное механическое воздействие человеком (обрезка на прутья, обламывания и др.). Найденная однодомная особь *S. myrsinifolia* не имеет следов от обломов, повреждений и находится далеко от населенных пунктов. Очевидно, однодомность в этом случае объясняется большой лабильностью генеративных органов у ив.

Заключение

1. Полиморфизм генеративных побегов ив обусловлен степенью олиственности и длительностью сохранности вегетативной зоны, временем образования генеративных побегов, формированием не только однополых, но и обоеполых соцветий.

2. У изученных видов бореальных ив наряду с генеративными побегами регулярного роста могут формироваться вторично цветущие генеративные побеги. Генеративные побеги регулярного возобновления подразделены на одноэтапно опадающие, двухэтапно опадающие

и условно неоппадающие. Среди вторично цветущих генеративных побегов выделено пять вариантов, различающихся длиной и олиственностью нижней вегетативной зоны.

3. Одноэтапно опадающие генеративные побеги регулярного возобновления и вторично цветущие генеративные опадают после цветения и плодоношения. Нижняя вегетативная олиственная часть двухэтапно опадающих генеративных побегов фотосинтезирует до осени. Условно неоппадающие генеративные побеги имеют некоторые элементы строения, сближающие их с генеративными побегами видов, у которых формируется резид.

4. Формирование у ив вторично цветущих генеративных побегов и однодомных особей с соцветиями, содержащими как женские, так и мужские цветки, а также обоеполых цветков может свидетельствовать как о различных изменениях в форме и внутреннем строении, которые возникают под влиянием внешних и внутренних причин, так и о реверсиях к исходным родительским формам или конвергентном происхождении тех или иных структур.

Список литературы

1. Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М. : Наука, 1968. 255 с.
2. Беляева И. В., Епанчинцева О. В., Шаталова А. А., Семкина Л. А. Ивы Урала : атлас-определитель. Екатеринбург : УрО РАН, 2006. 173 с.
3. Костина М. В. Природа почечных чешуй в семействе *Salicaceae* // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 5. С. 583–592.
4. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская наука, 1952. 391 с.
5. Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Недосеко О. И., Ясинская О. И. Особенности конструктивной организации деревьев умеренной зоны, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов // Ботанический журнал. 2022. Т. 107, № 7. С. 627–651.
6. Костина М. В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 40 с.
7. Недосеко О. И. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix Dumort.* в онтогенезе : дис. ... д-ра биол. наук. 2018. 710 с.
8. Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. И. Цветение и его фотопериодическая регуляция. М. : Наука, 1973. 294 с.
9. Levy Y. Y., Dean C. The transition to flowering // Pl. Cell. 1998. Vol. 10. P. 1973–1985.
10. Жмылев П. Ю., Карпухина Е. А., Жмылев А. П. Вторичное цветение: индукция и нарушения развития // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, № 3. С. 262–272.
11. Linne C. Species plantarum. 2 ed. Holmiae, 1763. P. 1019–1022.
12. Velenovsky M. Vergleichende Studien uber der *Salix*-Blute // Beih. 1904. Bot. Gentrbl. Bd. 17. S. 123–128.
13. Fischer M. J. Themorphology and anatomy of the flovers of the *Salicaceae* // Amer. J. Bot. 1928. Vol. 15. P. 308–313.
14. Малютина Е. Т. О гермафродитизме у ив секции *Vetrix* // Лесной журнал. 1973. Т. 1. С. 1–9.
15. Малютина Е. Т. О причинах изменения пола у *Salix triandra* f. *Guadrivalvis* // Бюллетень ГБС АН СССР. 1973. Вып. 88. С. 59–61.
16. Малютина Е. Т. Некоторые дополнительные сведения об андрогинии у ив // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1974. Вып. 2. С. 66–72.
17. Недосеко О. И. Однодомная особь ивы чернеющей // Естественные и гуманитарные науки – устойчивому развитию общества : Междунар. сб. науч. тр., посвящ. году Германии в России. Альтекс, 2012. С. 110–114.
18. Кардо-Сысова Е. Н. О гинандроморфизме у *Salix cinerea* L. // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1924. Т. 54, вып. 3. С. 41–44.
19. Самусев Ф. Ф. Однодомная ива козья // Ботанический журнал. 1961. Т. 46, вып. 6. С. 896–897.

20. Валягина-Малютина Е. Т. Ивы европейской части России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. 217 с.
21. Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л. : Наука, 1980. 429 с.
22. Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Erster Teil: Der vegetative Aufbau. Jena : Gustav Fischer, 1954. 258 s.

References

1. Skvortsov A.K. *Ivy SSSR (sistemicheskiy i geograficheskiy obzor)* = Willows of the USSR (systematic and geographical review). Moscow: Nauka, 1968:255. (In Russ.)
2. Belyaeva I.V., Epanchintseva O.V., Shatalina A.A., Semkina L.A. *Ivy Urala: atlas-opredelitel* = Willows of the Urals: atlas-identifier. Ekaterinburg: UrO RAN, 2006:173. (In Russ.)
3. Kostina M.V. Nature of bud scales in the Salicaceae family. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical Journal. 2012;97(5):583–592. (In Russ.)
4. Serebryakov I.G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy* = Morphology of vegetative organs of higher plants. Moscow: Sovetskaya nauka, 1952:391. (In Russ.)
5. Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Yasinskaya O.I. Features of the constructive organization of trees in the temperate zone, determined by the structure and rhythm of development of generative shoots. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical Journal. 2022;107(7):627–651. (In Russ.)
6. Kostina M.V. Generative shoots of woody angiosperms of the temperate zone: PhD abstract. Moscow, 2009:40. (In Russ.)
7. Nedoseko O.I. Formation of life forms and crown architectonics of boreal willow species of the subgenera *Salix* and *Vetrix* Dumort. in ontogenesis: DSc dissertation. 2018:710. (In Russ.)
8. Aksenova N.P., Bavrina T.V., Konstantinova T.I. *Tsvetenie i ego fotoperiodicheskaya regulatsiya* = Flowering and its photoperiodic regulation. Moscow: Nauka, 1973:294. (In Russ.)
9. Levy Y.Y., Dean C. The transition to flowering. *Pl. Cell*. 1998;10:1973–1985.
10. Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A., Zhmylev A.P. Secondary flowering: induction and developmental disorders. *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 2009;70(3):262–272. (In Russ.)
11. Linne C. *Species plantarum*. 2 ed. Holmiae, 1763:1019–1022.
12. Velenovsky M. Vergleichende Studien über der *Salix*-Blüte. *Beih.* 1904;(Bot. Gentrbl. Bd. 17):123–128.
13. Fischer M.J. Themorphology and anatomy of the flowers of the Salicaceae. *Amer. J. Bot.* 1928;15:308–313.
14. Malyutina E.T. On hermaphroditism in willows of the section *Vetrix*. *Lesnoy zhurnal* = Forestry Journal. 1973;1: 1–9. (In Russ.)
15. Malyutina E.T. On the causes of sex change in *Salix triandra* f. *Guadrivalvis*. *Byulleten GBS AN SSSR* = Bulletin of the Main Botanical Garden of the USSR Academy of Sciences. 1973;(88):59–61. (In Russ.)
16. Malyutina E.T. Some additional information on androgyny in willows. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki* = Scientific reports of higher education. Biological sciences. 1974;(2):66–72. (In Russ.)
17. Nedoseko O.I. Monoecious individual of blackening willow. *Estestvennye i gumanitarnye nauki – ustoychivomu razvitiyu obshchestva: Mezhdunar. sb. nauch. tr., posvyashch. godu Germanii v Rossii* = Natural sciences and humanities for sustainable development of society: International collection of scientific papers dedicated to the year of Germany in Russia. *Alteks*, 2012:110–114. (In Russ.)
18. Kardo-Sysoeva E.N. On gynandromorphism in *Salix cinerea* L.. *Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytateley* = Proceedings of the Leningrad Society of Naturalists. 1924;54(3):41–44. (In Russ.)
19. Samusev F.F. Monoecious goat willow. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical Journal. 1961;46(6):896–897. (In Russ.)
20. Valyagina-Malyutina E.T. *Ivy evropeyskoy chasti Rossii* = Willows in the European part of Russia. Moscow: Tovarichestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004:217. (In Russ.)
21. Gribova S.A., Isachenko T.I., Lavrenko E.M. (eds.). *Rastitelnost Evropeyskoy chasti SSSR* = Vegetation in the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1980:429. (In Russ.)
22. Troll W. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Erster Teil: Der vegetative Aufbau*. Jena: Gustav Fischer, 1954:258.