

Поливариантность онтогенеза аллювиальных и неаллювиальных видов *Salix* L. (Salicaceae) бореальной зоны Евразии

О. И. НЕДОСЕКО

Арзамасский филиал ННГУ им. Н. И. Лобачевского
607220, Арзамас, ул. К. Маркса, 36
E-mail: nedoseko@bk.ru

Статья поступила 12.05.2021

После доработки 20.05.2021

Принята к печати 26.05.2021

АННОТАЦИЯ

В работе представлен обзор онтогенезов 11 жизненных форм на примере 16 видов бореальных ив, относящихся к двум экологическим группам – аллювиальным и неаллювиальным. Среди них на внутривидовом уровне наибольшее разнообразие жизненных форм обнаружено у аллювиальных видов, а наименьшее – у неаллювиальных. У исследованных видов выявлена поливариантность развития: структурная и динамическая. В составе структурной поливариантности выделены морфологическая (в результате которой во взрослом состоянии формируется две и более (до четырех) жизненные формы) и размерная (выражается в изменении размеров и жизненного состояния особи в пределах одного онтогенетического состояния). Динамическая поливариантность связана с разной продолжительностью прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза. У всех аллювиальных и большинства неаллювиальных видов наблюдается преобладание генеративного периода онтогенеза над прегенеративным. У особой двух жизненных форм неаллювиальных видов в ходе онтогенеза доминирует прегенеративный период. Аллювиальные виды освоили более узкий спектр экологических условий по сравнению с неаллювиальными. На внутривидовом уровне среди изученных видов наибольшее разнообразие жизненных форм выявлено у аллювиальных видов (2–4 жизненные формы у каждого вида), а наименьшее – у неаллювиальных видов (1–3 жизненные формы у каждого вида). Аллювиальные виды характеризуются наличием небольшого числа длинных побегов, большим числом побегов средней длины и меньшим числом коротких, что определяет их большую высоту по сравнению с неаллювиальными.

Ключевые слова: *Salix*, аллювиальные и неаллювиальные виды, жизненные формы, онтоморфогенез, поливариантность развития.

С середины XX в. тщательные исследования биологии различных видов древесных видов привели к разработке универсальных подходов и методов оценки индивидуального развития (онтогенеза) у деревьев [Заугольнова, 1968; Уранов, 1975; Чистякова, 1988; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016; и др.], кустарников [Мазурен-

ко, 1978, 1980; Ревякина, 1988; Истомина, Богомолова, 1991; Широков, 1999; Диденко, Евстигнеев, 2002; Гаврилова, 2009; Сагалова, Бардонова, 2011; Жиленко, Сорокопудов, 2014], кустарничков [Серебряков, 1962; Гатцук, 1974; Мазуренко, 1986; Черемушкина и др., 2019; Таловская и др., 2020; Фролов, 2020], что позволяет проводить соп-

ставимые демографические исследования их популяций и составлять прогнозы существования лесов на планете. В конце XX в. в популяционной биологии растений появилась концепция поливариантности развития [Воронцова и др., 1987; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995], согласно которой онтомоρφогенез особей стал рассматриваться не как строгая последовательность онтогенетических состояний, а как их совокупность с различными взаимопереходами. Современная классификация поливариантности онтогенеза включает три надтипа: структурный, динамический и функциональный. Первый связан со способами размножения, морфологией и размерами, второй – с различными темпами онтогенеза, третий – с различиями в обмене веществ [Жукова, 1995, 2001; Поливариантность..., 2006].

Поливариантность онтомоρφогенеза в меняющихся условиях среды приводит к образованию различных жизненных форм в пределах вида. Такое многообразие жизненных форм, характерных для каждого вида в различных экологических условиях, может характеризовать его различное положение в ценозе.

Повсеместное распространение видов рода *Salix* определяется разнообразием их жизненных форм и экологических особенностей. Однако данные по онтогенезу и жизненным формам охватывают только небольшой круг ив Арктики, Гипоарктики, Северо-Востока и Южного Урала, Дальнего Востока России [Мазуренко, Хохряков, 1976; Дервиз-Соколова, 1982; Мазуренко, 2001, 2010; Гетманец, 2011].

На территории России и стран СНГ по данным разных авторов произрастает от 120 [Скворцов, 1968] до 160 видов [Черепанов, 1996]. Видовое разнообразие ив резко возрастает в зоне лесотундры и тундры, до самых крайних границ распространения растительности на севере Арктики, а также заметно увеличивается с запада на восток [Анциферов, 1984]. Широкое распространение видов ив коррелирует с разнообразием их жизненных форм [Мазуренко, 2010].

По литературным данным [Мазуренко, Хохряков, 1976; Дервиз-Соколова, 1982; Мазуренко, 2010; Гетманец, 2011] и ранее проведенным исследованиям [Недосеко, 2014, 2018; Недосеко, Виктор, 2018] род *Salix* характеризуется широким набором жизненных форм, он включает одноствольные, мало-

или многоствольные деревья аэроксильного и геоксильного происхождения, аэроксильные и геоксильные кустарники, кустарнички, стланики, травянистые многолетники.

Анализ литературных данных показал, что только у 40 % российских видов ив определены жизненные формы. Предложено несколько разных классификаций, которые не дают полного представления о биоморфологии видов в роде *Salix*. В настоящее время отсутствуют полные сведения о поливариантности развития бореальных видов ив, относящихся к двум экологическим группам – аллювиальным и неаллювиальным.

Цель работы – анализ особенностей онтогенеза и становления жизненных форм бореальных видов ив в разных эколого-ценотических условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились в течение 1990–2018 гг. на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей.

Объектом исследования являлись бореальные виды ив. В настоящей работе использована классификация рода *Salix*, предложенная А. К. Скворцовым [1968, Skvortsov, 1999]. Название видов приведено в соответствии с принципом приоритета МКБН; латинские названия сверены с данными международного сайта International Plant Names Index; название секций дано по А. К. Skvortsov [1999].

Нами исследовано 16 видов ив, принадлежащих к двум экологическим группам в зависимости от способности селиться на определенных типах субстрата [Скворцов, 1968]: аллювиальные (*S. alba* L., *S. euxina* I. V. Belyaeva, *S. acutifolia* Willd., *S. triandra* L., *S. viminalis* L., *S. gmelinii* Pall., *S. vinogradovii* A. Scvorts.) и неаллювиальные (*S. caprea* L., *S. pentandra* L., *S. aurita* L., *S. starkeana* Willd., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. cinerea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. lapponum* L., *S. myrtilloides* L.).

Определение жизненных форм ив проводилось по современным классификациям деревьев [Чистякова, 1988] и кустарников [Истомина, Богомолова, 1991]. Для выделения и характеристики онтогенетических состояний видов ив использована классифи-

кация Т. А. Работнова [1950], дополненная А. А. Урановым [1975] и другими авторами. Определение онтогенетических состояний деревьев и кустарников проведено по методике, разработанной и апробированной многими авторами [Заугольнова, 1968; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016; и др.].

Для каждого исследуемого растения определено происхождение (семенное или вегетативное) и жизненность. В своей работе мы выделяем два уровня жизненности: нормальный и пониженный [Воронцова и др., 1987].

В основе выделения побегов и побеговых систем кроны видов ив использованы три признака: 1) длина междоузлий, составляющих побег, 2) возраст побега, 3) наличие ветвления [Бобровская, Бобровский, 1991].

С учетом трех названных признаков расчетное число возможных вариантов побегов и побеговых систем достигает 12 [Недосеко, 2015, 2018].

Графическое отображение полученных данных представлено в виде диаграмм. Данные обработаны при помощи программ пакета Microsoft Office 2010 (Microsoft Word, Microsoft Excel).

РЕЗУЛЬТАТЫ

У изученных видов во взрослом состоянии формируется 11 жизненных форм (табл. 1). Выделенные жизненные формы относятся к двум крупным типам: деревья (*S. alba*, *S. euixina*, *S. caprea*, *S. pentandra*) и кустарники

Т а б л и ц а 1
Жизненные формы аллювиальных и неаллювиальных видов ив

Вид ив	Жизненная форма										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Аллювиальные виды											
<i>S. alba</i>	+	+	+	+							
<i>S. euixina</i>	+	+	+	+							
<i>S. acutifolia</i>					+	+	+				+
<i>S. triandra</i>						+	+	+			+
<i>S. viminalis</i>						+					+
<i>S. gmelinii</i>	+					+					
<i>S. vinogradovii</i>						+	+				
<i>n</i>	3	2	2	2	1	5	3	1			3
%	13,6	9,1	9,1	9,1	4,6	22,7	13,6	4,6			13,6
Неаллювиальные виды											
<i>S. caprea</i>	+	+	+								
<i>S. pentandra</i>	+	+	+								
<i>S. aurita</i>					+		+	+			
<i>S. starkeana</i>					+		+	+			
<i>S. myrsinifolia</i>					+	+					
<i>S. cinerea</i>							+	+		+	
<i>S. rosmarinifolia</i>							+	+			
<i>S. lapponum</i>									+		
<i>S. myrtilloides</i>									+		
<i>n</i>	2	2	2		3	1	4	4	2	1	
%	9,5	9,5	9,5		14,4	4,8	19	19	9,5	4,8	

П р и м е ч а н и е. 1 – одноствольное дерево; 2 – мало- и многоствольное аэроксильное дерево; 3 – мало- и многоствольное геоксильное дерево; 4 – факультативный стланик; 5 – деревце; 6 – аэроксильный кустарник; 7 – эпигеогенно-геоксильный кустарник; 8 – гипогеогенно-геоксильный кустарник; 9 – низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник; 10 – полуводный длинноксилоризомный стланик; 11 – стланик.

(*S. cinerea*, *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*, *S. vinogradovii*, *S. myrtilloides*, *S. lapponum*). Для двух видов деревьев (*S. alba*, *S. euxina*) и четырех видов кустарников (*S. acutifolia*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. viminalis*) описаны также стланиковые жизненные формы [Недосеко, 2018, 2020].

Выделенные жизненные формы имеют различную экологическую приуроченность, и поэтому по-разному представлены среди аллювиальных и неаллювиальных видов (рис. 1, табл. 1).

У аллювиальных и неаллювиальных видов изучено по 9 жизненных форм: 7 характерны для обеих экологических групп, из них 4 жизненные формы – одноствольное дерево (1), мало- и многоствольные деревья аэроксильного и геоксильного происхождения (2, 3), эпигогенно-геоксильный кустарник (7) – встречаются примерно в одинаковых долях; жизненная форма деревце (5) в 3 раза чаще встречается у неаллювиальных видов; жизненная форма аэроксильный кустарник (6) в 5 раз чаще встречается у аллювиальных видов; жизненная форма гипогенно-геоксильный кустарник в 4 раза чаще встречается у неаллювиальных видов. Две жизненные формы характерны только для аллювиальных видов – факультативный стланик и стланик; две жизненные формы характерны только для неаллювиальных видов – низкий длиннокси-

лоризомный гипогенно-геоксильный кустарник, полуводный длинноксилоризомный стланик.

У всех представителей рода *Salix* семена мелкие, без эндосперма с зелеными семядолями, просвечивающими через прозрачную семенную кожуру, снабжены шелковистым хохолком, который служит для распространения. Семена быстро теряют всхожесть и прорастают по надземному типу (рис. 2).

Онтогенез особой жизненной формы **одноствольное дерево** (рис. 3) изучен у *S. alba*, *S. euxina*, *S. caprea*, *S. pentandra*, которые встречаются вдали от речных пойм, на более сухих почвах, при наличии верхушечного и бокового затенения. Высота деревьев от 17,5–18 м (*S. caprea*, *S. pentandra*) до 22,5–25,5 м (*S. alba*, *S. euxina*), продолжительность жизни от 80 (*S. euxina*) до 100 лет (*S. caprea*, *S. pentandra*, *S. alba*). Кроны характеризуются наибольшим разнообразием вегетативных побегов. Проведенные исследования показали, что длительность прегенеративного периода от общей длительности онтогенеза у *S. pentandra* составляет около 23 %, а у *S. caprea*, *S. alba*, *S. euxina* – около 22 %, длительность генеративного периода *S. pentandra* – 71 %, *S. euxina* – 72 %, у *S. alba* – 73 %.

Онтогенез особой жизненной формы **мало- или многоствольное дерево аэроксильного происхождения** изучен у *S. alba*, *S. euxina*, *S. caprea* и *S. pentandra*. Малоствольные де-

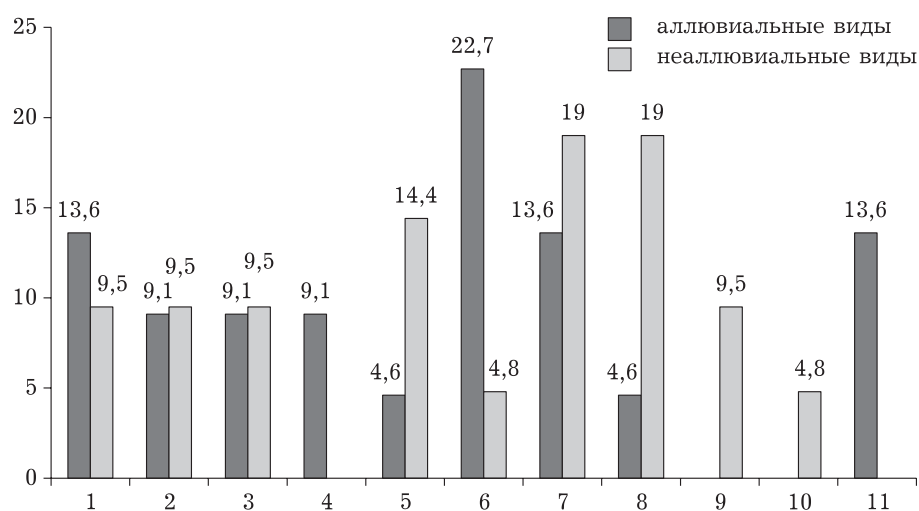


Рис. 1. Доля участия различных жизненных форм среди аллювиальных и неаллювиальных видов ив. По горизонтали обозначены жизненные формы (названия жизненных форм см. табл. 1)

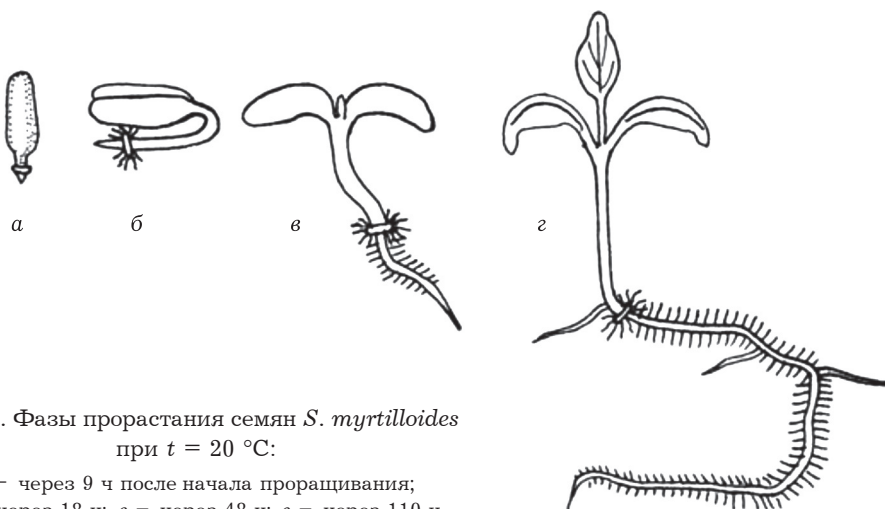


Рис. 2. Фазы прорастания семян *S. myrtilloides* при $t = 20^{\circ}\text{C}$:

а – через 9 ч после начала проращивания;
б – через 18 ч; в – через 48 ч; г – через 110 ч

ревя состоят из двух-трех близких по диаметру средневозрастных генеративных парциальных образований, а многоствольные деревья – из большого числа (более трех).

Особи данной жизненной формы неаллювиальных видов *S. caprea*, *S. pentandra* селятся на слабо затененных участках (опушках, вырубках, насыпях), характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон. Аллювиальные виды *S. alba*, *S. euхina* встречаются на открытых сухих участках пойм рек, по берегам водоемов. Эта жизненная форма формируется на ранних этапах онтогенеза (im, v) в результате образования новых скелетных осей из надземно расположенных спящих почек.

По сравнению с одноствольными деревьями у мало- и многоствольных деревьев аэроксильного происхождения меньше высота (до 10 м) и продолжительность жизни скелетных осей (до 70 лет). Длительность прегенеративного периода от общей длительности онтогенеза составляет около 22,4–28 %, длительность генеративного периода – 64,3–69 %.

Онтогенез особей жизненной формы **мало- или многоствольное дерево геоксильного происхождения** изучен у *S. alba*, *S. euхina*, *S. caprea*, *S. pentandra*. Особи данной жизненной формы неаллювиальных видов *S. caprea*, *S. pentandra* встречаются в пределах одного растительного сообщества, что и жизненные формы мало- и многоствольных аэроксильных

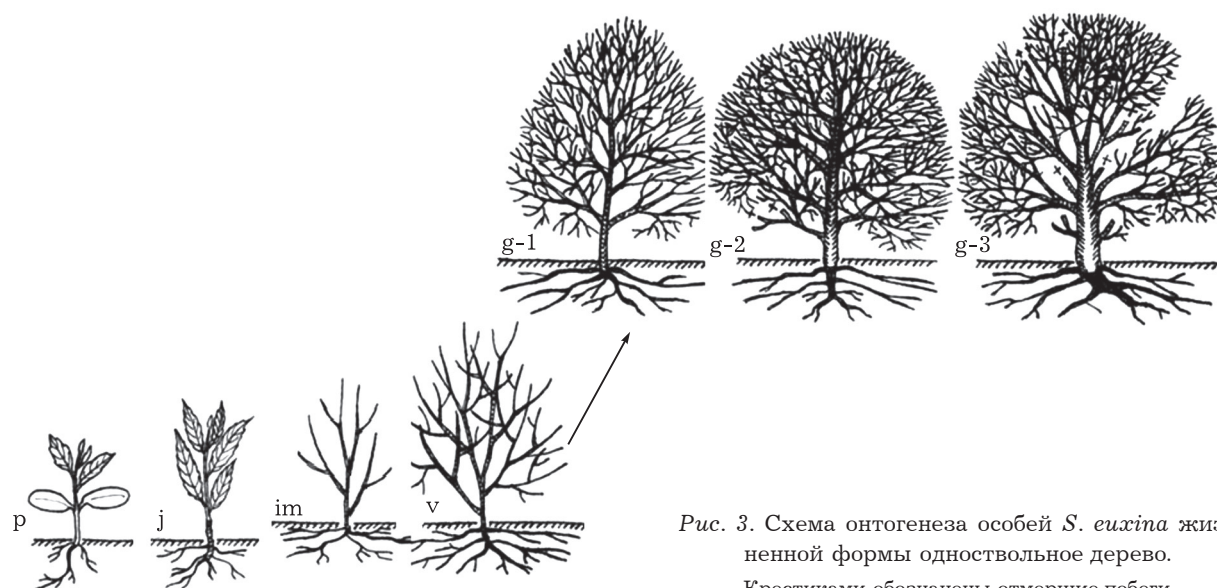


Рис. 3. Схема онтогенеза особей *S. euхina* жизненной формы одноствольное дерево. Крестиками обозначены отмершие побеги

деревьев (на опушках, вырубках, насыпях), однако тяготеют к более сомкнутым участкам подобных ценозов, характеризующихся значительно большей сомкнутостью крон.

Геоксильные деревья аллювиальных видов *S. alba*, *S. euixina* отмечены в тех же местообитаниях, что и аэроксильные деревья (поймы рек, берега водоемов), но преимущественно на более влажных участках. Данная жизненная форма формируется на ранних этапах онтогенеза (im, v) в результате образования новых скелетных осей из подземно расположенных спящих почек.

По сравнению с одноствольными деревьями у геоксильных деревьев меньше высота (9–11 м у *S. caprea*, *S. pentandra*; 15–20 м у *S. alba*, *S. euixina*) и продолжительность жизни стволов (75–80 лет). Длительность прегенеративного периода от общей длительности онтогенеза составляет около 24–27 %, длительность генеративного периода – 63–70 %.

Онтогенез особей жизненной формы **факультативный стланик** (рис. 4) изучен у аллювиальных видов *S. alba*, *S. euixina*, произрастающих на прирусловых валах крупных рек.

Особи испытывают ежегодное затопление полыми водами, поэтому все побеги формирования (будущие скелетные оси) ежегодно легают в направлении тока воды, заносятся песком и укореняются. На время паводка скелетные оси затопляются водой до уровня 1,5 м, поэтому на них образуются придаточные корни, которые, как и остатки растительности, приносимые паводком, можно видеть на стволах и летом. На границе отхождения боковых ветвей (скелетных осей) от погр-

бенного в песке ствола развиваются длинные придаточные корни, расходящиеся в разные стороны (до 2,5 м) и закрепляющиеся в подвижном субстрате.

Продолжительность жизни основных скелетных осей небольшая – до 30 лет, диаметр их ствола достигает 25 см. При отмирании скелетных осей на их базальных участках (на границе грунта и выхода стволиков) из спящих почек развиваются новые побеги формирования, образующие новые скелетные оси. У особей стланиковой жизненной формы в связи с экстремальными условиями выработались следующие приспособления: небольшая продолжительность онтогенеза, большая скорость роста и ветвления побегов при их меньшем разнообразии в кроне, придаточное укоренение и возникновение придаточных корней на затопляемых половодьем стволах, небольшая высота особей.

Онтогенез особей жизненной формы **деревце** описан у *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. myrsinifolia*, *S. acutifolia*. Особи неаллювиальных видов (*S. aurita*, *S. starkeana*, *S. myrsinifolia*) растут на сухих почвах в лесах при наличии затенения; особи аллювиального вида *S. acutifolia* встречаются на разнообразных субстратах (глинистых, щебнистых), чаще всего в пределах населенных пунктов, около домов. Жизненная форма деревце состоит из одной основной скелетной оси с длительностью жизни до 20 лет (*S. aurita*, *S. starkeana*) и 30 лет (*S. myrsinifolia*) и достигает высоты 1,5 м (*S. aurita*), 2,4 м (*S. starkeana*) или 6,0 м (*S. myrsinifolia*). Длительность прегенеративного периода у аллювиальных и неал-

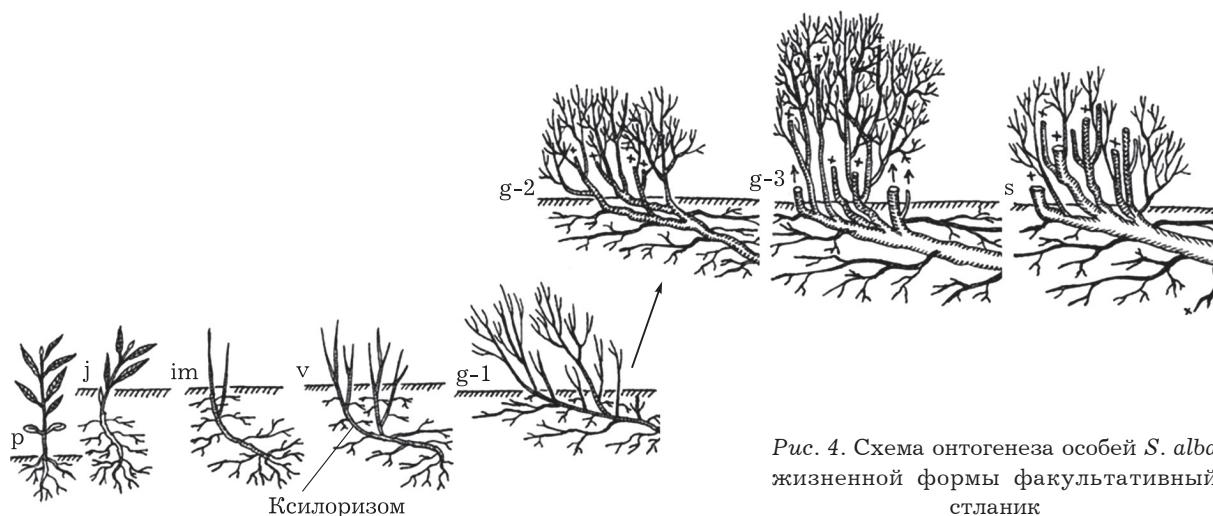


Рис. 4. Схема онтогенеза особей *S. alba* жизненной формы факультативный стланик

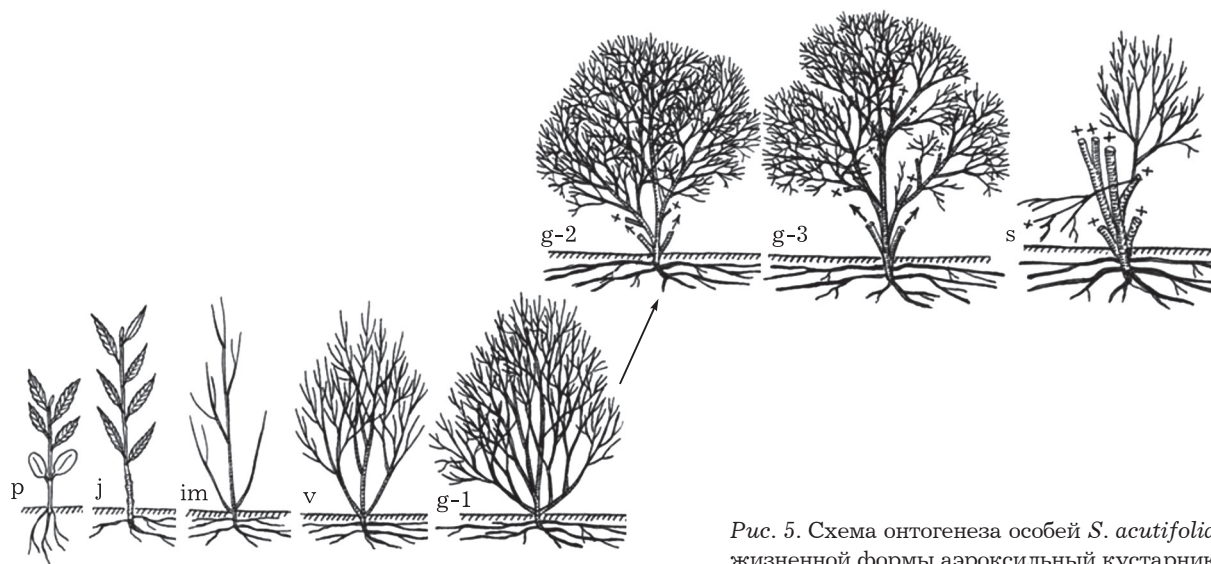


Рис. 5. Схема онтогенеза особей *S. acutifolia* жизненной формы аэроксильный кустарник

лювиальных видов от общей длительности онтогенеза составляет около 37 %, длительность генеративного периода — 54 %.

Недостаток освещения и сухость субстрата — экологические факторы, которые не дают возможности особям данной жизненной формы сформировать более одного стволика. В основном они небольшой высоты, с одним стволиком и низкорасположенной кроной с небольшим числом вариантов побегов.

Онтогенез особей жизненной формы **аэроксильный кустарник** (рис. 5) изучен у *S. myrsinifolia*, *S. triandra*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*, *S. vinogradovii*, которые заселяются на возвышенных участках пойм рек, на более сухих участках при наличии бокового и верхушечного затенения.

Жизненная форма аэроксильного кустарника формируется на ранних этапах онтогенеза (имматурное, виргинильное онтогенетические состояния) в результате образования новых стволиков (основных скелетных осей) из надземно расположенных спящих почек.

По сравнению с аэроксильными деревьями у аэроксильных кустарников меньше общая высота и продолжительность жизни основных скелетных осей. Морфологически аэроксильный куст представляет собой систему сменяющих друг друга основных скелетных осей с длительностью жизни от 25–27 лет (*S. myrsinifolia*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*) до 30–33 лет (*S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*) и высотой 5 м (*S. triandra*, *S. myrsinifolia*), 7 м (*S. viminalis*, *S. gmelinii*), 8 м (*S. vi-*

nogradovii), 10 м (*S. acutifolia*). Длительность прегенеративного периода у аллювиальных 33–42 % и неаллювиальных видов — 45 %, длительность генеративного периода 53–63 и 55 % соответственно.

Онтогенез особей жизненной формы **эпигеогенно-геоксильный кустарник** (рис. 6) изучен у *S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. aurita*, *S. acutifolia*, *S. starkeana*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, которые произрастают на достаточно увлажненных вторичных местообитаниях на разнообразном субстрате: на открытых участках заболоченных или заливных лугов, на опушках леса при отсутствии верхнего яруса растительности.

Морфологически эпигеогенно-геоксильный кустарник представляет собой надземно образующуюся систему основных скелетных осей, которые впоследствии втягиваются в почву, образуя каждый раз свою систему придаточных стеблевых корней. Длительность жизни до 20–25 лет (*S. aurita*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*), 27–30 лет (*S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*), высота 2,5–3,4 м (*S. aurita*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*), 5,0–7,5 м (*S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*).

Длительность онтогенеза у особей данной жизненной формы до 30 лет, максимальная высота аллювиальных видов 6,0–7,5 м, неаллювиальных видов — 2,5–5,0 м; диаметр стволика у аллювиальных видов 8–18 см у неаллювиальных видов — 2–11 см. Длительность прегенеративного периода у аллювиальных

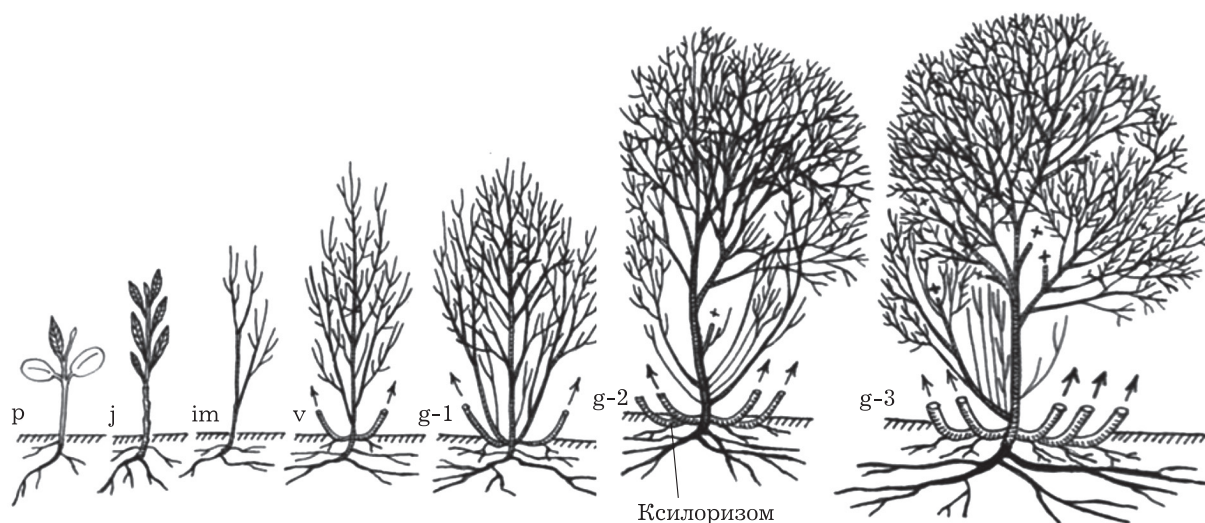


Рис. 6. Схема онтогенеза особей *S. vinogradovii* жизненной формы эпигеогенно-геоксильный кустарник

видов от общей длительности онтогенеза составляет около 32–35 %, у неаллювиальных видов – 38–41 %; длительность генеративного периода у аллювиальных видов 57–61 %, у неаллювиальных – 48–54 %.

Онтогенез особей жизненной формы **гипогенно-геоксильный кустарник** (рис. 7) описан у *S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. triandra*.

Особь данной жизненной формы произрастают по песчаным берегам рек на хорошо аэрируемых субстратах (*S. cinerea*, *S. triandra*), по опушкам лесов при наличии верхнего и бокового затенения (*S. rosmarinifolia*, *S. aurita*, *S. starkeana*).

Морфологически гипогенно-геоксильный куст представляет собой небольшое число основных скелетных осей примерно одинакового возраста, которые образуются подземно и в кусте не замещаются, что, видимо, связано с недостатком света. Скелетные оси достигают высоты от 3,2–4,0 м (*S. aurita*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*), 5,5 м (*S. cinerea*) до 8,5 м (*S. triandra*) с длительностью жизни 25–28 лет (*S. aurita*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*) или 35 лет (*S. cinerea*, *S. triandra*).

Длительность прегенеративного периода у аллювиальных видов от общей длительности онтогенеза составляет около 31 %, у неаллювиальных – 28–36 %; длительность генера-

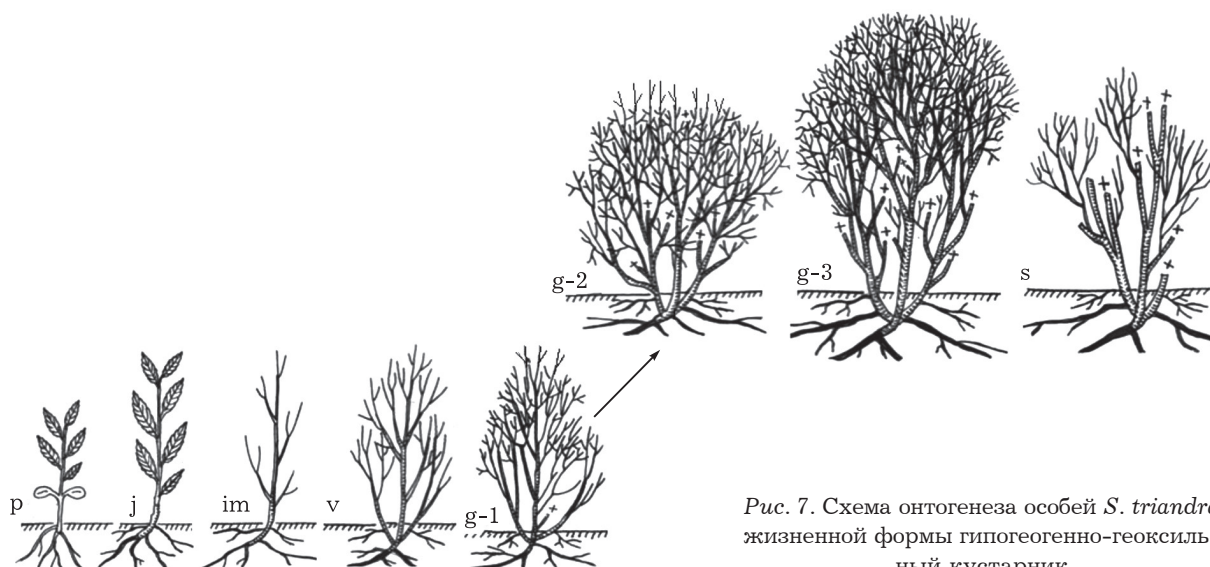


Рис. 7. Схема онтогенеза особей *S. triandra* жизненной формы гипогенно-геоксильный кустарник

тивного периода у аллювиальных видов – 58 %, у неаллювиальных – 49–68 %.

Онтогенез особей жизненной формы **низкий длинноксилоризомный гипогенно-геоксилый кустарник** описан у *S. lapponum*, *S. myrtilloides*, которые произрастают на бедных минеральными веществами болотистых субстратах, в условиях которых наблюдается стояние воды на поверхности при наличии верхнего яруса травяной и древесной растительности.

Морфологически низкий длинноксилоризомный гипогенно-геоксилый куст состоит из небольшого числа основных скелетных осей примерно одинакового возраста, которые образуются на подземном ксилоризоме. Скелетные оси достигают высоты 1,0–1,7 м, длительность их жизни 13–15 лет. Болотные виды данной жизненной формы 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.

Длительность прегенеративного периода от общей длительности онтогенеза составляет около 52–57,5 %, длительность генеративного периода – 37–42 %.

Онтогенез особей жизненной формы **полуводный длинноксилоризомный стланник** (рис. 8) изучен у ивы пепельной, базальная часть которой постоянно растет в воде на глубине до 1 м на небольшом расстоянии от бере-

га (2–7 м). У растений этой жизненной формы длинный ксилоризом расположен на дне водоема, его укоренение происходит с помощью придаточных корней, длина которых доходит до 30–45 см. От ксилоризома отходят стволы, вырастающие до 2 м, с продолжительностью онтогенеза до 15 лет.

Проростки не найдены, поэтому начало жизни этого растения в водной среде не описано. Возможно, семена прорастают на влажных прогнивших бревнах, поскольку мы неоднократно встречали j- и im-особи *S. cinerea* на плавающих бревнах. Есть вероятность, что такие растения падают на дно, когда их “субстрат” сгнивает. Или, возможно, имматурные и более взрослые особи с половодьем попадают в водоемы и укореняются на небольшой глубине. При этом образуется множество придаточных корней на скелетной оси, которая прижимается к субстрату. Так образуется ксилоризом. Развитие основных скелетных осей начинается из спящих почек ксилоризома, который расположен на дне водоема. Лимитирующим фактором формирования данной жизненной формы выступает солнечная инсоляция, проходящая сквозь толщу воды. Поэтому на глубине более 1 м особи данной жизненной формы не встречаются.

Длительность прегенеративного периода от общей длительности онтогенеза составляет около 46,6 %, длительность генеративного периода – 40 %.

В связи с полуводным образом жизни у растений *S. cinerea* жизненной формы полувод-

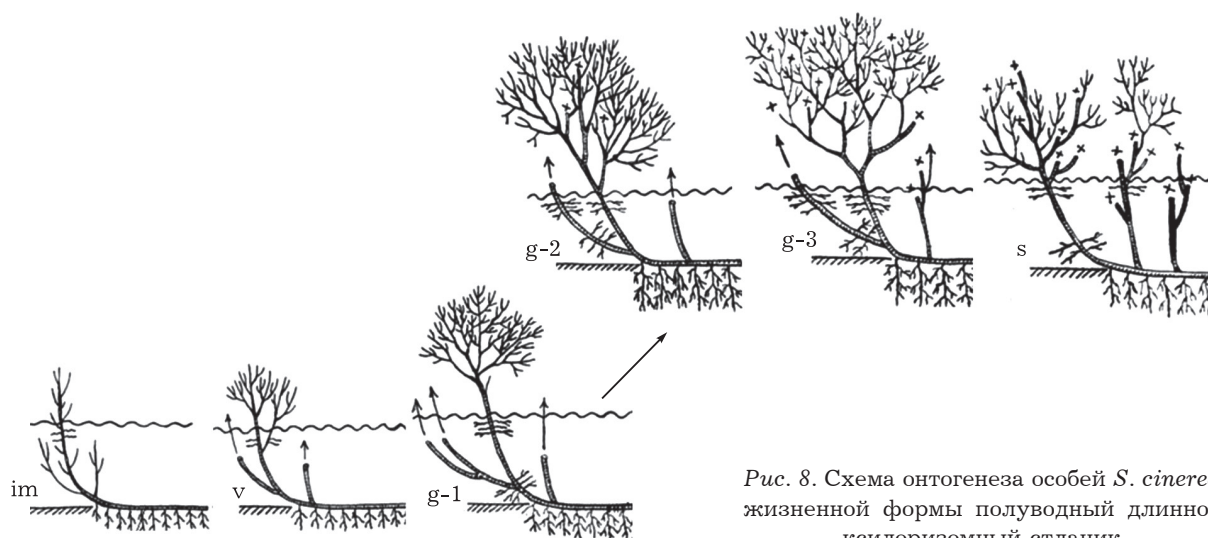


Рис. 8. Схема онтогенеза особей *S. cinerea* жизненной формы полуводный длинноксилоризомный стланник

ный длинноксилоризомный стланник выражены морфологические и анатомические признаки гидрофитных растений. В частности, тонкие листовые пластинки, расположенные под водой, совсем не имеют опушения, а надводные с незначительным редким опушением; перидерма подводных частей побегов не покрыта характерным бархатистым налетом; находящиеся в воде придаточные корни имеют ярко выраженную систему межклетников, заполненную воздухом. Благодаря им осуществляются газообмен и проникновение кислорода к органам, которые испытывают в нем недостаток.

Онтогенез особей жизненной формы **стланник** описан у аллювиальных видов кустарников *S. acutifolia*, *S. triandra*, *S. viminalis*. Такая жизненная форма развивается под влиянием весенних полых вод в условиях прирусловых валов крупных рек. Образующаяся в начале онтогенеза основная скелетная ось полегает по направлению тока воды, а в последующие годы становится погребенной наносным аллювием. От этой погребенной части развиваются недолго живущие скелетные оси небольшого диаметра и высоты. От погребенной части отходят придаточные корни, часть которых играет удерживающую роль в подвижном субстрате (их длина до 4 м, они направлены в разные стороны).

Выделенные жизненные формы бореальных видов ив характеризуются эколого-биологическими и морфологическими особенностями: 1) большим светолюбием, которое способствует формированию исходных аллювиальных видов около русла рек; 2) полеганием стволиков под напором паводковой воды, которое способствует выживаемости побеговой системы; 3) саблевидным изгибанием базальных частей стволиков, которое способствует дальнейшему укоренению и пространственному закреплению территории; 4) активным придаточным корнеобразованием на нижней части стволиков и ксилоризомах.

Обзор онтогенезов особей различных жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* выявил, что для большинства видов (для всех аллювиальных видов и 7 видов (77,7 %) неаллювиальных) характерна морфологическая поливариантность развития, в результате которой во взрослом состоянии формируется две и более (до четырех) жиз-

ненные формы. У неаллювиальных видов *S. lapponum* и *S. myrtilloides* этот тип поливариантности не обнаружен, что связано с однотипными условиями произрастания видов.

На внутривидовом уровне среди изученных видов наибольшее разнообразие жизненных форм выявлено у аллювиальных видов (2–4 жизненные формы у каждого вида), а наименьшее – у неаллювиальных видов (1–3 жизненные формы у каждого вида).

У всех изученных видов выявлена размерная поливариантность, которая выражается в изменении размеров и жизненного состояния (нормальный и пониженный уровень жизненности) особи в пределах одного онтогенетического состояния. Особи нормальной жизненности характеризуются более мощными побеговой и корневой системами; они определяют положение вида в фитоценозе и обеспечивают самоподдержание популяции. Особи пониженной жизненности в каждом онтогенетическом состоянии составляют определенный резерв и служат для удержания территории.

Продолжительность прегенеративного и генеративного периодов в ходе онтоморфогенеза изученных жизненных форм различна (рис. 9).

В онтогенезе различных жизненных форм аллювиальных и неаллювиальных видов выявлено различное соотношение прегенеративного и генеративного периодов. Это характеризует динамическую поливариантность. Так, у аллювиальных видов жизненной формы одностовольное дерево, мало- и многоствольное дерево азроксильного и геоксильного происхождения генеративный период онтогенеза преобладает над прегенеративным в 2,5–3 раза, у видов обеих экологических групп жизненной формы кустарник (эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный, азроксильный, деревце) также преобладает генеративный период (до 1,5 раза), а у особей неаллювиальных видов жизненной формы низкий длинноксилоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник и полуводный стланник прегенеративный период преобладает над генеративным (в 1,2–1,4 раза).

В отличие от неаллювиальных видов, в кронах аллювиальных видов выделены длинные побеги (до 3,9 %), содержание побегов средней длины больше на 15–30 %, а содержание коротких меньше на 30 %, что обуславливает

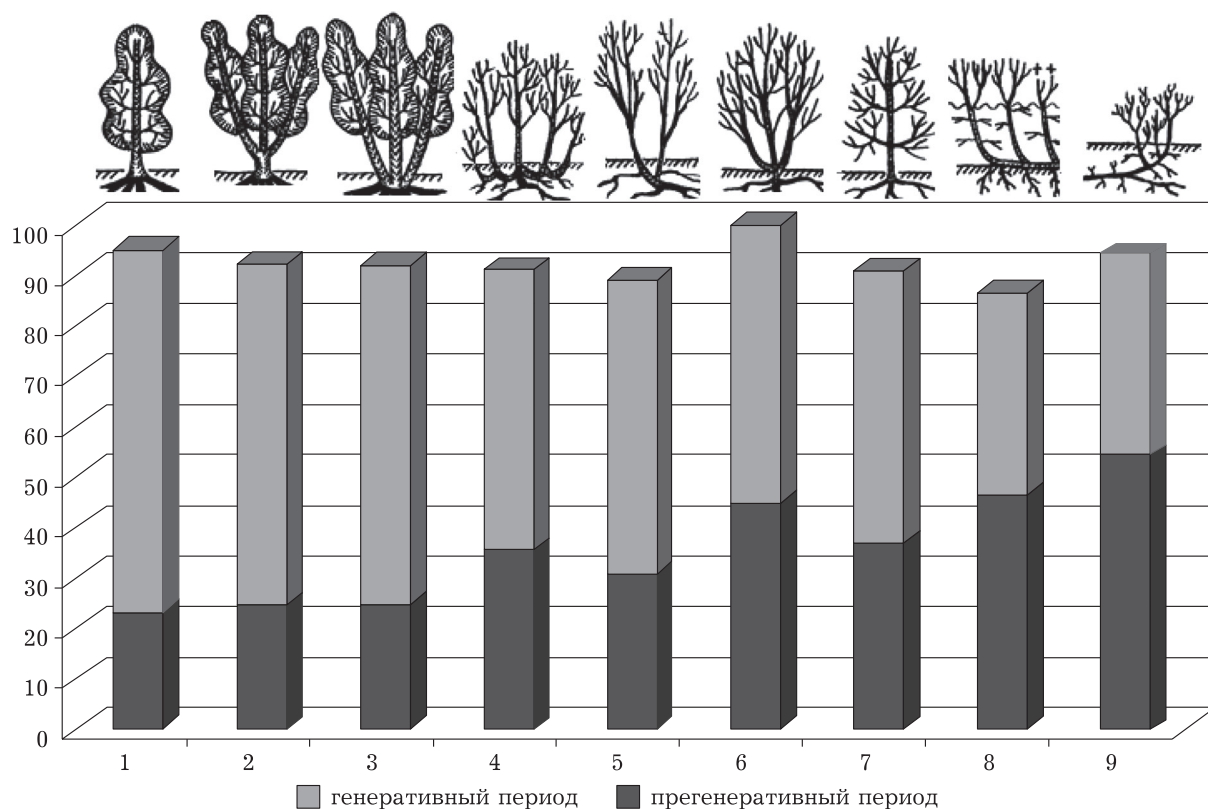


Рис. 9. Соотношение различных периодов в онтогенезе различных жизненных форм бореальных видов ив
Жизненные формы: 1 – одноствольное дерево, 2 – мало- и многоствольное аэроксильное дерево, 3 – мало- и многоствольное геоксильное дерево, 4 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 5 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 6 – аэроксильный кустарник, 7 – деревце, 8 – полуводный длиннохлоризомный стланник, 9 – низкий длиннохлоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник

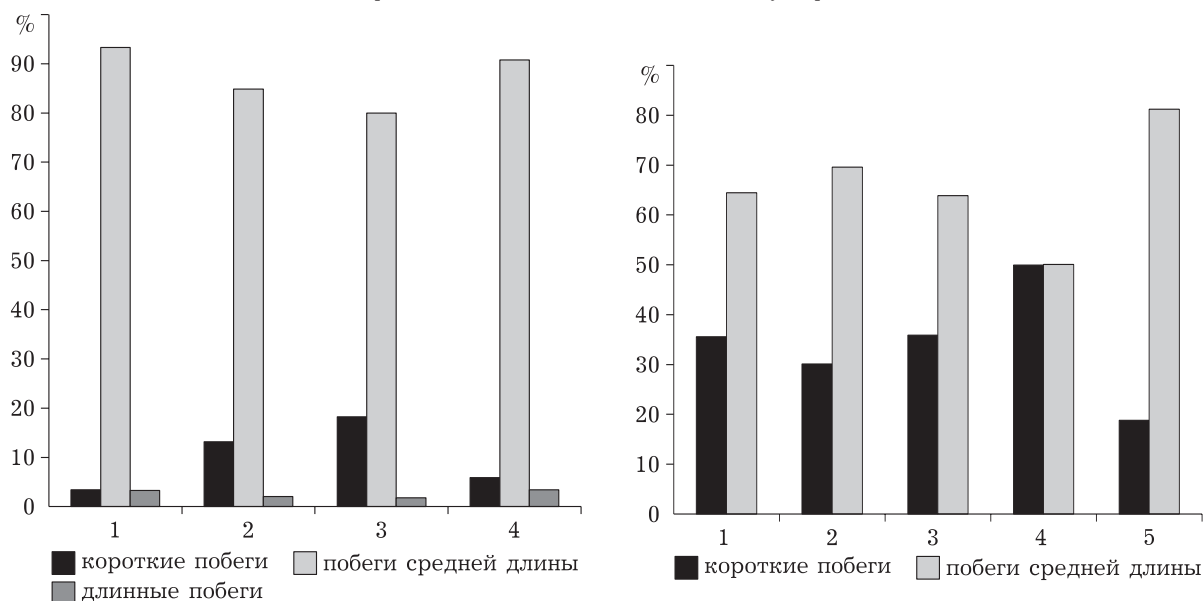


Рис. 10. Доля участия (%) типов побегов у различных жизненных форм аллювиальных видов ив:
1 – деревья, 2 – аэроксильный кустарник, 3 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 4 – гипогеогенно-геоксильный кустарник

Рис. 11. Доля участия (%) типов побегов различных жизненных форм неаллювиальных видов ив:
1 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 2 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 3 – деревце, 4 – низкий длиннохлоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, 5 – полуводный длиннохлоризомный стланник

их большую высоту [Недосеко, 2015, 2018] (рис. 10, 11).

Выявленная поливариантность развития видов ив характеризует их различное положение в ценозах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование и анализ работ других авторов [Афонин, 2006; Гетманец, 2011] позволяет сделать вывод, что бореальные виды ив эволюционировали в следующих адаптивных зонах: низких и высоких участках пойм, прирусловых валах крупных рек, более сухих внепойменных местообитаниях (лесных биоценозах, различных вторичных местообитаниях), болотах, стоячих водоемах (рис. 12). В каждой зоне сформировались жизненные формы, наиболее полно соответствующие тем или иным экологическим условиям. В поймах у аллювиальных видов ив сформировались жизненные формы одно-, мало- и многоствольных деревьев, а также высоких аэроксильных и гипогенно-геоксильных кустарников. Причем на низких участках поймы преобладали жизненные формы мало- и многоствольных деревьев (1, 2), а также высоких гипогенно-геоксильных кустарников (3а); на возвышенных, более сухих участках поймы образовалась жизненная форма одноствольное дерево (4) и аэроксильный кустарник (5).

Выходя за пределы пойм, жизненные формы ив стали претерпевать изменения. На открытых увлажненных опушках березово-сосновых лесов, на лугах с увлажненными субстратами формировалась вегетативно-подвижная жизненная форма эпигенно-геоксильный кустарник (6), которая характерна как для аллювиальных, так и неаллювиальных видов. При этом кустарники становились более низкими, базальные части анизотропных стволиков укоренялись придаточными корнями. На затененных, увлажненных участках лесов образовалась жизненная форма гипогенно-геоксильный кустарник (3б) более низкой высоты, чем в поймах. Данные жизненные формы характерны в основном для неаллювиальных видов: *S. rosmarinifolia*, *S. aurita*, *S. starkeana*. На сухих субстратах под пологом древесного яруса сформировалась жизненная форма деревце (*S. aurita*, *S. starkeana*) (7). Особи данной жизненной формы небольшой высоты, с одним стволиком и низко расположенной кроной с небольшим числом вариантов побегов. У неаллювиальных видов (*S. caprea*) в лесах встречается жизненная форма одноствольное дерево (4а), на опушках лесов и других типах открытых местообитаний – жизненные формы многоствольные аэроксильные и геоксильные деревья (1а, 2а) более низкой высоты, чем у аллювиальных видов в поймах.

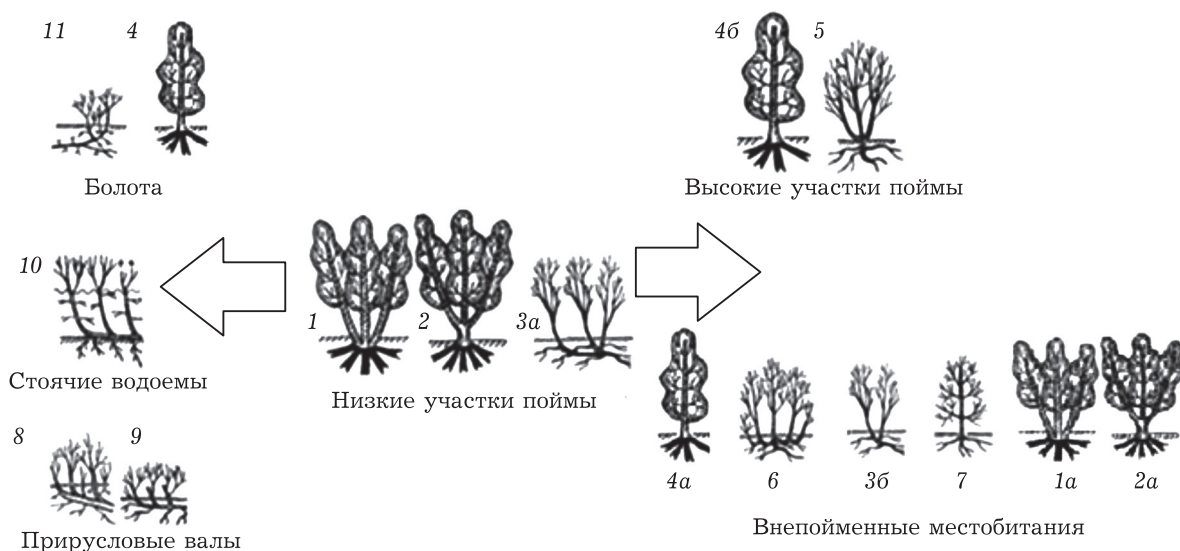


Рис. 12. Направления адаптивной радиации жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*
Стрелка слева – гигрофильная линия, стрелка справа – ксерофильная линия

У аллювиальных видов в условиях прирусловых валов крупных рек сформировались стланиковые формы роста, которые характеризуются быстрым развитием. Так, в связи с произрастанием в условиях механического воздействия паводковой воды у ив происходит полегание стволов и ветвей и образуется жизненная форма факультативный стланик (8, 9). У особей стланиковой жизненной формы в связи с экстремальными условиями выработались следующие приспособления: небольшая продолжительность онтогенеза, большая скорость роста и ветвления побегов при их меньшем разнообразии в кроне, придаточное укоренение и возникновение придаточных корней на затопляемых половодьем стволах, небольшая высота особей.

В условиях малопроточных водоемов некоторые неаллювиальные виды (*S. cinerea*) стали вести полуводный образ жизни. В связи с этим у них образовалась жизненная форма полуводный длиноксилоризомный стланик (10). Нижняя часть таких особей находится под водой до уровня 1 м, поэтому у них выражены морфологические и анатомические признаки гидрофитных растений. Данная жизненная форма характеризуется малой продолжительностью жизни, небольшой высотой и меньшим разнообразием побегов и побеговых систем в кроне. Кроме того, важны приспособления в корневой системе: на длинных ксилоризомах, лежащих на дне, образуется большое число укореняющих придаточных корней, а на границе с воздушной средой в воде на стволиках – дыхательные корни.

На сфагновых болотах скелетные оси погружались в моховую подушку, укоренялись там с помощью придаточных корней, образуя жизненную форму низкий длиноксилоризомный гипогенно-геоксильный кустарник (11), которая характерна для неаллювиальных видов. Растения *S. myrtilloides* данной жизненной формы произрастают на бедных минеральными веществами болотистых субстратах, в условиях которых наблюдается стояние воды на поверхности. Такие особи 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. На осоково-вей-

никовых болотах встречается жизненная форма одноствольного дерева (46), более низкой высоты, чем у аллювиальных видов в пойме.

Таким образом, у бореальных видов ив в условиях вне поймы трансформация жизненных форм шла в двух разных направлениях: 1) увеличение гигрофильности: от переувлажненных участков до обитания в стоячих водоемах (неаллювиальные виды) или проточных водоемах (аллювиальные виды); 2) увеличение ксероморфности: от переувлажненных участков до мезофильных участков лесов (аллювиальные виды) и открытых сухих возвышенных местообитаний (аллювиальные и неаллювиальные виды) (рис. 12).

Условия обитания существенным образом отразились на биологии и морфологии ив, и в первую очередь, на структуре их побегов. В отличие от неаллювиальных видов в кронах аллювиальных в незначительном количестве присутствуют удлиненные побеги (до 3,86 %), содержание побегов средней длины больше на 15–30 %, а укороченных – меньше на 30 %. Это связано с тем, что неаллювиальные виды могут произрастать на разнообразном субстрате, они менее требовательны к аэрации почв, часто выносят заболачивание и большую затененность. В отличие от неаллювиальных видов, аллювиальные поселяются на открытых местообитаниях, аэрируемых субстратах вдоль рек, что и отражается на размерах особей, их побегов и побеговых систем.

ВЫВОДЫ

1. У 16 видов бореальных ив выделено 11 жизненных форм. У аллювиальных и неаллювиальных видов изучено по 9 жизненных форм, семь из которых характерны для обеих экологических групп. Среди аллювиальных и неаллювиальных видов ив чаще встречаются четыре жизненные формы: одноствольное дерево, мало- и многоствольные деревья аэроксильного и геоксильного происхождения, эпигенно-геоксильный кустарник. Жизненные формы деревце и гипогенно-геоксильный кустарник встречаются преимущественно у неаллювиальных видов, а жизненная форма аэроксильный кустарник – у аллювиальных видов. Жизненные формы факультативный стланик и стланик характерны только для ал-

лювиальных видов; жизненные формы низкий длиннохлостистый гипогенно-геофильный кустарник, полуводный длиннохлостистый стланник – только для неаллювиальных видов.

2. В популяциях изученных видов выявлена поливариантность развития: структурная и динамическая. В составе структурной поливариантности выделены морфологическая и размерная. Морфологическая поливариантность развития наблюдается у 100 % аллювиальных видов и у 77,7 % – неаллювиальных. Размерная поливариантность выявлена у всех аллювиальных и неаллювиальных видов, что можно рассматривать как важнейший механизм адаптации в популяциях изученных ив.

3. Динамическая поливариантность связана с разной продолжительностью прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза. У всех аллювиальных и большинства неаллювиальных видов наблюдается преобладание генеративного периода онтогенеза над прегенеративным. У особей двух жизненных форм неаллювиальных видов в ходе онтогенеза преобладает прегенеративный период.

4. Аллювиальные виды освоили узкий спектр экологических условий: сходные условия в пойме или в увлажненных внепойменных участках. Неаллювиальные виды заняли более широкий спектр местообитаний: пойменные, внепойменные местообитания, болота, стоячие водоемы. На внутривидовом уровне среди изученных видов наибольшее разнообразие жизненных форм выявлено у аллювиальных видов (2–4 жизненные формы у каждого вида), а наименьшее – у неаллювиальных видов (1–3 жизненные формы у каждого вида).

5. Аллювиальные виды характеризуются наличием небольшого числа длинных побегов, большим числом побегов средней длины и меньшим числом коротких, что определяет их большую высоту по сравнению с неаллювиальными.

ЛИТЕРАТУРА

Анциферов Г. И. Ива. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 101 с.
Афонин А. А. Изменчивость ив брянского лесного массива и перспективы их селекции на устойчивость и продуктивность: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.01. Брянск, 2006. 46 с.
Бобровская Н. Е., Бобровский М. В. Модель детальной структуры листового дерева // Результаты фун-

даментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны: науч. тр. МЛГИ. 1991. Вып. 242. С. 38–42.
Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Чистякова А. А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1987. С. 7–24.
Гаврилова М. Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций ракитника русского в Республике Марий Эл // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2009. Вып. 4. С. 117–121.
Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 330 с.
Дервиз-Соколова Т. Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 7. С. 975–982.
Диденко Е. Г., Евстигнеев О. И. Особенности онтогенеза и жизненных форм бузины красной в хвойно-широколиственных лесах Неруссо-Деснянского поля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, вып. 3. С. 63–69.
Жиленко В. Ю., Сорокопудов В. Н. Некоторые особенности онтогенеза *Berberis vulgaris* L. в условиях Белгородской области // Наука и современность. 2014. Вып. 33. С. 19–23.
Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
Жукова Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169–176.
Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L. // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их ценопопуляций. М.: Наука, 1968. С. 81–102.
Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.
Истомина И. И., Богомолова Н. Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 4. С. 68–78.
Мазуренко М. Т. Онтогенез жимолости камчатской в условиях глубокого затенения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Вып. 1. С. 99–105.
Мазуренко М. Т. Рододендроны Дальнего Востока, структура и морфогенез. М.: Наука, 1980. 232 с.
Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986. 196 с.
Мазуренко М. Т. Флювиаты – новая экологическая группа растений // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 36–42.
Мазуренко М. Т. Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде Ива (*Salix*, Salicaceae L.) // Бюл. Ботан. сада-ин-та ДВО РАН. 2010. Вып. 7. С. 4–22.
Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны Восточной Сибири // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток, 1976. С. 3–48.
Недосеко О. И. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы //

- Нижний Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2014. 426 с.
- Недосеко О. И. Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*. Арзамас: Арзамас. филиал ННГУ, 2015. 247 с.
- Недосеко О. И. Становление жизненных форм и архитектуры крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* Dumort. в онтогенезе: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2018. 43 с.
- Недосеко О. И. Влияние условий освещения и гендерных отличий на архитектуру бореальных видов *Salix* L. // Сиб. экол. журн. 2020. Т. 27, № 3. С. 358–374. [Nedoseko O. I. Effects of Illumination and Gender Differences on the Architecture of the Boreal Species of *Salix* L. // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, N 3. P. 285–299.]
- Недосеко О. И., Виктор В. П. Жизненные формы видов рода *Salix* L. России // Rus. J. Ecosyst. Ecol. 2018. Vol. 3, N 2. doi: 10.21685/2500-0578-2018-2-5
- Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: науч. изд. / под ред. О. Л. Воскресенской. Йошкар-Ола, 325 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР им. В. Л. Комарова, Сер. 3 (Геоботаника). 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Ревакина М. П. Биоморфология и ценотическая роль караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаирском кряже: дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. 257 с.
- Сагалакова Л. С., Бардонова Л. К. Онтогенез *Hippophae rhamnoides* // Вестн. Бурят. гос. ун-та. 2011. Вып. 4. С. 88–92.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М.: Наука, 1968. 255 с.
- Таловская Е. Б., Черемушкина В. А., Барсукова И. Н. Архитектура кустарничка *Thymus petraeus* (Lamiaceae) в условиях Южной Сибири // Сиб. экол. журн. 2020. Т. 27, № 1. С. 107–117 [Talovskaya E. B., Cheryomushkina V. A., Barsukova I. N. Architecture of the dwarf shrub *Thymus petraeus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2020. T. 13, N 1. P. 85–94. doi: 10.1134/S1995425520010102].
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фролов П. В. Моделирование популяций кустарничков в лесных экосистемах и их вклад в динамику углерода и азота: дис. канд. биол. наук: 03.02.08. Пушкино, 2020. 141 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1996. 992 с.
- Черёмушкина В. А., Таловская Е. Б., Астащенко А. Ю., Гусева А. А., Джуманов С. Биология *Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae) на заповедной территории (заповедник Аксу-Жабаглы) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2019. № 47. С. 103–122 [Cheryomushkina V. A., Talovskaya E. B., Astashenkov A. Yu., Guseva A. A., Dzhumanov S. Biology of *Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae) in the protected area (Aksu-Dzhabagly Reserve) // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. Tomsk State University Journal of Biology. 2019. N 47. P. 103–122. doi: 10.17223/19988591/47/7].
- Чистякова А. А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 6. С. 93–105.
- Широков А. И. Особенности организации синузид кустарников в ненарушенных пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Серия: Биология, 1999. № 1. С. 15–20.
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Rus. J. Ecosyst. Ecol. 2016. Vol. 1, N 2. P. 1–31.
- Skvortsov A. K. Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision. Joensuu: University of Joensuu, 1999. 307 p.
- Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovskii A. M. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.

Polyvariety of ontogeny of alluvial and non-alluvial species of *Salix* L. (Salicaceae) of the boreal zone of Eurasia

O. I. NEDOSEKO

Arzamas Branch of Lobachevsky University
607220, Arzamas, K. Marx str., 36
E-mail: nedoseko@bk.ru

The paper presents an overview of ontogeny of 11 life forms on the example of 16 species of boreal willows belonging to two ecological groups – alluvial and non-alluvial. At the intraspecific level, among the studied species, the greatest variety of life forms was found in alluvial species, and the smallest in non-alluvial species. In the species studied, polyvariety of evolution was revealed: structural and dynamic. As part of the structural polyvariety, morphological (as a result of which two or more (up to 4) life forms are formed in the adult state), dimensional (expressed in changing the size and life state of an individual within one ontogenetic state) are distinguished. Dynamic polyvariety is associated with different duration of pre-generative and generative periods of ontogeny. In all alluvial and most non-alluvial species, the predominance of the generative period of ontogeny over the generative one is observed. In individuals of two life forms of non-alluvial species, the pre-generative period prevails during ontogeny. Alluvial species have mastered a narrower range of environmental conditions compared to non-alluvial ones. At the intraspecific level, among the studied species, the greatest variety of life forms was found in alluvial species (2–4 life forms in each species), and the smallest in non-alluvial species (1–3 life forms in each species). Alluvial species are characterized by the presence of a small number of long shoots, a large number of shoots of medium length and a smaller number of short ones, which determines their high height compared to non-alluvial ones.

Key words: *Salix*, alluvial and non-alluvial species, life forms, ontomorphogenesis, polyvariety of evolution.