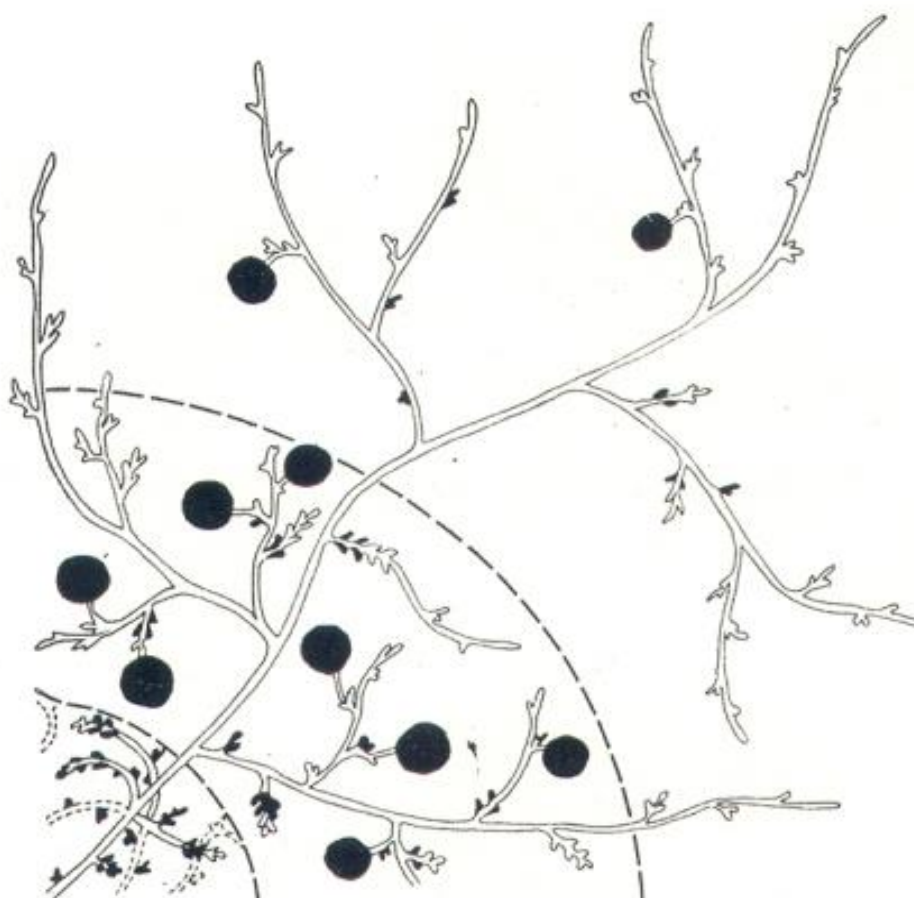


ВЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГУМАНИТАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

**СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ
К ОПИСАНИЮ СТРУКТУРЫ РАСТЕНИЯ**



**Киров
2008**

УДК 581.4
ББК 28.56
С56

*Печатается по решению редакционно-издательского отдела
Вятского государственного гуманитарного университета*

Издание осуществлено при поддержке гранта РФФИ №08-04-06028

Рецензенты:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник Института
биологии КомиНЦ УрО РАН С. В. Дегтева

доктор географических наук, профессор кафедры географии
Вятского государственного гуманитарного университета
М. М. Пахомов

ISBN 978-5-85908-107-3

С56 Современные походы к описанию структуры растения [Текст] / Под ред.
Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва / Антонова И. С., Байков К. С., Байкова Е. В.,
Белова О. А., Бобров Ю. А., Быструшкин А. Г., Валуйских О. Е., Вишницкая О. Н.,
Гатцук Л. Е., Гетманец И. А., Гниловская А. А., Жукова Л. А., Зайцева Ю. В.,
Илюшечкина Н. В., Колчанова О. В., Колясникова Н. Л., Костина М. В.,
Круглова Н. Н., Кузнецова С. Б., Кузьменко И. Н., Курченко Е. И., Лапиров А. Г.,
Лелекова Е. В., Мавродиев Е. В., Мазейна Е. В., Мазуренко М. Т., Морозова И. Б.,
Нотов А. А., Пересторонина О. Н., Петрук А. А., Петухова А. В., Петухова Д. Ю.,
Прокопьева Л. В., Савиных Н. П., Степанова А. В., Степанова Е. Н.,
Татаренко И. В., Фатьянова Е. В., Хохряков А. П., Чиркова Н. Ю., Чупракова Е. И.,
Шеховцова И. Н., Шивцова И. В., Шорина Н. И. – Киров, 2008. – 355 с.

В коллективной монографии собраны материалы многолетних исследований
в области биоморфологии растений в отдельных таксонах и экологических
группах, а также общетеоретические разработки.

Монография предназначена для специалистов-биоморфологов, биологов
иных специальностей, аспирантов и студентов старших курсов биологических
специальностей и направлений подготовки.

ББК 28.56
С56

ISBN 978-5-85908-107-3

Рисунок на титульном листе из статьи Н. И. Шориной в этой монографии (раздел
6.4).

© Коллектив авторов, 2008

ВВЕДЕНИЕ

Особое внимание на структурную организацию растений ботаники обратили в начале прошлого века. В результате к середине века появились труды основоположника русской биоморфологической школы И. Г. Серебрякова (1952, 1962 и др.) и его последователей. Как синоним учения о жизненных формах понятие «биоморфология» было предложено А. П. Хохряковым (1975а) и окончательно сформулировано в 1981 году. С этого времени русская биоморфологическая школа достигла значительных успехов. Итоги исследований подводились на различных совещаниях и конференциях.

С 5 по 8 мая 2008 года на базе кафедры ботаники естественно-географического факультета Вятского государственного гуманитарного университета прошёл научный семинар по теоретической морфологии растений «Современные подходы к описанию структуры растения». Одним из решений резолюции, принятой по окончании работы семинара, было решение об издании коллективной монографии, которая обобщила бы основные его доклады. Как и у прошедшего семинара, основная цель монографии – ревизия достижений биоморфологии растений в области разработки понятийного аппарата и накопления фактического материала конкретных исследований в отдельных таксонах.

Идея о структурных элементах тела растения занимала умы многих учёных, поэтому её основные положения были озвучены разными авторами. Это наглядно иллюстрируют различные разделы монографии, особенно её первая глава.

Коллективная монография включает как материалы общетеоретического характера, одинаково важные при исследованиях в пределах любого таксона покрытосеменных (а часто и растений вообще), так и более частные, отражающие современное состояние исследований в отдельном, часто весьма узком таксоне или экологической группе. Включены в монографию и материалы, иллюстрирующие практическое значение биоморфологических исследований для целей систематики и популяционной биологии растений.

Мы сочли возможным включить в монографию материалы, закончить которые судьба не позволила авторам (в первую очередь – А. П. Хохрякову). По прошествии многих лет высказанные ими мысли стали очевидными. С благодарностью мы поместили мысли основоположников биоморфологии, которые не были ими опубликованы, но сохранились в памяти их последователей.

На страницах этой книги приводится критический анализ длительно употреблявшихся и, кажется, уже устоявшихся терминов (как, например, монокарпический побег). Как показано Н. И. Шориной, эта структура

действительно полифункциональна и редко содержит один плод, хотя и плодоносит действительно один раз.

Одним из достижений биоморфологии последних лет является изучение структурной организации не только цветковых, но и споровых растений, а также водорослей и грибов. Отдельные результаты этих материалов также отражены в разделах монографии.

Впервые в крупной сводке подняты вопросы биоморфологии растений с уклоняющимся типом питания, описаны компенсаторные взаимодействия подземных и надземных частей растения при переходе с автотрофного на гетеротрофный тип питания; также указан совершенно новый путь возникновения односезонности у растений (раздел 5.1).

В ходе семинара отчётливо проявились взаимодействия в рамках современной биоморфологии теоретических исследований и практической деятельности, интеграция с другими науками. В ботанике существует достаточно большое количество подходов и методов познания растения, один из наиболее значимых – биоморфологический, который, по сути, является перекрестком, где сходятся все пути ботанических исследований.

Монография состоит из семи глав. В каждой главе содержатся теоретические материалы, итоги изучения отдельных таксонов, определены задачи и перспективы будущих исследований. Работа над коллективной монографией распределилась между авторами следующим образом.

Общие вопросы отбора материалов, комплектования и научного редактирования взяли на себя доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Вятского государственного гуманитарного университета (ВятГГУ) **Н. П. Савиных**¹ и кандидат биологических наук, доцент этой же кафедры **Ю. А. Бобров**; ими же написаны общее введение, вводные и заключительные части в каждой главе, а также общее заключение.

В первой главе раздел 1.1 написан доктором биологических наук, старшим научным сотрудником, директором Института почвоведения и агрохимии СО РАН **К. С. Байковым**. В раздел 1.2 помещены неопубликованные ранее материалы доктора биологических наук, старшего научного сотрудника **А. П. Хохрякова**, подготовленные к печати **М. Т. Мазуренко**. Раздел 1.3 составлен кандидатом биологических наук, старшим научным сотрудником Проблемной лаборатории Московского педагогического государственного университета **Л. Е. Гатицук**. Раздел 1.4 написан **Н. П. Савиных**. Заключительный раздел этой главы – раздел 1.5 – подготовлен доктором биологических наук, старшим научным сотрудником Центрального сибирского ботанического сада СО РАН **Е. В. Байковой**.

¹ Здесь и далее научная степень, учёное звание, должность и место работы указываются только один раз – при первом упоминании; во всех остальных случаях приводятся только инициалы и фамилия. – *Прим. ред. (ЮА)*

Во второй главе раздел 2.1 написан доктором биологических наук, старшим научным сотрудником Ботанического сада-института ДВО РАН **М. Т. Мазуренко**. Кандидат биологических наук, доцент кафедры геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского государственного университета **И. С. Антонова** принимала участие в написании разделов 2.2 и 2.4: первый из них – в соавторстве с **О. А. Беловой**, второй – с **Ю. В. Зайцевой**; раздел 2.3 подготовлен **А. А. Гниловской**. Раздел 2.5 написан кандидатом биологических наук, доцентом кафедры ботаники Челябинского государственного педагогического университета **И. А. Гетманец**, раздел 2.6 – кандидатом биологических наук, доцентом кафедры биологии растений Марийского государственного университета **Л. В. Прокопьевой**. **Н. П. Савиных** принимала участие в подготовке разделов 2.7 и 2.8; первый из них – в соавторстве с **Н. Ю. Чирковой**; второй – со старшим преподавателем кафедры экологии Югорского государственного университета **С. Б. Кузнецовой**. Материал заключительного раздела главы (раздел 2.9) написан кандидатом биологических наук, старшим научным сотрудником Главного ботанического сада РАН **М. В. Костиной**.

Раздел 3.1 написан доктором биологических наук **И. В. Татаренко**. Раздел 3.2 совместно подготовили **О. Е. Валуйских** и **Н. П. Савиных**, а раздел 3.3 – **И. В. Шивцова**, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии Марийского государственного университета **Л. А. Жукова** и **Н. П. Савиных**. Раздел 3.4 составлен **И. Б. Морозовой**.

В четвёртой главе представлены результаты исследований кандидата биологических наук, старшего научного сотрудника Института биологии внутренних вод РАН **Л. Г. Лапирова** (раздел 4.1), а также настоящих и бывших аспирантов кафедры ботаники ВятГГУ в соавторстве с **Н. П. Савиных**: – кандидата биологических наук, научного сотрудника НИИ сельского хозяйства Северо-Востока **Е. В. Лелековой** (раздел 4.2), **О. Н. Вишницкой** (разделы 4.3 и 4.4), **Е. В. Мазеиной** (раздел 4.5), **Д. Ю. Петуховой** (раздел 4.6).

Раздел 5.1 подготовлен к публикации **Ю. А. Бобровым**, а 5.2 – им же совместно с **О. В. Колчановой**.

Раздел 6.1 составила доктор биологических наук, старший научный сотрудник Проблемной лаборатории Московского педагогического государственного университета **Е. И. Курченко**, а 6.2 написали совместно кандидат биологических наук, научный сотрудник Ботанического института РАН **А. В. Степанова** и кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Тверского государственного университета **А. А. Нотов**. Посвящённые ценопопуляционным исследованиям разделы составили **Л. А. Жукова** (раздел 6.3), доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Московского педагогического государственного университета **Н. И. Шорина** (раздел 6.4). Раздел 6.5 написали совместно **Е. И. Чупракова**

и кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Вятского государственного гуманитарного университета **О. Н. Пересторонина**. Заключительный раздел главы – раздел 6.6 – подготовлен кандидатом биологических наук, доцентом кафедры биологии растений Марийского государственного университета **Н. В. Илюшечкиной**.

Раздел 7.1 написан доктором биологических наук, старшим научным сотрудником Института биологии Уфимского научного центра РАН **Н. Н. Кругловой**. Раздел 7.2 подготовлен **Е. Н. Степановой** и кандидатом биологических наук, доцентом кафедры ботаники Тверского государственного университета **Л. В. Петуховой**. Раздел 7.3 написан совместно **Е. В. Фатьяновой** и **И. С. Антоновой**. Кандидат биологических наук, научный сотрудник ботанического сада УрО РАН **А. Г. Быструшкин** подготовил раздел 7.4. Раздел 7.5 написан **И. Н. Кузьменко**; раздел 7.6 – доктором биологических наук, доцентом, заведующей кафедрой ботаники и генетики Пермской государственной сельскохозяйственной академии **Н. Л. Колясниковой**. Раздел 7.7 подготовлен **А. А. Петрук**; раздел 7.8 – **И. Н. Шеховцовой**. Заключительный раздел последней главы – раздел 7.9 – написал кандидат биологических наук **Е. В. Мавродиев**.

Неоценимую помощь в проведении научного семинара и оформлении коллективной монографии по его итогам оказали преподаватели, сотрудники, аспиранты и студенты кафедры ботаники Вятского государственного гуманитарного университета. Авторский коллектив выражает им за это самую искреннюю благодарность и признательность. Также авторы благодарят всех, кто помогал им в работе, в том числе тех, кто участвовал в полевых исследованиях, в обсуждении фактов и идей, способствовал подготовке публикации.

Мы надеемся, что предлагаемое издание будет использовано как учебное пособие, поскольку в нём, наряду с конкретными примерами, даны теоретические положения и алгоритм примерной деятельности учёного в природе.

ГЛАВА I. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ БИОМОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

С момента своего возникновения в качестве новой науки, а этим временем, по-видимому, следует считать выход работы Е. Warming “Über pterenne Gewächse” (1884), биоморфология растений² прошла значительный путь, накопив большой понятийный аппарат и создав мощный теоретический фундамент для будущих построений. Эти теоретические наработки не только способствуют плодотворным исследованиям, но и являются той нитью, которая связывает прошлое, настоящее и будущее всей нашей науки. Именно такие, наиболее значимые для существования и развития всех остальных разделов биоморфологии, материалы помещены в первую главу.

1.1. Модулярность в теломной теории В. Циммерманна³

Традиционно принято считать, что все высшие растения берут начало от единой таксономической группы – отдела Риниофитов. На филогенетической схеме, разработанной известным российским ученым С. В. Мейеном (Ботаника, 2001), только Зостерофилловые стоят отдельно от Риниофитов. Все другие отделы наземных растений, включая крайне своеобразные Моховидные, берут начало от Риниофитов. Имеется несколько оснований для ревизии некоторых положений этой в целом очень информативной схемы. Основные отличия нашей точки зрения от традиционно принятой состоят в следующем:

- 1) Моховидные произошли от водорослеподобного предка отдельно от Риниофитов;
- 2) Плауновидные произошли от Зостерофилловых, которые ранее произошли от Риниофитов;
- 3) Риниофиты могли произойти от Моховидных.

Выход первых растений из водной среды на сушу был многократным и политопным (совершался в разных регионах). С учетом достигнутого на тот момент уровня организации наиболее специализированных низших растений, ими могли быть многоклеточные талломные (слоевищные) растения, внешне напоминающие слоевищные моховидные (печеночники и антоцеротовые). Дальнейшая эволюция уже наземных растений шла двумя путями:

- 1) основной (спорофитный) – соматическая специализация диплоидного спорофита в сочетании с быстрой редукцией гаплоидного гаметофита;
- 2) вспомогательный (гаметофитный) – соматическая специализация гаплоидного гаметофита в сочетании с дифференциацией диплоидного спорофита.

² Мы предпочитаем использовать именно этот термин, предложенный в современном значении А. П. Хохряковым (1975а), вместо таких названий, как, например, «учение о жизненных формах», «экологическая морфология растений» etc. – *Прим. ред. (ЮА)*

³ Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 07–04–00877.

Первый путь привел к формированию риниофитов, зостерофилловых, псилотовых, хвощевидных, плауновидных, папоротниковидных, голосеменных и покрытосеменных.

Риниофиты и близкие к ним ископаемые зостерофилловые и плауновидные появились в раннем и среднем девоне. Раннедевонские куксонии (род *Cooksonia*⁴, рис. 1) были первыми наземными (прибрежно-водными) растениями с многоклеточными спорангиями, расположенными на концах дихотомически разветвленных цилиндрических побегов. Ориентация их побегов в воздушной среде подтверждается наличием в эпидерме устьиц примитивного строения с двумя замыкающими клетками почковидной формы.

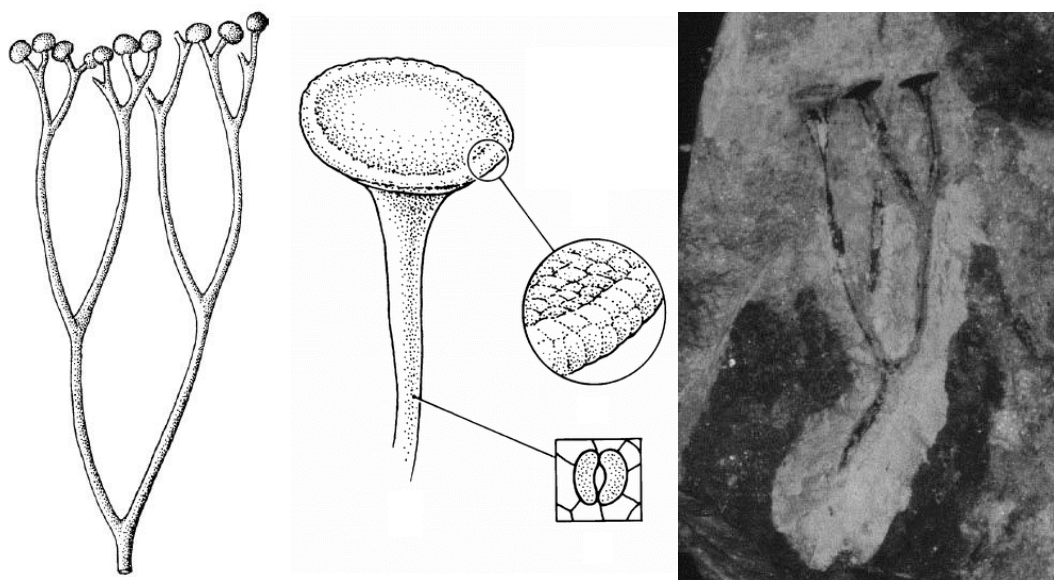


Рис. 1. Фрагмент спорофита раннедевонской куксонии: внешний вид (слева), дисковидный терминальный спорангий, устьице с почковидными замыкающими клетками (в центре), отпечаток на камне, высотой 2,5 см (справа).

Образ предка высших растений – важная отправная точка для определения дальнейшей эволюции всех наземных растений. Выбор в качестве обобщенного образа высших растений ринии стал важным моментом в создании теломной теории В. Циммерманна (Zimmermann, 1930).

В теории В. Циммерманна не нашли отражения сведения о гаметофитной стадии развития Риниофитов. Их реконструкцию выполнили выдающиеся палеоботаники В. и Р. Реми. Их работы по воссозданию облика гаметофитов у лионофитона и сциадофитона (род *Sciadophyton*, рис. 2)

⁴ Здесь и далее наименования латинских названий растений даны преимущественно по сводке С. К. Черепанова (1995). – Прим. ред. (НС, ЮА)

позволили более критично оценить положения теломной теории и возможную роль гаметофитов в жизненном цикле Риниофитов (Remy&Remy, 1980; Remy, Hass, 1991; и др.).

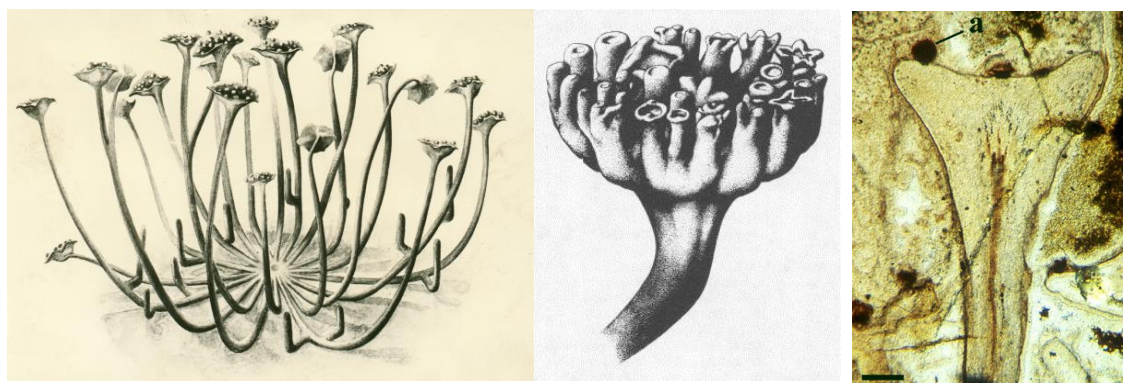


Рис. 2. Фрагмент гаметофита девонских Риниофитов: радиально симметричная колония гаметангиофоров сциадофитона (*Sciadophyton*, слева), верхняя часть гаметангиофора лангиофитона (*Langiophyton*, в центре), верхняя часть гаметангиофора лионофитона с антеридием и архегонием (*Lyonophyton*, справа).

Теломная теория В. Циммерманна – это целостное учение о закономерностях формирования и функционирования основных органов спорофита высших растений в эволюционном аспекте. Наиболее детально в ней представлены первые этапы эволюции высших растений и выделены элементарные процессы трансформации морфологических структур; предложен исходный вариант строения тела высшего растения – модель Ринии – ископаемого растения, выделенного в самостоятельный отдел Риниофиты (*Rhyniophyta*). В стандартном случае тело растения включает систему последовательно дихотомически ветвящихся веточек (мезомов), концевые веточки (теломы) несут одиночные терминальные спорангии. Модель Ринии основана на реконструкциях ринии большой (*Rhynia major*), где число спорангиев меньше, чем у гипотетического предка (рис. 3).

Все разнообразие органов высших растений по мнению В. Циммерманна выводится из этого исходного варианта строения тела высшего растения за счет действия элементарных эволюционных процессов. Это перевершинивание, планация (размещение в одной плоскости и уплощение), срастание и редукция. Все они затрагивают трансформацию мезомов и теломов, в некоторых случаях – и спорангиев.

Для анализа явления метамерности и его проявления в теломной теории Циммерманна необходимо определить основные понятия и ответить на ряд частных вопросов. Под метамерностью (модулярностью) будем понимать проявление (результат) метамерии. Метамер – закономерно повторяющийся сегмент тела. Его повторяемость обусловлена ритмикой роста и развития организма (Шафранова, 1980). Гомомерное тело состоит из

сходных метамеров. Гетеромерное тело – состоящее из несходных метамеров.

Когда и где следует ставить вопрос о модульном строении тела высшего растения? Только и только там, где наблюдаются устойчиво повторяющиеся элементы строения тела растения надтканевого уровня организации. В пределах ткани мы наблюдаем клетки, но никто не называет их модулями, из которых состоит ткань. Очевидный недостаток точки зрения о клетках как модулях состоит в их тесной интергации в тканях, которая приводит к *утрате* морфологической и функциональной *индивидуальности*. Исключение составляют гаметы (зигота, сперматозоиды), которые не образуют ткани, но и не представляют собой повторяющиеся части целого, что характерно для модулей. Следовательно, *клетки и ткани* сами по себе не могут быть отнесены к модулям в тела растения, они *относятся к более низкому уровню структурной организации живого*.

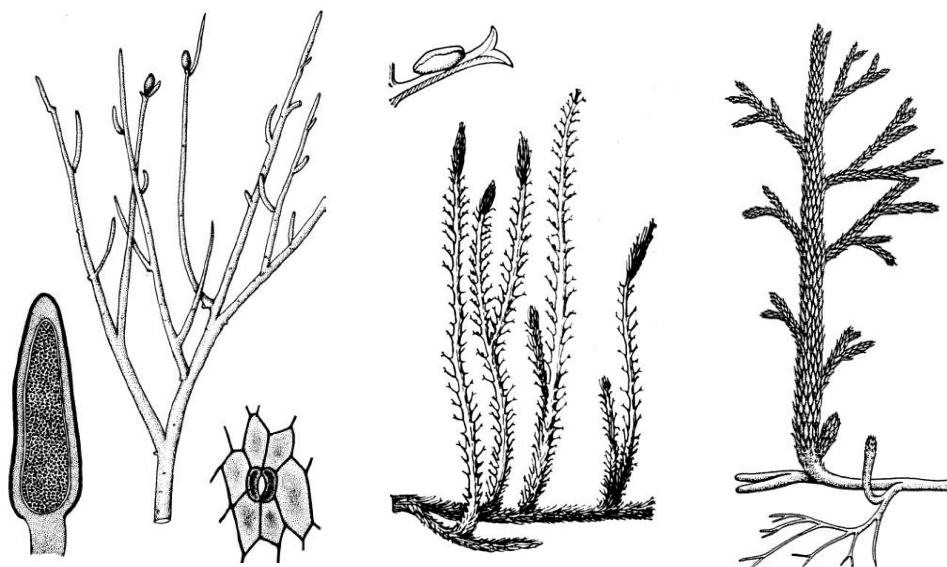


Рис. 3. Фрагмент спорофита девонских Риниофитов: риния (слева), фрагмент надземной системы побегов, спорангий на продольном разрезе, устьичный аппарат; протолепидодендрон (в центре), внешний вид, вильчато разветвленный спорофилл; астероксилон (справа).

Какие особенности строения метамера можно считать именно его атрибутами? В первую очередь это – морфологическая обособленность в ряду таких же (почти таких же) частей тела растения, на которые оно может быть разделено без остатка. Такой принцип исключает возможность отнесения к метамерам отдельно листа, узла или междуузлия. Эти структурные элементы чередуются друг с другом в строго определенном порядке, составляя единую триаду (узел+лист+междуузлие), в случае ее полноценного развития. У геммаксилярных растений (Гатцук, 1974) к этой

триаде для получения метамера необходимо добавить пазушную почку. Следовательно, морфологическая обособленность и одновременно тесное функциональное единство (однородность исполняемой функции) задают два основных условия для выделения модулей в теле растения.

Где находится точка отсчета в эволюции высших растений, когда впервые проявились эти условия? В спорофитной (основной) линии развития высших растений – у Риниофитов, в гаметофитной (альтернативной) линии развития высших растений – у листостебельных мхов. В теле Риниофитов хорошо выделяются теломы и мезомы, вместе образующие дихотомически разветвленную систему надземных осей и симметричную ей дихотомически разветвленную систему подземных элементов. Мезомы, в отличие от теломов, не несут спорангиев. В теле листостебельных мхов относительно отчетливо выделяются мелкие листоподобные элементы, расположенные на моноподиально нарастающих осях. Их малые размеры и сближенность, отсутствие проводящей системы в таких «листьях» затрудняют возможности рассмотрения их в качестве модулей. Корневой системы у моховидных нет. Следовательно, за точку отсчета для изучения феномена метамерности у растений должно быть принято *спорофитное тело высшего растения типа Ринии*, если не принимать во внимание гипотетическую возможность происхождения Риниофитов от Моховидных.

Какой элемент в спорофитном теле высшего растения типа Ринии следует считать метамером? В надземной части растения – мезом, в подземной – ризомезом (предлагаем новый термин для обозначения всех участков ризомоида, кроме концевых ответвлений – ризотеломов). А. Л. Тахтаджян (1954) всю подземную (погруженную в субстрат) систему побегов назвал ризомоидом. Система мезомов, как устойчиво повторяющихся элементов в цепочке однородных элементов, выполняет общую функцию поддержания тела в вертикальном положении. Телом представляет собой конечное (терминальное) звено в такой цепи. Верхушечный спорангий – атрибут телома, отличающий его от мезома. Он закрывает ось, меристема дифференцируется в спорангий. Следовательно, метамерность спорофитного тела высшего растения типа Ринии задается системой дихотомически ветвящихся мезомов. Границей, разделяющей метамеры, служат точки ветвления (место деления материнской меристемы на две дочерние меристемы).

Как уже указывалось, для трансформации системы телломов-мезомов В. Циммерманн предложил четыре элементарных процесса: перевершинивание (основной), планация, срастание, редукция. Перевершинивание (*Ubergipfelung*) он рассматривал как основной процесс, необходимый для формирования крупных жизненных форм. Именно оно обеспечивало эффективное распределение все возрастающей нагрузки на оси побеговой системы. Формирование вертикально ориентированной главной

оси позволяло быстро наращивать высоту растения и обеспечивать лучшие условия для фотосинтеза. С другой стороны, смещение подчиненных осей в боковое положение создавало хорошие предпосылки для формирования теломных листьев. В формировании теломных листьев важную роль играла планация (Planation). В результате ее, согласно В. Циммерманну, происходило перемещение по-разному ориентированных мезомов и теломов в одну плоскость, что в дальнейшем позволяло им срастаться с образованием плоских листовидных структур (пластинок). Срастание (Verwachsung) В. Циммерманн рассматривал в двух формах: 1) срастание спланированных осей, в результате чего формировались листья первых хвощевидных, плауновидных, папоротниковидных и древних голосеменных; 2) срастание близко расположенных, но находящихся в разных плоскостях, мезомов и теломов. Так возникали новые осевые структуры со сложно организованным проводящим цилиндром (например, актиностель астероксилона). *Образование таких интегрированных осевых структур - синмезомов (новый термин) мы считаем не менее важным, чем перевершинивание.* Именно так могли формироваться главные оси, в которых интегрированная проводящая система становилась скелетной основой особи. Под редукцией (Reduction) мезомов и теломов Циммерманн понимал уменьшение числа порядков ветвления, что приводило к упрощенному строению органа. По-видимому так из системы многократно ветвящихся мезомов (веерные листья клинолиста) в ходе эволюции возникла простая листовая пластинка хвощей.

Таким образом, можно сделать заключение, что элементарные процессы, предложенные В. Циммерманном в теломной теории, реализуются преимущественно на уровне мезомов. В морфологической эволюции высших растений редко наблюдается проявление только одного из элементарных процессов. Значительно чаще происходит одновременное действие разных элементарных процессов.

Какие функциональные задачи были решены в результате трансформации системы теломов и мезомов? Прежде всего, это повышение эффективности выполнения основных функций растения (ассимиляционная, репродуктивная) путем совершенствования морфологических структур. Повышение эффективности выполнения ассимиляционной функции проходило в двух направлениях:

- 1) увеличение поверхности листоподобных частей;
- 2) захват пространства путем развития крупных ветвей.

Основной вектор (в таксономическом аспекте) можно обозначить так: от Псилотовых через Хвощевидные и Плауновидные к Папоротниковидным. Установлены два пути возникновения листьев – теломный (основной) и энационный (вспомогательный). Считается, что листья плауновидных возникли энационным путем. Для астероксилона (рис. 3) это оправдано, если вообще будет подтверждена его принадлежность к плауновидным. Этот

вопрос требует детальной проработки, поскольку у протолепидодендрона листья на верхушке вильчато раздвоенные (рис. 3). Следовательно, очень вероятен теломный (точнее теломно-мезомный) путь возникновения листьев некоторых плауновидных.

Повышение эффективности выполнения репродуктивной функции проходило в нескольких направлениях: смещение спорангиев в пазухи ветвей (листьев) и их агрегация, срастание спорангиев, совершенствование механизма вскрывания спорангиев, дифференциация спорангиев (появление микроспорангиев и мегаспорангиев).

Гетеромерия (выделение разных метамеров) воздушных участков побегов наблюдается после формирования у них разных функциональных зон – вегетативной и спороносной. В редких случаях (например, у пертики, рис. 4), гетеромерия наблюдается в пределах вегетативной зоны как результат дифференциации оси главного побега. У пертики участки главной оси можно рассматривать как метамеры. Метамеры в пределах боковых побегов заметно отличаются от метамеров главной оси, поэтому можно говорить о гетеромерии в строении тела пертики.

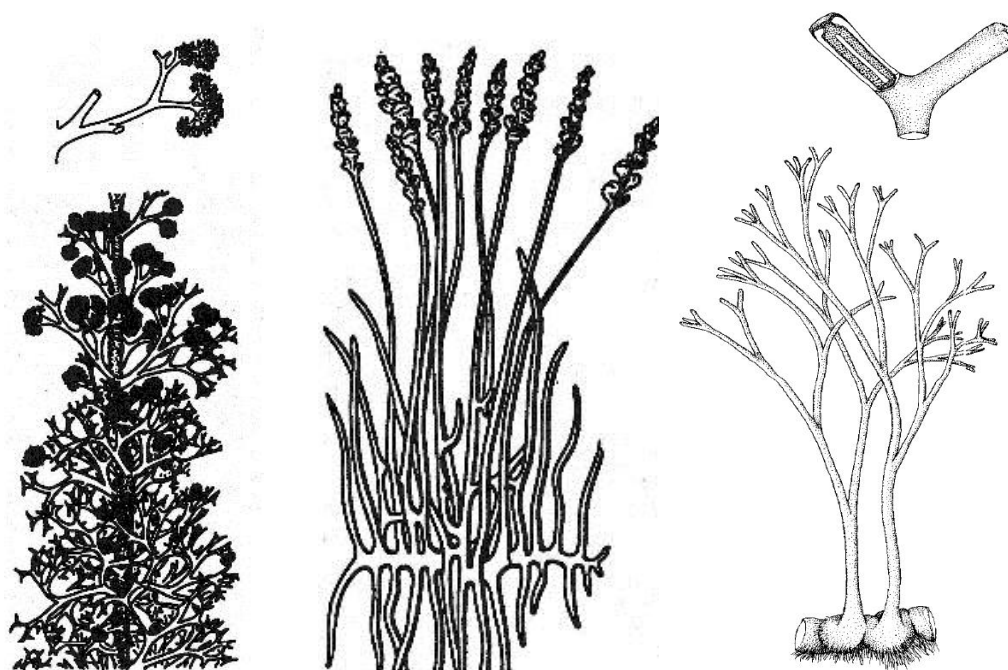


Рис. 4. Фрагмент спорофита девонских Риниофитов: пертика (слева), фрагмент надземной системы побегов; зостерофиллум (в центре); хорнеофитон (справа), внешний вид, дихотомически разветвленный спорангий.

Согласно ископаемым материалам, *спороносная зона* возникла как агрегация (сближение) спорангиев в верхней части воздушных участков побегов. Среди известных ископаемых растений спороносная зона побега впервые появилась у зостерофиллума (рис. 4). Границу между воздушными

участками побегов зостерофиллума и участками, преимущественно погруженными в воду, принято определять по наличию или отсутствию устьиц. Строение спорангиев подтверждает их специализацию по сравнению со спорангиями Риниевых: они располагались *на толстых ножках и вскрывались поперечной щелью* на две неравные части. Выделение метамеров в спороносной зоне зостерофиллума затруднительно, если вообще возможно.

У ринии и куксонии спорангии занимают терминальное положение, но спороносную зону не образуют. Их массовое формирование обусловлено, по-видимому, особой ритмикой в деятельности меристемы. Формированием спорангия завершается апикальный рост мезома, он становится теломом. Отклонения от этой схемы роста приводят к формированию дихотомически разветвленных спорангиев у хорнеофитона (рис. 4).

Подводя некоторые итоги рассмотрения модулярности в теломной теории В. Циммерманна, можно высказать предположение, что отсутствие метамеров, подобных тем, что характерны для современных высших растений, обусловлено отсутствием четкой ритмики в деятельности меристем, а также листьев и почек, входящих в состав традиционно выделяемых метамеров у высших растений. Строгая дихотомия, положенная в основу первичного тела высших растений, у Риниофитов встречается далеко не у всех представителей, что подтверждает их раннюю морфологическую дифференциацию. Крайне фрагментарные сведения о гаметофитах Риниофитов не позволяют достоверно судить о соотношении спорофитной и гаметофитной фаз в их жизненном цикле.

1.2. Фенобиоморфологическая классификация жизненных форм и специализация репродуктивного цикла высших растений⁵

Начиная с 50-х годов XX века, начало каждого десятилетия знаменуется появлением обзоров по проблеме жизненных форм, главным образом на тему: что есть жизненная форма (Культиасов, 1950; Серебряков, 1962; Серебрякова, 1972; Серебрякова, 1980; Дервиз-Соколова, 1981) и совершенно очевидно, что настало время для нового обзора. Однако чтобы снова не повторять столько раз пройденного моими предшественниками одного и того же пути, я ограничусь лишь определениями жизненных форм, данными самими авторами обзоров, как квинтэссенцией их работы.

«Жизненная форма – совокупность растений, сходных по их исторически сложившимся приспособлениям к условиям существования, с помощью которых эти растения утверждаются в жизни и, размножаясь, прогрессируют» (Культиасов, 1950, с. 258).

«Жизненная форма – своеобразный облик (габитус) определенной группы растений (включая их подземные органы) возникший в их онтогенезе

⁵ Раздел представлен ранее не опубликованной статьей А. П. Хохрякова. В память о нем мы полностью сохранили стиль автора – *Прим. ред. (НС)*.

в результате роста и развития в определенных условиях среды. Исторически этот габитус развился в данных почвенно-климатических и ценологических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям» (Серебряков, 1962, с. 5).

«Жизненная форма растений – это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» (Серебрякова, 1972, с. 86).

«Жизненная форма (биоморфа) – сходная структурная организация растений независимо от степени их родства, при которой процессы питания, нарастания и размножения, контролируемые отбором, разрешаются в условиях данной экосистемы оптимальным образом» (Дервиз-Соколова, 1981, с. 66).

Сравнивая эти, а также и многие другие определения жизненных форм, (содержащиеся в упомянутых обзорах), можно сделать вывод о дуалистичности понятия «жизненная форма»: с одной стороны, это нечто не совсем определенное, по крайней мере, не поддающееся количественным оценкам («исторически сложившиеся приспособления», «своеобразный облик», «габитус, связанный с ритмом развития») в общем, то, что воздействует на наши органы чувств качественно, экспрессивно (и качество это, по аналогии с подобным же в генетике, можно назвать «экспрессией жизненных форм» или «биоморфологической экспрессией»); с другой же стороны, в том числе нечто и вполне конкретное, осязаемое и измеримое: «сходная структурная организация», которой пристальное внимание уделяют ныне западные исследователи, авторы концепции «архитектурных моделей» и их последователи (Hallé, Oldeman, 1970). В этом же русле находится и старое понятие «форма роста», и более молодые «метамерное строение жизненных форм», «модульное устройство» и т. д.

Возникает соблазн ограничиться только этой, количественной стороной явления жизненной формы, что сейчас и делается на Западе. Однако при этом из биоморфологии исчезает нечто, что качественно отличает ее от морфологии, ибо она превращается лишь в раздел последней, изучающей конструктивные особенности устройства тела растений, как это в свое время и мыслилось В. Ф. Раздорским.

Что же делает биоморфологию вполне самостоятельным направлением изучения организмов? Этим ее делает приставка «био», под которой надо в данном случае понимать биологические особенности организмов (например, в таких выражениях, как «биология опыления», «биология такого-то вида», «биология размножения» и т. д.). К биологической составляющей понятия жизненной формы относятся и «габитус», и «внешний облик», и «физиономия», и «ритмы развития», и вообще способность к экспрессии, то есть способность воздействовать на органы чувств качественно.

Итак, на вопрос, что же такое «жизненная форма» я отвечаю следующим образом. **Понятие «жизненной формы» дуалистично: с одной стороны – это особенности конструкции тела организма, с другой – его биологические особенности, выраженные в его внешнем облике. В целом – это внешний вид, облик, зависимый как от наследственных особенностей конструкции тела, так и от воздействия на него условий внешней среды и изменяющийся в зависимости, как от стадий онтогенеза, так и от фенологического состояния (ритмов развития).**

Жизненные формы, характерные для разных экологических условий были в свое время названы Е. М. Лавренко (Лавренко, Свешникова, 1965) – экобиоморфами, характерные для разных стадий онтогенеза – онтобиоморфами (Мазуренко, 1986). По аналогии с ними различные фенологические состояния можно назвать «фенобиоморфами». Этим термином я обозначаю различно экспрессивно выраженные фенологические состояния одной и той же жизненной формы.

Фенобиоморфы разных жизненных форм

Какие же фенобиоморфы можно выделить у разных жизненных форм? Начнем с наиболее распространенных и экспрессивных биоморф высших растений.

А. Листопадные деревья и кустарники (фанерофиты и хамефиты)

1. Скелетная. Это наиболее продолжительная фенобиоморфа существует весь зимний период, когда наша флора находится в состоянии анабиоза. По Ю. Г. Алееву (1986) это даже совершенно особая жизненная форма «автокриптон».

2. Прозрачная: от набухания почек до их развертывания. Экспрессивно выражается в «прозрачности» кроны.

3. Цветочная. Это наиболее экспрессивно выраженная фенобиоморфа для энтомофильных деревьев и менее ярко – для ветроопыляемых. В пору цветения плодовых кажется, что вся их крона – одно большое соцветие. Также и с многими подушковидными растениями в благоприятных условиях напоминающих «вазоны» с цветами.

4. «Типичная» – фенобиоморфа олиственного фанерофита с созревающими в кроне плодами, которые, однако, экспрессивно никак не выражены, сливаясь с общим зеленым фоном.

5. Окрашенная – фенобиоморфа осеннерасцветенного состояния в пору бабьего лета или «золотой осени».

6. Плодоносящая. Начинается еще в конце четвертой фенобиоморфы, но экспрессивной выраженности достигает лишь в пору листопада, особенно у зоохорных видов, когда созревшие яркие (красные или желтые) плоды имеют экспрессию не меньшую, чем предыдущая фенобиоморфа.

Конечно, это примерная схема и у конкретных растений количество и порядок следования фенобиоморф могут быть иными, как, например, у липы, но это не принципиально. У вечнозеленых деревьев и кустарников, равно как и суккулентов, количество фенобиоморф должно быть существенно меньше, так как выпадают фенобиоморфы первая, вторая, пятая – то есть половина. У зоофильных и зоохорных вечнозеленых остаются хорошо выраженные три фенобиоморфы, а у анемофильных и анемохорных или автобарохорных их вообще может быть только одна (типичная) хотя, обычно, проявляется и фенобиоморфа разворачивания свежей листвы на молодых растущих побегах.

Смены фенобиоморф у каулифлорных растений имеют свои особенности, особенно – у вечнозеленых, чьи цветки и плоды «прячутся» в глубине кроны. Однако и они экспрессивно выражены. При этом экспрессия плодоношения превосходит таковую цветения, например у какао и хлебного дерева с их крупными и яркими плодами и мелкими цветками.

Б. Травянистые многолетники (гемикриптофиты и геофиты)

Смена фенобиоморф и сами фенобиоморфы трав отличаются от таковых деревьев и вообще фанерофитов и хамефитов достаточно принципиально. Ведь, несмотря на листопадность, все эти последние жизненные формы сохраняют свои размеры, и их «скелет» экспрессивно хорошо выражен. Травы же, равно как и полукустарники и прочие «полу» – можно назвать пульсирующими жизненными формами, которые в какие-то периоды полностью или почти теряют всякую экспрессию. Поэтому первой фенобиоморфе фанерофитов и хамефитов у них соответствует:

1. Скрытая. Экспрессивно не выраженная (геофиты) или слабо выраженная (гемикриптофиты), «подземная» (внутрисубстратная).
2. Ростовая. Вегетативного отрастания побегов.
3. Цветочная.
4. Типичная. Вегетация, созревание экспрессивно не выраженных плодов
5. Зрелая. Созревших плодов и отмирающей листвы и побегов, когда зеленые и часто достаточно экспрессивные соплодия помещаются на полуотмерших и отмерших побегах.
6. Факультативная. «Скелетная» фенобиоморфа (или фенобиоморфа «мумии»), когда из земли торчат совершенно отмершие стебли с плодами или без них как напоминание о летней более пышной экспрессии.

Конкретное выражение и порядок следования фенобиоморф здесь также достаточно разнообразен. Так, например, у большинства эфемероидов цветение предшествует полному разворачиванию фотосинтезирующего аппарата, а у безвременников плодоношение в годичном цикле предшествует цветению. Однако, для растений средиземноморского типа климата это вполне типично и свойственно даже некоторым древесным: (плющи (*Hedera*), земляничное дерево (*Arbutus unedo*), цареградские рожки (*Ceratonia siliqua*)).

В. Двулетники и однолетники (терофиты)

Двулетники и однолетники еще дальше ушли по пути «пульсации». Их вегетативное тело в течение годового цикла исчезает вовсе. Двулетники (плюс озимые однолетники) в каждый конкретный год либо начинают развитие с нуля (то есть с семени), либо заканчивают им, яровые же однолетники – и начинают семенами, и заканчивают ими. Семя, конечно, тоже обладает какой-то экспрессией, однако при всем том, что оно – прямой «предок» биоморфы производимого им организма, не может быть с ним идентифицировано ни по формальным, ни по биоморфологическим основаниям (наличие частей, унаследованных от материнского организма и особые функции в жизненном цикле). С биологической точки зрения – это особая категория жизненных форм, основная функция которой – расселение (Хохряков, 1981). Итак, смена фенобиоморф у двулетников и озимых однолетников такова:

0. Состояние семени.

1. Ростовая 1 – прорастание, вегетативное состояние (обычно – розетки).

2. Ростовая 2 – рост цветоноса (обычно на следующий год).

3. Цветочная.

4. Плодоношения и отмирания.

У яровых однолетников и эфемеров все эти фазы укладываются в один сезон, в какие-то два-три месяца. Более или менее продолжительна здесь лишь первая фаза – формирование розетки, остальные составляют собственно одну фазу: роста, цветения и плодоношения одновременно.

Г. Споровые растения

Споровые растения потенциально обладают гораздо меньшим набором фенобиоморф, чем цветковые из-за отсутствия цветения и плодоношения. Большое число папоротникообразных, особенно древовидных папоротников влажных тропических лесов вообще вряд ли изменяют свой облик по сезонам и если имеют фенобиоморфы, связанные с разворачиванием и отмиранием вайй, то они почти идентичны «типичным» фенобиоморфам, точно также как и у однолетников. Однако у наиболее продвинутых папоротников умеренных областей с диморфными вайями намечается вполне определенная смена фенобиоморф:

1. Скелетная – в виде пенька или кочки с пожухлыми вайями.

2. Свежей зелени – отрастания новой воронки вайй.

3. Спороносная – отрастание и функционирование спороносной розетки вайй.

4. Отмирания вегетативных спорофиллов и существования одних спороносных вайй.

Стадия спороношения у папоротников с мономорфными вайями никак экспрессивно не выделяется, однако у плаунов и хвощей, особенно у

последних, она выделяется достаточно хорошо. Смена фенобиоморф у хвоща полевого такова:

0. Скрытая, зимнее существование в виде подземных корневищ.

1. Спороносная – существование отдельных спороносных побегов.

2. Вегетативная.

Мохообразные также отличаются большим постоянством фенологического цикла, будучи «зимой и летом – одним цветом». Однако у всех бриевых, если их развитие проходит нормально, хорошо выражена фенобиоморфа с наличием коробочек спорофитов и при том разной степени зрелости, а у некоторых, как, например, у кукушкина льна и генеративная фенобиоморфа, когда группы антеридиев на верхушке их стебельков приобретают вид пурпурных «цветочков».

Д. Голосеменные

Голосеменные сравнительно с цветковыми также выглядят бедными (невзрачными) фенобиоморфами. Подавляющее их число – вечнозеленые, и лишь как исключение – хвоепадные и имеющие яркую осеннюю окраску хвои (лиственницы, таксодии). Генеративные их органы обладают малой степенью экспрессии и при этом мужские – большей, чем женские, так как развиваются в большем числе. Стадия семеношения обладает у них большей экспрессией по двум причинам: зрелые шишки у них гораздо крупнее стробилов и часто имеют приспособления, привлекающие животных (зоохорны). Кустики эфедры в пору зрелости могут быть сплошь красными, а можжевельников – синими.

В целом, сравнивая между собой споровые, голо- и покрытосеменные, можно констатировать, что у первых двух групп фенобиоморфы как-то слабо связаны с жизненными формами. Хотя среди них и есть настоящие «пульсирующие» фенобиоморфотипы (хвощ полевой, гроздовники, уховники), но и они никак особенно не выделяются своей экспрессией.

Фенобиоморфологическая классификация жизненных форм

Существует достаточное количество классификаций жизненных форм и их модификаций. С другой стороны, есть и классификации феноритмотипов (Борисова, 1972).

По аналогии с феноритмотипами классификационные единицы системы жизненных форм предлагаю именовать не «жизненными формами», как это сейчас принято, а биоморфотипами. Соответственно классификационная единица фенобиоморф – фенобиоморфотип. Он объединяет ряд фенобиоморф, образующих закономерную последовательность, отличающуюся от таковой других фенобиоморфотипов.

И, кажется, очень просто применить концепцию фенобиоморф к уже существующим классификациям феноритмотипов. Однако, если ритмы развития – не дополнение к характеристике жизненных форм, а само ее

существо (вспомним последнее определение «жизненной формы» И. Г. Серебрякова – «жизненная форма – габитус, связанный с ритмом развития ...»), то признак феноритмов должен использоваться в самой классификации жизненных форм, а не быть каким-то дополнением к ней.

Выше, при характеристике фенобиоморф цветковых, уже, собственно, были выделены основные типы жизненных форм высших растений (А, Б, В) по ритмам: это – А – «скелетные», Б – «пульсирующие» и В – «исчезающие». Группа «пульсирующих» явно неоднородна. С одной стороны, здесь много форм, еще очень близких к «скелетным» – полудеревья и полукустарники, с другой же – к «исчезающим» – это разного рода геофиты, которые также исчезают с поверхности почвы, полностью теряя свою экспрессию на какой-то период (холодный или жаркий). Поэтому эту группу следует разделить на две:

1 – «скелетно-пульсирующих» – полудеревья, полукустарники, гемикриптофиты с выступающими над поверхностью почвы почками и иными живыми частями;

2 – «исчезающе-пульсирующих» – геофитов и эндопаразитов типа раффлезиевых.

Таким образом, всего будет насчитываться четыре первоначальных больших групп фенобиоритмотипов ранга класса. Обратимся к каждому из них в выше приведенном порядке.

1. Скелетные (постоянно-скелетные)

Как мы видели выше на примере споровых, среди них есть типы с очень слабо выраженной сменой фенобиоморф или даже с отсутствием таковых. С другой же стороны большинство, особенно цветковых, обладают достаточно большим числом (б) экспрессивно выраженных фенобиоморф. Поэтому данный класс легко разделить на два подкласса: 1 – без смены фенобиоморф, то есть представленных постоянно одной фенобиоморфой и 2 – со сменой таковых. При этом этот последний опять-таки легко подразделить на два раздела: А – с одной генеративной фенобиоморфой (споровые) и Б – с двумя (семенные). Эти два раздела также подразделяются на два параллельных (то есть присутствующих как в первом (А), так и в другом (Б) разделах) подраздела: а – вечнозеленые и б – летнезеленые.

Дальнейшие подразделения могут идти:

А – по числу и выраженности фенобиоморф, например: 1 – первая генеративная фенобиоморфа более экспрессивна, чем вторая, 2 – более экспрессивна вторая, 3 – обе одинаково сильно экспрессивны, 4 – обе одинаково слабо экспрессивны;

Б – по последовательности вегетативных и генеративных фенобиоморф: 1 – первая генеративная фенобиоморфа предшествует вегетативной (проанты), 2 – первая генеративная фенобиоморфа следует за первой вегетативной

(мезанты), 3 – вторая генеративная предшествует листопаду, 4 – вторая генеративная следует за листопадом.

Разумеется, ничто не мешает делить данный класс и на любые другие альтернативные группы в любой последовательности, например: 1 – по величине: А – фанерофиты, Б – хамефиты; 2 – по направлению роста: А – ортотропные, Б – плагиотропные; 3 – по густоте ветвления: А – рыхлые, Б – плотные (подушковидно-маттовые); 4 – по количеству главных осей: А – древовидные (с одним стволом), Б – кустовидные (с многими), а также и 5 – по биологии цветения и плодоношения на зоофилы и зоохоры с одной стороны и анемофилы и анемохоры с другой. Таким путем рангов для биоморфологической классификации может набраться очень много, гораздо больше чем для систематической.

2. Скелетно-пульсирующие

У скелетно-пульсирующих уже по определению не может быть форм с постоянной экспрессией. Однако сама пульсация может быть выражена в очень контрастной форме: от почти незаметной (у древесных форм с опадающими ветвями и кончиками ветвей) до очень значительной, когда почти вся надземная (надсубстратная) биомасса возобновляется полностью. Таким образом выделяется два основных подкласса: 1 – слабо пульсирующие и 2 – контрастно пульсирующие. Первые – это полукустарники, полудеревья (по И. Г. Серебрякову – «деревья ксерогенного типа»), вторые «полутравы» и гемикриптофиты. Полукустарнички располагаются между 1 и 2 и могут выделяться как промежуточная группа 1–2.

Все прочие таксономические подразделения скелетно-пульсирующих могут быть точно такими же, как и в предыдущем классе, ибо сама природа фенобиоморф в обоих одинакова. Таковы разделы вечнозеленых и листопадных, с одной или большим числом фенобиоморф с разной степенью их экспрессии. Например, тамариксы относятся к группе с яркой экспрессией фазы цветения и не столь яркой – плодоношения, а эфедра, солянковые и гречишные – напротив, – с неяркой фазой цветения и очень экспрессивной плодоношения.

3. Исчезающе-пульсирующие

Внутри этого класса также прослеживаются постепенные переходы от почти гемикриптофитов, то есть от «почти скелетных» до «почти однолетников», каковыми являются вегетативные однолетники. Они – два подкласса этого класса. Грань раздела между этими подклассами проходит по признаку: какая часть тела подвержена смене за год: всегда остается какой-то многолетний (более чем двулетний) участок корневища или сменяется все тело за вегетационный сезон и в каждый данный момент присутствуют не более чем два прироста корневища – прошлогодний и новый.

В умеренных широтах все геофиты – растения летнезеленые, то есть полностью «скрытые» в течение какого-то периода (группа эта параллельна листопадным двух предыдущих классов). Однако встречается и такая ситуация, когда молодые цветоносы отрастают при еще только отмирающих прошлогодних, и растения, таким образом, являются как бы вечнозелеными. Таковы увулярии, некоторые *Tricyrtis*, средиземноморские спаржи. Таким образом, сохраняется параллелизм между разделами всех трех классов. Формами с одной генеративной фенобиоморфой у исчезающе-пульсирующих являются, например *Physoglossum drummondii* (второй подкласс) и *Botrychium lunaria* (первый подкласс).

В отличие от первых двух классов в данном очень мало ветроопыляемых форм со слабой экспрессией фазы цветения. Почти все геофиты – растения с яркой экспрессией фазы цветения и очень слабой – плодоношения. Коробочки многих ложатся на землю, и семена их рассеиваются муравьями. Лишь немногие имеют ярко окрашенные плоды (ландыш, купена, клинтония, вороний глаз).

4. Исчезающие

Уже при обсуждении вопроса об этом классе в одном из предыдущих разделов, было упомянуто о принадлежности к нему двух групп (подклассов), первый из которых (куда относятся двулетники и озимые однолетники) можно было бы назвать «полуисчезающими», так как зимуют они в весьма зримом виде (розетки). Яровые однолетники образуют подкласс «полностью исчезающих».

Группа, параллельная зимнезеленым и вечнозеленым – дву- и однолетники с зимующей розеткой. Встречаются и двулетники без зеленой розетки, такие как, например морковь в умеренных широтах.

Подкласс яровых однолетников характеризуется очень коротким периодом вегетативного состояния (от прорастания до образования первого цветка), исчисляемого несколькими неделями или даже днями, и вся последующая жизнь состоит у них в цветении и почти одновременном с ним плодоношении. Почти все фенобиоморфы здесь предельно сокращены, а обе генеративные в значительной мере совмещены, так что имеются собственно лишь две фенобиоморфы: 1 – вегетативная (от прорастания до образования первого бутона) и 2 – генеративная – когда все растение (кроме корня) представляет собой одно соцветие-соплодие⁶. Из этого, в частности следует, что генеративные органы, по крайней мере, в виде соцветий, не должны игнорироваться биоморфологией.

Предлагаемая классификация сходна с уже имеющимися, прежде всего К. Раункиера и И. Г. Серебрякова, однако достаточно резко отличается от

⁶ Термином соплодие Андрей Павлович обозначал, видимо, совокупность осей, несущих плоды. – Прим. ред. (НС, ЮА)

них наличием хорошо очерченной здесь группы скелетно-пульсирующих фенобиоморф, которые в обеих последних классификациях, как и во многих других (Orshan, 1983; Мейен, 1987; Вох, 1987) отсутствуют. А, между тем, скелетно-пульсирующие фанерофиты занимают очень значительные площади с сухим и жарким климатом.

Отличие ее состоит в более резком различии между раункиеровскими группами фанерофитов и хамефитов с одной стороны, гемикриптофитов, криптофитов и терофитов – с другой и, наконец, в вовлечении в сферу классификации жизненных форм ритмологического принципа.

Первые две ее градации – классы и подклассы – есть общебиоморфологические, поскольку признак листопадности-вечнозелености часто используется при классификации жизненных форм (например, Вох, 1987). Остальные 5 градаций – чисто ритмологические и могут применяться самостоятельно к разным жизненным формам в разных системах, то есть имеют самостоятельное значение.

«Вопросы ритма жизненных форм важны еще и потому, что они позволяют подойти к решению задачи о происхождении той или иной жизненной формы» (Культиасов, 1950, с. 257). Предложенная классификация показывает развитие ритмологического признака у высших растений с течением эволюции, то есть имеет прямое отношение к происхождению тех или иных жизненных форм.

Важно при этом учесть, что особенности репродуктивных органов здесь являются решающими и поэтому целесообразно несколько вернуться к обсуждению того, какую роль они играют в сложении жизненных форм в целом.

Репродуктивные органы и жизненные формы растений

Под репродуктивными органами в данной работе понимаются генеративные органы растений и все то, что их окружает, им сопутствует и вообще связано с генеративным циклом, включая смену поколений: гаметангии, антеридии, архегонии, спорангии, споры и пыльцу, заростки, стробилы, цветки, соцветия, плоды и соплодия.

В последние десятилетия в отечественной биоморфологической литературе утвердилось мнение о непричастности репродуктивных органов (в вышеприведенном смысле) к сложению жизненных форм (Серебрякова, 1980). Однако так было далеко не всегда. Например, М. Г. Попов (1963) считал, что между вегетативными и генеративными органами существует прямая зависимость, названная позднее Я. И. Прохановым «законом Попова» (Проханов, 1965). Связь эта вполне была ясна и М. И. Культиасову (1950). Позднее я пришел к выводу, что связь эта имеет следующую последовательность: жизненная форма в целом – соцветие – цветок – биология цветения и плодоношения.

В контексте же данной темы (о значении фенобиоморф в классификации жизненных форм) будет правильным, на мой взгляд, акцентировать внимание на том, что репродуктивные органы в форме соцветий и соплодий (и гомологичные им органы голосеменных и споровых) являются неотъемлемой частью вегетативного тела, их жизненной формы, без которой описание биологии, поведения и тем более габитуса (экспрессии) будет не полным. Об этом отчасти и говорилось в предыдущем разделе.

Мысль о каком-то особом значении тела растения без генеративных органов в свете учения об их жизненных формах возникла в ботанике под влиянием того неоспоримого факта, что внешняя среда воздействует прежде всего на тело⁷ растения, заставляя именно его быть с собой в гармонии, в состоянии эффармонии (E. Warming, цит. по: Серебряков, 1962), а также по причине довольно легкой отделимости этих генеративных органов (соцветий, стробилов, спороносных колосков) от вегетативного тела. Однако так обстоит дело далеко не у всех растений. Например, у мхов отделить их генеративные органы от вегетативного тела без значительного повреждения последнего невозможно, точно также и у всех животных, к которым концепция жизненных форм также вполне применима (Правдин, 1986; Алеев, 1986), и по отношению к которым сама постановка вопроса о непричастности каких-то органов к жизненной форме нелепа. Но если концепция жизненных форм имеет общебиологическое значение, то и решаться должна с тех же общебиологических позиций. Поэтому не может быть сомнений, что и репродуктивные органы высших растений должны входить в сферу интересов биоморфологии (Кузнецова, 1991). Остается лишь проследить за тем, как возникла и что выражает их несомненная значительная автономия.

Папоротники, по крайней мере, те, что не имеют специализированных спорофиллов, так как их спорангии – органическая принадлежность споротрофофиллов взрослых растений, лишены экспрессии репродуктивных органов и внешний облик их, его жизненную форму следует воспринимать как генеративную особь. То же самое касается плаунообразных без специализированных органов спороношения (*Huperzia*, *Isoetis*). Здесь, хотя спорофиллы и трофофиллы не объединены в споротрофофиллы, тем не менее, внешне не отличаются друг от друга и репродуктивные органы их не имеют своей экспрессии. Лишь у прочих плаунообразных и хвощей спорофиллы обособляются в колоски, и репродуктивные органы кажутся уже вполне отделимыми от вегетативных.

Агрегация репродуктивных органов (спорангиев) в колоски и стробилы означала их специализацию, пространственное разделение вегетативных и репродуктивных функций единого ранее тела и представляла собой, определенный этап эволюции его (тела) как в целом, так и автономных его частей, таких как ось (синтелом), предпобег, побег. На этапе становления

⁷ Видимо, имеется в виду вегетативное тело растения. – Прим. ред. (НС, ЮА)

синтеломов плаунообразных и предпобегов папоротникообразных эта специализация прослеживается довольно ясно и предпобеги можно характеризовать как образования еще со слабой дифференциацией на вегетативную и репродуктивную части или без таковой.⁸

Становление побегов протекало в прямой связи и взаимозависимости их вегетативных и репродуктивных частей. Особенность зрелых побегов типа голосеменных заключается не только в их микрофилии, но и в завершении роста побегов путем образования на его верхушке стробила (или собрания стробилов). Это подтверждается существованием монокарпических и прочих саговников с верхушечными стробилами. Лишь дальнейшая специализация привела к образованию чисто вегетативных и генеративных побегов с укороченной вегетативной частью и в дальнейшем – с боковым, пазушным положением стробилов и в первую очередь – микростробилов (*Taxaceae*, *Taxodiaceae*, *Ephedraceae*, *Podocarpaceae*).

Оставляя пока в стороне эволюцию побега и его систем, обратим внимание на то, что и у первичных голосеменных типа семенных папоротников (семейства *Medullosaceae*, *Glossopteridaceae* и другие), репродуктивные органы не выделялись своей экспрессией, и жизненная форма растения не могла быть разделена четко на вегетативную и генеративную части, а у монокарпических саговников, хотя это и было возможно, однако без генеративной части – стробила – жизненная форма растения лишалась смысла своего существования.

Такое рассуждение применимо, к любым монокарпикам, в том числе к цветковым – дву- и однолетникам. Однолетники без соцветия вообще немыслимы, также как многие многолетники-паразиты, состоящие как бы из одного соцветия (заразихи, баланофоры, цистанхе) или даже цветка (раффлезиевые).

М. Вит. Марков (1992), занимающийся изучением жизненных форм однолетников, делит их на группы соответственно строению их «модулей», под которыми подразумевается тип строения побега, включая его генеративную сферу. Однако из таких «модулей» состоят и жизненные формы многолетников и вообще всех цветковых растений. Разница лишь в том, что у трав эти модули возобновляются ежегодно, а у древесных они многолетние или скелетно-пульсирующие.

Как показывает опыт построения «архитектурных моделей» многолетников (Серебрякова, 1977, 1983а) последние обязательно включают в себя цветоносы. Надземные части трав, как исчезающе-пульсирующих по существу целиком таковыми и являются. Поэтому прав был в принципе В. Тролль (Troll, 1937, 1964) рассматривавший весь разветвленный побег (то есть всю систему побегов), отходящий от корня, в качестве одного единого соцветия (синфлоресценции). Как таковые можно рассматривать и системы

⁸ Об этом достаточно детально показано в разделе 1.1. – *Прим. ред. (НС)*

цветоносных побегов скелетно-пульсирующих фанерофитов (полудеревьев и полукустарников), так как природа их та же, что и трав – однолетняя, односезонная.

Жизненные формы трав, «полутрав» и «полуфанерофитов» нельзя характеризовать полно без учета их репродуктивных частей, то есть, у цветковых, – строения соцветий и соплодий. Об этом же свидетельствует и значительная экспрессия генеративных фенобиоморф.

Эволюция, развитие этой экспрессии и явилось в значительной мере причиной относительной автономии репродуктивных органов высших растений, как обладающих несколько иной сферой приспособлений по сравнению с вегетативным телом (Культиасов, 1950; Meusel, 1951; Серебрякова, 1980). Все это можно кратко выразить так: специализация репродуктивного цикла, или возрастание экспрессии репродуктивных органов в эволюции высших растений.

Понятие «жизненной формы» дуалистично. С одной стороны – это особенности конструкции организма, с другой – общий облик, впечатление, производимое его габитусом, что можно обозначить как свойство экспрессии. И если основу конструкции тела растений, в особенности многолетних, составляют вегетативные части, то свойство экспрессии невозможно описать без учета экспрессии генеративных структур, у растений цветковых – без цветков, соцветий и плодов, соплодий. Именно они в значительной мере определяют последовательность фенобиоморф и свойства фенобиоритмотипов растений. В эволюции растений, как низших, так и высших ясно прослеживается тенденция к специализации репродуктивной части жизненного цикла и возрастанию экспрессии репродуктивных органов.

1.3. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц⁹

О трактовке понятия «организм»

Организм, в понимании автора [Л. Е. Гатцук – *Прим. ред. (ЮА)*] и его единомышленников – живой объект, включающий всю физически непрерывную систему, элементы которой благодаря физиологическому взаимодействию образуют единство. Как известно, философы выстраивают уровни организации живого вокруг организма, помещая его посередине между более низкими уровнями – подорганизменными (от макромолекул до клетки) и более высокими – надорганизменными (от популяций до Биосферы, от популяций до Биоты Земли – совокупности видов всех живых существ). Именно организм – объект такого специального раздела Биологии, как морфология – наука о форме организма и его частей (слово «форма» синоним слова «морфа», возникший за счет перестановки букв).

⁹ Работа поддержана грантом НШ – 4243.2008.4

Изложенная выше трактовка понятия «организм» применима к различным живым существам, в частности к таким растениям, как высшие, и к таким животным, как иглокожие, насекомые, позвоночные. Отметим, что по отношению к высшим растениям этот взгляд на организм не единственный. Со времен Эразма Дарвина (Darwin, 1800) и до сего дня (например, Рытова, 1984) существуют так называемые «редукционисты», которые воспринимают высшее растение как совокупность организмов, образующих колонию. Не соглашаясь с мнением этих ученых, мы понимаем высшее растение как «единый организм, физически и физиологически обособленный от себе подобных» (Шафранова, Гатцук, 1994, с. 6). Целостность организма животного или растения определяется, кроме физической непрерывности, а) генетическим единством, а также б) непрерывностью развития; в) более или менее тесным взаимодействием составных частей в ходе их развития и работы, в частности обменом между ними информацией (у растений в этом обмене участвуют стимуляторы, ингибиторы, ферменты, разность электропотенциалов и концентраций), веществами и энергией; г) единством принципов организации. Таким образом, любой организм – более чем сумма своих элементов, своих составных частей.

Краткая характеристика унитарных и модульных организмов

Выявление двух типов «конструкции» организмов имело долгую историю; в качестве ее итога можно использовать очень серьезную статью П. Б. Томлинсона (Tomlinson, 1982). К сожалению, у нас она недостаточно популярна, ее почти не цитируют. Томлинсон в этой работе опирается на вышедшую за три года до этого статью (Harper, Bell, 1979), считая, что ее авторы «предложили наиболее современную формулировку различий между двумя типами организмов». Это организмы 1) с унитарным типом конструкции и 2) с модульным типом конструкции. Приведенные в статье признаки сведены мной в таблицу (табл. 1).

Примером характеристики модульных организмов могут служить «Принципы конструкций растений», сформулированные в работе, о которой было сказано раньше (Tomlinson, 1982; автор, судя по всему, имел в виду высшие растения). 1. Наличие модульного типа конструкции. 2. Целостность организма. 3. Сочетание признаков, предопределенных генетическим планом роста (это обозначено в заголовке статьи и переводилось Т. И. Серебряковой как «план», «закономерность», дизайн), и признаков, возникающих в онтогенезе по вероятностным правилам «игры» с меняющейся средой (в заголовке статьи значится как «случай», «случайность», шанс). Описанная пластичность – аналог поведения животных.

В перечисленных «Принципах», как говорила Т. И. Серебрякова, (лекция на IV Школе по теоретической морфологии растений, устное сообщение, 1985 год), Томлинсон подытожил те положения, которые

давным-давно существовали в рассеянном виде как отдельные фрагменты; то, что он свел их воедино на современном уровне знаний, конечно, большая заслуга. По словам Т. И., в обобщениях не только отразились его личные достижения, но и были сконденсированы самые общие тенденции, носившиеся в воздухе. Эти направления науки в силу исторических причин развивались независимо за рубежом и у нас; параллельные курсы привели к сходным обобщениям и выводам. В нашей стране особая роль в таком движении принадлежит И. Г. Серебрякову.

Таблица 1

Сравнение унитарных и модульных организмов

Параметр сравнения	Тип конструкции	
	Унитарный	Модульный
<i>Живые существа</i>	Большинство животных	Растения и некоторые животные
<i>Рост</i>	Закрытый	Открытый
<i>Результаты роста: число однородных частей</i>	Ограничено, предопределено	Неограниченно, неопределенно
<i>Степень разнообразия частей</i>	Высокая	Низкая
<i>Дифференциация частей</i>	Время дифференциации ограничено в онтогенезе	«Хронический морфогенез»* (Дифференцирующиеся части сменяют друг друга в течение всей жизни организма)
<i>Способы функционирования частей</i>	Между типами частей - четкое разделение труда	Разные функции возможны у одной части вследствие ее пластичности

*Выражение одного из французских авторов, примененное к губкам (*Spongia*) (Марфенин, устное сообщение)

Дополним и частично повторим существенные свойства, отличающие растительный организм от организма унитарных животных. Это, как правило, однотипность трофических связей, полярность, прикрепленность и продольная ось симметрии (Шафранова, 1990); неограниченность роста (например, Harper, Bell, 1979), точнее – незавершенный рост, ритмичный, локализованный в пространстве и зафиксированный в структуре (Шафранова, 1990); наличие в течение всего онтогенеза очагов роста, за счет которых возможны разнообразные реакции на меняющиеся условия (Серебрякова, 1973) через постоянную надстройку молодых частей

организма; метамерность, обычно сложная, включающая разветвленность (Гатцук, 1974; Шафранова, 1980, 1981); неопределенная продолжительность онтогенеза, протекающего в виде соподчиненных циклов – квантов (Родман, 1957; Юрцев, 1976) и способность клонировать (например, Шафранова, 1990). Характеристику, составленную из перечисленных признаков, можно развить, добавив мультипотентность меристематических клеток, а также мультипотентность как способность растения менять не только число составных частей и положение их в организме, но и направление их роста и тем самым положение в пространстве; что это за составные части, мы рассмотрим ниже. Подчеркнем еще раз, что для растительного организма рост – обязательное условие жизни. Беглое перечисление его важных свойств еще раз демонстрирует, что динамичность структуры – один из главных принципов организации высших растений.

Две фундаментальные характеристики представляются мне особенно значимыми. Первая присуща только высшим растениям, притом их большинству, и связана с наличием двух осевых органов – побегов и корней, соответствием способов их формирования. Побеги и корни, побеговые и корневые системы сходны в основных чертах; их появление и расположение закономерны, функционирование их совместно и скоординировано (Гатцук, 1978). Вторая фундаментальная характеристика – явление метамерности, свойственное широкому кругу растений. Принципы метамерности (повторяемость строения; непрерывность; упорядоченность расположения) четко сформулированы (Шафранова, 1980, 1981). С. Н. Кирпотин, который рассматривает основные положения теории симметрии, упоминает метамерность как ее частный случай.

О растительном организме как системе

В самом слове «организм» заключена идея высокой степени организованности. Единственным методом, позволяющим исследовать как целое такой сложный объект, оказался метод системный. Задолго до рождения науки кибернетики, теории систем и выражения «системный метод» исследователи фактически им пользовались. Когда они осознали, что применяют системный метод, это отразилось даже в заголовках публикаций – например, «Тропические деревья как живые системы» (Tomlinson, Zimmermann, 1978) или «Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система» (Шафранова, Гатцук, 1994). Слово «система» стало частью характеристики растения; так, по Л. М. Шафрановой (1990), это динамическая (модульная) система со слабо индивидуализированными частями, построенная по иерархическому принципу и непрерывно перестраивающаяся в пространстве и во времени. К этому можно добавить, что и онтогенез, и филогенез растений протекают на основе одних и тех же законов, в том числе законов формы. Крайняя надежность системы «растительный организм» достигается

множественностью запасных страхующих ходов, множественностью способов регуляции, постоянной готовностью к замене структур и функций.¹⁰

О многогранной сложности организма как системы говорит и то, что его можно анализировать, выделяя «перекрещивающиеся» элементы разного плана, строя «комплементарные (то есть взаимодополняющие) модели» (подобно тому, как это делают с таким объектом как побег – см., например, Гатцук, 1995). Идеологию комплементарности выражают слова Нильса Бора, написанные на доске в МГУ в 1961 году – «противоположности не исключают, а дополняют друг друга». Примерами возможных комплементарных моделей могут служить следующие.

1. Физиолого-биохимическая модель. Взаимодействующие процессы, такие как газообмен, питание, накопление запасов и т. д. могут быть рассмотрены от молекулярного уровня до уровня всего растения (Mooney, Chiariello, 1984). Элементы – соподчиненные биохимические процессы, блоки реакций.

2. Цитологическая модель. Элементы – симпласт (совокупность протопластов всего растения, связанных друг с другом плазмодесмами) и апопласт (совокупность оболочек клеток, смыкающихся друг с другом, а также всех межклетников – тоже во всем растении). Одни вещества могут двигаться только по апопласту, а другие – лишь по симпласту.

3. Функционально-анатомическая модель фиксирует внимание на тканях. Элементами служат гадром (совокупность тканей, образующих проводящие элементы ксилемы во всем организме); лептом (то же по отношению к флоэме); стереом (совокупность всех механических тканей); единая система паренхимы (совокупность живых постоянных тканей вертикальной и радиальной паренхимы); наконец, система меристематических тканей, имеющая особое значение (апексы и мантия камбия, объединяющая все апексы побегов и корней). Каждый из этих пяти элементов – пространственно связанная сеть, функционирующая как нечто единое, а не случайно разбросанные островки тканей.

4. Функционально-морфофизиологическая модель, на которой мы остановимся дальше.

5. Эпиморфологические модели. Наиболее известные их варианты – 5 А (ее элементы – лист, стебель, корень; по выражению Н. В. Первухиной, 1970, это «железная триада органов) и 5 Б – метамерная модель (с метамерами в качестве элементов).

Ни одна из названных комплементарных моделей не характеризует полностью растительный организм; вероятно, можно построить еще немало подобных моделей. Только совокупность всех их способно более или менее полно охарактеризовать растительный организм, его разносторонние компоненты и многочисленные связи между ними. От понимания, как

¹⁰ Эта деталь проиллюстрирована в разделе 6.3. – *Прим. ред. (НС)*

работает система растительного организма, мы еще очень далеки, хотя это понимание остается пределом, к которому должны совместно стремиться морфологи (включая анатомов), физиологи и другие ученые.

В представленном списке комплементарных моделей есть лишь две, отражающие свойство метамерности – 5 Б (метамерная модель, одна из основанных на внешнем строении растения) и 4 (функционально-морфофизиологическая модель, одна из основанных и на внутреннем строении, и на внешнем). Элементы именно этих двух моделей могут быть более или менее крупными; являясь соподчиненными единицами разных рангов, они образуют иерархическую систему единиц

Становление функционально-морфофизиологической модели 4 началось, когда развитие науки и техники позволило исследовать листовые следы. Выяснилось, что след одного листа проходит не через одно, а через несколько междоузлий. Самостоятельность элемента, состоящего из листа, узла и междоузлия, оказалась не так велика, как редуccionисты думали до этого. Побег стали рассматривать как состоящий из обратно-усеченных конусов, вставленных один в другой, или из полуконусов, или как единую сложную закрученную фигуру, соединяющуюся ниже через 1, 2 или 3 междоузлия с другой, подобной ей; при выделении элементов стали учитывать не только продольную «повторяемость», но и радиальную симметрию, «сдвиг по фазе» (Житков, 1983). В результате таких исследований ось оказалась структурой хотя и «составной», но непрерывной (Majundar, 1947). Впрочем, А. Н. Бекетов – прекрасный переводчик знаменитого трехтомного учебника Ю. Сакса и сам автор одного из первых русских учебников ботаники – более века назад говорил о «призмах», как составных частях побега и даже корня, имея в виду связь пучков (Т. И. Серебрякова, устное сообщение). Описанную и показанную на рис. 5 структурно-биологическую единицу В. С. Житков (1988) называет метамером; она может стать элементарной в системе единиц, которые можно выделить в побеговой части большинства семенных растений со вторичным утолщением. Система единиц следующая: а) лист и его сосудистая поддержка; б) элементарный побег («побег ритма») и его сосудистая поддержка; в) совокупность всех одновременно возникших элементарных побегов и их сосудистая поддержка; г) совокупность всех листьев и сосудистых тканей непрерывного побегового тела. Каждая следующая единица объединяет предыдущие; от первой единицы к последней сочленение в продольном направлении ослабляется, а в тангентальном – усиливается, доходя (единица «г») до исключительно радиального.

Комплементарная модель 5 Б – метамерная – будет рассмотрена в следующем разделе. Метамерность – «структурный слепок с пульсирующего ритма роста» (Гатцук, 1995, с. 3).

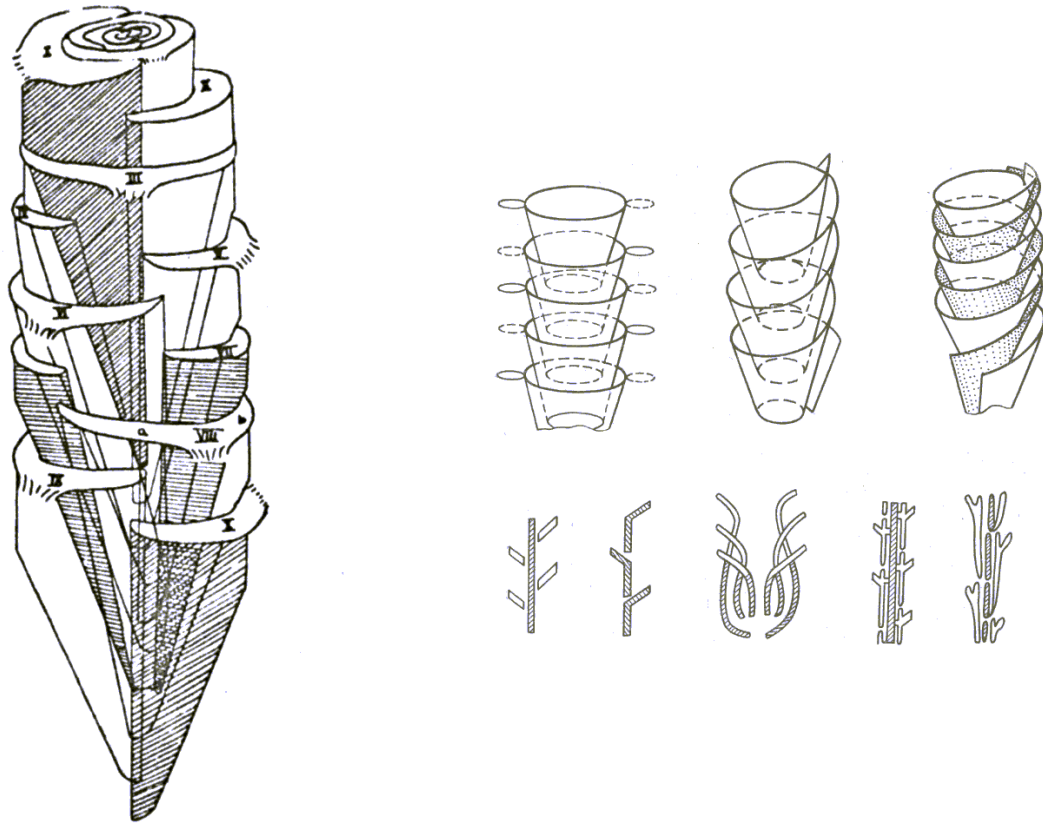


Рис. 5. Элементы функционально-морфофизиологической модели. Слева по Priestley et al., 1935; справа по Житкову, 1983.

Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма

Эпиморфологическая характеристика (в отличие от остальных, упомянутых в предыдущем разделе) интегральна по своей сути и более других доступна для исследования. Из этого вытекает, что макроморфологический анализ – универсальный и наиболее простой способ изучения живых объектов на уровне организма. Как инструмент такого анализа предлагается система соподчиненных структурно-биологических единиц. Она может служить примером «метамерной» комплементарной модели (модель 5), о которой было сказано выше – одной из моделей, основанных на внешнем строении растения. Эта система единиц базируется на общих положениях о существенных свойствах организма с модульным типом конструкции и растительного организма в частности.

Общая характеристика системы единиц

Предлагаемая классификационная система по замыслу не нова. Под влиянием занятий и лекций, работы и личности И. Г. Серебрякова у меня возникло стремление понять жизнь разных растений через их внешнее строение.

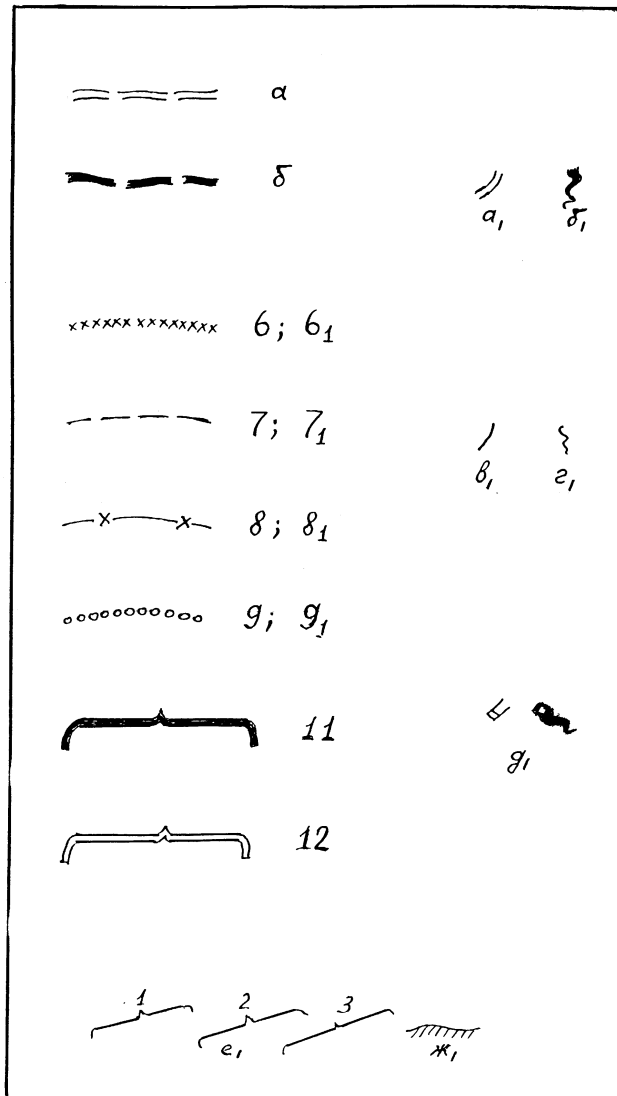


Рис. 6. Иерархическая система структурно-биологических единиц. Условные обозначения для последующих рисунков: 1–10 – ранг единиц побеговой подсистемы; 1'–10' – ранг единиц корневой подсистемы; а¹, б¹ – сохраняющиеся (реально и потенциально многолетние) части; в¹, г¹ – облигатно однолетние; а¹, в¹ – побеги; б¹, г¹ – корни; д¹ – нижняя граница единиц более низкого ранга в пределах единицы следующего ранга; е¹ – участки, соответствующие каждой единице предыдущего (1, 2, 3 и т. д.) ранга; ж¹ – уровни субстрата. Отмершие части: а – побегов, б – корней; 6–9, 6¹–9¹ – линии, демонстрирующие выделение единиц соответствующего ранга в побеговой (6–9) и корневой (6¹–9¹) подсистемах; 11 – организм; 12 – генета.

Результатом стали многолетние наблюдения за ними; онтогенез некоторых был детально исследован. Второй основой создававшейся системы единиц стала попытка свести вместе существующие в литературе представления о разных морфологических единицах вегетативного побегового тела растения. Их сравнение помогло образовать ряд все укрупняющихся единиц; при обсуждении его с Т. Г. Девиз-Соколовой

оказалось, что из них можно составить целую систему, основанную на идеях и методах И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1952, 1962 и др.; Гатцук, 2007), организованную по определенным правилам и пригодную для растений с разными жизненными формами. В результате первый во многих отношениях более узкий, чем современный – вариант многоступенчатой системы появился в диссертации и автореферате (Гатцук, 1970) и был опубликован позже (Гатцук, 1974; Gatsuk, 1975).

Оказалось, что идея актуальна. Так, система функционально-биологических единиц была разработана и использована при изучении кустарников и кустарничков (Хохряков, Мазуренко, 1968; Хохряков, 1975а; Мазуренко, Хохряков, 1977 и др.). Другой пример – предложенные, хотя и не в виде системы, четыре соподчиненные конструктивные единицы – кауломер, модуль (в узком смысле), линейный симподий, побеговый комплекс (Hallé et al., 1978). К сожалению, у этих авторов определения и описания единиц иногда туманны и противоречивы, а границы их не всегда ясны. Над рядом соподчиненных единиц продолжает работать Н. П. Савиных (например, Савиных, 2006б, а также раздел 1.4 этой книги). Цепи соподчиненных единиц есть и у других авторов. Я полагаю, что такие «иерархии конструкций» (выражение Дж. Уайта – White, 1984) создаются из-за того, что среди повторяющихся элементов структуры «нельзя обнаружить основной» (Гатцук, 1974, с. 103).

Представляемый вариант системы единиц стал результатом обобщения наблюдений над представителями более чем 200 видов растений и анализа свыше 450 научных публикаций.

Система состоит из 12 соподчиненных элементов. Принципы, положенные в основу всей системы или ее существенной части, вкратце опубликованы (Гатцук, 1994).

1. Метамерность (для единиц 1–8). Каждый одноименный структурно-биологический элемент, возникая вслед за ему подобным, повторяет (в основных чертах) его строение. Расположение соседних элементов в пространстве отражает последовательность их появления во времени. Примером может служить схема 1-й единицы (рис. 7, 1), на которой видны сходство, повторяемость и закономерное расположение одноименных элементов. Элемент, возникший последним, показан сплошной линией; одноименный элемент, предшествующий ему, как и на дальнейших схемах (рис. 7, 2–4; рис. 8, 5–8) показан точечным пунктиром.

Неметамерны в нашей системе только единицы самого высокого ранга (9–12; см. табл. 2, рис. 9, 7). В этих случаях одноименные единицы не контактируют друг с другом.

2. Соподчиненность. Единицы от 1 до 12 укрупняются, притом более мелкие входят в состав более крупных. Проиллюстрировать это может сравнение схемы 2-й единицы со схемой 1-й (рис. 7, 1 и 2). В клетке 1 слева

подробное изображение элемента, справа – более условное, которое использовано в схеме 2 (левая часть клетки).

Фигурные скобки с цифрами (здесь с цифрой 1) показывают единицы предыдущего ранга (1-го) как метамерные элементы в составе единицы следующего (2-го) ранга. Единицы 2-го порядка точно также относятся к единицам 3-го порядка, и так далее вплоть до 8-й (включительно). Элементы более высоких рангов тоже укрупняются, хотя они не метамерны.

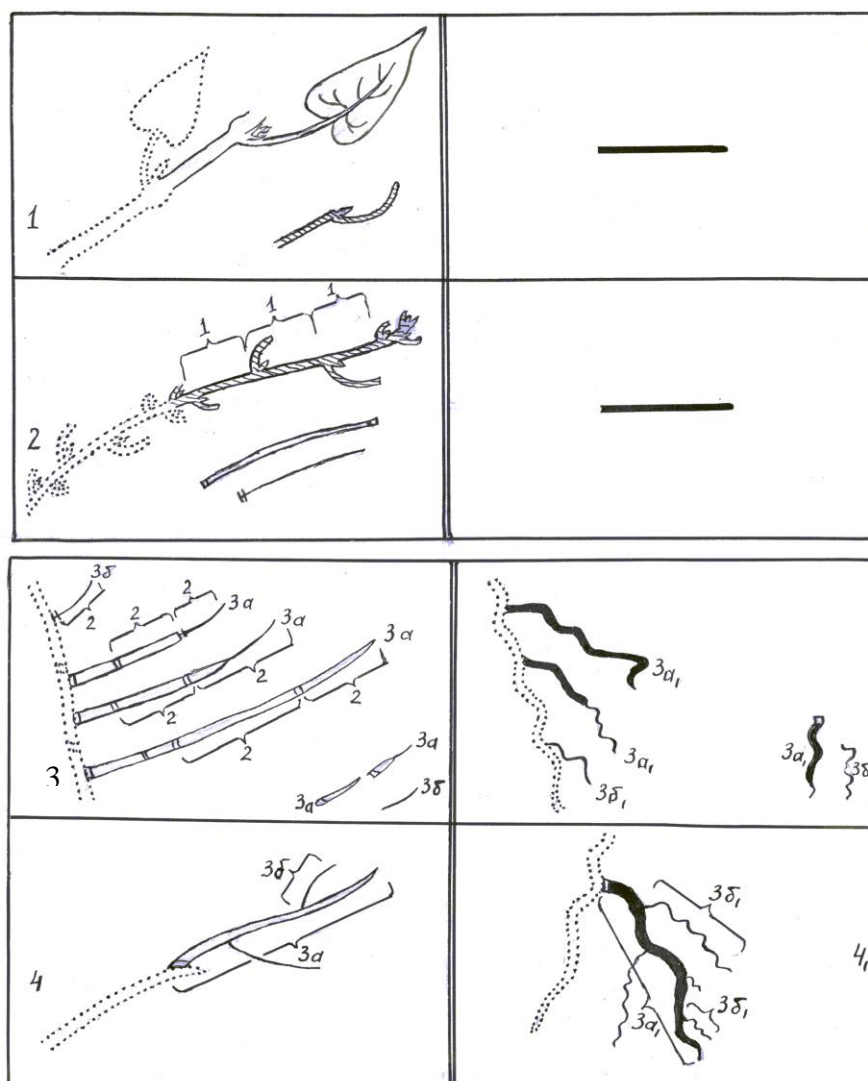


Рис. 7. Иерархическая система структурно-биологических единиц (единицы 1–4). Условные обозначения на рис. 6. Объяснения в тексте.

3. Принцип кратности. Все тело растения или вся побеговая и корневая его части могут быть полностью мысленно разложены на целое число (n) одноименных единиц (в том числе возможно $n=1$); при анализе конкретного объекта каждая единица более высокого ранга включает n элементов предыдущего ранга. Так, побеговая часть конкретного растения включает

целое число единиц 1 и целое число единиц 2, а каждая единица 2 состоит из целого числа единиц 1 (рис. 7, 8, левая колонка). Если обнаружится, что у конкретного растения в какую-то из единиц 2 входит только одна единица 1 ($n=1$), единицы 2 и 1 совпадут, то есть эта часть растения окажется единицей и 1-го, и 2-го ранга. Исключение из принципа кратности в нашей системе структурно-биологических элементов – единица 11 (организм), в состав которой всегда входят только одна побеговая (10) и одна корневая подсистемы (10) (рис. 9, 10).

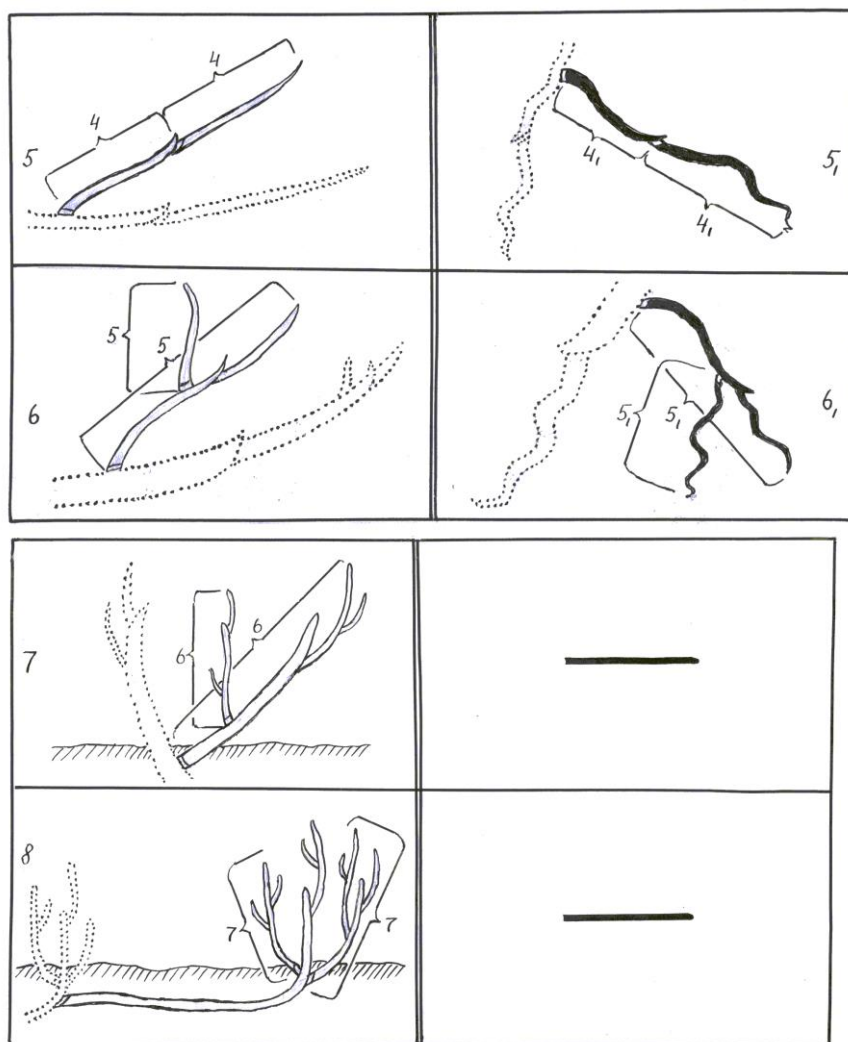


Рис. 8. Иерархическая система структурно-биологических единиц (единицы 5–8). Условные обозначения на рис. 6. Облигатно однолетние части не изображены. Объяснения в тексте.

Большая часть единиц (1–10) параллельны для побеговой и корневой частей организма. У единицы любого ранга есть хотя и условные, но морфологически ясные границы.

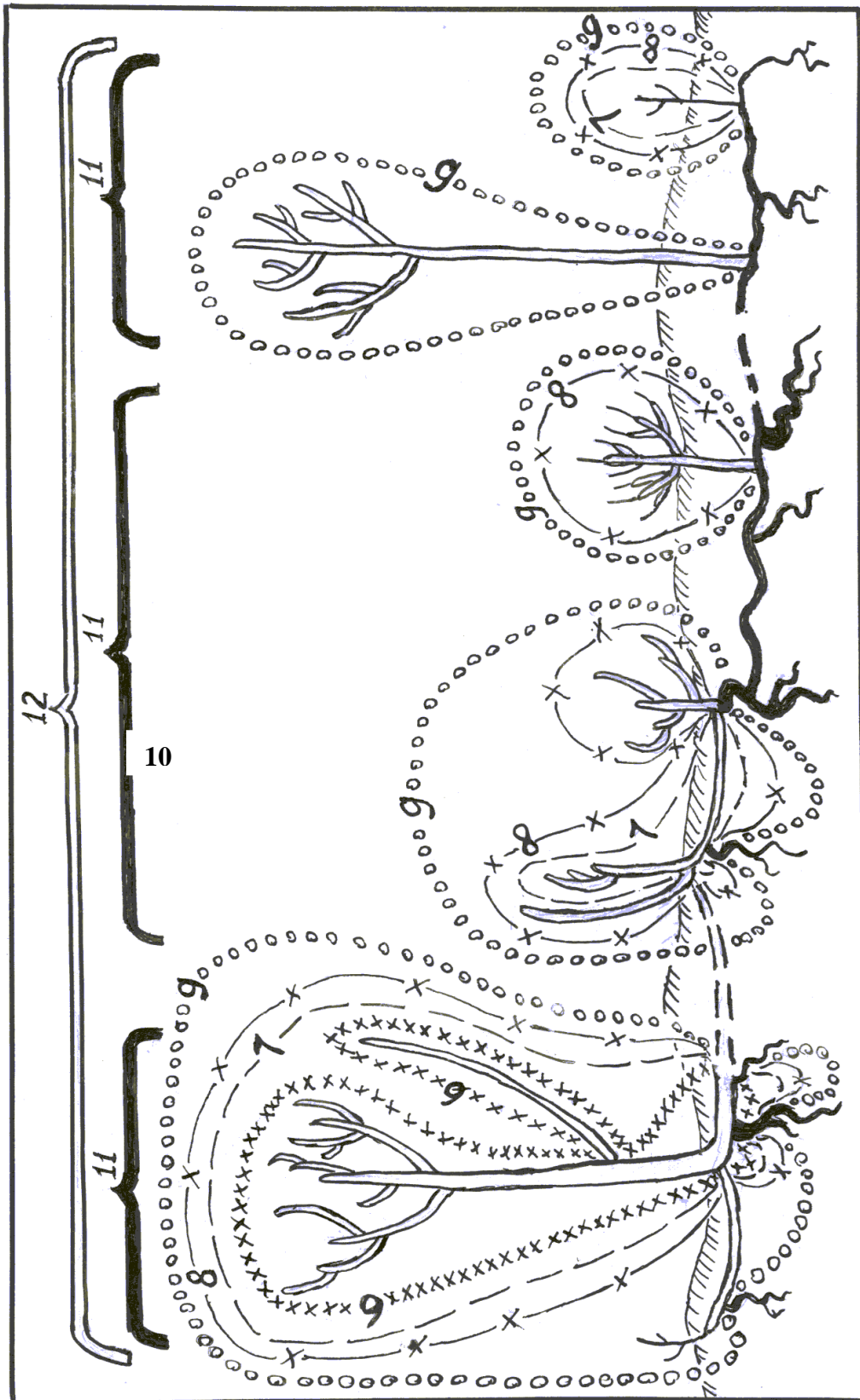


Рис. 9. Иерархическая система структурно-биологических единиц. Побеговая часть (единицы 6–12). Условные обозначения на рис. 6. Объяснения в тексте.

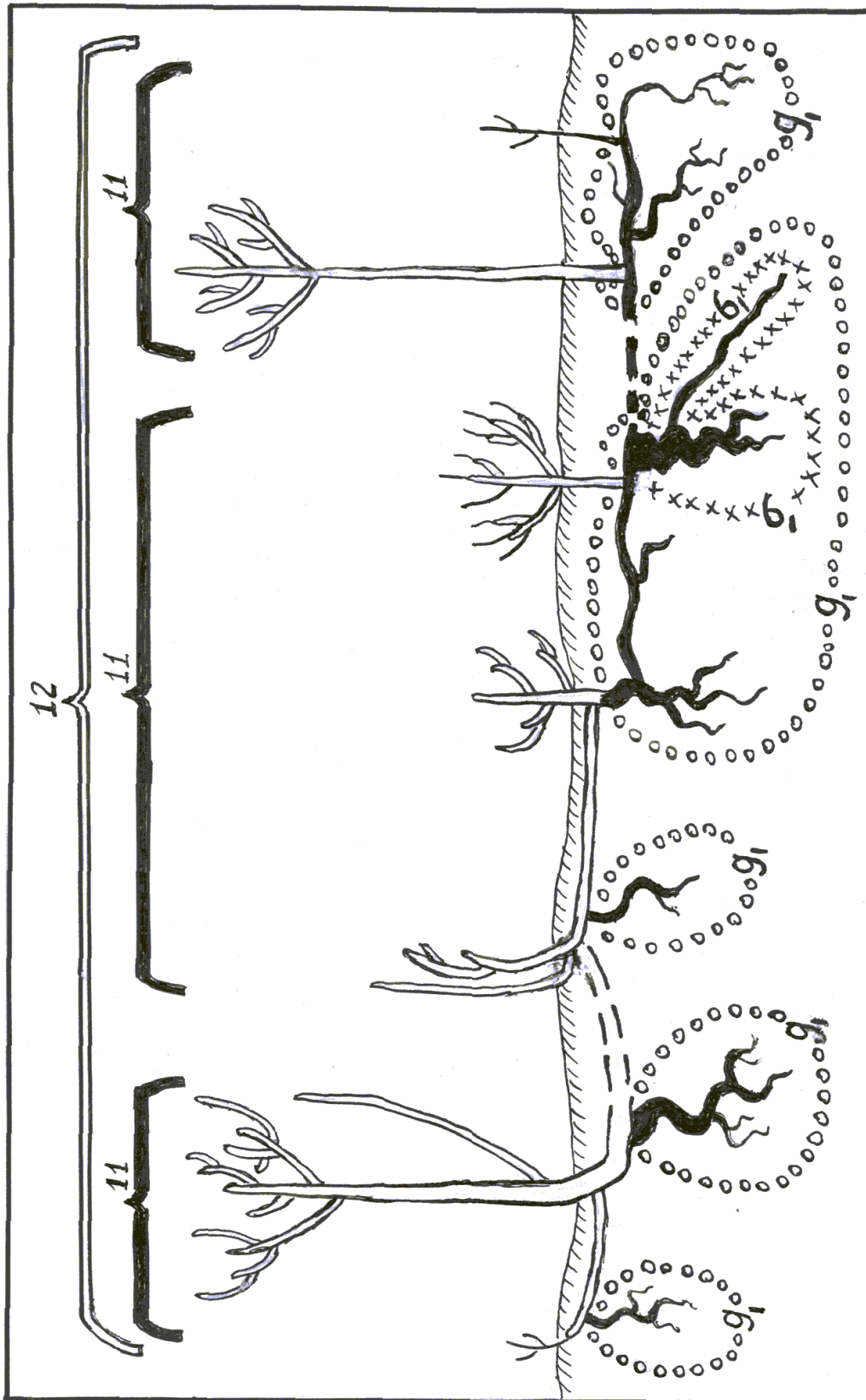


Рис. 10. Иерархическая система структурно-биологических единиц. Корневая часть (ед. 6¹-9¹, 11, 12). Условные обозначения на рис. 6. Объяснения в тексте.

Описание структурно-биологических единиц

Предваряя описание единиц, прошу читателей представлять знакомые и любимые объекты и примерять их к единицам. Предлагаемые названия элементов громоздки; фактически это не термины, а краткие структурно-биологические описания. Сочиняя их, я пыталась отразить их морфологическое содержание и стремилась избежать оценочного оттенка, вызванного симпатией к любимым растениям и их особенностям. Неоднократно объявлявшиеся среди коллег неформальные конкурсы на лучшие термины результата не дали. Названия были раньше опубликованы (Гатцук, 1994), но некоторые сейчас немного изменены. Почти у всех единиц есть долгая история, иногда насчитывающая больше века; к сожалению, здесь нет возможности в это углубляться.

Так как «побеговая» часть системы полнее (табл. 2) рассматривать единицы начнем на ее примере.

1. Элементарный метамер (термин Л. М. Шафрановой, 1980) – самая мелкая метамерная единица, неразложимая на метамерные части, повторяющиеся вдоль продольной оси. На рис. 7, 1 в качестве примера изображен элементарный метамер цветковых, состоящий у большинства их из листа с его узлом, пазушной почкой и нижележащим междуузлем. Для некоторых голосеменных и для большинства споровых элементарный метамер отличается от изображенного на рисунке. Почка – одновременно и часть данного метамера и зачаток побега следующего порядка с его элементарными метамерами. Морфологическая неделимость этой единицы на однотипные элементы и есть принцип выявления ее в пределах организма. Для геммаксиллярных растений (то есть обладающих пазушными почками, термин: Гатцук, 1974) нижняя граница единицы в типичном случае лежит над предыдущим узлом.

Функция данной единицы, насколько я себе представляют – питание (через фотосинтез); построение новых частей, то есть рост и увеличение числа питающих органов (листьев); перемещение питающих частей в пространстве.

2. Элементарный (однотактный, моноритмический) побег (рис. 7, 2) возникает за один период видимого роста, между двумя его паузами, это «побег ритма». В сезонном климате он соответствует одному годовичному, если нет так называемых «ивановых побегов», возникших во второй половине лета или осенью. Если они есть, в годовичном побеге окажется два или три элементарных. Строение элементарного побега отражает интенсивность роста его частей (листьев, почек, междуузлий), их параметры обычно меняются по одновершинной кривой. Таким образом, пульсация ритма видимого роста во времени – это принцип выделения этого элемента в растении; она отражена во внешней структуре. В соответствии с этим нижнюю границу элементарного побега обозначают особые метамеры,

говорящие о паузе или замедлении видимого роста в прошлом. Функция – рост рабочих органов в длину.

3. Одноосный побег (моноподиальный побег, побеговый моноподий) – рис. 7, 3. Это – продукт одной апикальной меристемы (почечки зародыша у семенных растений, или пазушной почки у геммаксиллярных, или придаточной почки, возникшей на побеге либо на корне у некоторых цветковых). Одноосный побег, как видно из названия – побег одного порядка. В пределах этой единицы могут быть только **зачатки** разветвленной системы (например, если есть боковые почки), но сформированные части не разветвлены. Снизу одноосный побег ограничивает или одноименная единица предшествующего порядка ветвления, или корень, – если побеговый моноподий включает гипокотиль, либо если он появился как корневой отпрыск. Завершается одноосный побег живой апикальной меристемой, если он растущий, или постоянными тканями – цветком, колючкой, апикальной паренхимой. Одноосный побег – единица ветвления, и в соответствии с этим его функция – ветвление, освоение и заполнение пространства.

На рис. 7, 3 показано два варианта одноосного побега. Один из них (вариант 3б) обязательно целиком однолетний (точнее, по выражению Л. М. Шафрановой, «односезонный»), живущий не более одного вегетационного сезона в сезонном климате (или отмирающий раньше, чем начнет расти новый элементарный побег, в бессезонном). Он назван здесь облигатно однолетним. Другой (вариант 3а) имеет многолетнюю (или многолетнюю в будущем) часть, неважно, маленькую или большую, или даже весь он полностью многолетний. Иначе говоря, это побег многолетний – потенциально или реально («сохраняющийся», англ. *persisten*). Элементы третьего ранга (вариант 3 а) – полностью или частично – обязательно входят в состав многолетнего тела растения.

4. Комплекс сохраняющегося многолетнего одноосного побега (рис. 7, 4). Эта единица в сезонном климате состоит из сохраняющегося одноосного побега (рис. 7, 3 а) вместе со всеми одноосными побегами, облигатно однолетними, на нем (рис. 7, 3 б). Облигатно однолетние побеги, условно говоря, эфемерны по отношению к сохраняющемуся побегу. 4-ая единица – разветвленная система побегов в том случае, если $n > 1$ (то есть если в ее состав входит больше одной единицы предыдущего порядка), но разветвления живут в сезонном климате всего один вегетационный сезон или меньше одного. Иными словами, в пределах этого элемента разветвленная система сформированных побегов существует краткосрочно, в отличие от одноосной ее основы. Можно сказать, это один порядок ветвления в многолетней (или многолетней в будущем) части растения. Монокарпический побег, обычно выделяемый у трав сезонного климата, о котором много писал И. Г. Серебряков (1952) – частный случай единицы 4-го ранга.

Из описания этой единицы вытекает, что принцип ее выявления в организме растения – морфологическая неразветвленность сохраняющейся «скелетной» части. Нижняя граница этого элемента лежит близ многолетнего одноосного побега предыдущего порядка ветвления, как показано на рис. 7, 4 (или около корня – в тех случаях, о которых сказано выше). Если $n=1$, опадающих одноосных побегов (единица 3б) на сохраняющемся побеге нет, и вся 4-ая единица представлена неразветвленным побегом, совпадая с предыдущей, 3-ей единицей. Функции этого элемента – скелетное ветвление, связь между питающими надземными и подземными органами, наиболее «выгодное» для растения распределение их в пространстве, фиксация их положения.

5. Комплекс побегов оси одного видимого порядка (рис. 8, 5). Если $n>1$, элемент этого ранга совпадает с «осью, которая кажется моноподиальной» (Maillette, 1982) с «линейным симподием», «эстафетной осью» (Hallé et al., 1978), но при этом он включает все «эфемерные», условно говоря – одноосные побеги, развившиеся на этой оси. Многолетняя часть этой оси нарастает в одном направлении. Это возможно (если $n>1$) только в тех случаях, если она растет акросимподиально. В таком случае новый подиум – оставшаяся в составе всей симподиальной системы часть – обычно возникает на молодом верхнем участке побега предыдущего порядка, когда узлы еще не раздвинулись, когда в этой части побега содержится много недифференцированных тканей, стебель мягкий, а его диаметр невелик. Элемент 5-го ранга отражает «функциональное», «биологическое» ветвление, но не «истинное», «морфологическое». Функциональная неразветвленность этой единицы и служит принципом ее выделения.

Нижняя граница 5-ой единицы – возле предыдущей одноименной единицы, то есть возле оси предшествующего видимого порядка; наша единица возникает в ее средней или базальной части (с уже дифференцированными тканями) и потому направлена к ней под углом. Функция этого элемента – рост в одном направлении.

Если $n=1$, то 5-ый элемент представлен 4-ым элементом. Видимый порядок ветвления в этом случае совпадает с истинным в многолетней части растения.

6. Побеговый комплекс регулярного роста (рис. 8, 6; 9, 6). Этот элемент – часть побеговой системы с приблизительно равными, правильными паузами до остановки видимого роста, в сезонном климате часто сопряженной с неблагоприятным для роста сезоном. В нашей системе единиц равноправны два случая: с одной стороны, это побеговые комплексы, возникшие из почечки зародыша или из придаточной почки на корне, но не включающие тех частей побегового тела, которые развились из спящих или придаточных почек; с другой стороны, это части побегового тела, появившиеся из одной спящей или придаточной почки, со всеми их

разветвлениями, образовавшимися с регулярными промежутками (в сезонном климате эти промежутки – не больше года). В то время как комплекс побегов, входящий в состав этой единицы, в сезонном климате нарастает регулярно сезон за сезоном – две единицы этого ранга, прилегающие друг к другу в пространстве, разделены длительным перерывом роста, отделены друг от друга во времени. На практике это видно по разнице возраста побега, лежащего в основании единицы, и побега, на котором он возник, превышающей в сезонном климате год (на рис. 8, б; 9, б, *слева* это показано толщиной побегов).

В пределах нашего элемента – от его базальных частей к апикальным – параметры входящих в него более мелких элементов закономерно изменяются, обычно по одновершинной кривой, нередко с пиком в начале. Это отражает изменение интенсивности роста этой единицы.

Если $n > 1$, то видно, что рассматриваемый элемент разветвлен в многолетней части. Иначе говоря, в его составе есть многолетние одноосные побеги – один или несколько, которые появляются через регулярные промежутки времени (в сезонном климате чаще всего через год) и развиваются на тех частях одноосного побега предыдущего порядка, где уже дифференцированы ткани. Поэтому, если $n > 1$, многолетняя ось 5-го элемента образует угол с 5-ой единицей предыдущего видимого порядка.

Из нашего описания видно, что принципом выделения этой единицы в теле растения служит непрерывность ее развития во времени (в сезонном климате, например, без пропуска вегетационного сезона). Соответственно этому ее границы определяются по отпечаткам ритма роста во внешней структуре растения. Нижняя граница этого элемента может быть 1) близ многолетнего одноосного побега, который старше этого побега больше чем на один цикл видимого роста элементарного побега, 2) около главного корня, если побеговый комплекс регулярного роста возник из семени, 3) около корня, давшего корневые отпрыски, если единица появилась на нем (рис. 9, б, *справа*).

Функции этого элемента, как кажется, 1) изначальная связь побегов и корней, когда у семенных растений возникает первая из одноименных единиц и 2) усиление этой связи у следующих за ней. Во втором случае – после того, как ортотропные побеговые комплексы, нарастая, удалились от земли и прежних корней – спящие или придаточные почки порождают новые побеговые комплексы в более старых частях растения; связь с корнями усиливается, обновляется; иногда это приводит к омоложению. Например, у деревьев новый побеговый комплекс регулярного роста, возникший из длительно покоящейся почки, приближает ассимилирующие органы к появившимся прежде корням. Это верно даже тогда, когда он образовался высоко в кроне, и тем более верно, если он растет близ земли как пневая

поросль. Частный случай этого – процесс компенсации поврежденной побеговой системы.

7. Укореняющийся побеговый комплекс надземной оси (рис. 8, 7; 9, 7) – это часть побеговой системы организма, возникшая из почки, расположенной на уровне земли или под землей («геогенно»). Стало быть, в его основании лежит побег, контактирующий с почвой или другим твердым субстратом. Все надземные побеги, выросшие на нем, также входят в состав 7-ой единицы. Так, у кустарников она представляет один ствол со всеми его разветвлениями в надземной части и с его подземной частью, если она есть. Это совпадает с одним из элементов, который выделял И. Г. Серебряков у геоксильных кустарников и называл сначала скелетной осью, а позже (Серебряков, 1962) – осью возобновления. Однако оба названия можно подвергнуть критике, ибо это больше чем ось, это система побегов; нередко она состоит из побегов многих порядков ветвления (рис. 9, 7, *посередине*). Добавим к этому, что названный элемент есть у представителей всех жизненных форм: у деревьев это один ствол со всей его кроной и с его корневищной частью, если она существует (рис. 9, 7, *слева*); для многолетних трав сезонного климата это побег возобновления со всеми его надземными разветвлениями и корневищной частью, если она есть. И только у семенных растений жизнь этой единицы может начаться с главного побега (рис. 9, 7, *посередине*); в этом случае она тоже включает все побеги обрастания и обогащения, а у цветковых и цветоносы. Таким образом, этот элемент живет в двух средах – воздушной и твердой. Единственная почка, продуктом которой он является – для семенных в одном случае почечка зародыша, в другом – почка возобновления (подземная боковая либо – у корнеотпрысковых – ризогенная придаточная). Соответствует этому и нижняя граница элемента; она лежит между гипокотилем и главным корнем, или около предшествующей одноименной единицы (на уровне поверхности либо ниже ее), или в зоне контакта базальной части корневого отпрыска с породившим его корнем. Принцип выявления 7-го элемента – непосредственная связь с землей; он укоренен или способен укорениться. Осуществимость укоренения – его главная функция. Не нужно объяснять как это биологически важно. Ясно, что если развиваются придаточные корни, самостоятельность этих частей растения увеличивается, а целостность его уменьшается.

Ствол дерева вместе со всеми ветвями, включая возникшие из спящих почек, демонстрирует укореняющийся побеговый комплекс надземной оси, в состав которого входит несколько единиц предыдущего порядка (случай, когда $n > 1$). Степень анатомической дифференциации и биологический возраст осевого органа, на котором появился элемент, могут быть разными.

8. Побеговый комплекс, закрепляющий территорию. Эта единица – часть побеговой подсистемы, занимающая особое место на поверхности

почвы или другого твердого субстрата. В пределах одного организма надземные части единиц этого ранга отделены друг от друга пространством (рис. 8, 8; 9, 8). Начальный побег может развиваться 1) из семени (разумеется, это относится только к семенным); 2) из корня как корневой отпрыск; 3) из подземной боковой почки, если элемент включает корневищную часть. Один из элементов этого ранга впервые абонирует новую точку поверхности; если $n > 1$, в том же месте поверхности за счет кущения он развивает первичный или парциальный куст. Последний термин, как известно, принадлежит И. Г. Серебрякову и М. В. Чернышевой (1955). Первичный куст появляется около точки поверхности, абонированной семенем, а парциальный – возле точки, захваченной далеко стоящей приземной или подземной (то есть контактирующей с субстратом) частью оси. В этих случаях и первичный и парциальные кусты на поверхности субстрата выглядят как тесные группы единиц 7-го ранга. Эти надземные группы, если они принадлежат одному организму, связаны друг с другом горизонтальными осями, представленными или корнями, или корневищами, или ползучими побегами. В состав единицы 8-го ранга входят (кроме ее корневищной части, если она есть) все или почти все ортотропные побеги, возникшие в ее пределах, и все продукты их надземного ветвления, независимо от биологического времени их появления и степени анатомической зрелости. Из описания элемента видно, что принцип его выявления в организме – пространственная раздвинутость на субстрате. Нижняя граница элемента 8-го ранга находится или 1) около предшествующей одноименной единицы, на которой в качестве бокового органа возникла плагиотропная часть нашей единицы (рис. 9, 8, *левее середины*), или 2) около главного корня (рис. 9, 8, *посередине*), или около корня, дающего корневые отпрыски, обычно горизонтального (рис. 9, 8, *справа*), или 3) у базального конца, за которым следует отмершая часть растения (рис. 9, 8, *слева*). Функция единицы 8-го ранга – абонировать территорию для организма и удерживать ее. Таким образом, этот элемент играет популяционно-ценотическую роль.

9. Обособленный побеговый комплекс. Эта единица – наибольшая физически непрерывная часть побеговой подсистемы растительного организма. Все побеги в пределах этой единицы связаны друг с другом непосредственно, а не через корни (рис. 9, 9). Каждый элемент 9-го ранга начинается с апикальной «побеговой» меристемы, возникая не на побеге, а на другом органе. У семенных она представлена или апексом зародыша, или побеговым апексом, развившемся на корне. В соответствии с двумя упомянутыми вариантами, начальный побег этой единицы – главный (рис. 9, 9, *посередине*) или – у некоторых цветковых – также и корневой отпрыск (рис. 9, 9, *справа*). Таким образом, 9-я единица – продукт развития зародышевой почечки или ризогенной (корнеродной) почки, продукт ветвления их производных побегов за счет боковых апикальных меристем.

Ветвление может быть многократным. Эта единица включает начальный «семяродный» или «корнеродный» побег и все побеговые органы, которые на нем появились. Стало быть, принцип выделения этого элемента – происхождение его первого апекса как бы заново и физическая непрерывность этой части побеговой подсистемы. Базальная часть этого элемента граничит у семенных или с главным корнем, или с корнем, породившим начальный побег элемента, или с отмершими органами (рис. 9, 9, *слева*). Функции единицы 9-го ранга – разрастание в пространстве и размещение в нем обособленной части побеговой подсистемы, возникшей когда-то ранее. В отличие от предыдущих единиц, соседние единицы этого ранга в пределах организма не смыкаются, не составляют единого целого; поэтому они не метамерны, но модулями, вероятно, их можно назвать.

10. Побеговая подсистема растительного организма – совокупность всех его побегов (рис. 9, 10). У всех побегов организма в начале их жизни – относительно однообразное строение; принципом выявления служит одинаковое происхождение – из побеговых апексов. Физическая связь всех побегов этого элемента может быть непосредственной (если $n=1$) или осуществляться через корни (если $n>1$). Это самая крупная побеговая единица; ей присущи все функции, свойственные побегам.

Прежде чем перейти к следующей единице, обратимся к таблице 2 и посмотрим на ее правую часть. Большая часть единиц в «побеговой» стороне таблицы имеет параллель в корневой. Элементы четырех рангов составляют исключение: в корневой подсистеме единицы 1^1 нет; единица 2^1 («корень ритма») морфологически не выявляется, хотя ритм видимого роста у корней, несомненно, есть; единицы 7^1 и 8^1 , для наличия которых необходимо функционирование в двух средах, воздушной и твердой, – не выделяются. Элементы 3^1 , 4^1 показаны на рисунке 7, элементы 5^1 , 6^1 – на рисунке 8, а элементы 6^1 и 9^1 – на рисунке 10.

11. Все части растительного организма, включая его побеговую и корневую подсистемы, связаны морфологически, анатомически, физически. Именно физическая непрерывность, предполагающая большую или меньшую физиологическую связь, и служит практически принципом выявления единицы этого ранга (рис. 9 и 10, 11). Функции растительного организма – поддержание своей жизни и производство диаспор. Впрочем, каждый элемент, независимо от ранга, выполняет свои функции для создания диаспор и обеспечения жизнедеятельности организма; при этом все элементы, как и в любой системе, взаимодействуют между собой.

12. Высшая единица в нашей иерархической системе – генета – отражает генетическое единство; термин этот был употреблен Дж. Харпером (Harper, 1977). Если $n=1$, вегетативного размножения (физического разделения) нет; в этом случае генета представлена одним организмом, и единица 12 совпадает с единицей 11 (рис. 9, 10, 12). Если же вегетативное

размножение было, генета состоит из нескольких физически разделенных организмов (тогда в русскоязычной традиции ее обычно называют клоном). Генету можно объяснить как один организм или совокупность организмов с общим генотипом; у диплоидных живых существ, развивающихся из зиготы, именно она и дает начало всей генете. Принцип выделения элемента, таким образом – генетическое единство; впервые в нашей системе соподчиненных единиц не применен морфологический подход, и впервые частично (при $n > 1$) мы столкнулись с надорганизменным уровнем организации. Однако процессы – биохимические, физиологические, цитологические, гистологические, процессы роста и взаимодействия частей организмов, определяющие внешнее и внутреннее их строение, во всей генете идут сходно. В жизни генеты отражена специфика управления метаболизмом и ростом. Генетом, как выразился А. А. Нотов (1999, с. 69) – важнейший регулятор, а «устойчивость структуры модульных объектов достигается благодаря стабильности алгоритма роста» (с. 66).

Функции элемента 12 ранга – развертывание полученной через зиготу генетической программы в конкретной форме, связанной со случившимися условиями. Генета – отдельное звено во временной цепи поколений.

Ранее уже отмечалось (Гатцук, 1974), что с повышением ранга элемента степень целостности уменьшается, а самостоятельность его увеличивается. Это мы могли видеть в представленном здесь описании единиц – связь между одноименными элементами ослабляется от 1-го до 12-го ранга. У генеты она сводится к нулю; исключением отчасти можно считать плотнодерновинные злаки – их дерновина и после физического распада способна сохранить некоторую степень единства.

Названия всех компонентов предложенной многоступенчатой системы представлены в таблице 2. Звездочкой отмечены те, которые применимы ко всем жизненным формам – от деревьев до однолетников.

Все элементы, отмеченные звездочкой, я бы назвала универсальными. Такая единица «ритма роста» как элементарный побег не выявляется у некоторых растений бессезонного климата, а у однолетников, естественно, нет «комплекса сохраняющегося одноосного побега» – единицы 4-го ранга.

То, что изложено здесь, я воспринимаю как продолжение работ И. Г. Серебрякова. Он осознавал растение как **систему** повторяющихся взаимозависимых элементов, постоянно меняющихся в пространстве и во времени (Серебряков, 1952, с. 195 и др.; Гатцук, 2007). Не секрет, что составные части растительного организма влияют друг на друга. Он реагирует на это и на внешние воздействия, что выражается прежде всего в изменении направленности, интенсивности, продолжительности ростовых и формообразовательных процессов, о чем мы упоминали и в начале статьи. В результате этой реакции меняются тип метамеров разного ранга (их внешнее и внутреннее строение), их положение, число, размер, длительность жизни.

Иерархические системы элементов растительного организма представляются необходимым инструментом исследования; использование этого инструмента особенно актуально при сравнении разных объектов и при обобщении материала. Выделение общих и специфических черт метамерной организации у представителей разных видов может помочь нам понять жизнь растения и оценить его участие в жизни сообществ.

Растение – подходящая модель для исследования живых существ с модульным типом организации. Целостность растительного организма диалектична; осознание этого лежит в основе современных подходов к описанию структуры и жизни растения.

Таблица 2

Характеристика метамеров разного ранга

Метамеры побеговой системы	Метамеры корневой системы
1 – элементарный метамер*	–
2 – элементарный побег	–
3 – одноосный побег*	3 ¹ – одноосный корень*
4 – комплекс сохраняющегося (многолетнего) одноосного побега	4 ¹ – комплекс сохраняющегося (многолетнего) одноосного корня
5 – комплекс побегов оси одного видимого порядка*	5 ¹ – комплекс корней оси одного видимого порядка*
6 – побеговый комплекс регулярного роста*	6 ¹ – корневой комплекс регулярного роста*
7 – побеговый комплекс укореняющейся надземной оси*	–
8 – побеговый комплекс, закрепляющий территорию*	–
9 – обособленный побеговый комплекс*	9 ¹ – обособленный корневой комплекс*
10 – побеговая подсистема растительного организма*	10 ¹ – корневая подсистема растительного организма*
11 – растительный организм*	
12 – генета*	

1.4. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения

Идея о росте растений как процессу накопления элементов структуры (метамеров) принадлежит русскому ученому-физиологу Д. И. Сабинину. Массовое изучение структурной организации растений в России и за рубежом началось в середине прошлого столетия. В результате растение с позиции его структуры было охарактеризовано как модульный организм, полная характеристика которого и специфические черты детально

охарактеризованы ранее в разделе 1.3. Как структурные единицы тела растения были описаны монокарпический побег, парциальный куст, скелетная ось (Серебряков, 1952, 1962, 1964), элементарный побег (Грудзинская, 1960), система побега формирования, система побега ветвления (Мазуренко, Хохряков, 1977), моноподиальный побег (Михайлова, 1972), комплекс побегов замещения (Бологова, 1993). Л. Е. Гатцук ранее и в предыдущем разделе описала 12 соподчиненных единиц: от метамера *s. str.* до генеты.

М. Бигон с соавторами (1989) подразделили все организмы на унитарные, метамерные и модульные. Развитие концепции модульной организации представлено в работах Н. Н. Марфенина (1999 и др.). Он, поддерживая представления J. Harper & A. Bell (1979), справедливо указывает на следующие особенности модульной организации: возврат к стартовому состоянию зачатка и обусловленный этим циклический морфогенез (мультипликация); ограниченный рост модуля и неограниченный рост особи в результате повторения их (модулей); локализация мест формирования зачатков (в том числе у многолетних растений и вегетативно-подвижных поликарпиков); дифференциация тела особи; автономизация частей (отдельных модулей). Особенно интересны замечания о последствиях модульной организации: пластичность формы в результате способности к значительно быстрому изменению размеров тела; высокая толерантность к повреждениям из-за отсутствия систем центральной регуляции; снижение внутривидовой конкуренции путем уменьшения числа генетически независимых особей при сохранении высокой плотности популяции путем автономизации отдельных модулей. Последнее определяет у растений внутривидовую конкуренцию между отдельными структурными элементами и даже гибель их на начальных этапах развития, показанную В. Л. Бологовой на примере ежи сборной (1993). Поэтому, рассматривая строение растений с позиций модульной организации, исследователь способен оценить жизнь растения на органном, организменном, популяционно-видовом и даже ценотическом уровнях изучения живого, о чем уже отмечалось в предыдущем разделе

Наше осознание структурных элементов тела растения началось с 1973 года в связи с изучением биоморфологии вероник (*Veronica*). Оказалось, что многие из них, особенно плевроботрические виды с латеральными соцветиями, структурно не совсем такие, как типичные травы сезонного климата. Они отличаются интеркалярными соцветиями (от типичных у *V. officinalis* L. до верхних интеркалярных (Савиных, 1979а, б, 2000, 2006б и др.) у *V. teucrium* L. и других подобных видов). Побеги у видов этого рода по числу цветений и времени моноподиального нарастания разнообразны (рис. 11): олигоциклические олигокарпические (*V. officinalis*), дициклические дикарпические (*V. multifida* L., *V. umbrosa* Vieb.), моноциклические

монокарпические (*V. chamaedrys*, *V. teucrium*). Для их сравнения было использовано предложенное Н. М. Михайловой (1972) понятие «моноподиальный побег». Моноподиальный побег – одноосный побег, сформированный в течение его моноподиального нарастания; след деятельности одной меристемы.

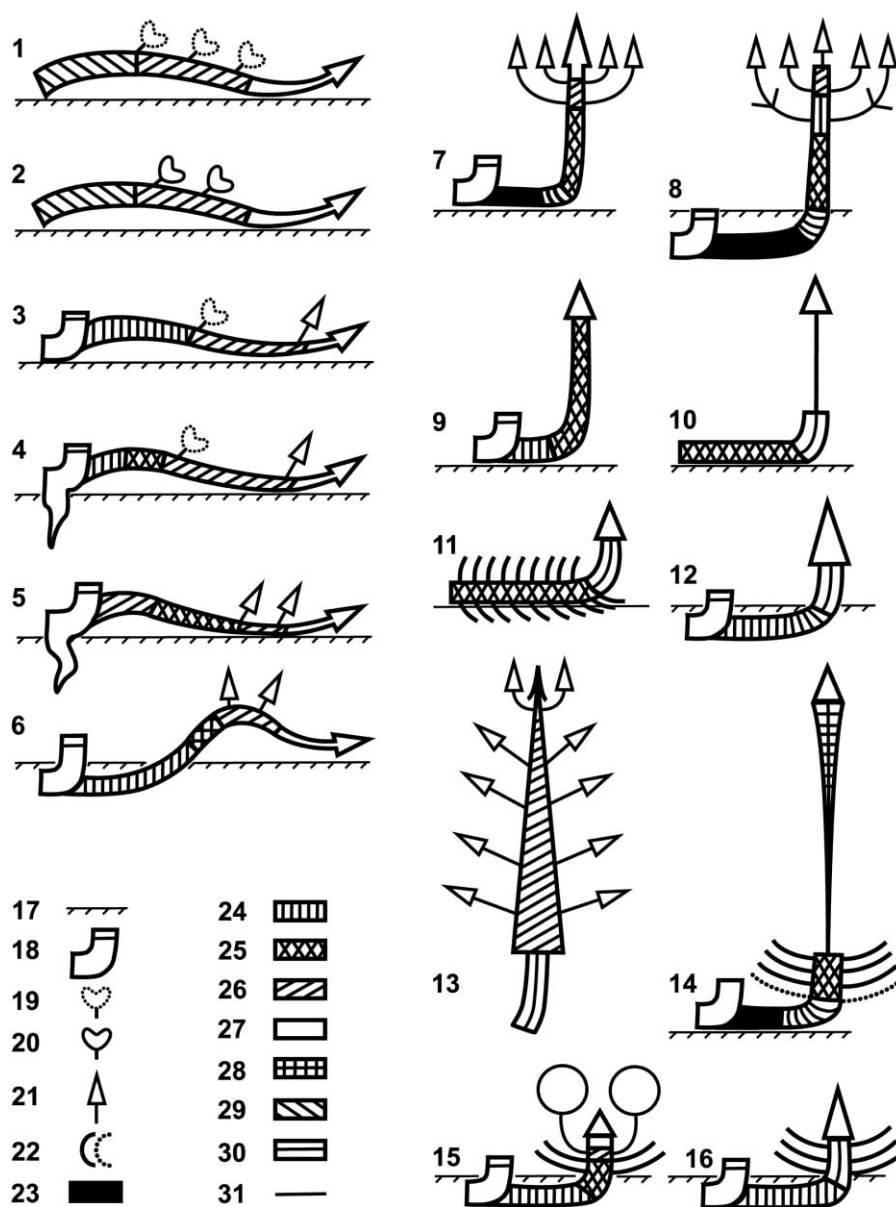


Рис. 11. Строение побегов вероник. Условные обозначения: 1 – *Veronica officinalis*, 2 – *V. filiformis*; 3 – *V. umbrosa*; 4 – *V. multifida*; 5 – *V. prostrata*; 6 – *V. chamaedrys*; 7 – *V. jacquini*; 8 – *V. longifolia*; 9 – *V. pinnata*; 10 – *V. serpyllifolia*; 11 – *V. telephifolia*; 12 – *V. macrostemon*; 13 – *V. anagallis-aquatica*-гидрофит; 14 – *V. gentianoides*; 15 – *V. bogosensis*; 16 – *V. schmidtiana*; 17 – уровень почвы; 18 – резиды; 19 – плоды прошлых лет; 20 – плоды текущего года; 21 – простые кисти; 22 – листья. Зоны на побеге: 23 – нижняя торможения; 24 – возобновления; 25 – средняя торможения; 26 – вегетативно-генеративная; 27 – вторичного вегетативного нарастания; 28 – скрытогенеративная; 29 – вегетативная; 30 – обогащения; 31 – верхняя торможения. Придаточные корни не указаны.

Придерживаясь представлений А. Arber (1950) о побеге как едином целом, вслед за Н. М. Михайловой мы включаем в отличие от Л. Е. Гатцук и др. (1974) в состав одноосного побега не только вегетативную, но и односезонные его части: репродуктивные – парциальные соцветия и параклади, а также односезонные силлептические вегетативные побеги обогащения. Фактически этот побег соответствует в системе структурно-биологических единиц Л. Е. Гатцук комплексу сохраняющегося одноосного побега.

Таким образом, впервые в характеристику структурного элемента побеговой системы для сравнения их у разных видов были включены не только его (структурного элемента) морфологические характеристики, но и временной параметр – длительность формообразовательной деятельности апикальной меристемы.

Естественно, что при разном времени нарастания моноподиального побега на его основе формируются побеговые системы разной сложности. Оказалось интересным сравнение их в конце моноподиального нарастания побегов n-го порядка, особенно осенью последнего года развития, когда все формообразовательные процессы у растений, особенно в условиях сезонного климата уже закончены. Для этого было предложено понятие «система зрелого моноподиального побега» – побеговая система, формирующаяся в течение моноподиального нарастания одноосного (в данном случае моноподиального) побега за счет его ветвления (Савиных, 1978, 1979).

Эти структурные элементы тела растения различны у разных видов. У вероник с олигокарпическими побегами (*Veronica officinalis*) это – система побегов 3-4-х порядков ветвления. По внешнему виду и роли в сложении побеговых систем более высокого ранга она похожа на ветвь от ствола (терм.: И. С. Антонова, Н. Г. Лагунова, 1999) у деревьев и систему побега формирования у кустарников. Различие состоит в том, что побег формирования образуется из спящих почек, не цветет, нарастает в течение одного или двух лет, а формируется система путем ветвления и формирования систем побегов ветвления и дополнения; основание побега формирования дольше по времени входит в состав многолетней составной оси растения. В составе таких элементов у древесных растений обнаруживаются структуры, формирующиеся из спящих почек. Об этом детальнее изложено в разделе, посвященном побегообразованию древесных растений.

У растений с дикарпическими побегами система зрелого моноподиального побега образована побегами двух порядков ветвления. Одновременно цветут второй раз исходный и первый раз боковые побеги (*Veronica multifida*).

На основе монокарпических моноподиальных ортотропных и анизотропных побегов в соответствии с расположением боковых осей

формируются дизъюнктивные системы (терм.: Э. Т. Мамедова, 1985). В верхней их части располагаются парциальные соцветия и паракладыи, образующиеся из почек обогащения, в нижней – геофильные участки будущего монокарпического побега из почек регулярного возобновления. Эти две зоны побега разделены средней зоной торможения.

Таким образом, система зрелого моноподиального побега у вероник имеет ту же временную характеристику, что и моноподиальный побег, определяется длительностью моноподиального нарастания оси. Разнообразные типы моноподиальных побегов, как и их системы, описаны (Савиных, 2000, 2006б; Savinykh, 2003) у вероник (рис. 12).

Использование этих двух структурных единиц: моноподиальный побег и система зрелого моноподиального побега – позволило выполнить сравнительно-морфологический анализ жизненных форм вероник секции *Veronica* (Савиных, 1979а, б), а позднее – и всего рода *Veronica* (Савиных, 2000, 2006б). Поиск места моноподиального побега и системы зрелого моноподиального побега среди структурных элементов тела растения, в том числе описанных в разделе 1.3., привел к необходимости анализа обобщающих слов, применяемых для их определения (Савиных, 2000). Оказалось, что обычно в этих целях используют три смысловых понятия: блок, метамер, модуль. Английское по происхождению слово «блок» используется в русском языке в 14 значениях (Ожегов, 1987), оно неопределенно. Поэтому мы сочли нецелесообразным принимать его в качестве названия структурных единиц.

Понятие «метамер» (*metamerus*: от греч. *meta* – между, после, через; *meros* – часть, доля) используется в широком и узком смыслах. В широком смысле метамер – любой повторяющийся элемент структуры растения (Шафранова, 1980). Допускается, что отдельные метамеры вдоль оси, особенно пограничные, могут отличаться от всех остальных (Марфенин, 1999). Метамерность у растений – морфологическое отображение ритмичности роста и формообразования, проявляющееся в повторяемости элементов структуры вдоль оси побега (элементарных метамеров в понимании Р. П. Барыкиной и М. А. Гуленковой, 1983), а в более широком значении и в системе побегов; метамеры могут быть разных уровней: от элементарного метамера, побега до парциального куста (Шафранова, 1980; White, 1979, 1984). В широком смысле понимания этих терминов метамер означает то же, что и модуль.

Латинское “*modulus*” используется в следующих значениях: 1) мера; 2) такт, ритм, мелодия; 3) архитектурный модуль – масштаб соразмерности. Кроме того, модуль – единица меры, часть постройки, служащая единицей измерения для придания соразмерности зданию **в целом или его частям** (выделено мной – Н. С.). По М. Prevost (1967) модуль – простая побеговая единица структуры с детерминированным ростом – побег. Такова трактовка

термина в узком смысле. В широком смысле понятие «модуль» соответствует понятию «метамер»».

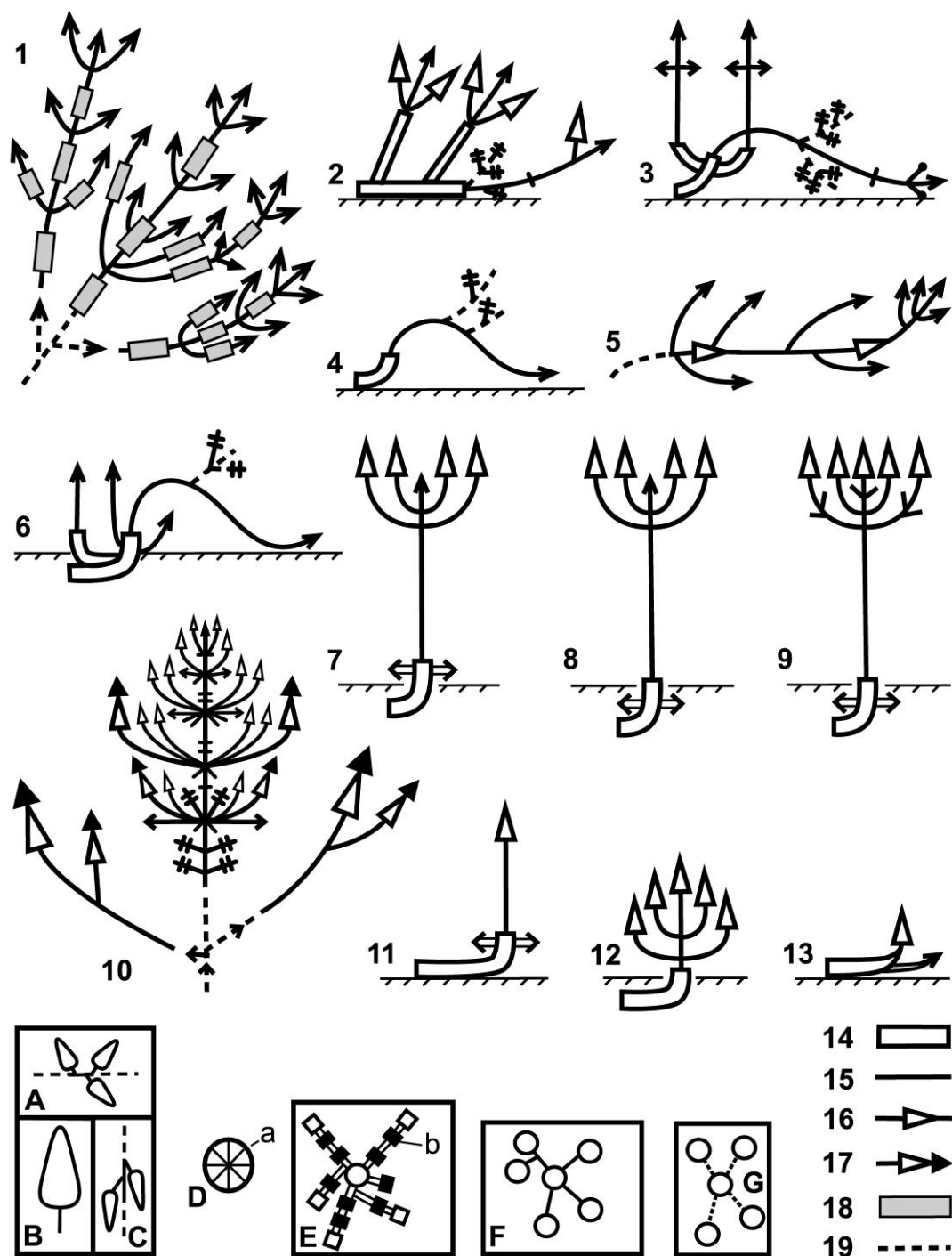


Рис. 12. Строение систем побегов и особей вероник. Условные обозначения: 1 – *Veronica officinalis*, *V. beccabunga*; 2 – *V. umbrosa*; 3 – *V. multifida*; 4 – *V. prostrata*; 5 – *V. filiformis*; 6 – *V. chamaedrys*; 7 – *V. jacquini*; 8 – *V. teucrium*; 9 – *V. longifolia*; 10 – *V. anagallis-aquatica*; 11 – *V. serpyllifolia*; 12 – *V. macrostemon*; 13 – *V. telephiifolia*; 14 – многолетние части побегов; 15 – однолетние части побегов; 16 – простые кисти; 17 – параклади; 18 – интеркалярные соцветия; 19 – отмершие части побегов; А–G – вид сверху: а – первичный куст; б – побеги прошлых лет.

Повторение в архитектурной модели растения одинаковых элементов структуры – модулей рассматривается как модулярность. В более широком смысле модулярность считают синонимом понятия метамерность (Prevost, 1978; Hallé, 1986). Очевидно, что понятия «метамер» и «модуль», «метамерность» и «модулярность» в значительной степени однородны. Поэтому для биоморфологического анализа растений мы считаем наиболее приемлемым понятие «модуль».

Нам представляется это наиболее целесообразным особенно в связи с тем, что кроме морфологических особенностей модуль в значении «такт, ритм и мелодия» отражает не только структурные, но и ритмологические закономерности формирования систем побегов – их циклический морфогенез (по Н. Н. Марфенину, 1999).

В соответствии с представлениями Л. Е. Гатцук (1974, 1994, 1995), Л. М. Шафрановой (1980, 1981), Н. Н. Марфенина (1999), И. С. Антоновой и О. В. Азовой (1999), И. С. Антоновой и Н. Г. Лагуновой (1999), мы определили **модуль как однотипную структуру тела растения, закономерно повторяющуюся во времени и в пространстве и возникающую в результате одного цикла формообразования.** Совокупность модулей одного уровня сложности образует новую структуру, новое целое в структуре особи, со своими собственными свойствами. Возникшая система в результате накопления свойственных ей модулей способна в дальнейшем сформировать еще более сложное новое целое в составе организма. Эта структура в результате роста может также стать элементом еще более сложной системы.

Наши исследования биоморфологии видов рода *Veronica* показали, что наиболее значимы для характеристики, сравнения и оценки эволюционных взаимоотношений биоморф (Савиных, 2000, 2005, 2006б, 2007а, б и др.), мониторинга (Савиных, 2002а) и демонстрации морфологической и размерной поливариантностей (Савиных, 2004, 2006а) три типа модулей: элементарный, универсальный и основной (2000, 2002б, 2006а). Они выполняют разную роль в сложении тела растения.

Элементарный модуль – мельчайший простейший (далее неделимый) – метамер s. str. – элементарный метамер (терм.: Барыкина, Гуленкова, 1983), состоящий из нижележащего междуузлия, узла, листа и почки или ее производных. Это – элементарная, далее не делимая на однотипные элементы, биоморфологическая единица побегового тела, которая закладывается в течение одного пластохрона (период между заложением двух последовательных листовых зачатков на конусе нарастания побега). Развитие элементарного модуля завершается во внепочечную фазу развития побега. У сформировавшегося побега он может быть представлен следующими структурами в разных сочетаниях (рис. 13, 14).

1) междуузлие (длинное или короткое);

- 2) лист (низовой, срединной или верховой формаций);
- 3) пазушные элементы: почки разных типов или их производные – соцветие, вегетативные ассимилирующие или вегетативно-генеративные побеги;
- 4) в ряде случаев – особенно у наземно-ползучих трав и видов семейства Орхидные – придаточные корни, в том числе в составе тубероидов.

Совокупность элементарных модулей образует новый структурный элемент – моноподиальный побег в нашем понимании или одноосный побег (по Л. Е. Гатцук, 1974). Он формируется в результате закономерного развития определенных типов элементарных модулей и образует модуль следующего порядка сложности – *универсальный модуль*.

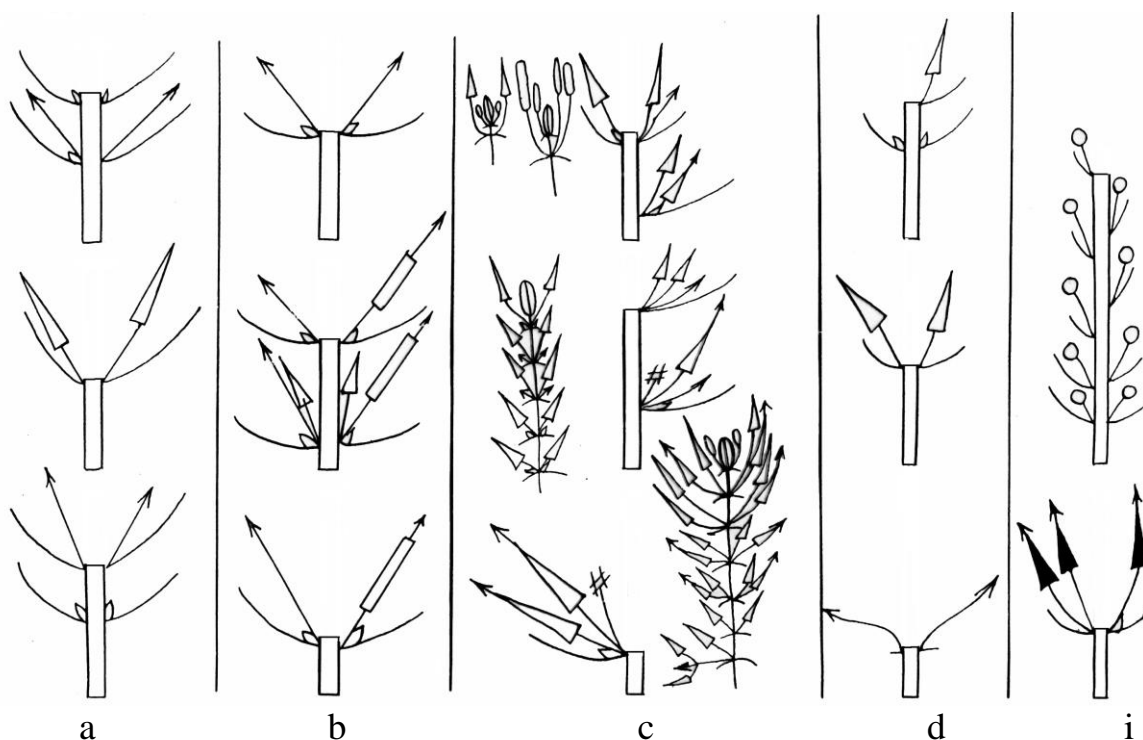


Рис. 13. Элементарные модули. Условные обозначения: а – *Veronica officinalis*; б – *V. beccabunga*; с – *V. anagallis-aquatica*; д – *V. chamaedrys*; и – *V. persica*.

Универсальный модуль возникает также ритмично, регулярно и циклически, как и элементарный, и наряду с определенным строением тоже обладает временной характеристикой. Время формирования универсального модуля – одноосного побега – определяется, как уже отмечалось, длительностью моноподиального нарастания одноосного побега за счет его верхушечной меристемы. Универсальность этого модуля проявляется в возможности применения его для решения многих задач: характеристики особей на уровне органа, системы органов и организма в целом и на всех этапах их (побега и организма) развития. Применение универсального модуля как инструмента морфологического анализа позволяет исследователю следующее: 1) включать в сравнительно-морфологический

анализ временной параметр; 2) сравнивать изменения побегов на разных этапах онтогенеза растений; 3) описывать побеги разных биоморф; 4) оценивать степень специализации, дифференциации, автономности частей особи; 5) сравнивать биоморфы на уровне органов; 6) определять модусы морфологической эволюции. Последнее возможно, поскольку, как совершенно справедливо признано Т. И. Серебряковой (1983а), изменения побегов в онтогенезе можно приравнять к филэмбриогенезам животных (в смысле А. Н. Северцова, 1935, 1939).

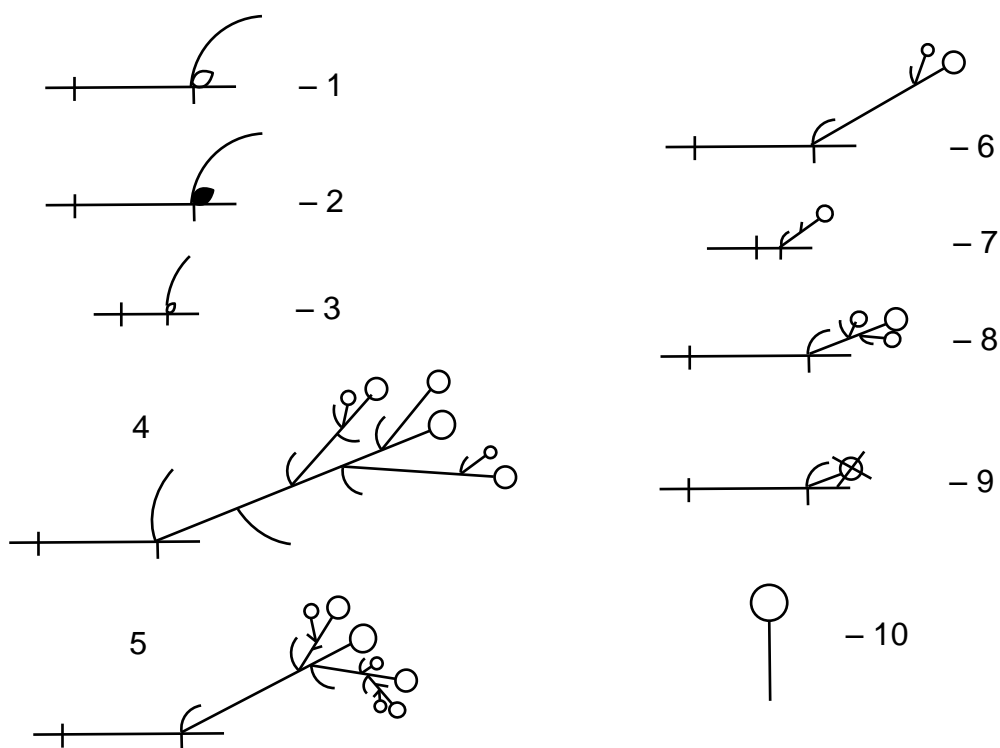


Рис. 14. Элементарные модули *Comarum palustre*. Условные обозначения: 1–9 – варианты модулей; 10 – цветок.

Очевидно, что универсальный модуль – элементарная биоморфологическая единица побеговой системы растения. Тип этой единицы и тип биоморфы обычно взаимосвязаны. У трав и древесных растений они различны. Исключение составляют побеги у отдельных видов деревьев и кустарников. Монокарпические побеги у калины, отдельные – у сирени структурно однотипны с ортотропными монокарпическими побегами трав, но различны и функционально, и по длительности полного онтогенеза (в понимании Т. И. Серебряковой, 1971) – жизнь побега от момента его заложения до отмирания всех его частей. У древесных растений вся часть побеговой системы, за исключением соцветий, конструктивна и входит в состав многолетнего тела растения (Хохряков, Мазуренко, 1996). По размерам это больший участок годового прироста. У трав, особенно с ортотропными и анизотропными побегами, конструктивна лишь небольшая

её часть – геофильный участок – резид (терм.: Нухимовский, 1969а, б, 1997) будущей многолетней побеговой системы.

В связи с гетерогенностью среды обитания у многих наземных трав сезонного климата универсальный модуль – монокарпический побег (в понимании И. Г. Серебрякова, 1952): жизненный цикл заканчивается образованием из его апикальной меристемы, цветка или соцветия; после плодоношения отмирает полностью или частично с образованием из нижней части резиды с почками возобновления. Такой монокарпический побег образован разнообразными элементарными модулями. В связи с этим в строении его выделяются несколько структурно-функциональных зон (рис. 11, 15).

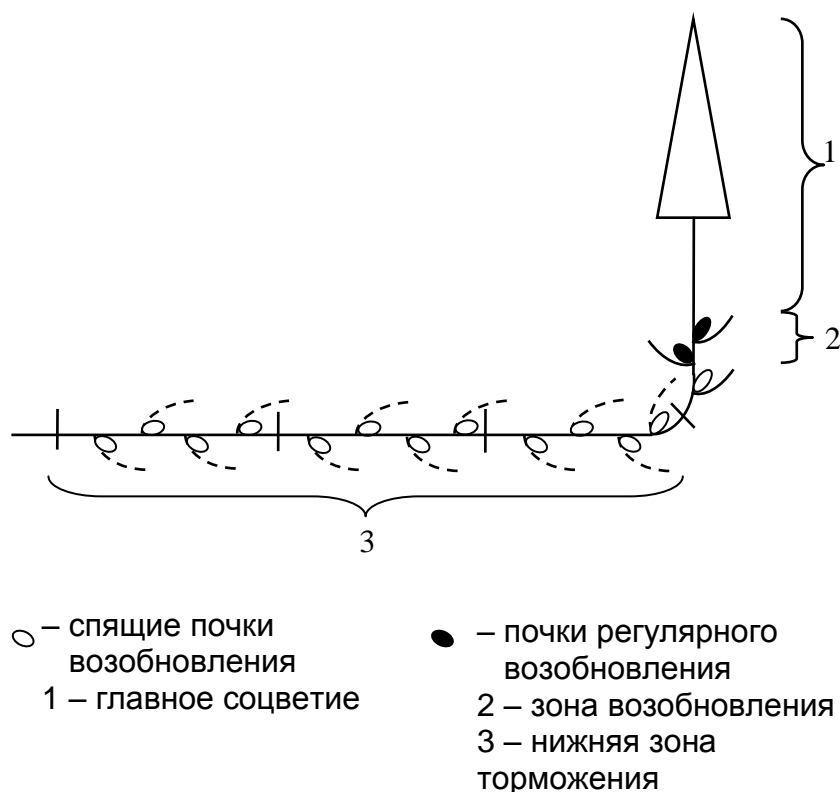


Рис. 15. Структурно-функциональные зоны *Comarum palustre*.

Спектр их следующий – зоны торможения, возобновления, обогащения, главное соцветие (Troll, 1964), нижняя зона торможения (Мусина, 1976), верхняя зона торможения (Борисова, Попова, 1990), скрытогенеративная зона (Савиных, 1999). Каждая из них выполняет собственную функцию. Нижняя зона торможения служит в основном для расселения и запаса питательных веществ. В зоне возобновления располагаются почки возобновления, за счет которых растения возобновляются после периода покоя. Листья средней зоны торможения обеспечивают растение и в частности побег органическими веществами. Главная функция главного соцветия – саморепликация растения путем

семенного размножения. При одновременном с нарастанием, цветением и плодоношением появлении придаточных корней монокарпический побег становится совершенно автономным образованием. У него имеются собственные системы корневого и воздушного питания и саморепликации. Все это ослабляет внутренние связи организма, компенсируя отсутствие систем внутренней регуляции и сопряженности между отдельными элементами особи. В то же время в результате дифференциации частей усиливаются связи внутри самого универсального модуля. При этом внутри системы побегов целого растения возникает новая система более мелкая по размерам и длительности жизни, но с более сопряженными собственными элементами (элементарными модулями), что обеспечивает независимость ее от целого. Видимо, следует действительно признать монокарпический побег (в смысле И. Г. Серебрякова, 1952) наивысшей формой дифференциации универсального модуля у трав, о чем мы писали ранее (Савиных, 1981), еще до выделения рассматриваемых в данном разделе модулей.

В то же время у многих, особенно водных и прибрежно-водных растений, боковые элементы побега в системе выполняют разные функции. Так в зоне обогащения у трав с ортотропными побегами (*Veronica longifolia* L.) они – элементы синфлоренценции (рис. 16), у гидрогелофитов (*Comarum palustre* L.) – побеги возобновления (рис. 14, 17), у гидрофитов (виды рода *Hottonia*) определяют одновременно расселение, возобновление и вегетативное размножение (раздел 4). С детальным описанием побегообразования с позиций модульной организации у этих видов можно ознакомиться в разделе, посвященном биоморфологии водных и прибрежно-водных растений.

Плагиотропные побеги у трав располагаются в основном в более однородной среде. Может быть поэтому элементарные модули и структурно-функциональные зоны в составе универсального у них менее разнообразны. В их строении выделяются зоны: вегетативная (часть побега до метамера с первым соцветием), вегетативно-генеративная (участок побега от метамера с первым парциальным соцветием или цветком до метамера с последним) и вторичного вегетативного нарастания (часть побега от первого вегетативного метамера после метамера с соцветием или цветком до последнего в составе оси). Не смотря на это, универсальные модули таких растений также автономны. Последнее обеспечивается неограниченным моноподиальным нарастанием с одновременным образованием придаточных корней и отмиранием базальных участков побегов. Поэтому взаимосвязь и взаимозависимость элементов такой системы невелика. Длительное существование растений этих биоморф обеспечивается вегетативной подвижностью, морфологической дезинтеграцией и существованием растений в виде клонов – изменениями уже на уровне целых особей. Может быть, эта внешняя простота и есть проявление достаточно сложных

внутренних компенсаций, обеспечивающих связи и взаимозависимость элементов системы на уровне целого организма и даже клона.

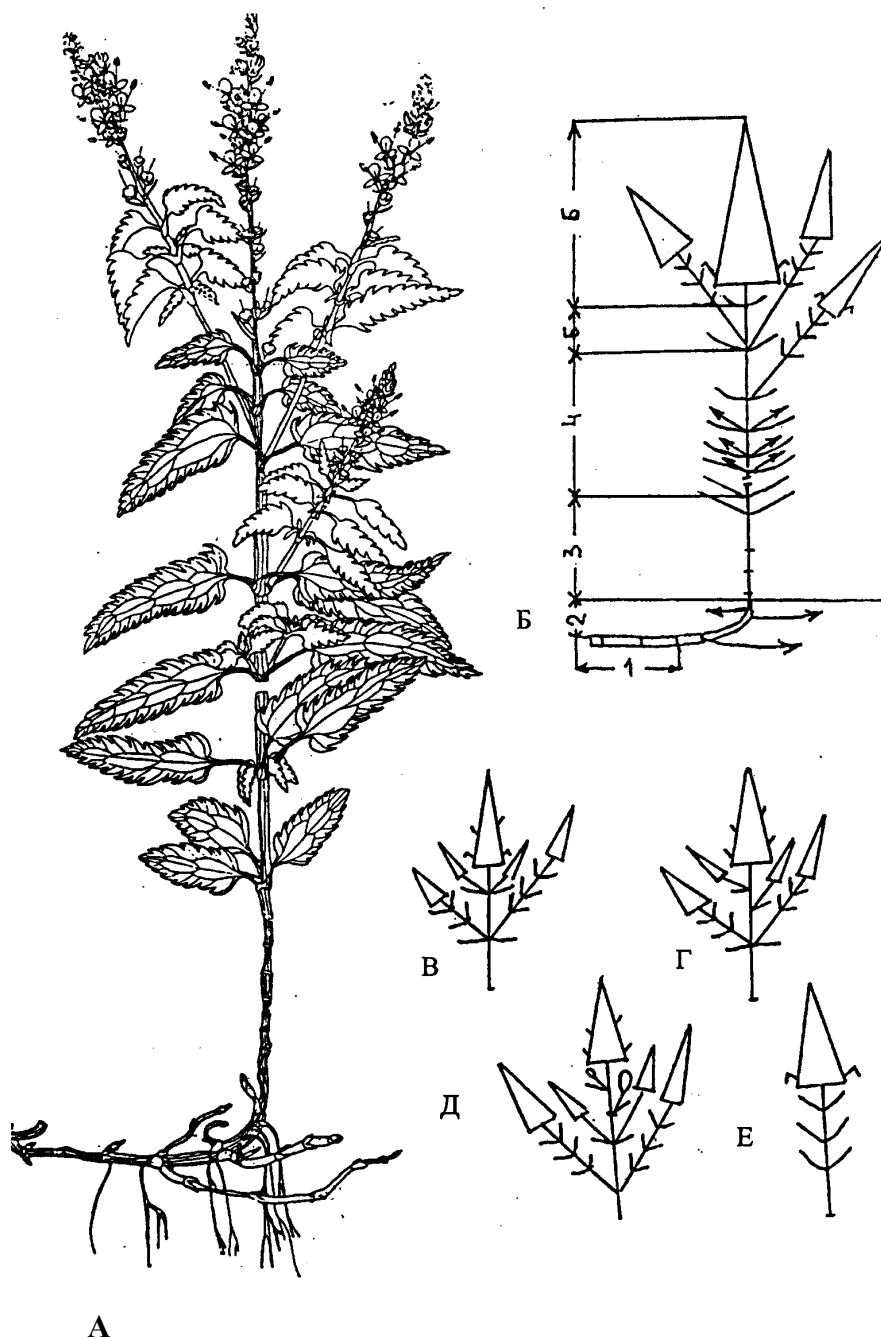


Рис. 16. Строение монокарпического побега (А, Б) и соцветий (В, Г, Д, Е) *Veronica longifolia*. Условные обозначения: 1 – нижняя зона торможения; 2 – зона возобновления; 3 – средняя зона торможения; 4 – зона обогащения; 5 – верхняя зона торможения; 6 – терминальное соцветие (рис. А по Т. И. Серебряковой и Т. Н. Кагарлицкой, 1972)

Оценивая универсальные модули у трав, целесообразно рассматривать их развитие с выделением фаз, подобных для монокарпических побегов, выделенных И. Г. Серебряковым (1947а, б, 1959) и уточненных

Т. И. Серебряковой (1971). Для монокарпических побегов это фазы почки, промежуточная (столона или геофильного побега), вегетативного ассимилирующего, цветonoсного и плодоносящего побега, фазы вторичной вегетации. У монокарпических моноподиальных побегов они дополняются фазой вторичного вегетативного нарастания (Савиных, 1979а, б, 2006б и др.). У ди- и олигокарпических побегов период от первого до последнего цветения назван (Савиных, 1979б, 2006б и др.) фазой вегетативно-генеративного побега.

Сравнение длительности однотипных фаз и аналогичных периодов в ходе полного онтогенеза побегов близкородственных видов может привести к интересным заключениям. Это показано нами на примере вероник (Савиных, 2000, 2006б).

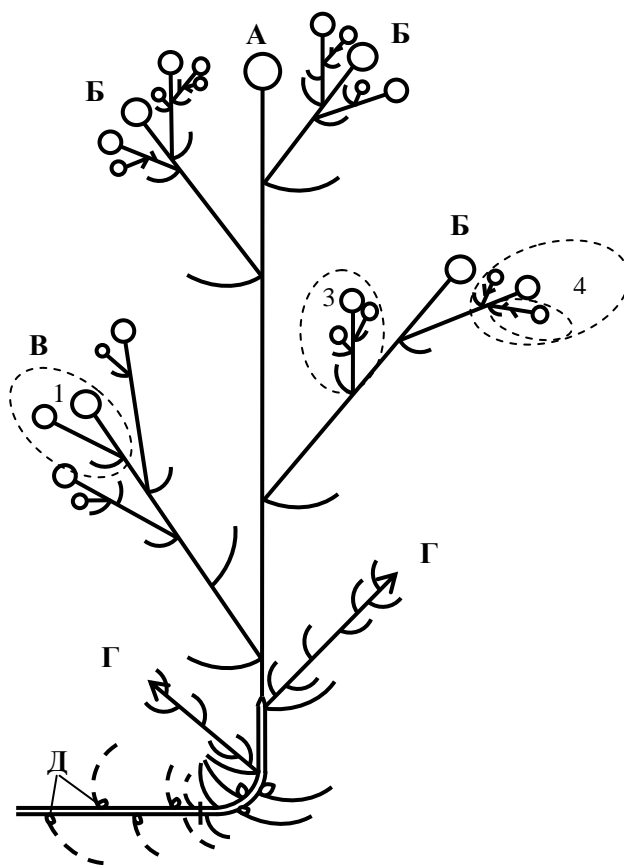


Рис. 17. Синфлоресценция *Cotarum palustre*. Условные обозначения: А – верхушечный цветок; Б – безлистные оси второго порядка; В – параклади; Г – побеги возобновления (замещения); Д – пазушные почки; флоральные единицы: 1 – монохазий; 2 – редуцированные до одного цветка параклади; 3 – простая кисть; 4 – «дихазий».

Как и у наземноползучих трав в побеговых системах древесных растений, элементарные модули немногочисленны. При этом побеги в теле этих растений взаимозависимы и взаимосвязаны в единой надземной системе. Видимо поэтому универсальные модули у них обычно многообразны. С. Б. Кузнецова и С. О. Жданова (2004) выделили в побеговой системе *Atragene sibirica* L. 13 типов моноподиальных побегов – универсальных модулей (рис. 18). Среди них – моноциклический монокарпический вегетативно-генеративный побег с верхушечным цветком. Формирование побеговых систем на его основе (рис. 19) продолжается в течение 4-х лет по 8 возможным путям (Кузнецова, Савиных, 2007). На основе образованных систем побегов 2-х порядков ветвления возможно формирование 15 вариантов побеговых систем, разветвленных до 3-го порядка (рис. 19). Причем некоторые из них возникают конвергентно, особенно в линиях 2, 3, 6, 7 и 8.

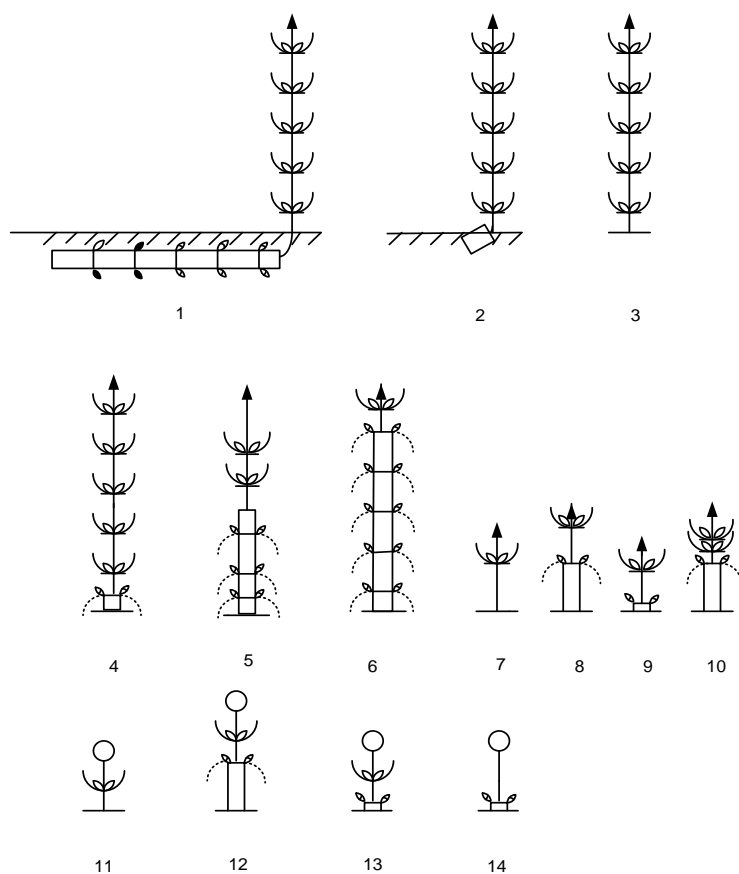


Рис. 18. Типы побегов у *Atragene sibirica*. Условные обозначения: 1–3 – побеги формирования; 4, 5, 6 – многостебельные удлиненные двулетние вегетативные; 7 – малометемерный удлиненный однолетний вегетативный; 8 – малометемерный удлиненный двулетний вегетативный побег; 9 – полурозеточный вегетативный; 10 – полурозеточный вегетативный (с розеткой в верхней части); 11 – удлиненный вегетативно-генеративный однолетний; 12 – удлиненный вегетативно-генеративный двулетний; 13 – розеточный вегетативно-генеративный; 14 – розеточный генеративный.

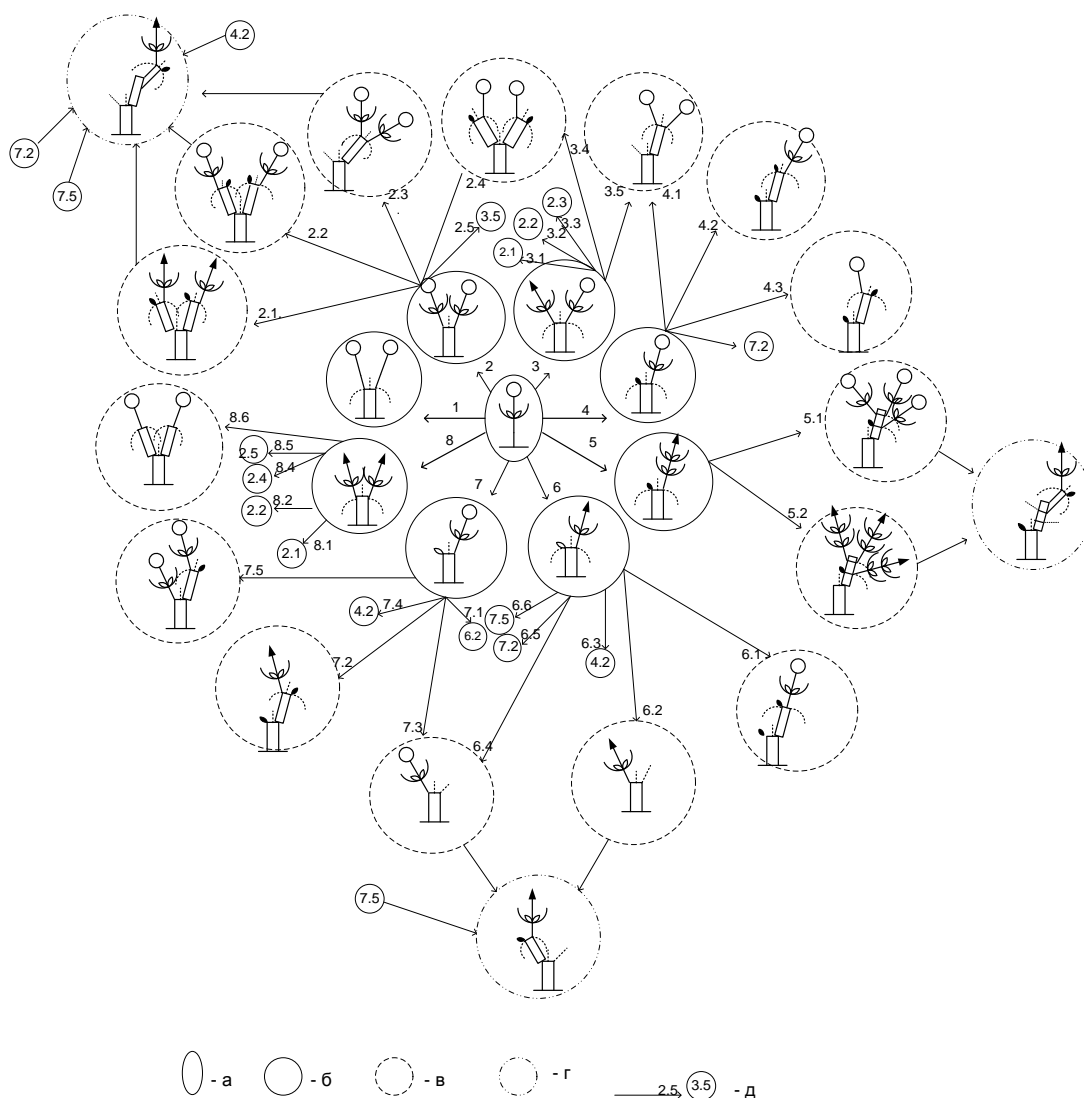


Рис. 19. Общая схема возможных путей развития побеговых систем на основе исходного удлиненного вегетативно-генеративного побега. Условные обозначения: а – исходный побег; б – двухлетняя побеговая система; в – трехлетняя побеговая система; г – четырехлетняя побеговая система; д – побеговая система подобная 3.5.

Дальнейшее развитие этих побеговых систем (их старение) сводится к образованию трех типов четырехлетних побеговых систем, возникающих также конвергентно. Это демонстрирует высокие адаптационные способности *Atragene sibirica* в формировании побеговых систем. Мы сочли возможным оценить эту особенность побегообразования как особый, не описанный ранее тип поливариантности, сочетающий признаки и структурной, и динамической поливариантностей: поливариантность развития побеговых систем. Очевидно с одной стороны дивергентное, с другой – конвергентное развитие этих структур в теле растения.

Также разнообразны побеговые системы и их развитие у вечнозеленого кустарничка *Vaccinium vitis-idea* (Чиркова, 2008), описанное в разделе 2.7.

У ив (характеристике побеговой системы видов этого рода также посвящен отдельный раздел 2.5) побеговые системы сложены всего двумя универсальными модулями: вегетативные одноосные, многолетние в будущем, побеги и односезонные соцветия. В развитии одной оси этих кустарников эти модули закономерно повторяются. Сначала в первый год формируется вегетативный универсальный модуль – ось составляющая побеговое тело, и лишь на второй год из ее пазушных почек развиваются генеративные односезонные побеги. Такие оси также закономерно повторяются в побеговой системе растения. Не случайно именно они и подобные им структуры в теле древесных растений И. С. Антонова и ее последователи (см. раздел 2.2–2.4) считают элементарными модулями, объединяющимися в элементарные побеговые системы. Очевидна обратная зависимость числа элементарных модулей в нашем понимании и степени сопряженности элементов в теле цветкового растения. Чем выше сопряженность, тем меньше элементарных модулей в системе.

Универсальные модули образуют в результате мультипликации сложные побеговые системы – модуль следующего порядка. Мы назвали его *основным* (Савиных, 2000, 2006б, 2007а). Под «основным» мы понимаем наиболее важное, главное – то, что определяет основу и составляет сущность (Ожегов, 1987). В данном случае – *основной модуль* – структура, которая определяет тип биоморфы. Это – пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяющаяся у зрелых генеративных особей. Как структурно-биологическая единица основной модуль формируется на основе и в течение жизни целого или части универсального модуля и во многом зависит от положения побегов в пространстве. Он выделяется у средневозрастных генеративных особей и закономерно повторяется в их онтогенезе, а в совокупности определяет тип биоморфы. Таким образом, основной модуль – элементарная биоморфологическая единица особи.

Очевидно, что чем выше категория модуля, тем выше ранг системы, элементарным модулем которой он является.

Структура основного модуля также обладает временной характеристикой – длительностью жизни формирующего его побега или части последнего. У трав – периодом полного онтогенеза этого побега, включающего фазу вторичной деятельности – жизнь резиды, сформировавшегося после отмирания надземной части побега. Обычно эти структуры хорошо отграничены в пространстве. У наземных трав с ортотропными и анизотропными побегами они представлены парциальными кустами, симподиальными корневищами (гипо- или эпигеогенными), каудиклами каудекса. У трав с плагиотропными побегами основной модуль представлен системой побегов 3–4-х порядков ветвления (система зрелого моноподиального побега у *Veronica officinalis*).

У некоторых вторичных водных и прибрежно-водных растений: виды рода *Sparganium* и других (Лелекова, 2006, раздел 4.2) эти свойства наземных трав сохраняются. У этих растений отчетливо проявляется пролонгация (удлинение) полного онтогенеза особи в виде итеративного ветвления (образования новых силлептических побегов из почек обогащения без периода покоя) побега n-го порядка.

У типичных гидрофитов погружающихся и погруженных в толщу воды, плавающих на ее поверхности реализуются собственные тенденции в специализации вегетативного тела. Практически у всех происходит ранняя морфологическая дезинтеграция, и растение очень недолго является мультимодульным, состоящим из нескольких основных модулей. Большая часть этих растений – малолетники и однолетники вегетативного происхождения (Лелекова, 2006), представленные в результате морфологической дезинтеграции всего одним основным (*Sagittaria sagittifolia* L.) и даже универсальным (*Sparganium emersum* Rehm.) модулем (см. раздел 4.2). У этих растений проявляется сочетание двух тенденций: сохраняется дифференциация универсального модуля на структурно-функциональные зоны и усиливается морфологическая дезинтеграция, обеспечивающая вегетативное размножение. Но реализуется все это уже на новом уровне и в другой (гигро- или гидрофильной) линии эволюции. В любом случае возникновение **нового целого** обусловлено **не количественным усложнением** системы, а **качественными изменениями ее частей**. Кажущееся упрощение является, по сути, также важнейшим ароморфным изменением, в значительной степени увеличивающим приспособленность организмов к специфическим условиям водоема. Это явление прекрасно демонстрирует водокрас лягушачий *Hydrocharis morsus-ranae* L. (сем. *Hydrocharitaceae*), изученный Д. Ю. Петуховой (2006, 2008 и раздел 4.6). По ее данным у этого однолетника вегетативного происхождения отдельные части особи внешне имеют вид небольших верхнерозеточных побегов, у которых из пазушных почек листьев срединной формации развиваются и цветки, и боковые побеги. На их основе в тот же вегетационный период разовьются новые подобные системы. Вся же особь вегетативного происхождения к концу вегетационного периода будет представлена совокупностью таких образований. Более того, кажущийся одноосным побег (по сути его можно бы назвать универсальным модулем) при детальном рассмотрении оказался представлен системой, возникшей, как и у большинства других видов водных растений (Лелекова, 2006), в результате итеративного ветвления. Поэтому этот структурный элемент является основным модулем. Он, как и монокарпический побег у длинопобеговых и полурозеточных трав с базальной розеточной частью, обладает всеми свойствами целого: является структурой, обеспечивающей расселение, питание, размножение, воспроизведение и закрепление в

пространстве (в данном случае придаточные корни обеспечивают равновесие). Специализированные органы перезимовки, размножения и расселения усиливают эффект автономности этих растений. Гибернакулы (турионы в узком смысле), образующиеся в конце вегетационного периода на концах столонов вместо розеточных участков, имеют запас питательных веществ в виде крахмала и поэтому от тяжести опускаются на зиму на дно водоема. Фактически являясь почкой – зачаточным побегом, функционально гибернакулы выполняют функцию органов размножения и расселения и, возможно, аналогичны семенам. Поэтому дочерние растения в данном случае в значительной степени омоложены по сравнению с материнским, и никогда не удастся узнать и определить конец их жизни. Они поистине бессмертны.

Основные модули, подобные выше названным, характерны для растений и других биоморф. У травянистых стелющихся хамефитов, ползущих всем телом многолетних трав – это система плагиотропных побегов III-IV порядков ветвления. У многоствольного дерева – крона (Антонова, Лагунова, 1999), у одноствольного дерева – ветвь от ствола (Антонова, Лагунова, 1999), у кустарников и кустарничков – система побега формирования (по Мазуренко и Хохрякову, 1977). В этой части следует вспомнить о структурном элементе древесных растений – элементарной побеговой системе, упомянутой выше. Они как структурные однотипные системы и слагают ветви от ствола. Возможно, у древесных растений эти элементы представляют подсистему в системе основного модуля, что обусловлено спецификой биоморфы. Они относятся к более высокой категории, чем универсальный модуль, но ниже по рангу, чем основной. Эта проблема требует дальнейшего детального изучения структурной организации древесных растений с позиций модульной организации.

У моноцентрических трав с ортотропными побегами и короткими вертикальными корневищами основной модуль – монокарпический побег – одноосный побег, по Л. Е. Гатцук (1994). В последнем случае основной модуль совпадает с универсальным. У длиннокорневищных трав основной модуль – парциальный куст (побеговый комплекс закрепления территории, по Л. Е. Гатцук (1994), или симподий. У тубероидобразующих орхидей, являющихся, по сути, замещающими малолетниками или двулетниками, основной модуль, существует очень недолго, большую часть жизни зрелые генеративные особи представлены универсальным модулем – побегово-корневым или корнепобеговым комплексами (терм.: Татаренко, 2007). Это показано в работах О. Е. Валуйских, в частности в разделе 3.2.

Основной модуль растений меняется в связи с особенностями типа питания. Как показано в работах Ю. А. Боброва (2004) и разделе 5.1 данной монографии эта структура тела растения в значительной степени упрощается при переходе с автотрофного питания к гетеротрофному. К тому же выводу

мы пришли, анализируя работы И. В. Татаренко (2007 и др.) по биоморфологии видов сем. Орхидные.

Размышления о сути, смысловом значении понятий элементарный, основной и универсальный модули привело нас к осознанию их двойственности. С одной стороны модуль – **структурно-морфологическая** – реально выделяющаяся, зримая **единица** в теле растения: элементарный метамер, моноподиальный побег, система зрелого моноподиального побега, система побега формирования, ветвь от ствола, элементарная побеговая система, 12 иерархических единиц Л. Е. Гатцук и другие. По строению они различны у разных видов. Сходство проявляется в признаках, по которым эти структуры выделяются, и их роли в сложении тела растения.

С другой стороны модуль – **категория**: таксономическая единица определенного уровня (ранга) в иерархии структурных элементов тела растения; с позиций системного подхода – элемент в последовательной серии соподчиненных единиц. Элементарный модуль – структурный элемент универсального модуля, совокупность которых в свою очередь формирует основной модуль. Поэтому категорий модулей всего 3: элементарный, универсальный и основной. Конкретных проявлений каждой категории модулей у цветковых растений – множество. Модуль как категория подобен таксону в систематике организмов и по сущности, и по содержанию.

Двойственность категорий «элементарный модуль», «универсальный модуль» и «основной модуль» мы рассматриваем в рамках философских категорий «сущность» и «явление» (Философский словарь, 1986). «Сущность – совокупность глубинных связей, отношений и внутренних законов, определяющих основные черты и тенденции развития материальной системы. Явление – конкретные события, свойства и процессы, выражающие внешние стороны действительности и представляющие форму проявления и обнаружения некоторой сущности. Категории сущность и явление неразрывно связаны между собой. В мире нет сущности, которая не обнаруживалась бы вовне и была непознаваемой, как нет и явления, которое не заключало бы в себе никакой информации о сущности» (Философский словарь, 1986, с. 469). Поэтому модуль как категория – сущность, как явление – структура. Модуль как явление – тип структурного элемента и обнаружения его сущности как категории. Эти две смысловых трактовки модуля представляют собой определенный этап в развитии учения о структурных элементах тела растения. С помощью такого подхода можно не только описать, но и объяснить явление (модуль) и осознать его роль не только во всем организме как биологической системе, но и связь его (организма) с внешней средой.

Типы модулей в структуре растения заложены генетически. Поэтому они как структурные элементы тела растения определяют морфологический критерий вида, его видоспецифичность. Последовательность формирования

модулей в морфогенезе (на уровне органов – побегов) и в онтогенезе (на уровне целой особи) также определены генетически. Однако число их регулируется как внутренними, так и внешними факторами. Внутренние факторы определяют тип в основном элементарного и универсального модулей в онтогенезе растения. На начальных этапах развития, в прегенеративный период, формируются лишь вегетативные модули. Элементарные модули различаются по типу листьев (семядоли, листья так называемого ювенильного типа, листья серединой формации и т.п.). Число универсальных модулей изменяется от одного в начале прегенеративного периода обычно до нескольких в конце этой стадии онтогенеза. И только по достижении ассимилирующей поверхностью площади, достаточной для успешной репродукции, у растений формируются вегетативно-генеративные или генеративные и элементарные, и универсальные модули. То же проявляется и в развитии вегетативно-генеративных универсальных модулей: части цветка и соцветия не сформируются раньше элементарных модулей с листьями.

Внешние факторы регулируют число модулей: их формируется столько, сколько в этих условиях возможно быть. Это, на наш взгляд, является онтогенетической основой наличия и в полном смысле обеспечивает морфологическую поливариантность (Савиных, 2006а, 2007а). Взаимное влияние внешних и внутренних факторов через формирование разных типов модулей, особенно вегетативных и вегетативно-генеративных, реализуется в поливариантности темпов развития, разном ходе онтогенеза: полный, сокращенный, обрывающийся (терм.: Жукова, 1995) – у особей одного вида. Эти вопросы рассмотрены в главе 6.

Завершая обзор представлений о возможностях и эффективности применения концепции модульной организации к описанию структуры растения, уместно вспомнить представления М. Бигона, Дж. Харпера, и К. Таунсенда (1989) о том, что «всякая экологическая теория, претендующая на ширину охвата разнообразных жизненных форм, должна использовать в качестве расчетной единицы не только рождение и смерть особи, но и единицы модулярного роста, то есть рождение и смерть отдельного модуля». Использование трех категорий модулей показало эффективность их применения в изучении разных жизненных форм наземных, водных и прибрежно-водных автотрофных растений и растений с уклоняющимся типом питания, что детально продемонстрировано в различных разделах данной монографии.

Поэтому следует подтвердить мнение Т. В. Кузнецовой (1995) о том, что модули – своего рода инструмент морфологического анализа. Она определила требования к выделению таких структурных элементов: 1) их можно легко находить, различать и мысленно проводить границы между ними; 2) отчетливо представлять цель их выделения.

Анализ растений с позиций модульной организации – способ осознания структурных адаптаций организмов (Лелекова, 2006), стратегий и механизмов этих адаптаций (Кузнецова, 2007), биоиндикации и мониторинга (Савиных, 2002а), понимания жизни растения, комфортности среды обитания и основанных на этом разработках способов сохранения особенно редких и охраняемых видов растений (Пичугина, 2007).

Такой подход позволяет по-новому рассматривать и проблему исходной жизненной формы цветковых растений (Савиных, 2007б). В обсуждении этой проблемы многие ботаники имеют в виду дерево как высокое растение с одним стволом, кроной, четко отграниченными репродуктивными структурами, и траву – ежегодно возобновляющуюся после периода покоя с недолго живущими надземными частями побегов (Гатцук, 1976). Не развеяли эти образы описания 24 архитектурных моделей тропических деревьев (Hallé et al., 1978), биоморфы «многоствольное дерево» (Чистякова, 1978 и др.), моделей побегообразования (Серебрякова, 1977, 1979, 1981) и их вариантов у трав (Серебрякова, 1987), признание генетической программы формирования побеговых систем.

Сравнение побеговых систем у разных биоморф с позиций модульной организации и системного подхода показало:

1. И древесные, и травянистые растения образованы сходными структурными элементами:

1.1. Элементарные модули у цветковых растений однотипны.

1.2. У многих древесных биоморф, ползучих многолетних трав и длиннопобеговых однолетников вегетативного происхождения универсальные модули – недифференцированные на зоны олигоциклические побеги с интеркалярными соцветиями. Все вегетативные части и оси соцветий конструктивны. Сезонны лишь парциальные соцветия. Основные модули – системы побегов 3–4-х порядков ветвления. С позиции представлений о генеративизации (Хохряков, Мазуренко, 1996) это 1 биоморфотип растений.

1.3. У универсальных модулей ряда деревьев, побегов ветвления кустарников, ортотропных и анизотропных побегов наземных сезонных трав элементарные модули появляются в генетически запрограммированной последовательности, формируя монокарпический побег. У трав он, как уже отмечалось, дифференцирован на структурно-функциональные зоны, автономен: с собственными системами почвенного (укореняется в год формирования) и воздушного питания, возобновления и семенного размножения. Степень генеративизации у таких древесных растений также невелика, у трав – выше из-за вовлечения большей части универсального модуля в репродукцию. Первые по-прежнему относятся к 1 биоморфотипу, последние – к 3: исчезающе-пульсирующие растения (см. раздел 1.2) с конструктивными небольшими базальными участками побегов. На основе

этого универсального модуля возможно появление принципиально новых основных модулей: парциальных кустов и др. Они, по-видимому, гомологичны основному модулю растений первого биоморфотипа, но иногда значительно удалены друг от друга, что обеспечивает вегетативное разрастание, а при морфологической дезинтеграции – и вегетативное размножение. Еще более эта тенденция проявляется у гидрофитов, особенно столонно-розеточных однолетников вегетативного происхождения (Петухова, Савиных, 2006), основной модуль которых также обладает всеми свойствами целого растения.

1.4. Древесные растения и многолетние травы по числу основных модулей – организмы мультимодульные, однолетники вегетативного происхождения – мульти- и мономодульные, монокарпики – мономодульные. 2. Накопление модулей на одной оси у взрослого прямостоящего растения приводит к противоречию между необходимостью и способностью нарастания и удержания тела в пространстве. Разрешение этого противоречия возможно несколькими путями:

2.1. Отмирание с верхушки и образование побеговых систем меньшей сложности, в том числе – побегов с меньшей длительностью нарастания, более частым перевершиниванием осей, побеговых систем из спящих почек. Как справедливо замечено F. Hallé, R. A. Oldeman, R. Br. Tomlinson (1978), чем далее от ствола в кроне располагается побег, тем больше степень его травянистости: меньше длительность жизни и период нарастания. В результате крона из конической с возрастом становится более округлой, что свойственно для многих деревьев и тропического, и сезонного климатов.

2.2. Сочетание разных способов нарастания главной и боковых осей. Это явление демонстрируют некоторые тропические деревья и моноподиально-розеточные травы. У деревьев, развивающихся по архитектурной модели «Fagerlind» (по Hallé et al., 1978), главная ось нарастает моноподиально, а боковые симподиально. Таким образом увеличивается объем кроны. У трав с моноподиальной розеточной моделью побегообразования побеговая система образована двумя типами побегов: открытого типа (многолетний вегетативный, обеспечивающий многолетность, закрепление территории и автотрофное питание особи) и закрытого типа (однолетний моноциклический, несущий цветки, обеспечивающий семенную репродукцию). Таким образом обеспечивается моноцентричность особей и свойственная травам перманентность.

2.3. Распад системы в результате морфологической дезинтеграции с последующим воспроизведением ее путем накопления универсальных модулей без значительных структурных перестроек последних. Это свойственно растениям с плагиотропными побегами (*Veronica officinalis*). Такая передвигающаяся в пространстве система способна к бесконечному существованию из-за изменения взаимодействий ее элементов с

одновременным приближением питающих органов (корней) к меристеме побега. Известно, что *V. officinalis* через семь лет «уходит» с первоначально занятых мест, передвигаясь в течение года на 50–70 см (Андриенко, Прядко, 1975; Савиных, 1978, 2006б).

2.4. Последовательное воспроизведение элементов системы путем закономерного образования основных модулей из спящих почек, что обеспечивает поддержание биоморф кустарник, полукустарник, кустарничек и полукустарничек. Длительность жизни основного модуля в этом случае может не быть очень большой, но закономерное повторение этих элементов в составе особи существенно удлиняет её жизнь.

2.5. Качественные изменения элементов системы и создание на этой основе принципиально нового целого – монокарпического побега. Специализация частей этого универсального модуля сопровождается разнообразными изменениями его у разных видов, морфологической поливариантностью, преобразованием всего целого с появлением универсальных модулей нового типа у многочисленных биоморф наземных, водных и прибрежно-водных травянистых поликарпиков.

Поэтому, характеризуя исходную биоморфу цветковых растений, следует, видимо, оценивать, прежде всего, побегообразование. Исходное растение было, без сомнения, модульным. Спектр элементарных модулей его вряд ли отличался от такового у современных цветковых. Универсальные модули нарастали моноподиально, и, в связи с этим, большая часть их была конструктивной.

Назвать этот тип побегообразования с учетом преимущественного представления подобных побеговых систем у современных покрытосеменных иначе как древесным, вряд ли, возможно, хотя подобные структурные элементы есть и у отдельных трав. На какой стадии остановился процесс накопления универсальных и основных модулей у исходной формы, сказать трудно, но, если у этого растения побеги были ортотропными, вряд ли оно по стратегии своего роста было не древесным.

В заключение следует согласиться с мнением К. Эсау (1980, с. 13) о том, что «расчленение тела растения на составные части и связанная с ним разработка типологии этих частей – логический и удобный способ изучения растения, позволяющий выдвинуть на первый план проблему структурной и функциональной специализации отдельных частей растения. Однако не следует увлекаться таким подходом, чтобы не утратить представления о растении как едином целом».

1.5. Использование концепции «архитектурная модель» при описании структуры растений

В концепции «архитектурных моделей» (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978; Hallé, 1986) выделяются три основных элемента структурной

организации растений: единица морфогенеза, модуль и архитектурная модель.

Единицей морфогенеза (“l’unité de morphogenese”, термин F. Hallé, R. Martin, 1968) называется побег, «хронологические пределы которого определяются единственным периодом работы апикальной меристемы» (Hallé, 1986, p. 77). В более поздних работах (Barthelemy, 1991) эта структурная единица обозначается термином «единица роста» (“growth unit”). Она соответствует элементарному побегу в традициях отечественной морфологической школы (Грудзинская, 1960; Гатцук, 1974, 1994; Антонова, Азова, 1999).

Понятие модуля трактуется разными авторами неоднозначно. В широком смысле, это любая «многоклеточная единица структуры, которая повторяется в процессе роста» (Harper et al., 1986, p. 3). Однако, в концепции архитектурных моделей модуль (“article” – Hallé, Oldeman, 1970; “module” – Harper & White, 1974) понимается более узко. Авторы концепции архитектурных моделей, вслед за M. Prevost (1967), определяют «модуль» как структурную единицу осевой системы растения, представляющую результат деятельности одной меристемы с момента ее возникновения до перехода в генеративное состояние. Еще раньше соответствующую структурную единицу побеговой системы выделил А. Петров (1963), обозначив ее термином «ось».

В концепции архитектурных моделей модуль считается основной структурной единицей растения, что сближает эту систему с традициями российской биоморфологической школы. Так, модуль в понимании M. Prevost (1967) и F. Hallé & R. Oldeman (1970) содержательно близок основному структурному элементу в системе Л. Е. Гатцук (1974, 1994) – моноподиальному, или одноосному, побегу. Подчеркивая универсальный характер одноосного побега, как элементарной биоморфологической единицы побеговых систем цветковых растений, Е. Л. Нухимовский (1970) обозначил его термином «универсальный побег», а Н. П. Савиных (2000) ввела для обозначения этой структурной единицы термин «универсальный модуль». Таким образом, понятия «одноосный (моноподиальный) побег» (Гатцук, 1974, 1994), “article” (Prevost, 1967; Hallé et al., 1978; Hallé, 1986), «универсальный побег» (Нухимовский, 1970) и «универсальный модуль» (Савиных, 2000) соответствуют одному и тому же уровню структурной организации побегового тела растений. Однако, в отличие от отечественной традиции, модуль в работах французской школы понимается как участок скелетной осевой системы, то есть в него не включаются соцветия, существующие лишь ограниченное время.

Как показано в разделе 1.4, не все модули растения эквивалентны друг другу: варьируют их размеры, число составляющих их элементарных метамеров, способность к образованию придаточных корней и т. д.

Поливариантность структуры модулей определяется их положением в осевой системе растения и влиянием факторов внешней среды. Особенно сильно отличаются друг от друга модули растений, побеговая система которых дифференцирована на оси нескольких структурно-функциональных типов, например, плагитропные и ортотропные.

Архитектурная модель является «видимым выражением генетической программы развития растения и представляет собой полностью развитый сложный план упорядоченной структуры модулей в последовательной конструкции» (Hallé, 1986, p. 78). Это наследственно закрепленная стратегия роста растения, в соответствии с которой осуществляется формирование его архитектурных особенностей. Архитектура в данном случае понимается как пространственно упорядоченная и скоординированная система повторяющихся субъединиц различного ранга (Devades, Beck, 1971). При выделении архитектурных моделей F. Hallé & R. Oldeman (1970) учитывали признаки меристем, определяющие впоследствии структуру растения: число апикальных меристем; их способность к генеративной дифференциации, определяющей способ нарастания осей (моноподиальный или симподиальный); положение зачатков репродуктивных органов (верхушечное или пазушное); формирование плагитропных осей под воздействием гравитации на апекс; периодичность активности меристемы, обеспечивающая ритмичный рост оси. F. Hallé & R. Oldeman (l. c.) установили, что архитектурная модель является постоянным признаком вида, а часто и рода (некоторые роды с широким ареалом имеют несколько моделей).

Позже С. Edelin (1986) предложил для обозначения структуры, формирующейся в результате реализации архитектурной модели у конкретного вида, термин «архитектурная единица» (“architectural unit”). Этот термин был принят в работах D. Barthelemy с соавторами (Barthelemy et al., 1989; Barthelemy, 1991), которые определили архитектурную единицу, как основную структурно-функциональную единицу любого конкретного вида, представляющую собой полный набор всех категорий осей, отражающих его специфическую элементарную архитектуру (Barthelemy, 1991). В отечественной морфологической школе к понятию архитектурной единицы близок предложенный Савиных термин «основной модуль», которым обозначается «пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяющаяся в строении зрелых генеративных особей» (Савиных, 2000). Основной модуль представляет собой элементарную биоморфологическую единицу, определяющую структурную основу и тип биоморфы.

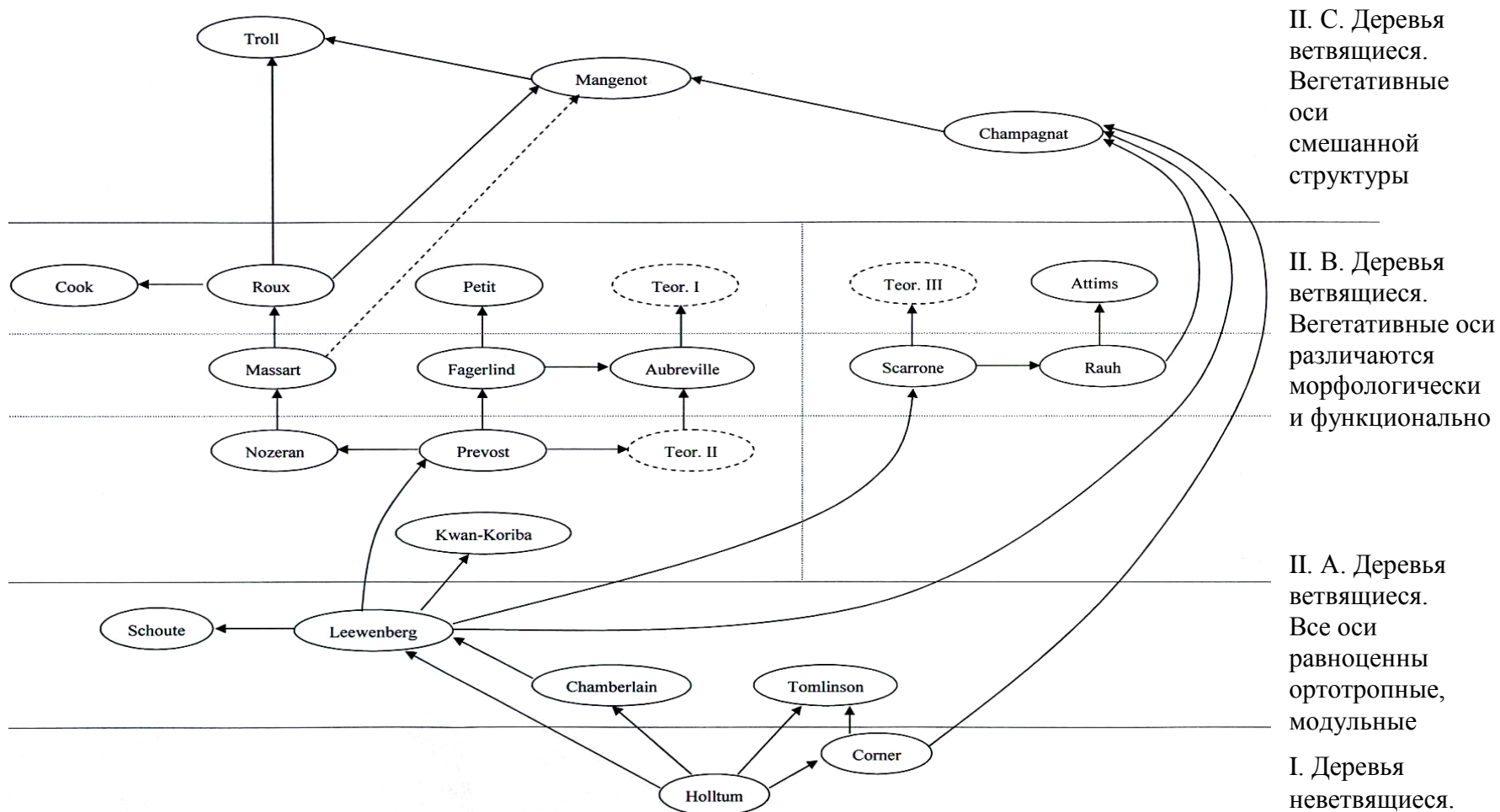


Рис. 20. Схема эволюционных преобразований архитектурных моделей, в соответствии с теоретическими представлениями F. Hallé, R. Oldeman (1970). Во II В группе уровни соответствуют особенностям организации ствола, колонки – структуре ветвей. Первый уровень (модели Kwan-Koriba, Prevest, Nozeran, Modele theorique II) представлен деревьями с симподиально нарастающим стволом, второй уровень – деревьями со стволом, нарастающим неограниченно моноподиально и ритмично, третий уровень – деревьями со стволом, нарастающим неограниченно моноподиально и непрерывно. Две последние колонки включают модели деревьев с ортотропными ветвями, остальные – деревья с плагиотропными ветвями различной структуры. Пунктиром обозначены гипотетические архитектурные модели и менее вероятные пути эволюционных преобразований.

Один из основных модусов морфологических преобразований архитектурных моделей – повторение (“repetition”) (Hallé, 1986), которое может осуществляться на всех структурных уровнях. Так, повторение элементарных метамеров – необходимое условие формирования побега, повторение единицы морфогенеза приводит к ритмичному росту побега, повторение модуля – к формированию архитектурной модели, или архитектурной единицы. Многократное повторение модели, или реитерация (“reiteration”) по терминологии R. Oldeman (1974) и J. White (1979), приводит к формированию организмов более высокого уровня – «многократно повторенных комплексов» (“reiterated complexes”) (White, 1979, p. 119), которые рекапитулируют в той или иной степени архитектурную модель. Примеры таких комплексов – структура кроны многих взрослых древесных растений, или сложной системы парциальных кустов, характерной для травянистых растений полицентрических биоморф. Этот процесс онтогенетической трансформации, приводящий к усложнению структуры, получил название «архитектурного метаморфоза» (“architectural metamorphosis”) (Barthelemy, 1991). С. Edelin (1986) установил, что стратегия многократного повторения видоспецифична и определяется морфологическими особенностями архитектурных единиц, интенсивностью и скоростью процесса реитерации, а также положением меристем, вовлеченных в этот процесс. Вместе с тем, характер многократного повторения архитектурных единиц значительно варьирует в зависимости от условий среды, что определяет различия в форме и структуре кроны дерева при одной и той же архитектурной модели (Tomlinson, 1982; Fischer, 1984; Novoplansky, 1995; Антонова, Азова, 1999).

На основе экспериментальных исследований ветвления, направления и ритмов роста осей древесных растений, учитывая обширные литературные данные предшественников, F. Hallé & R. Oldeman (1970) описали 21 архитектурную модель, а впоследствии (Hallé et al., 1978) – 24 архитектурные модели, названные по именам выдающихся исследователей структуры растений. Выделенные модели объединены в три группы: полностью модулярные, частично модулярные и немодулярные (рис. 20).

К полностью модулярным архитектурным моделям относятся шесть моделей (Tomlinson, Chamberlain, Leeuwenberg, Koriba, Prevost и Holttum), у которых развитие апикальной меристемы каждой оси завершается репродуктивной дифференциацией (или реже – паренхиматизацией), то есть все оси тождественны модулям. Все они, за исключением модели Holttum, – поликарпические растения с ветвящейся побеговой системой. Такие архитектурные модели характеризуются симподиальным нарастанием осей, образующих пространственно разветвленную трехмерную, реже линейную (модель Chamberlain) конструкцию.

Осевая система моделей Tomlinson, Chamberlain и Leeuwenberg образована морфологически равноценными ортотропными модулями. Модели Koriba и Prevost состоят из неравноценных модулей: ствол – из ортотропных, а ветви – из плагиотропных.

Частично модулярные модели характеризуются наличием как модулярных (то есть, симподиально нарастающих), так и немодулярных (нарастающих только моноподиально) осей.

Обычно модулярную структуру имеют ветви, а немодулярную – ствол (например, модели Scarrone, Fargelind и Petit). При этом моноподиально нарастающий ствол представляет собой один модуль, в нем можно выделить лишь единицы морфогенеза. Однако, в модели Nozeran модулярная структура характерна для ствола, а не для ветвей.

Некоторые архитектурные модели (например, Rauh, Attims) состоят только из моноподиально нарастающих осей, которые нельзя расчленить на модули. Такие модели отнесены к группе немодулярных.

Концепция архитектурных моделей была разработана для тропических древесных растений. Однако, основные её принципы и подходы универсальны и применимы к растениям умеренного климата (Ashton, 1984). Это объясняется базовым характером понятия архитектурной модели – видимого выражения генетической программы развития, определяющей структурную конструкцию взрослого растения (Hallé, 1986). Наиболее разнообразны архитектурные модели у растений тропической зоны.

Это связано с тем, что в тропиках климатические условия не препятствуют длительному росту осей, что позволяет реализовать разнообразные варианты формообразования. Некоторые архитектурные модели, представленные в тропиках деревьями, в умеренной зоне встречаются преимущественно у трав и кустарников (например, модель Tomlinson, характерная для большинства симподиально возобновляющихся многолетних трав сезонного климата). Т. В. Шулькина (1988, 1993) на примере травянистых и древесных растений из семейства *Campanulaceae* показала, что они имеют одни и те же закономерности структурной организации. Однако, у травянистых форм, при сохранении типа архитектурной модели, происходит уменьшение размеров, сокращение продолжительности жизни надземных осей до одного года, связанное с ежегодным отмиранием значительного числа модулей. Часто изменяется направление роста осей, которые становятся плагиотропными. Таким образом, основные тенденции морфологической эволюции при переходе от древесных форм к травянистым, исходя из концепции архитектурных моделей, определяются как ускорение развития модулей и уменьшение длительности жизненного цикла растений некоторых архитектурных моделей, что привело к повышению их выносливости без изменения модели.

Наиболее глубоко теоретические представления о структуре побеговых систем применительно к «сезонным» травам разработала Т. И. Серебрякова (1977, 1981, 1987), предложившая для обозначения наследственно закрепленного типа формирования побеговой системы термин «модель побегообразования». По мнению Н. П. Савиных (2003), модель побегообразования является частным случаем архитектурной модели, отражающим тип структуры одноосного побега, или универсального модуля. Действительно, характеристика модели побегообразования более развернута, в нее включены такие существенные признаки, как длина междоузлий, характер ветвления и связанный с ним тип продольной симметрии побега. Все эти признаки учитывали впоследствии отечественные морфологи при описании архитектурных моделей и моделей побегообразования травянистых растений умеренного климата.

Тропические травы, обитающие в благоприятных условиях со слабо выраженными сезонными изменениями климата, принципиально отличаются по структуре побеговых систем от трав умеренной зоны (Сенянинова-Корчагина, 1949; Гатцук, 1976). Жизненная форма таких трав не отражена в системе И. Г. Серебрякова (1962), поэтому необходима разработка биоморфологических классификаций, учитывающих их специфику (Байкова, 2006а, б). Построение таких классификаций требует привлечения дополнительных признаков, в том числе тех, которые использованы в системе жизненных форм С. Raunkiaer (1934). На практике эта процедура вызывает немало трудностей, связанных с необходимостью синтеза разных методических подходов, хотя и имеющих общее эколого-морфологическое теоретическое основание, однако значительно отличающихся в оценке значимости отдельных признаков. Кроме того, существенные ограничения накладываются и спецификой конкретного объекта исследования.

С подобными трудностями мы столкнулись при попытке биоморфологического анализа представителей рода *Begonia* L., интродуцированных в оранжереях Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Это травянистые растения, преимущественно многолетние, распространенные в тропических и субтропических областях земного шара; наибольшее видовое разнообразие бегоний сосредоточено в тропической Америке (Smith et al., 1986; Mabberley, 1987). В литературе жизненные формы бегоний рассматриваются с позиций описательного физиономического подхода. Потребовалась методология, основанная на более универсальных принципах. Этим требованиям отвечает концепция архитектурных моделей, опирающаяся на признаки, обусловленные особенностями функционирования меристем. Ранее этот подход был с успехом использован при исследовании структурных особенностей тропических трав семейства *Orchidaceae* (Коломейцева, 2003, 2005, 2006).

Мы попытались применить его для анализа структуры побеговых систем бегоний.

Исходя из теоретических положений концепции архитектурных моделей (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978), были проанализированы в сравнительном плане более 100 видов и около 90 культиваров бегоний, однако для более детального анализа были выбраны 47 из них, представляющих различные структурные варианты побеговых систем (Байкова, Фершалова, 2006, 2007). В ходе наблюдений учитывали и признаки, предложенные Серебряковой (1977, 1981) для выделения моделей побегообразования травянистых многолетников умеренной зоны. Отмечали направление роста и тип симметрии побегов, длину составляющих их метамеров, особенности ветвления, положение боковых побегов, характер возобновления. Особое внимание уделяли изменениям побеговых систем в онтогенезе (смена направления роста, полегание побегов, дезинтеграция особи).

Было установлено, что наиболее существенные особенности структурной организации большинства представителей рода *Begonia* – длительное моноподиальное нарастание, пазушное положение соцветий и отсутствие проявления ритма в структуре моноподиального побега. Эти особенности позволяют отнести основной структурный тип бегоний к архитектурной модели Attims. Однако такая модель характерна лишь для видов с ортотропно растущими осями и мезотонным или акротонным ветвлением.

Особую архитектурную модель имеют бегонии с ортотропными удлиненными побегами, нарастающими моноподиально и ветвящимися базитонно (*Begonia venosa* Skan ex Hook. f., *B. peltata* Otto et Dietr., *B. egregia* N. E. Br., *B. reniformis* Dryand.). В базальных метамерах у этих видов образуются придаточные корни, втягивающие основание побега в почву. Таким образом формируется моноподиальное подземное корневище, постепенно отмирающее с проксимального конца. Из почек метамеров, погруженных в почву, образуются боковые побеги. Разрушение корневища приводит к дезинтеграции особи.

Значительная часть представителей рода *Begonia* имеет только плагиотропные побеги. Например, у исследованных нами *B. longicarpa* K. Y. Guan et D. K. Tian, *B. lanceolata* и *B. nelumbifolia* Cham. et Schlecht. на ранних этапах онтогенеза, еще у ювенильных растений, происходит отклонение главного побега от вертикального положения. Конус нарастания плагиотропных побегов может быть радиально симметричным (*B. carrieae*) или, в случае более глубокой специализации, билатеральным (*B. carolinifolia* Reg., *B. macdougallii* Ziesenh.). Архитектурная модель таких бегоний, имея сходство с архитектурной моделью Attims по типу нарастания, принципиально отличается от нее направлением роста главной оси. Подобная

модель не представлена у тропических деревьев с отчетливо выраженной ортотропной главной скелетной осью – стволом. Напротив, у травянистых растений ползучие жизненные формы встречаются нередко.

У исследованных нами бегоний с моноподиальной плагиотропной архитектурной моделью встречаются два ее варианта – короткометамерный и длиннометамерный. Последний вариант соответствует моноподиальной длиннопобеговой модели побегообразования по Серебряковой (1981) и характерен для *Begonia subnummularifolia* Merrill, *B. glabra* Aubel., *B. smilacina* A. DC., *B. loranthoides* Hook. f. и *B. fagifolia* Fisch. Все вегетативные побеги у этих растений ползучие, равномерно облиственные по всей длине, стелющиеся по поверхности почвы и укореняющиеся в узлах, с приподнимающейся верхушкой. Интенсивное ветвление при моноподиальном нарастании приводит к расширению площади обитания и вегетативному расселению.

Для большой группы бегоний характерна короткометамерная моноподиальная плагиотропная модель. Их корневищеподобные побеги, расположенные на поверхности почвы или частично погруженные в субстрат за счет контрактильности придаточных корней, нарастают моноподиально и состоят из утолщенных укороченных метамеров (длина междоузлий меньше диаметра побега). Проксимальные метамеры имеют лишь листовые рубцы и придаточные корни (иногда – остатки прилистников). Исследованные виды имеют значительные различия по положению листьев и придаточных корней на «корневище», числу и положению боковых побегов, особенностям симметрии апекса.

Некоторые виды бегоний имеют моноподиальные архитектурные модели переходного характера, для которых характерно наличие у одного и того же растения побегов двух типов. Так, у *Begonia pustulata* Liebm. и *B. soli-mutata* L. B. Sm. et Wassh. удлиненные плагиотропные побеги чередуются в осевой системе с укороченными. У *B. formosana* (Hayata) Masam. и *B. longialata* K. Y. Guan et D. K. Tian первоначально в онтогенезе развиваются плагиотропные короткометамерные «корневища». Образующиеся на них боковые побеги различаются по структуре: наряду с плагиотропными укороченными имеются ортотропные удлиненные. Последние могут по мере роста полежать и укорениться, способствуя вегетативному расселению особи.

Все рассмотренные архитектурные модели относятся к группе немодулярных архитектурных моделей, согласно классификации F. Hallé & R. Oldeman (1970). Длительный моноподиальный рост осей у таких растений обусловил образование «открытых» жизненных форм, для которых «характерна тенденция к максимально возможному освоению пространства» (Волков, 2000, с. 9). Формированию таких форм способствуют условия тропического леса: относительно стабильный, благоприятный

температурный режим и высокая влажность воздуха. Эффективность заселения пространства повышается у бегоний за счет моделей переходного характера, образованных побегами различной структуры (полиморфными ортотропными с различными углами отклонения или сочетанием ортотропных и плагиотропных, длиннометамерных и короткометамерных).

Симподиальное нарастание встречается у бегоний довольно редко. Обычно оно является результатом посттравматического возобновления. При удалении верхушки ортотропного побега трогаются в рост нижележащая почка. Таким образом, вследствие акросимподиального нарастания формируется архитектурная модель Chamberlain.

Симподиальное нарастание нетравматической природы у бегоний обычно связано с сезонным ритмом роста и наличием периода покоя. Так, у *Begonia aconitifolia* A. DC., *B. ludwigii* Irmsch., *B. olbia* Kerch., *B. wollnyi* Herzog и других центральноамериканских видов из секции *Knesebeckia* J. Doog. побеги имеют характерное утолщение в нижней части. В основании базальных метамеров закладываются почки, из которых впоследствии развиваются побеги возобновления. В ходе онтогенеза из оснований побегов, погруженных в почву за счет деятельности придаточных корней, формируется симподиально нарастающее короткометамерное корневище; материнский побег отмирает через 5–6 лет. Такому типу нарастания побеговой системы соответствует архитектурная модель Tomlinson-2, а в случае бокового ветвления отрастающего побега – архитектурная модель McClure. Подобную модель имеет и африканский вид *B. dregei* Otto et A. Dietr. из секции *Augustia* J. Doog. Утолщенные основания его главного и базальных боковых побегов образуют надземную структуру, переходную между мясистым короткометамерным корневищем и клубнем.

Для *Begonia* x *weltonensis* Regel и *B. tuberhybrida* Voss. также характерна архитектурная модель Tomlinson-2, однако у этих видов за счет утолщения гипокотилия, эпикотилия и следующего за ним метамера главного побега формируется настоящий многолетний клубень, погруженный в почву вследствие контрактильности придаточных корней. Возобновление базисимподиальное, из почек, расположенных в верхней части клубня; осевая часть побегов возобновления не утолщается и в состав клубня не входит. Удлиненная часть побега обычно отмирает после окончания цветения, однако мы наблюдали случаи длительного апикального роста побегов *B. tuberhybrida*, сопровождавшегося полеганием и укоренением.

Таким образом, в результате проведенного анализа выявлено, что структура побеговых систем большинства бегоний соответствует немодулярным архитектурным моделям, что обусловлено, прежде всего, моноподиальным нарастанием осевых систем и пазушным положением соцветий. Выделены следующие базовые немодулярные модели: 1) моноподиальная ортотропная акромезотонная, 2) моноподиальная

ортотропная базитонная, 3) моноподиальная плагиотропная длиннومتалмерная, 4) моноподиальная плагиотропная короткометалмерная. В архитектурных моделях переходного характера сочетаются признаки второй и четвёртой или третьей и четвёртой моделей.

Среди модулярных архитектурных моделей наиболее часто встречается Tomlinson-2, особенно ярко выраженная у клубневых бегоний. В результате повреждения апекса формируются осевые структуры, соответствующие архитектурной модели Chamberlain.

Соотношение понятий архитектурная модель и жизненная форма неоднократно обсуждалось как на теоретическом уровне (Серебрякова, 1977, 1981, 1987; Борисова, 1991), так и на примере конкретных родов и видов. Было установлено, что архитектурные модели, выражающие генетически обусловленные закономерности роста, являются структурной основой различных биоморф. Жизненная форма – результат реализации той или иной архитектурной модели в конкретных условиях среды. Именно пластичность конструкции растений как модульных организмов обуславливает широкую амплитуду фенотипического проявления признаков архитектурных моделей и, как следствие – разнообразие жизненных форм в результате адаптации растений к тем или иным условиям среды обитания.

Рассмотренные архитектурные модели являются структурной основой разнообразных жизненных форм. Биологический спектр исследованных бегоний, в соответствии с классификацией Raunkiaer (1934), включает жизненные формы травянистых фанерофитов, травянистых хамефитов (пассивных и активных), гемикриптофитов, геофитов и терофитов.

Соотношение жизненных форм и архитектурных моделей у видов рода *Begonia* неоднозначно. Соответствие жизненной формы и архитектурной модели характерно для ползучих бегоний-гемикриптофитов (моноподиальная плагиотропная длиннومتалмерная модель). Чаще на основе одной архитектурной модели образуется несколько жизненных форм. Например, архитектурная модель Attims характерна для травянистых фанерофитов и терофитов. На основе архитектурной модели Tomlinson-2 формируются жизненные формы хамефитов и гемикриптофитов, включающих корневищные и клубневые растения. Среди бегоний, имеющих моноподиальную плагиотропную короткометалмерную архитектурную модель, представлены жизненные формы активных травянистых хамефитов и гемикриптофитов, в зависимости от положения апекса относительно поверхности почвы.

Одна и та же жизненная форма может сформироваться на основе разных архитектурных моделей. Например, корневищные бегонии – гемикриптофиты могут иметь моноподиальную ортотропную базитонную архитектурную модель (*Begonia venosa*, *B. peltata*, *B. egregia*, *B. reniformis*), моноподиальную плагиотропную короткометалмерную архитектурную

модель (*B. limprichtii*, *B. macdougalii*, *B. acetosa*, *B. conchifolia*) и архитектурную модель Tomlinson-2 или архитектурную модель McClure (*B. aconitifolia*, *B. ludwigii*, *B. olbia*, *B. wollnyi*).

Многие бегонии характеризуются высокой эколого-морфологической пластичностью, которая проявляется в индивидуальном и внутривидовом полиморфизме побегов, зависимости соотношения различных типов побегов от условий культуры, формировании переходных архитектурных моделей. Примером их структурного полиморфизма являются системы, состоящие из побегов различных типов в пределах одной и той же особи.

Так, на основе рассмотренной выше архитектурной модели Attims часто формируются осевые системы с полиморфными вегетативными побегами, различающимися как по структуре, так и по положению в пространстве. Например, у *Begonia dietrichiana* Irmsch. и *B. solananthera* A. DC. развиваются побеги трех типов: 1) апогеотропные, ветвящиеся по всей длине, равномерно облиственные – «кустовидные» побеги; 2) апогеотропные, быстрорастущие, ветвящиеся строго акротонно, облиственные только на верхушке, обеспечивающие при полегании под собственной тяжестью быстрое завоевание пространства на расстоянии от материнской особи – «побеги расселения»; 3) клиноапогеотропные, равномерно облиственные и ветвящиеся, полегающие, обеспечивающие постепенное разрастание в горизонтальном направлении – «побеги разрастания».

Высокая степень эколого-морфологической пластичности бегоний проявляется в разнообразии вариантов побегов у одного и того же вида. Часто побеги какого-то типа не образуются. Так, у *Begonia serratipetala* Irmsch., *B. maculata* Raddi, *B. angularis* Raddi, *B. albo-picta* hort., *B. corallina* Carr., *B. foliosa* Н. В. К., *B. fuchsoides* Hook., *B. fuchsiaefolia* Warb. осевая система обычно диморфная: формируются побеги 1 и 2 или 1 и 3 типов. Структура побеговой системы зависит и от условий выращивания. Например, при значительном затенении увеличивается число быстрорастущих вертикальных побегов 2 типа.

Другой пример высокой лабильности структуры побеговой системы бегоний – существенное различие в степени утолщения оснований побегов *Begonia dregei*, в зависимости от условий культивирования растений (Фершалова, 2007). Несмотря на симподиальное нарастание, у клубневых и некоторых корневищных бегоний (*B. tuberhybrida*, *B. aconitifolia*), часто сохраняется способность побегов к длительному верхушечному росту. Вследствие этого отдельные моноподиальные побеги могут полегать, укореняться и давать начало новым особям. Таким образом, в онтогенезе может произойти изменение архитектурной модели: архитектурная модель Attims сменяется на архитектурную модель Tomlinson-2 и возвращается к архитектурной модели Attims после дезинтеграции.

Яркий пример чередования архитектурных моделей в онтогенезе связан с полеганием ортотропных побегов. Эта особенность характерна для многолетних бегоний, обитающих во влажном тропическом климате и имеющих облик крупных трав: из-за слабого развития механических тканей их побеги по мере роста полегают под собственной тяжестью.

На начальных этапах онтогенеза такие бегонии имеют архитектурную модель Attims. Смена ориентации несущей оси в пространстве при полегании приводит к ослаблению апикальной активности и усиленному ортотропному росту боковых побегов. Формируется архитектурная модель, которую, согласно классификации F. Hallé & R. Oldeman (1970), можно отнести к группе моделей с вегетативными осями смешанной структуры. Она имеет некоторое сходство с архитектурной моделью Champagnat, однако отличается от нее слабой выраженностью или отсутствием вертикальных составных скелетных осей (симподиев), так как у бегоний изгибание несущей оси часто происходит в основании, вблизи поверхности почвы. Проксимальные метамеры полегающих побегов часто недолговечны, при их разрушении происходит дезинтеграция материнской особи и формирование клона. Верхушки упавших на субстрат и укорененных побегов нарастают ортотропно, в соответствии с архитектурной моделью Attims. Таким образом, в онтогенезе этих бегоний происходит чередование моделей Attims и Champagnat: первичная архитектурная модель Attims кратковременно замещается на архитектурную модель Champagnat с возвращением к архитектурной модели Attims в вегетативном потомстве. Такой структурный цикл наблюдается у *Begonia cathayana* в естественных условиях произрастания в горных лесах Юньнани. При культивировании в оранжереях ЦСБС полегание побегов, сопровождающееся сменой архитектурной модели в онтогенезе, характерно и для других видов – *B. bahiensis* A. DC., *B. malabarica* Roxb., *B. semperflorens* Link. et Otto.

Таким образом, опыт применения концепции «архитектурная модель» к исследованию структуры побеговых систем видов рода *Begonia*, имеющих различные жизненные формы, показал:

1. Использование концепции архитектурных моделей позволило адекватно оценить структурное разнообразие побеговых систем бегоний, являющееся основой формирования у них различных биоморф.

2. Для большинства бегоний характерны длительное моноподиальное нарастание, отсутствие эндогенного ритма роста вегетативных осей, пазушное положение соцветий. Такие особенности структурной организации приводят к преобладанию в роде *Begonia* немодулярных архитектурных моделей, среди которых нами выделены следующие: 1) моноподиальная ортотропная акромезотонная (архитектурная модель Attims); 2) моноподиальная ортотропная базитонная; 3) моноподиальная

плагиотропная длинномерамерная; 4) моноподиальная плагиотропная короткомерамерная.

3. Модулярные архитектурные модели в роде *Begonia* вторичны. Переход к симподиальному нарастанию обычно связан с травматическим повреждением апекса (архитектурная модель Chamberlain), а в естественных условиях – с сезонным ритмом роста и наличием периода покоя (архитектурная модель Tomlinson-2). Наиболее ярко симподиальное нарастание проявляется у клубневых бегоний, скелетная осевая система которых образована укороченными базальными метамерами, метаморфизированными в клубень.

4. Высокая степень эколого-морфологической пластичности бегоний проявляется в индивидуальном и внутривидовом полиморфизме побегов, зависимости соотношения различных типов побегов от условий культуры, формировании архитектурных моделей переходного характера, возможности изменения архитектурной модели в ходе онтогенеза.

В этой главе собраны представления разных авторов в историческом аспекте на проблему структурного элемента тела растения. Многообразие подход позволяет каждому исследователю выбрать наиболее соответствующий целям его исследования. Главное помнить, что сравнивать можно только сравнимые однородные элементы структуры, которые можно легко выделять в теле растения.

ГЛАВА II. БИОМОРФОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Ценность любых теоретических построений определяется качеством частных исследований в конкретных таксонах, проведённых с использованием этих терминов, подходов, методик и методов. Одновременно, эти исследования служат базой для новых теоретических изысканий. Таким частным исследованиям посвящено большинство разделов остальных глав монографии, включая и эту, в которой собраны материалы по особенностям биоморфологии различных древесных растений.

2.1. К характеристике модулей древесных растений

В последние годы, в биологии, в зоологии и ботанике проблемы модульного (модулярного) строения организмов получают все большее развитие (Марфенин, 1993, 1999; Нотов, 1999; Антонова, Лагунова, 1999; Савиных, 2000, 2006б; и др.).

Понятие модуль открыло новые пути изучения как унитарных, так и модулярных организмов, их сходств и различий.

При изучении модулярных организмов системный подход неизбежен и применяется издавна в разных аспектах.

В биоморфологии проблемы структурных единиц тела растения дискутируются неоднократно, особенно при выделении элементарных единиц, таких как простой побег, моноподиальный побег, монокарпический побег, прирост и др. (Грудзинская, 1960; Серебряков, 1962; Хохряков, 1981; Гатцук, 1974; и др.). Выделялись и более крупные структурные единицы, такие как, скелетная ось, резид, парциальный куст, система побега формирования, система побега ветвления (Серебряков, 1962; Нухимовский, 1971; Мазуренко, Хохряков, 1977; и др.).

Введение понятия «модуль» упростило задачу вычленения функционально-структурных единиц организмов (Эсау, 1980).

Вслед за Н. П. Савиных (2000) мы считаем модулем однотипную структуру по мере развития организма регулярно воспроизводящуюся и модифицирующуюся. Важной особенностью модулей растений как динамической системы, развивающейся во времени, является ритм, длительность цикла его развития.

В процессе ветвления древесных растений увеличивается число побегов и их систем, формируется основная жизненная форма растения, его архитектурная модель со сложными отношениями частей тела растения. Благодаря ветвлению побегов листья выносятся в более освещенные, благоприятные для фотосинтеза места воздушного пространства.

Ветвление корневых систем, обладающих также модульным строением, обеспечивает всасывание, поглощение воды, транспорт ее к листьям, закоривание, устойчивость особи.

Благодаря ветвлению возможна наибольшая функциональная дифференциация частей растения. Целостное растение в тоже время характеризуется определённой автономностью частей организма. Естественное отмирание носит циклический характер и связано с обновлением, лучшим водоснабжением. У дерева отмирают как малолетние, так и многолетние части кроны, очищающие от сучьев ствол и старые ветви.

У деревьев в сравнении со всеми другими растениями в пределах особи наибольшее число побегов, приростов, листьев, почек, плодов. Дерево охватывает большое воздушное пространство над поверхностью почвы. Это дает возможность создания большой листовой поверхности, что в свою очередь обеспечивает наибольшее количество органического вещества.

В результате ветвления побеги, листья увеличиваются в числе, перемещаются в пространстве. Одновременно усложняется вся структурная организация дерева, перестраивается транспортная система – скелетные оси, ствол, корневая система.

Сложность вычленения модулей дерева, как и всех древесных растений, заключается и в ежегодном вторичном утолщении и ежегодном расширении цилиндромеров (Мазуренко, Хохряков, 1991; Хохряков, 1988). В процессе онтогенетического развития побеги, побеговые системы изменяют свои функции и морфологию – метаморфизируются (Хохряков, 1988; Хохряков, Мазуренко, 1993).

Конструктивным особенностям деревьев, крон, ветвей посвящена большая литература. Обзоры есть в работах И. Г. Серебрякова (1962), Т. И. Серебряковой (1971), Ю. Л. Цельникер с соавт. (2000).

За основу исследований модульной организации дерева нами избран общий план строения взрослого дерева во втором периоде онтогенеза – равновесия роста и отмирания побеговых систем (Мазуренко, 1980). Возраст, когда растительный организм, в данном случае дерево, достигло наибольшего развития, своего экологического оптимума, своего лесного яруса. По лесоводческой классификации – это 6 период онтогенеза – «спелые» (Ткаченко, 1952).

Наибольшее число однолетних (элементарных) побегов, обеспечивающих максимальное число листьев, располагается на периферии кроны дерева. На краях кроны идет и нарастание новых побегов. От периферии к стволу и далее вниз к корням число более мелких побегов и их систем убывает, усиливаются более крупные скелетные оси. Этим обеспечивается эффективная канализация воды и пластических веществ. Те же процессы укрупнения, самоочищения от более мелких корней по направлению к корневой шейке, – происходят и в корневой системе. В кроне этот процесс идет сверху вниз (косо-вниз), а в корневой системе – наоборот снизу вверх (косо-вверх), разграничиваясь у корневой шейки на уровне почвы. Однако направление роста у некоторых деревьев, например, у ели

европейской (*Picea excelsa*), лиственницы Каяндеа (*Larix kajaneri*) и других идет в горизонтальной плоскости. Многое зависит от архитектурной модели дерева.

Мы ранее (Хохряков, 1981; Хохряков, Мазуренко, 1993) разделили признаки жизненных форм на 3 главных категории: фундаментальную, коррективную и конструктивную.

Фундаментальная категория – это побеги, из которых построено тело растения, то есть простые побеги и их приросты. Конструктивная категория – это каркас, конструкция растения его архитектурная модель (Hallé et al., 1978). Это ствол, разнообразные ветви, как крупные, так и более мелкие, составляющие крону и основание бластоида (Хохряков, Мазуренко, 1993). Коррективная категория – промежуточная, включает разнообразные модификации побегов как однолетних, так и малолетних, реже многолетних. Модификации связаны системой побегов ветвления, реже системой побега дополнения и отражают тип ветвления. Выделенные нами категории по сути это модули дерева.

Не отрицая выделенных нами ранее категорий, мы пришли к выводу о том, что целостный организм дерева делится на два главных модуля: 1 – модуль ассимиляции и репродукции; 2 – модуль канализации пластических веществ и воды (конструктивный). Каждый из них, в свою очередь, делится на два соподчиненных модуля, а те в дальнейшем еще на более мелкие подразделения. В названии отражены главные функции выделяемых наиболее крупных единиц.

Модуль ассимиляции и репродукции делится на два соподчиненных модуля: фундаментальный и коррективный.

Обращаем внимание на то, что резкой границы между соподчиненными модулями во многих случаях провести нельзя. По мере развития элементы одного модуля еще остаются, тогда как вступают в силу элементы последующего, соприкасаясь друг с другом. По мере развития, нарастания новых систем побегов, естественного отмирания побегов, систем побегов «портрет» модуля становится более четким.

Фундаментальный модуль – синоним универсального модуля в понимании Н. П. Савиных (2000, 2006б). Универсальность элементарного побега, прироста очевидна. Он является основным фундаментом (кирпичом), на базе которого выстраивается в дальнейшем вся сложная система побегов дерева. Фундаментальный модуль находится на периферии кроны. Это простые побеги (элементарные блоки, элементарные побеги, в том числе эфемерные). Фундаментальный модуль в свою очередь подразделяется на более мелкие соподчиненные единицы, такие как: цветок, плод, почки.

Фундаментальный модуль – элементарная биоморфологическая единица побеговых систем. Возникает регулярно, циклически, повторяется во времени. Соподчиненной единицей фундаментального модуля является

простой побег с приростами – (одноосный, моноподиальный, монокарпический) (Серебряков, 1962; Савиных, 2000). Для симподиально нарастающих растений – система побега ветвления – совокупность симподиально взаимозамещающихся простых побегов (годовых). Понятие приближено к универсальному модулю Н. П. Савиных (2000). Дробление возможно на еще один соподчиненный уровень, включая более мелкие единицы, такие как листья, цветки (соцветия) и плоды (соплодия).

Расположение соцветий на побегах у одного и того же вида однотипно и имеет таксономическое значение. Внешний вид побегов во многом зависит от положения цветков или соцветий.

Основная масса облиственных побегов дерева (фундаментальный модуль) располагается на периферии кроны. Именно здесь (за исключением каулифлорных видов) находится наибольшее количество листьев и органов плодоношения. Этот модуль наиболее освещен.

Коррективный модуль – системы побегов ветвления и системы побегов дополнения сочетает в себе ассимиляционную (особенно у вечнозеленых видов) и проводящую функции (Мазуренко, Хохряков, 1977). Часто коррективный модуль осуществляет и дополнительные функции. Например, побеговую мозаику из укороченных брахибластов обеспечивает наиболее гармоничное расположение листьев, листовую мозаику.

В состав коррективного модуля входит одноосный (Гатцук, 1994) или моноподиальный (Савиных, 1979а, б), то есть побег, сформированный за период его моноподиального нарастания, след деятельности одной меристемы. В его состав входят и боковые соцветия (Савиных, 2000).

Большое значение в строении кроны имеет направление роста побегов, их систем. У фундаментального и коррективного модулей преобладают горизонтально направленные побеги и их системы. Примером могут служить брахибласты, моноподиально нарастающие несколько лет. Например, у осины (*Populus tremula* L.), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). У деревьев системы побегов ветвления и системы побегов дополнения часто имеют плоскостное, горизонтальное направление роста. К коррективному модулю относятся системы побегов ветвления плакучих форм, как, например, у ивы вавилонской (*Salix babylonica* L.), ели восточной (*Picea obovata* Ledeb.). У березы повислой (*Betula pendula* Roth.) длинные плакучие системы побегов ветвления весьма своеобразны и выполняют не только функцию перестройки ассимиляционного аппарата в проводящий, максимального захвата пространства между скелетными осями, но и охлеста соседних растений. А также раскачивания систем побегов ветвлением ветром, для более эффективного опыления и распространения крылатых плодов.

В большинстве случаев система побегов ветвления (ветвоид) отражает тип ветвления определенного вида растения. Плакучесть побегов может возникать факультативно во втором периоде онтогенеза (стабилизации) и

особенно в 3 периоде (отмирания). Некоторые системы побегов ветвления, а также системы побегов дополнения под своей тяжестью повисают на значительное расстояние, заполняя свободное пространство между стволом и крупными ветвями. Примером служит липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), рододендрон Фори (*Rhododendron fauriei* Franch.) (Мазуренко, 1980), чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Scvortz.) (Мазуренко, Москалюк, 1989). Обратим внимание, что в данном случае повисание, плакучесть побегов не связана с типом ветвления и может присутствовать в коррективном модуле как в моноподиально, так и в симподиально нарастающих системах побегов.

Главная функция коррективного модуля – перестройка побеговых систем, вычленение скелетных осей. Однако и здесь могут находиться ассимилирующие побеги и недолговечные системы побегов дополнения, возникающие из недолго покоящихся почек и заполняющие пространство между уже вполне одревесневшими скелетными осями последних порядков. Коррективный модуль – зона побегов (побеговых систем), следующая вслед за зоной фундаментального модуля. Она охватывает большее в сравнении с фундаментальным модулем пространство. Если в конце первого года после отрастания отмирают эфемерные побеги, то в коррективном модуле процесс самоочищения, отмирания недолговечных систем побегов выражен более четко. Побеги, системы побегов коррективного модуля находятся в менее освещенной зоне и часто полузатенены или сильно затенены.

Расположение побегов в системах побегов, системах побегов ветвления, системах побегов дополнения для определенного вида специфично. Т. И. Серебрякова расположение побегов для трав, их рисунок, вначале назвала «архитектурной моделью» (Серебрякова, 1977), а затем моделью побегообразования (Серебрякова, 1981, 1987). Модель побегообразования для коррективного модуля в той же степени можно назвать и «моделью побегорасположения». Побеги располагаются так, чтобы быть наиболее освещенными, образуют побеговую мозаику. В некоторых случаях, например у рододендрона Шлиппенбаха (*Rhododendron schlippenbachii* Maxim.) укороченные брахибласты, нарастающие несколько лет ортотропно, чередуются с плагиотропными ауксибластами. В коррективном модуле начинается волна отмирания более слабых побегов, малолетних систем и укрупнение древеснеющих побегов, обеспечивающих лучший ток воды.

Циклы систем побегов ветвления или систем побегов дополнения зависят от длительности нарастания и бокового или терминального расположения цветков (соцветий). Нами циклы развития систем побегов ветвления и систем побегов дополнения названы малыми (Мазуренко, Хохряков, 1977). В отличие от кустарников, у деревьев они следуют друг за другом десятки лет без особых изменений и если начинают изменяться на

одной из ветвей в связи со старением или сильным затенением и последующей деградацией, на соседней ветви они сохраняются в типичном своем выражении. При переходе к последующему конструктивному модулю, специфичный рисунок системы побегов ветвления в связи с отмиранием побегов и вторичным утолщением стебля исчезает.

Систем побегов ветвления и побегов дополнения мы выделяем три главных типа:

1 – симподиальная с терминальным соцветием. Побег ветвления (в формулировке И. Г. Серебрякова (1952) – монокарпический) развивается в течение одного или нескольких циклов роста и завершает развитие терминальным соцветием или цветком.

а) Моноциклические. Примером могут служить лагерстремя индийская (*Lagerstroemia indica*), акация серебристая (*Acacia dealbata*). Соцветие закладывается заранее и развивается в процессе развития побега.

б) Дициклические. Широко распространенный тип в сезонном климате. Это, например, субтропические калины (например, *Viburnum tinus* L.), ботрокариум супротивный (*Botrocarium contraversum*).

в) Три и более циклические: рододендрон понтийский (*Rhododendron ponticum* L.), рододендрон Делаве (*R. delavay*). С длительным малым циклом – рододендрон Шлиппенбаха (*R. schlippenbachy*).

2 – моноподиальная с боковыми соцветиями (цветками). Примерами могут быть крушина ломкая (*Frangula alnus*) и кальмия узколистная (*Kalmia angustifolia*). Одноосный побег может существовать долго. При вычленении многолетних приростов они плавно переходят в бластоид.

3 – симподиальная с боковыми соцветиями (например, многие ивы). Системы побегов ветвления и в данном случае могут быть многолетними. Их от бластоида отличают тонкие плакучие побеги, симподиально нарастающие до 10 и более лет, как, например, у плакучих форм ивы вавилонской (*Salix babilonica* L.). Особенность коррективного модуля ивы вавилонской заключается в том, что как бы ни шло нарастание, он остаётся одноосным.

Системы побегов, отражающие тип ветвления определенного вида, могут быть и не малолетними. Мы их называем ветвоидом (Мазуренко, Хохряков, 1991). Бывает, что ветвоид захватывает и до 30 приростов, например, у ольховника (*Duschekia fruticosus* (Rupr.) Ledeb.), осины (*Populus tremula*), рододендрона Шлиппенбаха (*Rhododendron schlippenbachii*). Ветвоид несёт наибольшее количество зеленых листьев, зеленой массы. Вторичное утолщение находится на начальной стадии.

Модуль канализации пластических веществ и воды, конструктивный модуль – скелет (конструктивная категория) – включает ствол, скелетные ветви разной степени сложности. Он обеспечивает наиболее четкий и удобный транспорт пластических веществ, воды, а также прочность конструкции, её устойчивость. У дерева ствол ортотропный, вертикальный.

А наиболее крупные ветви отрастают от ствола горизонтально в стороны, образуя неравнозначные по величине ветви. Это четко выражено в первом периоде онтогенеза («рост»), когда конусовидная крона у многих видов деревьев часто уподобляется мачтам парусного корабля, расположенным на все стороны света. Во втором периоде онтогенеза «стабилизация» и третьем – «отмирание» скелетные ветви, как правило, меняют конфигурацию на косо вверх направленные, образуют куполообразную крону. В то же время, в некоторых случаях (липа сердцевидная), наиболее долговечные ветви, отросшие от нижней части ствола, опускаются косо вниз, тогда как краевые системы побегов ветвления и системы побегов дополнения приподнимаются, в результате чего ветви приобретают лировидную форму.

Конструктивный модуль – конструктивная категория. Главная функция этого модуля – транспорт и прочность конструкции. Он состоит из всё более укрупняющихся порядков скелетных осей. Это вся скелетная основа дерева – ствол, боковые ветви, крона.

Это «архитектурная модель» дерева. Она также видоспецифична, особенно для деревьев сезонного климата. Для тропических деревьев ботаники французской школы Hallé (Hallé et al., 1978) выделяют архитектурные модели тропических деревьев, присваивая им фамилии известных ботаников. Вполне вероятно для тропических деревьев этот метод вполне оправдан. На мой взгляд, по крайней мере, для деревьев и кустарников сезонного климата, удобнее придерживаться ботанического названия архитектурной модели, указав и ее автора рядом с автором ботанического названия вида. Например: архитектурная модель *Quercus robur* L. (Maz.) – для устранения путаницы, отделив автора архитектурной модели скобками¹¹.

Одной из важных особенностей конструктивного модуля является бластоид – связанный с особенностью вторичного утолщения древесных растений. Бластоид (Хохряков, Мазуренко, 1993) – это часть ствола или скелетной ветви (скелетной оси), соответствующая одному годичному приросту и отличающаяся от соседних количеством годичных колец древесины. Вся скелетная система дерева – система бластоидов.

Далеко не все простые побеги становятся бластоидами. Эфемерные (Мазуренко, Хохряков, 1977) отмирают уже в первый год, вторично не утолщаясь. Вторые, наоборот, входят в состав скелетных осей. Мы их квалифицируем как бластоидогены. Бластоидоген – однолетний прирост, способный в процессе морфогенеза стать многолетней частью растения.

Бластоид – элементарная единица цилиндромера. Цилиндромеры отличаются друг от друга долголетием, отражающимся в нарастающих кольцах древесины. Одновременно, нарастая по периферии цилиндра

¹¹ В этом случае скобки лучше ставить квадратные, например, *Quercus robur* L. [Maz.], а фамилию, вероятно, писать полностью, например, [Mazurenko] – Прим. ред. (ЮА)

(ствола, ветви), идет отмирание колец изнутри. Наиболее выражен цилиндрический ствол. Главные функции конструктивного модуля: самоизреживание, скелетная, транспорт, прирост камбия, стеблеассимиляция (если она имеется). Тип ветвления утрачивается.

По мере самоизреживания побеговых систем разного возраста идет централизация проводящей системы.

Конструктивный модуль подразделяется на три соподчиненных единицы – модули более низких порядков, каковыми являются ветвь, крона, ствол. Вычленение этих модулей с точки зрения теории систем весьма условно.

Основной модуль в интерпретации Н. П. Савиных (2000) это «для многоствольных деревьев – крона, для одноствольного дерева – ветвь от ствола». Ранее мы также считали основной единицей морфогенеза дерева – цикл развития боковой ветви, рассмотрев развитие ветвей в онтогенезе у рододендрона Фори, чозении толокнянколистной, каштана съедобного (Мазуренко, Джобава, 1992). Уже в этих работах пришлось признать, что только в первом периоде онтогенеза боковые ветви развиваются циклично. В процессе развития они последовательно снизу вверх по стволу отмирают. В середине онтогенеза ветви не отмирают, а входят в состав куполообразной кроны (у многих деревьев тропического и сезонного климатов) – стареют вместе со всей системой первичного побега.

Ю. Л. Цельникер с соавт. (2000) справедливо указывают (с. 5): «Чтобы избежать недоразумений, всю систему образований, сидящих на единой оси разных порядков ветвления, целесообразно называть ветвью определённого порядка в зависимости от порядка ветвления главной оси. А саму главную ось без разветвлений – просто осью соответствующего порядка». Но из-за видоизменения, метаморфизации побегов, побеговых систем при одновременном самоочищении – отмирании более слабых побегов и побеговых систем, истинный порядок ветвления установить простым глазом, затруднительно или невозможно. Мы можем говорить лишь о порядке скелетной оси *неопределённого* возраста (курсив наш). Только спилив и подсчитав годовые кольца, можно определить достоверный возраст скелетной оси определённого порядка.

Все это приводит к путанице. Акты ветвления побегов создают истинные порядки, а порядки скелетных осей, создающие порядки, не соответствуют актам ветвления и их можно считать лишь видимыми порядками.

Трудности возникают не только при определении понятия ветвь, но и понятия крона. Крона по определению А. А. Федорова с соавт. (1962) – это сумма ветвей. Но, с точки зрения теории систем, совокупность ветвей не может называться чем-то конкретным. Мы не можем представить себе ветви без производящего их ствола. В нашем понимании (Хохряков, Мазуренко,

1991) крона есть единство высшего порядка, совокупность ствола и ветвей. Крона – совокупность ярусов (ярусных метамеров, называемых ветвью), ствол – совокупность производных метамеров ярусов.

Ствол – важнейшая часть кроны, её начало. В результате нарастания или ветвления, уже на ранних этапах онтогенеза, как только начинается вторичное утолщение, образуется бластоид, формируется ортотропный ствол, а затем боковые образования, подобные стволу, но в большинстве случаев, плагиотропные. Ствол осуществляет вынос растения на максимально возможную высоту, в воздушное пространство, обеспечивает устойчивость и крепость особи. Это главная несущая часть всей конструкции дерева.

В первом периоде онтогенеза наибольшего роста дерева цикл бластоида начинается с ортотропного прироста, в дальнейшем формирующего ствол. Первый прирост бластоида в начале онтогенеза остается в составе ствола и не отмирает, а боковые плагиотропные ответвления бластоида образуют первый ярус – боковые ветви. С годами они могут отмереть, очищая укрупняющийся ствол. Наглядно это очень хорошо выражено у молодых сосен (*Pinus silvestris* L.) во время рывка роста, когда приросты ствола достигают максимума и одновременно образуются ярусные ветви – мутовки, – отмирающие затем до ствола. Но чёткое отмирание до ствола – это только ранний этап онтогенеза, в частности у сосны. В середине онтогенеза очередные ветви, принимая иное – косо-вверх направленное положение, не отмирают до конца онтогенеза, сохраняя в целости производящий их бластоид.

Таким образом, структурно четко отграничить ветвь от ствола не представляется возможным. Боковые ветви вместе со стволом в совокупности представляют собой крону. Крона в свою очередь делится на ортотропный ствол (мы стланцы в этом случае исключаем), осуществляющий связь с корневой системой непосредственно, и ветви, располагающиеся горизонтально и обладающие своим циклом развития в первом периоде онтогенеза.

По мере развития, взросления дерева цикл развития боковой ветви увеличивается. Ствол же, как главная несущая, входит в систему первичного побега, а его цикл – в цикл развития всего дерева.

Ветви в начале онтогенеза, а в некоторых случаях (ель обыкновенная и др.) всегда горизонтальны. Возникая как часть бластоида, они выносят зону жизнеобеспечения – облиственные побеги на максимально возможное расстояние (воздушное пространство) от ствола, образуя вместе со стволом ярусы. В разграничении ствола от ветвей важное значение имеет направление роста. Ствол – наиболее долговечная и мощная часть дерева. Имея ортотропное направление роста, он связывает корневую систему с ветвями.

Ветви – горизонтальны или косо-вверх направлены. Они осуществляют наибольший охват воздушного пространства.

Есть еще одна важная характеристика ствола и ветвей. Ствол, которому дает начало первичный побег, наиболее долговечен. Длительность его жизни равна всему онтогенезу (в случае отсутствия клона). Ветви – менее долговечны. Их циклическое развитие идет по возрастающей к вершине кроны.

Количественное соотношение модулей дерева неравное. Больше всего фундаментальных модулей. Их в хорошо развитой кроне тысячи.

Как мы уже говорили, процессы нарастания побегов, их систем сопровождаются противоположным процессом отмирания. Уже в конце первого года идет массовое отмирание эфемерных побегов. Коррективный модуль насчитывает также множество систем побегов, но уступает фундаментальному. В конструктивном модуле скелетные оси последовательно убывают. У ствола их единицы, они наиболее мощные. У дерева ствол один. За редким исключением у некоторых деревьев – несколько стволов.

В такой же последовательности, сверху вниз прослеживается убывание автономности модулей и длительности их циклов¹².

1. Фундаментальный модуль. Цикл эфемерных простых побегов длится менее года, также как и листьев и репродуктивных органов. Автономен.

2. Коррективный модуль. Малый цикл системы побега дополнения и системы побега ветвления длится несколько лет. Многие из этих систем отмирают полностью. Автономность относительна.

3. Конструктивный модуль. Цикл ветвей от ствола в начале онтогенеза небольшой. Однако он длится не менее 10 лет, последовательно вверх по стволу возрастая. Наиболее долговечен, а главное наименее автономен, ствол, цикл которого длится у многих деревьев несколько сотен лет.

В плавный и регулярный ход онтогенеза, последовательное развитие и одновременное отмирание системы первичного побега на разных этапах онтогенеза могут вклиниваться автономные системы побегов формирования обладающие своим циклом развития.

Автономны и системы побега формирования, возникающие часто в начале онтогенеза, когда растение, будущее дерево, имеет кустовидную форму роста. Надставки в виде систем побега формирования характеризуются развитием всего в несколько лет, после чего отмирают. Для дальнейшего развития остается всего один ортотропный ствол. Системы побега формирования в редких случаях, особенно при повреждениях, возникают и в среднем возрасте. Наиболее выражено их появление на

¹² В нашем понимании, истинно автономными можно считать только парциальные побеги и кусты вегетативно-подвижных растений, которые обладают собственной придаточной корневой системой – *Прим. ред. (НС, ЮА)*

последних этапах онтогенеза. Маленькие «деревья на дереве» отрастают из спящих почек, развиваются несколько лет, продлевая течение онтогенеза и постепенно, по мере разрушения кроны приближаясь к стволу, а затем к корневой шейке.

Автономны и сферобласты, последовательно развиваясь в бластоиде как отдельные системы побегов. И не только сферобласты, но и одиночные спящие почки, образуя резерв побегов.

Следуя за развитием дерева в онтогенезе, последовательность усложнения модулей логичнее наблюдать с момента прорастания семени, образования первичного побега и его системы.

Первый период онтогенеза связан главным образом с построением всей конструкции дерева. Начало ему дает главный, первичный побег. Его развитие начинается с момента формирования проростка и заканчивается прекращением работы меристем, его конуса нарастания. Нарастание первичного побега может длиться у дерева долго, десятки, возможно сотни лет. Но во многих случаях, в сильном затенении возможно перевершинивание, когда терминальная почка отмирает, а ствол продолжает нарастать и утолщаться за счет симподиального нарастания побега ветвления, приобретающего ортотропное направление роста. Одновременно возникают ярусы боковых ветвей. В первом периоде онтогенеза ветви несут преимущественно функцию ассимиляции и реже плодоношения. Все три главных модуля – фундаментальный, коррективный и конструктивный – присутствуют, но насчитывают немного членов, формирующих каждый модуль. За исключением ствола, быстро выносящего побеговую систему вверх, все остальные модули относительно недолговечны и быстро взаимозаменяемы.

Во втором периоде онтогенеза – равновесия роста и отмирания побеговых систем дерево, достигшее своего экологического оптимума, живет в состоянии динамического равновесия, насчитывая максимальное число элементов каждого модуля.

Третий период – «отмирание», характеризуясь усилением процессов отмирания, утрачивает число побегов и их систем, на время компенсируя утраты возникновением систем побега формирования из спящих почек. Система побега формирования дерева имеет все три модуля дерева: фундаментальный, коррективный и конструктивный, уподобляясь самому дереву. Но число побегов каждого модуля резко уступает материнскому. В конце онтогенеза утрачиваются и первые два модуля – фундаментальный и коррективный. Остается лишь побег формирования, возникающий у основания отмирающего ствола материнского дерева – небольшой и недолговечный он быстро отмирает.

При формировании куртиновидной кроны образуется более сложная модульная система с утратой в онтогенезе материнского дерева и продолжением онтогенеза в виде клона.

Новая модульная система, подобная материнской, может образовываться и не обязательно в виде клона. Примером такого обновления служит вторая, третья и т. д. генерация у каштана съедобного (Мазуренко, Джобава, 1992).

Три соподчиненных уровня модулей дерева выглядят так:

1. Модуль ассимиляции и репродукции

1.1. ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЙ МОДУЛЬ

1.1.1. Простые побеги (элементарные блоки, элементарные побеги, в том числе эфемерные).

1.1.2. Цветок, плод, почки.

1.2. КОРРЕКТИВНЫЙ МОДУЛЬ

1.2.1. Система побега ветвления (ветвоид).

1.2.2. Система побега дополнения.

2. Модуль канализации пластических веществ и воды

2.1. КОНСТРУКТИВНЫЙ МОДУЛЬ

2.1.1. Ветвь.

2.1.2. Крона.

2.2.3. Ствол.

2.2. О единицах морфологической структуры кроны древесных растений умеренной зоны

Неотъемлемой частью проблемы организации растений как модулярных организмов является выделение и распознавание основных элементарных единиц структуры различных уровней и их соподчинение. С одной стороны эти единицы имеют большой смысл и реальны, так как могут расширить представление о функциональных и морфологических связях отдельных частей растения между собой. С другой – выделение границ единиц каждого иерархически соподчиненного уровня представляет собой трудную задачу.

На данный момент иностранные авторы в качестве таких единиц приводят различные типы осей (ствол, ветвь, совокупность годичных приростов) и их отдельные части (годичный побег, единичный прирост, метамер). Хорошее обобщение таких представлений можно найти в работах Y. Guedon et al. (2003) и D. Barthelemy & Y. Caraglio (2007). Следует отметить, что во многих работах предметом изучения является не отдельно взятые годичные побеги или приросты, а их двух (Souza et al., 2000; Puntieri et al., 2003) или даже трехлетние системы (Costes, 2003). Хотя такие системы и не рассматриваются в ходе исследований как самостоятельные единицы видоспецифичной структуры кроны, в этих работах находит свое отражение факт недостаточности признаков одного побега для выяснения большинства

кроновых структурных отношений. Эта мысль была ранее сформулирована W. R. Remphrey & C. G. Davidson (1991).

В русской литературе парадигма жизненных форм породила отчетливое представление о взаимосвязи разных частей растения и о габитусе растительного организма как единого целого, реагирующего на внешние воздействия. Поэтому с 70-х годов XX века сформировалось несколько классификаций единиц тела растения, многие из которых в настоящее время рассматриваются как иерархические архитектурные единицы.

Крона как целое состоит, таким образом, из множества более мелких систем, которые, организуясь в пространстве и во времени определенным образом, создают индивидуальную архетектонику для каждого древесного вида. Исследовать модулярные структуры разного уровня весьма сложно из-за трудностей с выбором адекватных критериев их выделения и большой экологической изменчивости таких показателей, как длина элемента, масса, объем, продолжительность роста и т. д. Поэтому при анализе важно понять, какой признак отражает суть природы элемента данного уровня организации и его основные функции. На уровне побега такие параметры хорошо разработаны в трудах классиков морфологии (Серебряков, 1952; Грудзинская, 1960; и др.). Именно побег, по-видимому, является низшим уровнем строения кроновой системы, поскольку прирост древесных растений в самых разных условиях среды осуществляется побегами, а не отдельными метамерами. Таким образом, побег - это целостное образование, формирующееся в течение одного акта роста и реагирующее на воздействия внешней среды как единое целое. К тому же в пределах побега реализуются компенсаторные механизмы в случае повреждения части метамеров, из которых он состоит.

Типологизация единиц структуры кроны и, в частности, побегов, на необходимость которой указывал еще И. Г. Серебряков (1952), является важным этапом анализа архитектуры древесного растения, поскольку она позволяет проводить повторные выборки аналогичных по типу структурных элементов. Типы побегов обычно выделяются на основании признаков длины, количества листьев, а также количестве почек, на них формирующихся. Однако характеристики побегов в пределах кроны обладают сильным варьированием, что существенно затрудняет анализ кроновой системы. Это варьирование может быть существенно снижено, если принять во внимание существование следующего уровня строения кроны – элементарной побеговой системы (Антонова, Азова, 1999). Побеги, занимающие сходное положение в элементарной побеговой системе, характеризуются одинаковой функцией, выполняемой ими в системе, например функцией роста и захвата пространства или функцией образования ассимиляционной поверхности. Сходство функций определяет и сходство

строения и развития побегов (количество листьев, длину междоузлий и побега в целом, количество распускающихся боковых почек и др.). Таким образом, сходное положение в системе определяет большее сходство побегов, чем типологизация побегов по отдельным признакам, таким, как длина или количество листьев. Итак, положение в системе – новое важное свойство побега, которое влияет на его строение, но выявить его можно, только рассматривая побег как элемент системы побегов.

Структурная единица второго уровня – элементарная побеговая система – является универсальным модулем, как и побег, так как она выявляется у всех рассмотренных видов древесных растений умеренной зоны (например, видов родов *Fraxinus*, *Tilia*, *Frangula*, *Ulmus*, *Celtis*, *Zelkova*, *Diospyros*, *Fagus* и т. д.).

Побеговые системы разных типов формируются в оси в определенной последовательности. Об этом свидетельствует возможность прямого наложения друг на друга многолетних плагиотропно растущих ветвей, взятых из определенной части кроны деревьев одной возрастной стадии (рис. 21). Именно форма элементарной побеговой системы в силу наследственной закреплённости характерна для вида, делает ветвь узнаваемой и позволяет определять дерево до вида в безлистном состоянии.

Для побеговых систем – структурных элементов, более сложных, чем побеги – проблема выделения характеризующих их структуру и функции признаков до сих пор не решена окончательно. Для системы многолетнего побега (оси) часто используются следующие: совокупность элементарных побегов, образуемых работой одной верхушечной меристемы за весь период ее деятельности, время жизни, наличие ветвления, положение генеративных органов (Гатцук, 1974, 1994; Мазуренко, Хохряков, 2004; Шафранова, 1980, 1990; и др.). Бесспорно, эти параметры важны, однако их информативность снижается вследствие большого влияния на них текущих экологических условий. В результате наших исследований было выявлено, что менее зависимым от условий признаком элементарной побеговой системы является геометрическая форма системы, наиболее значимыми характеристиками которой являются соотносительные размеры побегов друг относительно друга и продольные и поперечные углы их размещения.

В качестве следующей иерархической единицы структуры кроны древесного растения можно рассматривать комплекс побегов, развивающийся на основе боковой ветви, – ветвь от ствола. Этот комплекс имеет четко выраженное начало развития – первый побег от оси – и конец, когда ветвь отмирает. Признаком этой структурной единицы является качественный характер роста скелетных осей, определяемый генетически заложенной программой развития вида. Эта программа более жестко закреплена у древних видов (например, у *Magnolia*, *Zelkova*, *Laurocerasus* и др.), что не позволяет им расселяться в холодные регионы. У эволюционно

молодых видов она обладает большей степенью свободы, что позволяет им приспосабливаться к разным условиям среды. Это обуславливает большие возможности для расселения.

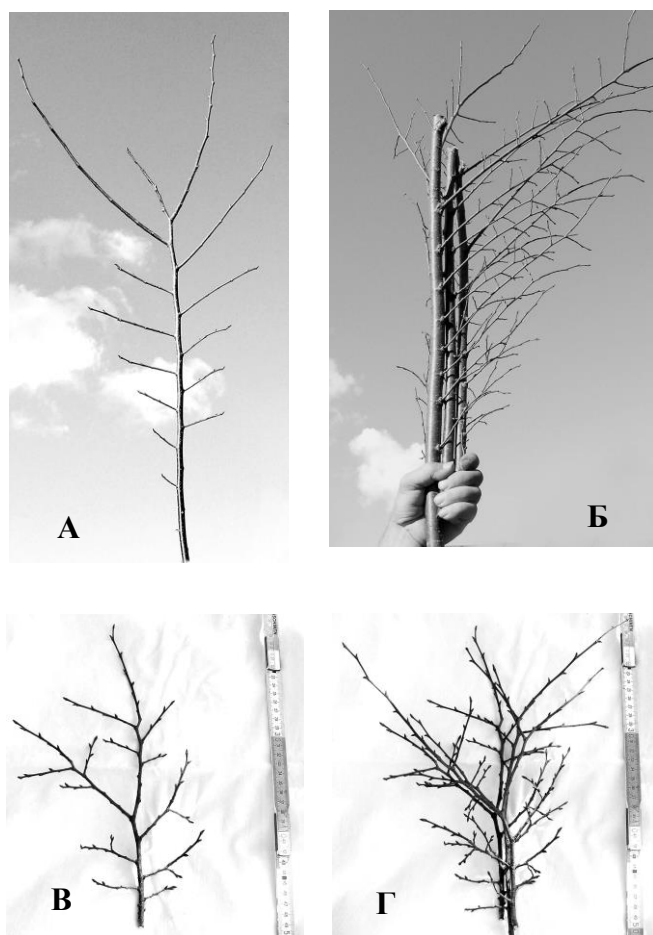


Рис. 21. Сходство побеговых систем дерева *Ulmus laevis* Pall. на разных возрастных стадиях. Условные обозначения: *А* – ростовая побеговая система, входящая в состав скелетной оси, на второй год жизни дерева молодого генеративного возраста (g_1); *Б* – три накладывающиеся элементарные побеговые системы на пятый год развития (видны боковые системы побегов заполнения, выполняющие функцию ассимиляции и генеративного размножения); *В* – 3-х летняя боковая система побегов; *Г* – наложение в пространстве трех 3-х летних боковых систем побегов (часть элементарной побеговой системы) дерева среднего генеративного возраста (g_2).

При исследовании структур более высокого ранга (например, кроны), где элементами системы выступают ветви, единых критериев анализа в литературе нет. Многие зарубежные авторы (Harper, White, 1974; Harper, Bell, 1979; Harper et al, 1986; Stecconi et al., 2000; Puntieri et al., 2003; и др.) считают, что наиболее интегральным показателем подобных систем является число метамеров в данный момент времени, выраженный разностью между числом заложенных и умерших элементов. На наш взгляд, природу структур высокого ранга хорошо отражают качественные изменения ветвей в ходе

онтогенеза дерева, которые являются интегральными показателями многих параметров, таких, как смена типов нарастания, длина приростов, их последовательность, продолжительность жизни, появление генеративных органов, характер роста отдельных осей и других. Качественно разные ветви способны по-разному заполнять крону деревьев и придавать ей ту или иную форму. Применение такого подхода позволит вскрыть механизмы онтогенетического «метаморфоза» крон. Метод предполагает многочисленные измерения ветвей и ствола в разных частях кроны и на разных стадиях онтогенеза в природе и последовательную работу с почками во всех исследуемых стадиях развития. Анализ влияния экологических условий возможно проводить посредством выявления постоянных и изменчивых черт организации модулярных структур кроны.

Основные исследования в области морфологии организмов длительное время проводились на растениях умеренного климата. В таких условиях побеговые системы откликаются на изменения со стороны окружающей среды, и на первый план при рассмотрении кроновой системы всегда выходили свойства отдельных побегов. Поэтому для ботаников умеренных стран сходство побеговых структур долгое время оставалось менее очевидным. Совершенно неслучайно то обстоятельство, что значительное сходство структур и выделение архитектурных единиц разного качества Hallé & Oldeman (1970) показали на растениях тропической зоны. Несмотря на то, что для выделения элементарной побеговой системы в структуре кроны требуется установить функциональные группы побегов, и как следствие длительность их жизни и геометрическую форму системы, элементарная побеговая система является реально существующей единицей структуры – формой организации побегов в системе ветви.

2.3. Влияние условий среды на количественные характеристики побегов и осей разных порядков ветвления древовидных особей *Frangula alnus*

Изучение растений в разных условиях среды позволяет определить их приспособительные возможности. В этом смысле особенно интересны растения которые расселились из тропических широт до полярного круга. Широкий ареал, тропическое происхождение, а также возможность развития нескольких жизненных форм делают крушину ломкую (*Frangula alnus* Mill) привлекательным объектом исследования. Мы определяли реакцию побегов разных порядков ветвления кроны крушины ломкой на воздействия внешней среды.

Биологические особенности этого кустарника были изучены рядом авторов (Godwin, 1943; Грубов, 1949, 1958; Аксенова, 1987; Труш, 1987; Истомина, 1994; Антонова, Николаева 2002; и др.). Однако, имеющиеся в литературе данные об экологии, размерных характеристиках,

продолжительности жизни, происхождении, онтогенезе и структуре кроны очень противоречивы.

В естественных сообществах дубово-березовых колков Херсонской области, было собрано 11 древовидных особей крушины ломкой возрастом от 3 до 10 лет. Общее число изученных осей – 3458, побегов – 6610. Такое соотношение осей и побегов вызвано развитием большого количества однолетних побегов четвертого и пятого порядков отмирающих после первого года жизни.

Исследованы длины побегов особи в зависимости от порядков ветвления, положении на оси и количество листьев на них; составлены схемы структуры оси, определено качество побегов (силлептические, пролептические или из спящих почек). Математическая обработка данных проводилась с помощью статистических функций пакета Microsoft Excel.

Выделенные в ходе работы группы побегов классифицированы как выборочные совокупности.

В ходе исследований изученные особи были разделены на 2 возрастные группы (младшие и старшие). Внутри каждой возрастной группы особи рассматривались в двух категориях условий: более благоприятные и менее благоприятные.

Благоприятными считаются условия, в которых растения произрастали внутри куртины дуба и березы 20–22 метров высотой, диаметром 50–56 см, где напочвенный покров был представлен разреженным злаковником, в затенении. Другие особи произрастали в условиях опушки северной экспозиции дубово-березовых колков, при полном освещении. Напочвенный покров в этом месте был представлен сильно разреженным злаковником.

В исследованном местообитании крушина существует в двух формах: древовидной и кустовидной. Возраст древовидных стволов может достигать 35 лет. Крона имеет цилиндрическую форму, то есть, растянута по стволу.

У растений, произрастающих в благоприятных условиях, четко проявляется ряд связанных с возрастом различий. У более старых деревьев число побегов в кроне, а также отношения числа побегов к числу осей больше, чем у более молодых. С возрастом увеличивается общее количество листьев на оси первого порядка, а по длине оси первого порядка таких различий не отмечено. У более старого дерева число побегов четвертого и пятого порядков превосходит аналогичное число у молодого.

У изученных нами деревьев произрастающих в благоприятных условиях длина побега первого рядка и количество листьев на нем увеличивается год от года. Поэтому кривая развития оси первого порядка имеет восходящий характер. В неблагоприятных условиях кривая развития оси первого порядка имеет нисходящий характер (рис. 22).

Благоприятные условия среды в среднем позволяют увеличить количество листьев на побеге первого порядка. Условия среды почти не

оказывают влияния на число побегов второго и третьего порядка, однако они оказывают существенное влияние на количество листьев на них и соотношение в кроне силлептических и пролептических побегов.

У растений произрастающих в хороших условиях кривая распределения по количеству листьев не имеет четко выраженных пиков. А у деревьев произрастающих в плохих условиях она имеет пик в районе 8–12-листных побегов (рис. 23).

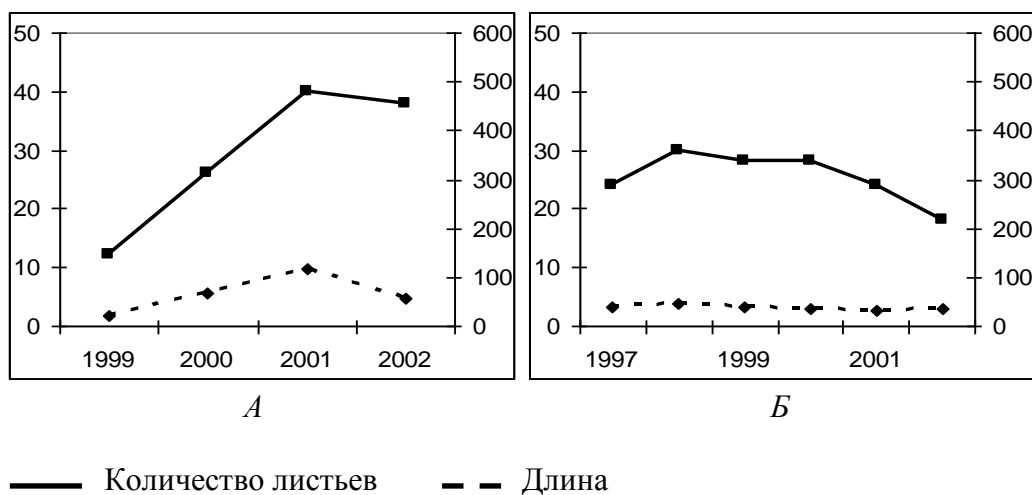


Рис. 22. Кривая развития оси первого порядка ветвления *Frangula alnus* в различных условиях: А – в более благоприятных; Б – в менее благоприятных. По оси абсцисс годы жизни дерева. По оси ординат слева количество листьев на побеге первого порядка (*шт.*), справа длина побега (*мм*).

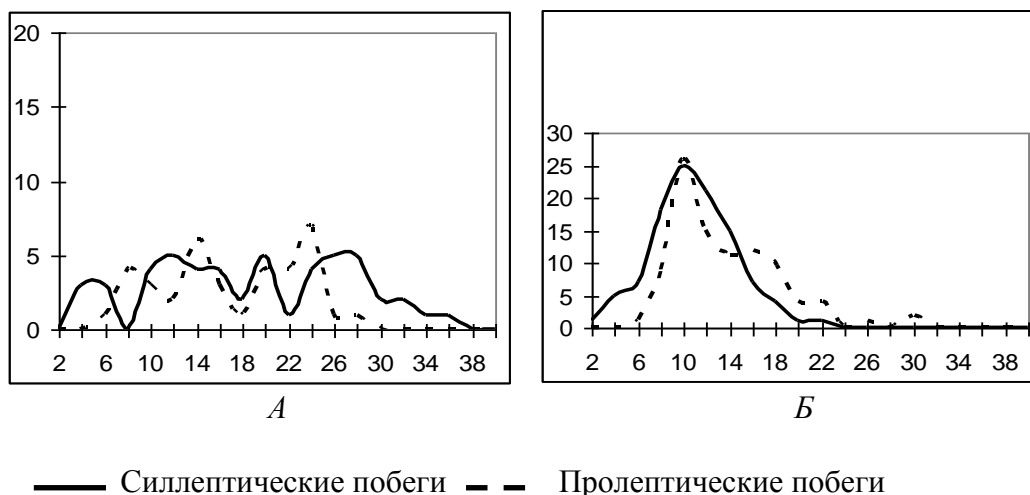


Рис. 23. Кривая распределения побегов второго порядка ветвления *Frangula alnus* по количеству листьев в различных условиях: А – в более благоприятных; Б – в менее благоприятных. По оси абсцисс отложено количество листьев на побеге, по оси ординат – число побегов.

Условия произрастания дерева влияют на соотношение силлептических и пролептических осей внутри второго, третьего и четвертого порядков. У деревьев произрастающих в более благоприятных условиях в кроне преобладают силлептические оси, у деревьев произрастающих в менее благоприятных условиях – пролептические. Для образования силлептических осей в тот же год требуется много строительного материала, и, следовательно, солнечного света и питания, поэтому естественно, что в более благоприятных условиях дерево имеет возможность развить больше силлептических побегов.

Число осей второго порядка у всех изученных нами деревьев примерно равно (около 40). Доли побегов второго порядка от общего числа побегов в кроне у большинства особей также варьируют не сильно. Данные факты мы связываем с тем, что оси второго порядка выполняют в кроне скелетную функцию.

У большинства изученных нами деревьев в кроне преобладают побеги третьего порядка (42–63% от общего числа побегов). Они начинают развиваться на год-два позже побегов второго порядка, мельче последних. Хотя число осей третьего порядка в кроне у деревьев, произрастающих в благоприятных условиях, может быть значительно больше аналогичного значения у деревьев, произрастающих в неблагоприятных. У большинства деревьев доли побегов третьего порядка от общего числа побегов слабо варьируют. Данный факт можно объяснить тем, что эти побеги также играют значительную роль в формировании кроны.

Если побеги второго и третьего порядка играют основную роль в формировании кроны и разница между ними у деревьев, произрастающих в разных условиях, не очень велика, то побеги более высоких порядков являются наполняющими. Их количество и качество сильно зависит от условий произрастания. Различия между особями, произрастающими в разных условиях, лучше всего прослеживаются как раз на высоких порядках. У растений, произрастающих в благоприятных условиях, побеги пятого порядка составляют до 11% от общего числа побегов кроны, среднее значение – 5,3%. У растений, произрастающих в неблагоприятных условиях, побеги пятого порядка составляют до 2% от общего числа побегов кроны, среднее значение – 0,8%

Стоит отметить, что в исследовании кроны крушины проведенном Н. В. Николаевой в другой части ареала (на Кавказе) у большинства деревьев в кроне преобладали побеги четвертого порядка (Антонова, Николаева, 2002). Побеги пятого порядка развиваются у половины изученных нами деревьев. Число их в кроне незначительно. В благоприятных условиях среды у растений побеги четвертого и пятого порядков начинают развиваться раньше и в большем количестве, чем в неблагоприятных.

В отличие от побегов более низких порядков побеги четвертого и пятого порядков в большинстве своем короткие и малолиственные.

Таким образом, нами было выявлено, что у растений, произрастающих в благоприятных условиях среды, побеги первого порядка несколько длиннее и многолиственнее, чем в неблагоприятных. Побеги второго порядка в благоприятных условиях также длиннее и многолиственнее, чем в неблагоприятных, но варьирование и длины, и олиственности у побегов второго порядка значительно больше, чем у побегов первого порядка. При этом количество осей второго порядка у всех деревьев в разных условиях очень близко. Побеги третьего порядка составляют большинство побегов кроны (55%). Длина и количество листьев побегов третьего порядка у растений, произрастающих в благоприятных условиях больше значений аналогичных параметров в неблагоприятных. Вариация длины и олиственности у побегов третьего порядка примерно на четверть меньше, чем у второго. В благоприятных условиях у растений развивается большее количество осей третьего порядка, чем в неблагоприятных. Этим они отличаются от осей второго порядка. Четко выраженных различий по длине и числу побегов четвертого и пятого порядков у деревьев, произрастающих в разных условиях, не выявлено. В благоприятных условиях осей четвертого и пятого порядков развивается больше. Осей пятого порядка в кроне гораздо меньше, чем осей четвертого. Полученные результаты демонстрируют особенности развития крон у особей в разных частях ареала вида.

2.4. Развитие парциальных образований *Tilia cordata* в одноствольное дерево

Липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) присутствует в ценозах разных частей ареала в виде ксилоризомных форм. Для семенного размножения этого растения в таежной зоне нередко складываются критические температурные условия (Piggot, Huntley, 1980). Поэтому именно за счет смены стволов куртинообразующая особь липы удерживает пространство в течение многих лет (Чистякова, 1978, 1979). Сильное затенение, которое формируется под многочисленными кронами ксилоризомных образований (Морозов, 1928), подавляет развитие конкурентов липы и является важной особенностью ее существования в ценозе.

Структурные особенности парциальных образований на ксилоризоме с позиций биоморфологии изучены мало. Опираясь на опыт других исследователей (Белостоков, 1980; Серебряков, 1962; Мазуренко, 1978; Мазуренко, Хохряков, 1991; Гатцук, 1994; Шафранова, 1980; Савиных, 2002б; и др.), мы рассмотрели их с точки зрения качественного и количественного разнообразия побегов, что реально отражает жизненность особей; попытались проследить пути формирования «кустарниковидной» формы и тонкоствольного дерева на ксилоризоме.

Материал был собран в естественных лесных сообществах. Всего было исследовано 11 особей (15450 побегов) в северной части ареала (Ленинградская обл.), 14 особей (18340 побегов) – в средней части (Белгородская обл.), и 12 особей (16232 побегов) – в южной части (Краснодарский край) ареала. Проведено сравнение строения ветвей с ветвями взрослого семенного дерева из верхней и нижней частей кроны, а также с молодыми семенными растениями.

Благодаря тому, что парциальные образования развиваются на основе корневой системы взрослого организма, и пользуются большим количеством запасных веществ, накопленных материнским организмом, они имеют иные, чем семенная особь, структурные особенности. На структуру влияют собственный возраст образования и возраст ксилоризома, на котором они возникают.

Парциальные образования начинают развиваться с многолистных побегов. На 5–6 год происходит перевершинивание оси n -го порядка, преимущественное развитие при этом получают нижние боковые ветви. Уже на 7–10 год развития особь ветвится до седьмого порядка, а крона на 75% состоит из малолистных трёхлетних побегов. Они занимают преимущественное положение в кроне на порядок раньше, чем у семенной особи, что является завершением процесса омоложения оси (по Н. П. Кренке, 1940).

Сравнение парциальных образований из разных частей ареала показало, что в южной и центральной частях ареала *Tilia cordata* они развиваются по единой схеме. Однако, в условиях юга развитие структуры побеговых систем «удлиняется», и по соотношению побегов: переход к преобладанию мелколистных побегов «запаздывает» на 1 порядок относительно растений с севера (рис. 24). Хорошие условия отдалают процесс старения.

Исследовано развитие побеговых комплексов, которые, оставаясь на ксилоризомах, формируют ствол, крону и выходят в верхние древесные ярусы. Развитие тонкоствольного дерева с зонтиковидной кроной характеризуется образованием 3–4-х крупных ветвей, побеговый состав которых, начиная с III порядка ветвления, состоит из малолиственных и коротких побегов. Важной особенностью этих ветвей является плагиотропный рост побегов и последовательное изменение направления роста оси при образовании каждого последующего побега, приводящее к закручиванию её.

Нами выделены два пути развития одноствольного дерева с зонтиковидной кроной (рис. 25). Неблагоприятные для развития условия вызывают у зонтиковидных форм липы ускоренный переход к старению. Особи живут до 30–40 лет, постепенно изреживаясь, а в дальнейшем отмирая.

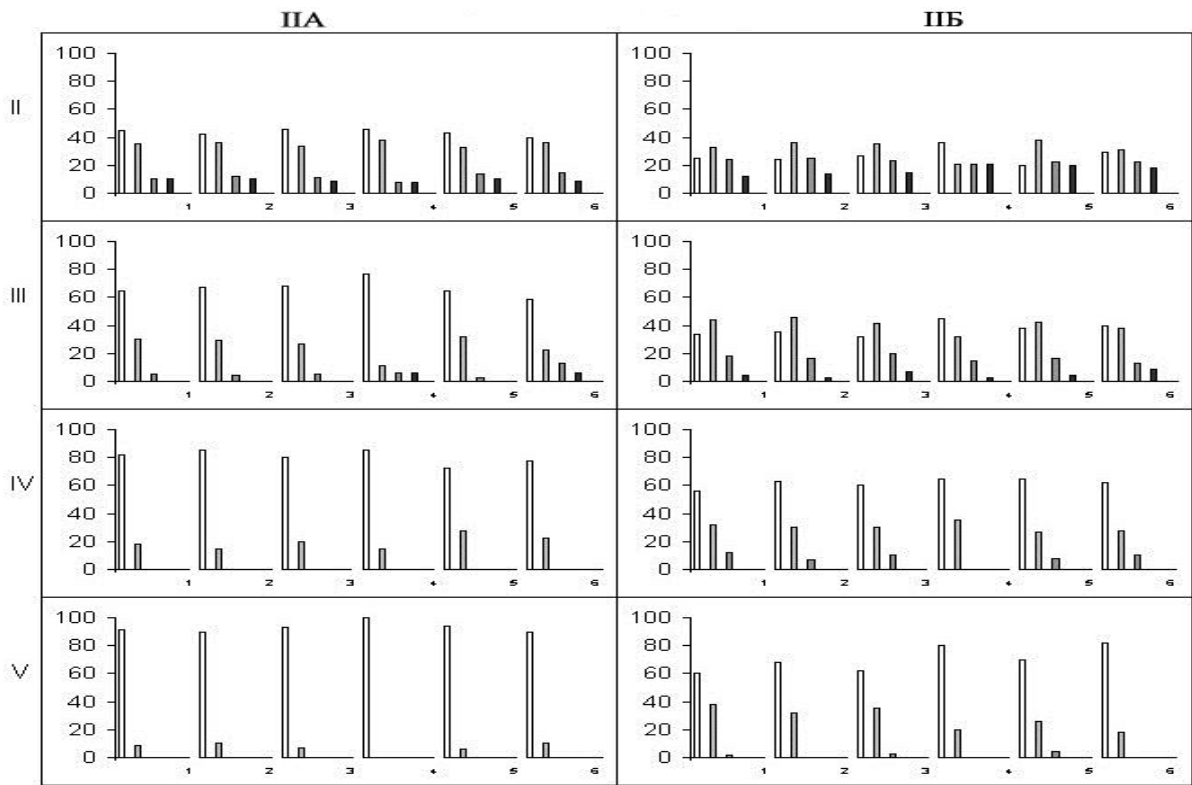


Рис. 24. Соотношение побегов разной олиственности по порядкам ветвления (II). А – центральная часть ареала, Б – южная часть ареала. Ось ординат – проценты, ось абсцисс – олиственность побегов; 1–6 – особи.

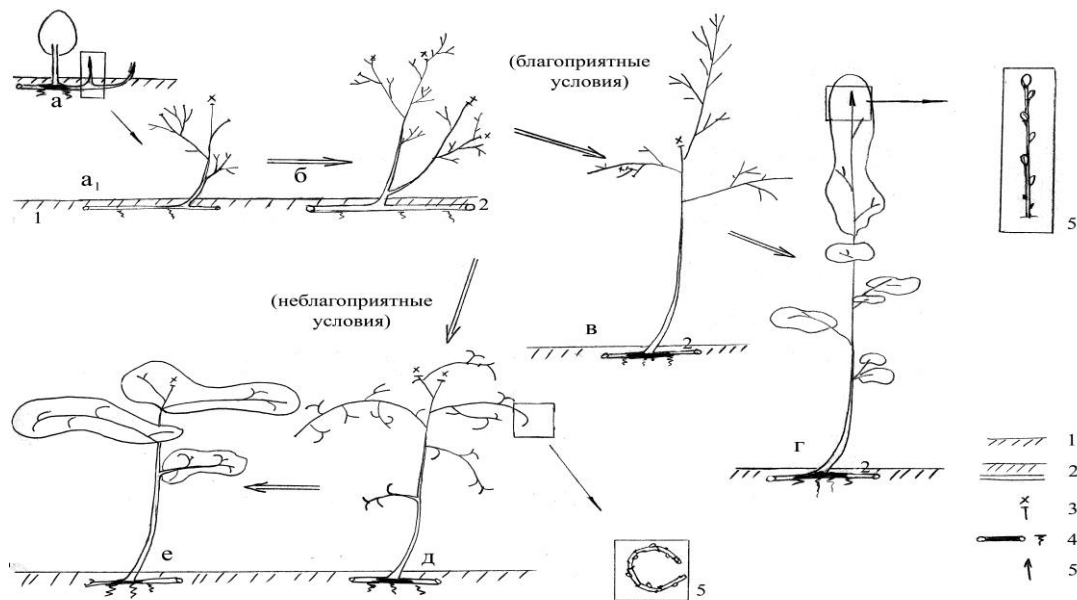


Рис. 25. Схема развития парциального дерева из «кустарниковидной» формы. Условные обозначения: а–е – парциальные образования разного возраста; 1 – уровень почвы, 2 – ксилоризомы, 3 – отмершие участки оси, 4 – корень, 5 – нарастающая вегетативная ось.

При изменении условий в благоприятном направлении, у молодых стволов (до 17–20 лет) в верхней по положению ветви зонтиковидной кроны может образоваться новая побеговая система, с проявляющимся вновь ортотропным ростом. Нижние ветви сохраняют особенности ветвей «зонтика». В дальнейшем развитие новых верхушечных ветвей приводит к формированию высокоствольного дерева (рис. 25).

Мощным раскидистым ветвям (возрастом 25–27 лет) зонтиковидной кроны тонкоствольного дерева характерны следующие признаки:

- на осях II порядка ветвления преобладают четырёхлистные побеги;
- на осях III порядка ветвления многолистные побеги отсутствуют (рис. 26);
- диапазоны длин побегов разной олиственности значительно перекрываются (до 80–90%);
- оси III порядка ветвления образуются в основном из 3 и 4-х-листных побегов.

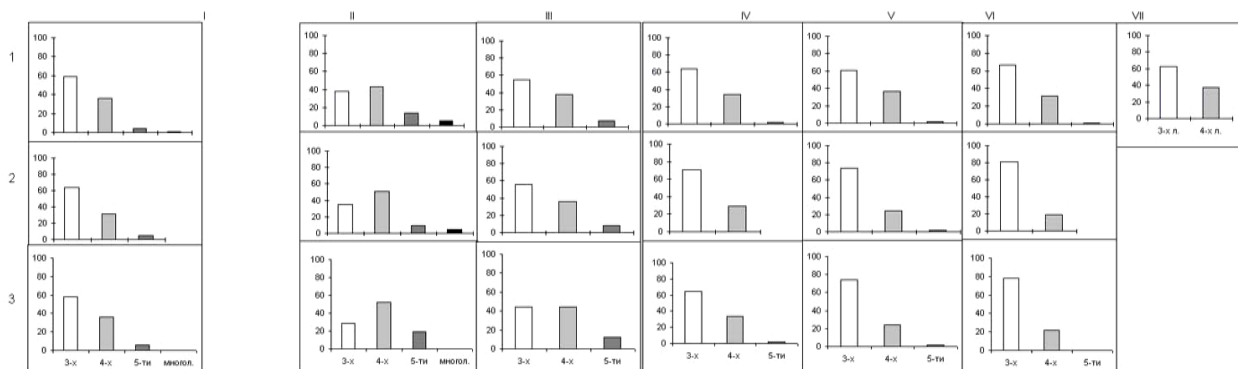


Рис. 26. Соотношение побегов разной олиственности по ветке в целом и по порядкам ветвления у ветвей из зонтиковидной кроны: 1–3 – особи, II–VII – порядки ветвления.

Мощные раскидистые ветви по всем рассмотренным признакам демонстрируют слабую способность к дальнейшему росту, низкую жизненность, то есть свойства, характерные для старых растений.

Верхушечные ветви (возрастом 6–7 лет), продолжающие развитие в высокоствольное дерево, отличаются от ветвей, образующих зонтиковидную крону, по следующим признакам:

- ветвятся до 4–5 порядка;
- на осях II порядка ветвления преобладают многолистные побеги (рис. 27);
- оси III порядка ветвления могут образовываться на основе многолистных побегов.

Итак, «кустарниковидные» парциальные образования липы имеют относительно мало побегов, при этом закрывают мало пространства. Тонкоствольные деревья с зонтиковидной кроной имеют раскидистую крону, покрывают много пространства, что выгоднее для удержания места в фитоценозе.

Парциальные образования «кустарниковидной» формы *Tilia cordata* представляют собой оригинальную побеговую структуру, не похожую на ветви взрослого семенного дерева. Им свойственно присутствие гипертрофированных по длине трёхлистных побегов, увеличение количества порядков ветвления и быстрое завершение развития главной оси. При сильном затенении такие кустарниковидные формы как правило отмирают, лишь небольшое их количество образует древесную форму с зонтиковидной кроной.

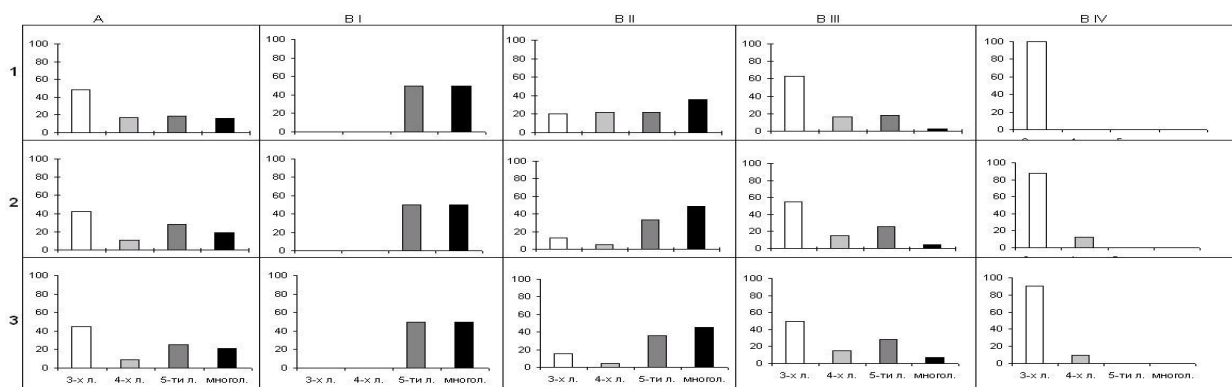


Рис. 27. Соотношение побегов разной олиственности в целом по ветвям (А) и по порядкам ветвления (В) у верхушечных ветвей: I–IV – порядок ветвления.

Тонкоствольное дерево липы с зонтиковидной кроной – это маловариабельная стадия. Она характеризуется сходными параметрами строения во всех исследованных географических точках и в разных условиях среды.

Унификация проявляется в появлении однотипных побегов, которые теряют способность к ветвлению, что приводит к завершению развития.

Парциальные образования в виде тонкоствольного дерева с зонтиковидной кроной успешно удерживают пространство, способствуя устойчивости данной особи в ценозе.

2.5. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала)

Изучение биоморф ив имеет длительную историю. В работе F. Wimmer, (1866), посвященной ивам Европы, выделены три формы роста: «деревья, кустарники и подземные растения». Далее интерес к жизненным формам ив только возрастает. А. Тоерффер (1925) выявляет морфоадаптации для арктических и альпийских видов, указывая на следующие морфологические признаки: «стебли стелятся под землей, а над почвой приподнимаются побеги», которые он называет «травяноподобными». Кроме того, в этих условиях он отмечает «шпалерные формы роста».

А. К. Скворцов (1968) в роде *Salix* выделяет три категории жизненных форм: деревья, кустарники, кустарнички. Кроме того, им отмечены «ширококронные ветвящиеся от самой земли деревья». Он полагает, что от этой формы возможны все переходы к кустарнику. Отмечая высокую пластичность ив, автор подчеркивает широкую гамму жизненных форм в роде, как результат адаптаций к разнообразным условиям их произрастания.

Т. Г. Дервиз-Соколова (1982) отмечает среди ив деревья, деревца, стланиковые деревца, кустарники, кустарнички и даже травянистые многолетники. Она выявила полиморфизм видовых популяций по жизненным формам и связанные с ним преобразования побеговых систем.

Жизненные формы и высота ив – один из главных критериев при классификации и широтного подразделения тундр в условиях крайнего севера. В. Д. Александрова (1977) при разделении подобласти арктических тундр на южную и северную широтную полосы использует факт исчезновения из плакорных тундр в северной полосе гемипростратных и прямостоячих ив. В крайне сухих и малоснежных биотопах этой полосы доминируют строго простратные биоморфы. Исследования ряда авторов (Дервиз-Соколова, 1982; Полозова, 1990) показывают, что биоморфы ив на северном пределе их распространения находятся в большом соответствии с ботанико-географическими условиями и представлены стланиковыми и шпалерными формами роста с преобладанием у них подземных ксилоризомов. Формообразующую роль в становлении биоморф играют сильные ветры, сухость субстрата и малоснежность.

Таким образом, изучение биоморф ив позволяет решать общебиологические задачи: исследование морфоадаптаций, использование спектра жизненных форм для характеристики структуры и строения сообществ; построение модельных морфогенетических рядов (это позволяет раскрыть экологическую направленность филогенеза), что позволяет говорить о биоморфологическом пути таксонообразования, как о важном переходном этапе, показывающем направление соматической эволюции биоморф (Хохряков, 1981).

На развитие биоморфологии существенное влияние оказал системный подход, а особенно организационный принцип. Одним из многообещающих направлений в теоретической морфологии является изучение растений с позиций тектологического подхода, то есть выделение иерархических соподчиненных структурных единиц с одной стороны, с другой – выявление специфики растительного организма, как модульной конструкции (архитектонический подход).

В литературе многократно обсуждалось название конструкционных единиц тела растения (см., например, первую главу данной монографии), которые определяют как: структурно-биологические (Гатцук, 1994), метамеры (Шафранова, 1981), модули (Савиных, 2000, 2004).




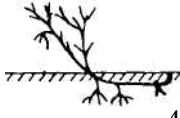

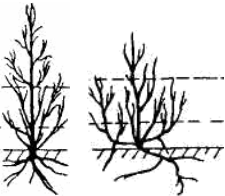
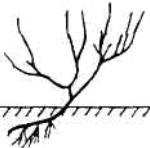
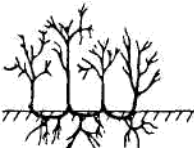
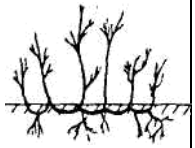

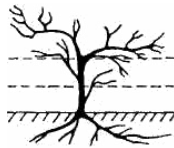
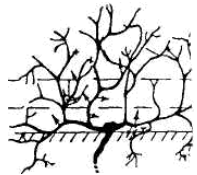
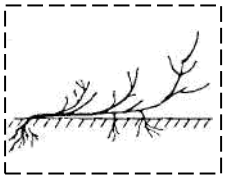
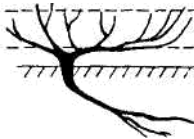
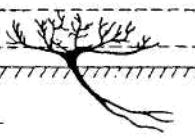
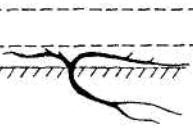
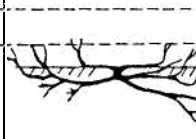
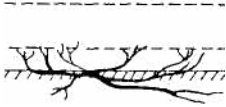
	Аэроксильные			Геоксильные			Стланиковые		
Дерево	 1	 2	 3			 4			
Кустарник	 5	 6	 7	 8	 9	 10	 11	 12	
Кустарничек	 13			 14	 15	 16	 17		
Травянистый многолетник	 18								

Рис. 28. Жизненные формы в роде *Salix* (по материалам Т. Г. Дервиз-Соколовой, Т. Г. Полозовой, О. И. Недосенко и исследований автора). Под номером 13 показана жизненная форма, описанная автором впервые для рода *Salix*.





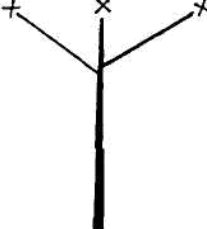
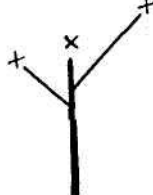
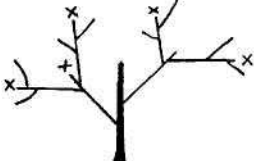
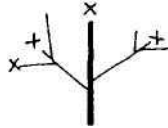
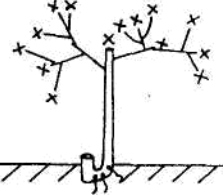
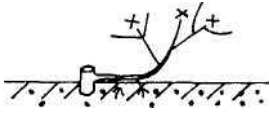
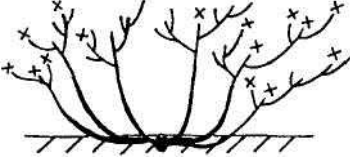

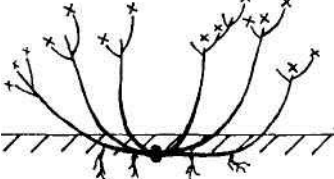
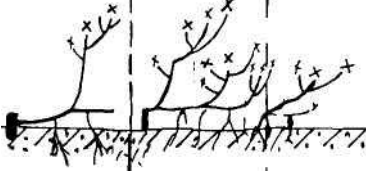
Метамеры разного ранга	КУСТАРНИК	КУСТАРНИЧЕК
1. Элементарный метамер		
2. Годичный одноосный побег (побег нарастания)		
3. Двулетний трехосный побеговый комплекс		
4. Многолетний многоосный побеговый комплекс (система побега нарастания)		
5. Многолетний многоосный побеговый комплекс, закрепленный базальной частью в субстрате (стволик с разветвлениями)		
6. Система многолетних многоосных побеговых комплексов, связанных между собой (системы побега формирования)		
7. Генета		

Рис. 29. Система метамерных (морфогенетических) единиц.

Все эти единицы с разной степенью детальности позволяют анализировать растительный организм в зависимости от целей исследования. Но общими их характеристиками являются: физическая непрерывность, повторяемость в пространстве и во времени.

Малоизученным аспектом биоморфологии ив является их пространственная организация. Широкий диапазон биоморф (рис. 28): от

деревьев широколиственных лесов до ксилоризомных многолетников арктических широт, позволил наметить параллельные ряды изменчивости жизненных форм в роде, которые включают одно-, мало- и многоствольные деревья, «деревья-кусты», аэроксильные и геоксильные, эпигеогенные и гипогеогенные, ксилоризомные кустарники, а также полупростратные, стелющиеся, шпалерные, подушковидные, наземно- и подземноползучие кустарнички и даже травянистые многолетники (Мазуренко, 1973б; Дервиз-Соколова, 1982).

При анализе и сравнении биоморф чаще приходится сопоставлять не столько габитус, сколько взаимное расположение и природу его частей или элементов конструкции, способ их соединения, особенности нарастания.

Попытки изучить ивы в соответствии с традициями сложившимися в современной фитоморфологии – рассматривать растение как систему, состоящую из метамеров (модулей) разного ранга, нами были предприняты ранее (Гетманец, 1999). Опираясь, на основные принципы модульной организации (Шафранова, 1981) и учитывая правила построения системы структурно-биологических единиц для геммаксилярных растений (Гатцук, 1994) нами была предложена система морфогенетических динамических единиц (рис. 29) для ив секции *Incubaceae*. Она включает метамеры разного ранга от элементарного до системы многолетних многоосных побеговых комплексов.

Используя вышеприведенные метамерные единицы, мы проанализировали модельные экземпляры более 30 видов рода *Salix*. Наши исследования проведены в пределах территории Южного Урала в период с 1988 по 2007 года. Изучение проходило в пределах трех широтных географических зон: лесной, лесостепной и степной; в самых различных типах ландшафтов: от горных тундр и хвойных лесов до засоленных колков зоны ковыльных степей. Для сравнения приведен материал с Приморской низменности Латвии, из районов Зауралья и Западной Сибири.

Объекты исследования обладают различными ареалами: атлантический западно-европейский, бореально-средиземноморский, голарктический (арктоальпийский), восточноазиатский бореальный, евроазиатский бореальный сарматский, евроазиатский бореальный, евросибирский бореальный, европейско-западносибирский.

Модельные виды ив имеют различный статус на уровне подрода и соответственно свои пути филогенеза:

1. Subgen. *Vetrix*: *Salix acutifolia* Willd., *S. bebbiana* Sarg., *S. brachypoda* (Trautv. et Mey.) Kom., *S. cinerea* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. lapponum* L., *S. myrsinifolia* Salisb, *S. phylicifolia* L., *S. repens* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. viminalis* L.;
2. Subgen. *Salix*: *S. alba* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L.;
3. Subgen. *Chamaetia*: *S. arctica* Pall., *S. glauca* L., *S. myrtilloides* L.

Анализируя географическую характеристику и экологическую приуроченность исследуемых ив можно отметить, что почти все они континентальные виды с широкой зональной амплитудой. Это гелиофиты, гидромезофиты, могут выдерживать режим затопления, но все они обладают четкой субстратно-экологической приуроченностью и очень характерными биоморфами, которые можно использовать как индикаторы субстратно-экологических групп:

1. Аллювиальные виды (*Salix acutifolia*, *S. alba*, *S. triandra*) предпочитают аэрируемые субстраты и произрастают в поймах рек: Урал, Тобол, Большой Ик Юрюзань. Они представлены одноствольными и многоствольными порослеобразующими деревьями, стланиками, а также высокими (до 2,5–3 м) многоосными (до 50 стволиков) геоксильными ксилоризомными кустарниками с тонкими саблевидноизогнутыми стволиками, лежащими по направлению течения воды.

2. Виды, приуроченные к бедным в минеральном отношении субстратам, песчаным дюнам (*Salix rosmarinifolia*, *S. repens*, *S. dasyclados*). Обитают на территории Приморской низменности Латвии. Жизненные формы – низкие аэроксильные малоосные (2–3 стволика) кустарники и аэроксильные наземно-ползучие вегетативно-подвижные кустарнички.

3. Виды, произрастающие на эвтрофно-сфагновых болотах (*Salix lapponum*, *S. myrtilloides*). Отмечены в предгорьях восточной озерной полосы Южного Урала на высоте 280–300 метров над уровнем моря. Биоморфы ив сфагновых болот – невысокие (до 50–60 см) малоосные (2–3 стволика) геоксильные ксилоризомные кустарники с рыхлой кроной и «этажированностью» скелетных осей.

4. Арктомонтанные виды (*Salix glauca*, *S. uralicolia* I. Beljaeva, *S. reticulata* L., *S. arctica*). Жизненные формы описаны из тундровых сообществ хребтов Южного Урала: Большой Нургуш, Иремель, Зигальга, Уреньга и представлены низкорослыми эпигеогенными ксилоризомными кустарничками со способностью к шпалерному росту.

5. Виды, тяготеющие к осветленным лесам и местам зарастающих стариц (*Salix caprea* L., *S. cinerea*, *S. myrsinites* L.). Биоморфы этих видов представлены различными категориями: одно- или многоствольные порослеобразующие деревья; геоксильные кустарники; длинноксилоризомные факультативные полустланники.

Однако при описанном разнообразии жизненных форм существует жесткая конструкция, которая определяется набором структурно-биологических элементов и ограниченным числом способов комплектации, независимая от видового статуса и эколого-фитоценотической приуроченности. А общеизвестная модификационная изменчивость ив, на наш взгляд, обусловлена внутрикроновым полиморфизмом годичных

побегов по морфометрическим признакам листовой пластинки, окраски, опушению.

Приводим структурно-биологические единицы, как инструмент морфологического анализа, позволяющий унифицировать описание биоморфов.

1. Элементарный метамер, состоящий из узла, пазушной почки, кроющего листа и нижележащего междоузлия (рис. 29).
2. Годичный одноосный побег (побег нарастания). В его строении четко прослеживаются три зоны: зона нарастания, зона генеративных почек и резервная зона (рис. 30).

Зона нарастания представлена двумя сближенными метамерами (длина междоузлия не более 0,5 см) с ежегодным одновременным разворачиванием двух почек, что приводит к акросимподиальному формированию двулетних трехосных побеговых комплексов – метамеру следующего порядка (рис. 29).

Зона генеративных почек продуцирует узкоспециализированные побеги, которые после цветения и плодоношения полностью отмирают и не вносят изменений в многолетнюю конструкцию побегового тела.

Резервная зона производит побеги дополнения, развивающиеся из спящих почек с коротким периодом покоя (до 2–3 лет). Эти побеги дополняют крону, увеличивают ассимилирующую поверхность и, в большинстве случаев, недолговечны.

Одноосный годичный побег и его двулетняя трехосная конструкция выявлен в системах побега формирования и регенерационного побега – метамеров более высокого уровня (рис. 29). Трехосная конструкция предопределена генетически, поэтому закономерно повторяется в пространстве и времени.

3. Многолетний, многоосный побеговый комплекс, закрепленный базальной частью в субстрате, – это ствол (многолетняя стеблевая часть побега формирования) и расположенный в его верхней части многолетний многоосный побеговый комплекс, который представляет акросимподиальные системы побегов нарастания до VIII порядков. Он определяет конструкцию многолетних скелетных осей. Отличительной характеристикой этой морфогенетической единицей является большой запас спящих почек с длительным периодом покоя (рис. 29).

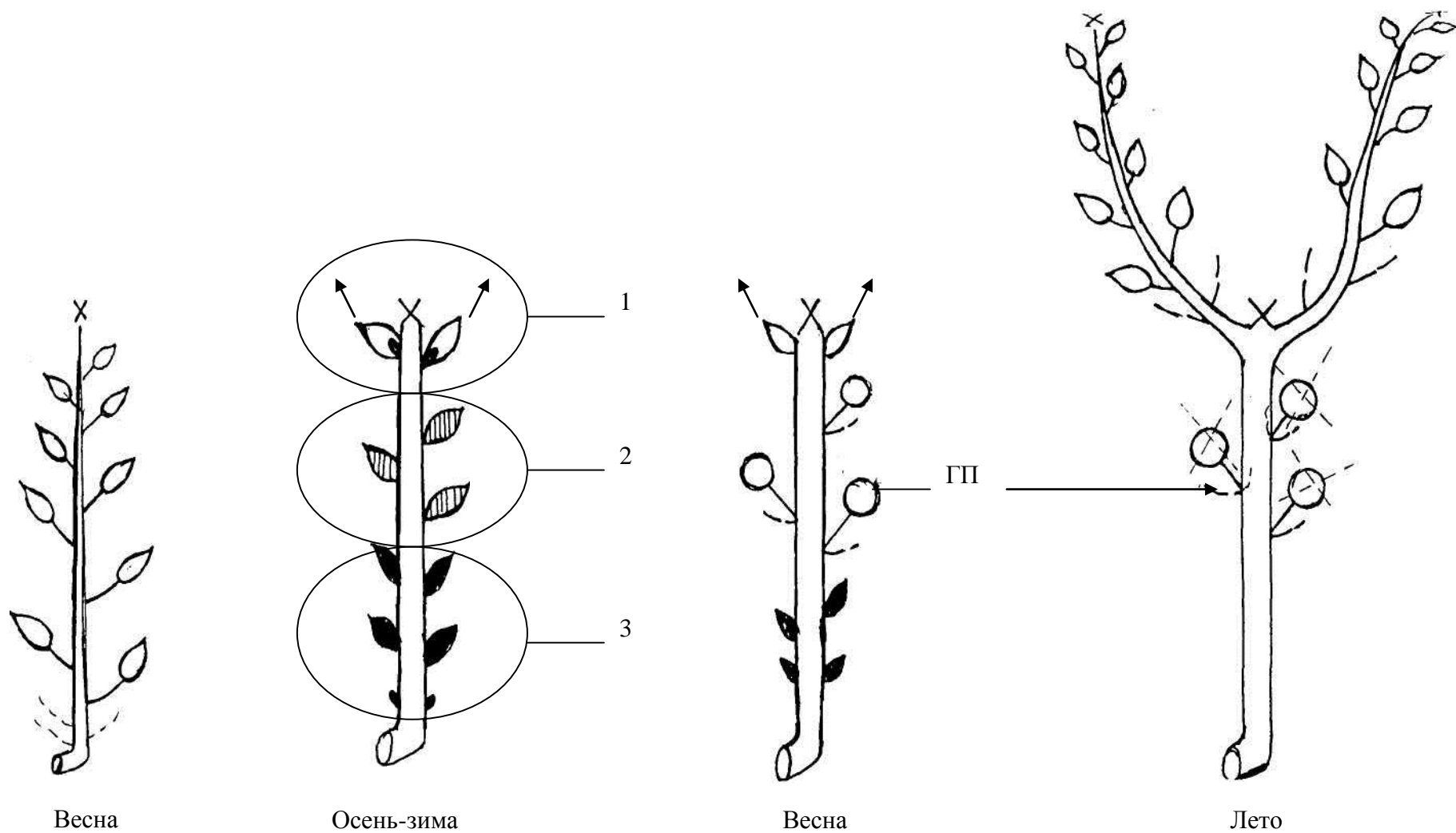


Рис. 30. Зоны побега нарастания. 1 – зона нарастания (почки регулярного возобновления); 2 – зона генеративных почек; 3 – резервная зона (спящие почки); ГП – генеративный побег;

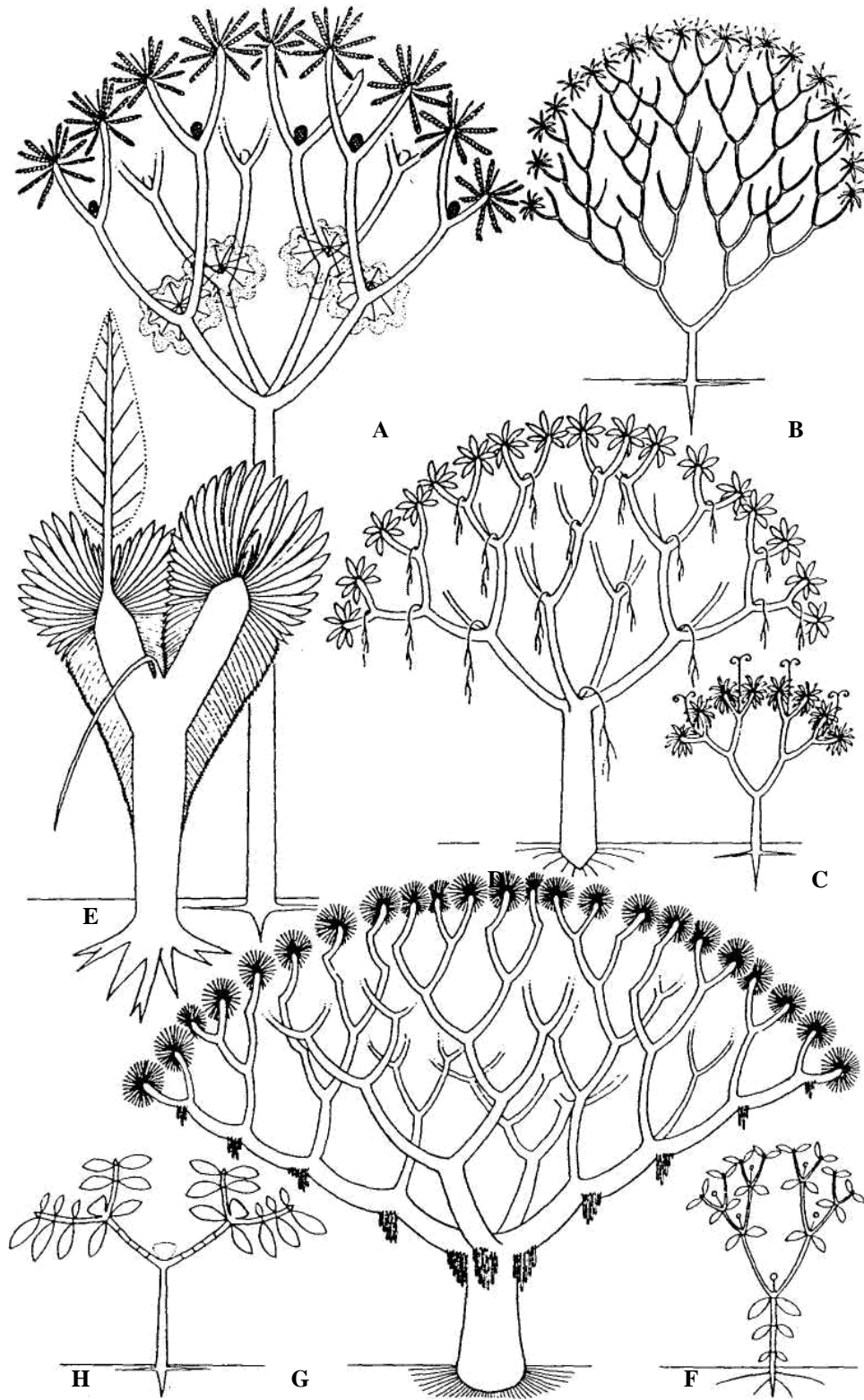


Рис. 31. Leeuwenbergs model. Условные обозначения: **A** – *Gastonia spectabilis* (Harms) Philipson, **B, C** – *Messersmidia argenta* (L.) I. M. Johnst., **D** – *Senecio johnstonii* Oliver ssp. *johnstonii* Mabberley, **E** – *Senecio keniodendron* R. E., **F** – *Acanthospermum hispidum* DC., **G** – *Dracaena draco* L., **H** – *Cephaelis tomentosa* (Aubl) Vahl.

4. Система многолетних многоосных побеговых комплексов, связанных между собой посредством надземных или подземных ксилоризомов представляет собой «генету из одного организма». Если проявляется способность к партикуляции, то формируется генета из нескольких организмов. Данная единица отражает генетическое единство повторяющихся элементов разного ранга, которая обуславливает специфику управления метаболизмом и ростом (Гатцук, 1994).

Предложенные конструкционно-биологические единицы слагают различные биоморфы ив в разнообразных эколого-фитоценологических условиях. Тем не менее, прослеживаются общие тенденции в стратегии роста, детерминированные генетической программой. С другой стороны, можно наблюдать отклонения от морфогенетической траектории в экстремальных условиях. Модусы перестройки заключаются в изменении направления роста (ортотропность, анизотропность, плагиотропность), соотношения подземной и надземной сфер; сокращении числа метамеров; выпадении катафиллов; внутрикрановом полиморфизме; ускоренном развитии систем побегов; уменьшении продолжительности жизни; миниатюризации; хамефитизации; геофитизации; способности к партикуляции. Все приведенные преобразования носят характер биоморфологических адаптаций, но при этом трехосная многолетняя конструкция остается однотипной.

Подобная конструкция, определяемая номогенезом меристем, представляет собой «архитектурную модель». Архитектоника изученных ив близка к модели Leeuwenberg предложенной для тропических деревьев (рис. 31). Leeuwenbergs model состоит из одинаковых модулей. Этим модулем является трехмерное разветвление, повторяющееся в конструкции биоморф. Он детерминирован в своем росте терминальным соцветием, боковые оси трехмерного образования возникают супротивно, симподиально. Ежегодно их образование в конечном итоге создает облик дерева с очертанием полусферы (Hallé, 1975). Акросимподиальность у ив имеет иную природу. Она связана с отмиранием терминальной почки и одновременным развертыванием пазушных почек у двух сближенных метамеров зоны нарастания одноосного побега.

2.6. Формирование парциальных кустов *Vaccinium vitis-idaea* на начальных этапах^{13, 14}

Исследование проводилось в 2005–2007 годах на территории государственного природного заповедника «Большая Кокшага» Республики

¹³ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 06-04-49191а и гранта МарГУ (задание Минобразования РФ).

¹⁴ Автор благодарит доктора биологических наук, профессора Н. П. Савиных за помощь при морфологическом анализе побегов.

Марий Эл в сосняке зеленомошно-брусничном, возникшем после пожара 1921 года. Состав древостоя 10С+Б; возраст древостоя 60 лет; в подлеске встречается *Juniperus communis*; возобновление отсутствует. По экологическим шкалам Д. Н. Цыганова (1983) местообитание характеризуется как влажнолесолуговые светлые леса с переменным увлажнением; переходными от небогатых к довольно богатым, бедными азотом, слабокислыми почвами. В пределах пробной площади были замаркированы свыше 600 молодых, появившихся в этом году, надземных побегов брусники имматурного онтогенетического состояния. Наблюдение за маркированными побегами проводили два-три раза в течение вегетационного периода.

За три года наблюдения было выявлены следующие структуры надземных побегов (Савиных, Прокопьева, 2006):

- 1) одноосный однолетний почвенно-воздушный побег с живой или отмершей верхушечной почкой;
- 2) одноосные двухлетние и трехлетние почвенно-воздушные вегетативные побеги с живой или отмершей верхушечной почкой;
- 3) двухосная система двухлетнего почвенно-воздушного побега с живой или отмершей верхушечной почкой;
- 4) симподии моно- и дихазии, в которых побеги замещения являются побегами ветвления или побегами формирования;
- 5) парциальный куст – число побегов, сформировавшихся на побеге n-го порядка, три и более.

Судьба побегов с живой верхушечной почкой и побегов с отмершей верхушечной почкой, естественно, различна. В таблице 3 показано многообразие морфоструктур побегов, развившихся на основе побегов с живой верхушечной почкой. Объем выборки во второй год – 476 парциальных побегов, в третий год – 388. На второй год большая часть побегов (56,3%) продолжает нарастать верхушкой, то есть формируется одноосный двухлетний почвенно-воздушный побег. Достаточно часто (в 26,8% случаев) формируется двухосная система двухлетнего побега либо симподии монохазии и дихазии. В редких случаях (1,0%) происходит одновременно нарастание (верхушечной почкой) и формирование побегов второго порядка. Были также обнаружены два парциальных куста (0,4%), которые в течение вегетационного периода дважды давали приросты: в июне побег продолжал расти верхушкой, а в августе на новом побеге сформировался побег второго порядка. Парциальные кусты на второй год формируются достаточно редко (0,4%).

На третий год наблюдения в основном происходит нарастание верхушечной почкой имеющихся побегов, то есть формирование одноосного двух- или трехлетнего почвенно-воздушного побега (25,3%) или формирование симподиев по типу монохазия (9,8%) и дихазия (4,2%).

**Пути формирования парциальных кустов брусники
из побегов с живой верхушечной почкой в первый год жизни**

2005 год	2006 год	2007 год	Частота, %	Примечание
↑	 15,3%	 4,9	4,9	Без изменений
		 0,3	0,3	Нарастание верхушкой
		 4,9	4,9	Образование побега 2-го порядка
	 56,3%	 7,7	7,7	Без изменений
		 25,0	25,0	Нарастание верхушкой
		 13,7	13,7	Образование одного побега 2-го порядка
		 8,2	8,2	Образование дополнительных побегов 2-го порядка
		 1,5	1,5	Нарастание верхушкой и образование побегов 2-го порядка
		 4,9	4,9	Образование генеративных побегов
	 19,7%	 3,6	3,6	Без изменений
		 9,3	9,3	Нарастание побегов 2-го порядка верхушкой
		 1,5	1,5	Образование дополнительных побегов 2-го порядка
		 4,6	4,6	Образование побегов 3-го порядка.
		 0,8	0,8	Образование генеративных побегов

2005 год	2006 год	2007 год	Частота, %	Примечание
↑	 6,7%		1,0	Без изменений
			3,9	Нарастание верхушкой
			0,8	Нарастание верхушкой побегов 2-го порядка, образование дополнительных побегов 2-го порядка
			0,8	Образование генеративных побегов
	 0,4%		0,3	Нарастание побегов 2-го порядка верхушкой
			0,3	Образование побегов 3-го порядка, нарастание побегов 2-го порядка верхушкой
	 0,6%		0,5	Образование дополнительных побегов 2-го порядка
			0,5	Нарастание побега 2-го порядка верхушкой
	 0,4%		0,5	Образование побегов 3-го порядка
			0,3	Нарастание побегов 2-го порядка верхушкой
	 0,4%		0,3	Образование дополнительных побегов 2-го порядка

Условные обозначения: ↑ – побег с живой верхушечной почкой; ⚭ – побег с отмершей верхушечной почкой; — граница годичных приростов; ⚭ – генеративный побег

Достаточно часто образуются дополнительные побеги 2-го порядка (29,1%), причем они могут образоваться как на приростах первого года (побеги формирования), так и второго года (побеги ветвления). Намного реже формируются побеги 3-го порядка (5,1%) при одновременном нарастании за счёт верхушечных почек и образовании побегов ветвления (2,6%). Также редко образуются генеративные побеги (6,5%).

В таблице 4 показано многообразие морфотипов, появившихся на второй год на основе побегов с отмершей верхушечной почкой. Объем выборки во второй год – 79 парциальных побегов, в третий год – 60. Можно видеть, что здесь резко преобладает (70,9%) морфотип с одним побегом второго порядка (двухосная система двухлетнего побега или симподий – монохазий).

Таблица 4

**Пути формирования парциальных кустов брусники
из побегов с отмершей верхушечной почкой в первый год жизни**

2005 год	2006 год	2007 год	Частота, %	Примечание
↑	↑ 22,8%	↑	8,3	Без изменений
		↑↑↑↑	8,3	Образование побегов 2-го порядка
	↑↑↑↑ 70,9%	↑↑↑	13,3	Без изменений
		↑↑↑↑	26,7%	Образование побегов 3-го порядка
		↑↑↑↑	3,3	Образование побегов 3-го порядка, образование дополнительных побегов 2-го порядка
		↑↑↑↑	16,7	Наращение побегов 2-го порядка верхушкой
		↑↑↑	5,0	Образование дополнительных побегов 2-го порядка
		↑↑↑	5,0	Наращение побегов 2-го порядка верхушкой, образование дополнительных побегов 2-го
		↑↑	5,0	Образование генеративных побегов
	↑↑↑ 6,3%	↑↑↑	3,3	Без изменений
		↑↑↑↑	1,7	Наращение побегов 2-го порядка верхушкой
		↑↑↑↑	3,3	Образование дополнительных побегов 2-го порядка, образование побегов 3-го порядка

Условные обозначения те же, что и в таблице 3.

На третий год наблюдения в основном происходит образование побегов 3-го порядка (26,7%), нарастание имеющихся побегов верхушечной почкой (18,4%), образование побегов 2-го порядка (13,3%), одновременное нарастание верхушкой и образование побегов ветвления (11,6%). Без всяких изменений остается структура побега в 24,9% случаев. В 5% случаев возможно образование генеративных побегов.

Таким образом, в течение трёх лет возможно формирование различных морфоструктур побега – от одноосных побегов до парциальных кустов. На второй и третий год в большинстве случаев у побегов с живой в первый год верхушечной почкой остается структура одноосного побега (однолетнего, двухлетнего или трехлетнего). В том случае, если на второй год образовались побеги замещения, то на третий год происходит нарастание побегов 2-го порядка верхушечной почкой, появляются побеги 3-го порядка, а также образуются дополнительные побеги 2-го порядка (в основном – побеги формирования). У побегов с погибшей в первый год верхушечной почкой на второй год происходит образование побегов 2-го порядка, на третий год – образование побегов 3-го порядка.

2.7. Поливариантность побеговых систем *Vaccinium vitis-idaea*¹⁵

Vaccinium vitis-idaea представляет собой рыхлый геоксильный кустарничек, который состоит из пространственно разобщенных парциальных образований, объединенных под землей длинными подземными побегами. Такая форма роста обеспечивает вегетативную подвижность вида, способность освоения им новых территорий и самоподдержание его ценопопуляций.

Разрастание особей *Vaccinium vitis-idaea* по площади ценоза происходит в результате образования из спящих почек ксилоризомов многочисленных надземных побегов формирования. Система побега формирования у *V. vitis-idaea* по длительности нарастания моноподиально-симподиальная (Мазуренко, Хохряков, 1977): моноподиальное нарастание побега формирования сменяется симподиальным на первый-третий год развития. В результате исследования парциальных образований *V. vitis-idaea* были выделены и описаны различные побеги и побеговые системы. Установлено, что формирование парциального образования начинается с одноосного однолетнего вегетативного побега (побега формирования). Одноосный однолетний вегетативный побег формирования образован 7–17 метамерами. Длина его варьирует от 2,1 до 19,7 см. Дальнейшее его развитие может продолжаться по 2 путям (рис. 32).

¹⁵ Материалы этого раздела перекликаются с предложенными в предыдущем. Они расширяют представления о возможных переходах в развитии побеговых систем, их конвергенциях и гомологиях. Исследования проведены в условиях центральной части Кировской области, типичных для роста брусники. – Прим. автора раздела (НС).

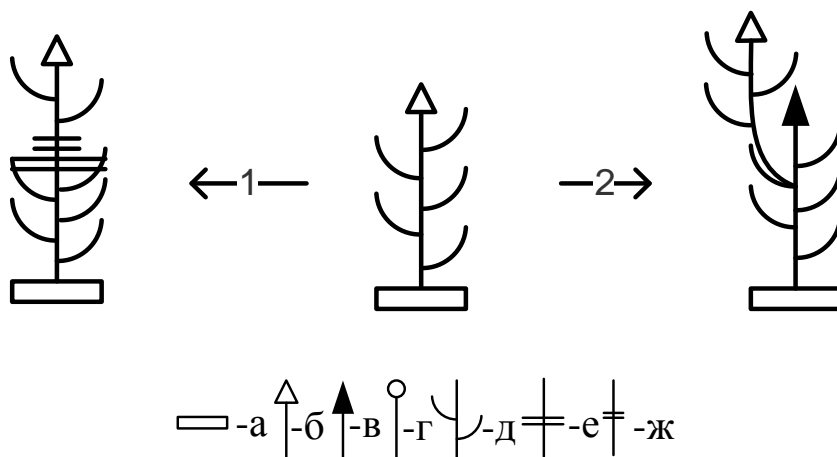


Рис. 32. Возможные пути развития одноосного однолетнего вегетативного парциального образования. Условные обозначения: а – многолетние части побегов; б – вегетативный побег; в – побег с отмершей верхушечной почкой; г – соцветие; д – узлы с листьями; е – границы годичных приростов; ж – метамеры того же строения, что и расположенные выше.

В случае, когда верхушечная почка остается живой, продолжается моноподиальное нарастание (рис. 32, 1). При отмирании верхушечной почки (рис. 32, 2) из почки регулярного возобновления формируется побег второго порядка, таким образом формируется симподий в виде монохазия.

Дальнейшая судьба двухлетних парциальных образований весьма разнообразна.

Двухлетние вегетативные парциальные образования, представляющие один из дальнейших возможных путей развития одноосных однолетних побегов по типу моноподия, могут сформировать 5 различных типов трехлетних побеговых систем. Возможными вариантами их развития может быть образование симподия по типу монохазия, дихазия и плейохазия при отмирании верхушечной почки исходного одноосного двухлетнего вегетативного побега (рис. 33, 1, 2, 3). Дальнейшее моноподиальное нарастание побега продолжения главной оси представлено на рис. 33, 4. Рисунок 33, 5 демонстрирует вариант, когда моноподиальное развитие побега заканчивается формированием терминального соцветия. Длина одноосных двухлетних вегетативных парциальных образований варьирует от 3,8 до 21,1 см. Величины годичных приростов незначительно различаются, но достаточно близки. Второй годичный прирост образован большим числом метамеров, состоит из 11–15 метамеров. Соответственно здесь формируется и больше живых листьев – 6–9 шт. Годовые приросты несут листья срединной формации, разделяющие их метамеры с короткими междоузлиями – редуцированными чешуевидными листьями.

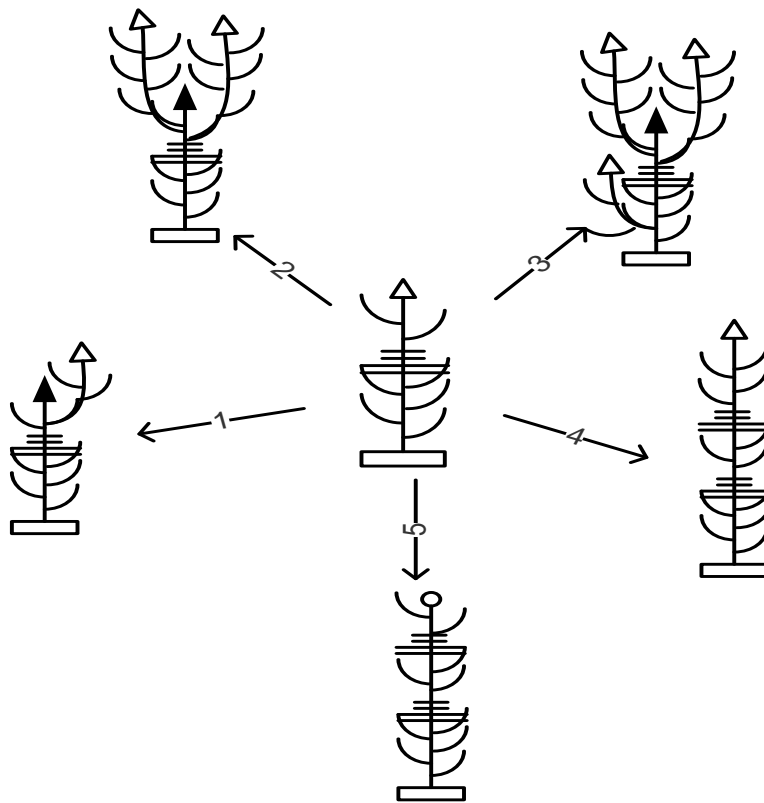


Рис. 33. Возможные пути развития одноосного парциального образования с двухлетней вегетативной частью. Условные обозначения как на рис. 32.

На основе двухлетнего симподия в виде монохазия можно ожидать развитие также 5 различных трехлетних побеговых систем (рис. 34), как двухосных, так и трехосных.

Четырехлетние побеговые системы возникают конвергентно, они представлены вегетативными и вегетативно-генеративными двух- и трехосными образованиями. На четвертый год развития парциальных образований формируется максимальное число побеговых систем – до 24. Пятилетние побеговые системы образуются дивергентно и представлены всего шестью вариантами. Дальнейшее развитие этих побеговых систем (их старение) сводится к образованию трех типов шестилетних парциальных образований, двух типов – семи- и восьмилетних формирований (рис. 35). Это демонстрирует высокие адаптационные способности *Vaccinium vitis-idaea* в формировании побеговых систем. Такую особенность побегообразования можно оценить как описанный ранее С. Б. Кузнецовой (2007) для *Atragene sibirica* тип поливариантности, сочетающий в себе признаки и структурной, и динамической поливариантностей: поливариантность развития побеговых систем, обеспечивающей многообразие структурных элементов тела растения и способов их формирования.

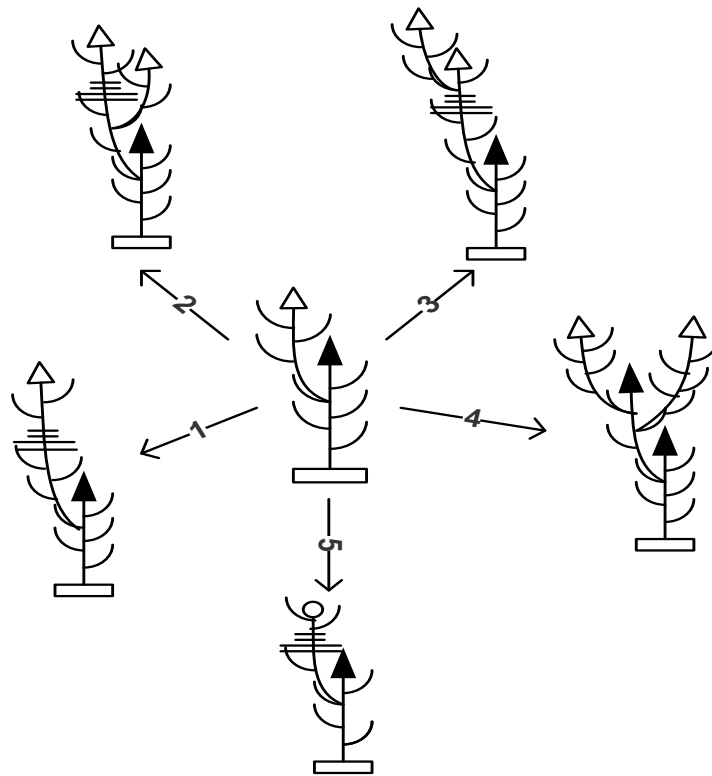


Рис. 34. Возможные пути развития двухлетнего симподия в виде монохазия. Условные обозначения как на рис. 32.

Таким образом, развитие парциальных образований *Vaccinium vitis-idaea* может идти по двум путям в течение 8–10 лет. Наиболее продолжительное развитие побеговых систем наблюдается в случае, когда нарастание побега формирования (главной оси) продолжается до трехлетнего возраста (линии 1.1, 1.3). Образование боковых побегов начинается на втором году жизни, III порядка – на 3–4 году и продолжается до 6–8 летнего возраста, IV порядка – на 4–5 году и до 7–9 лет, V порядка – на 6–8 году и до 9–10 лет, VI порядка на 7–8 году и до 10 и более лет. В количественном отношении в системе побега формирования *V. vitis-idaea* с возрастом поливариантность парциальных образований возрастает от 2 типов двухлетних систем до 24 типов четырехлетних побеговых систем, которые могут формироваться разными способами. Старение парциальных образований независимо от типа их формирования происходит весьма однотипно. Из 15 вариантов пятиосных систем формируется только 6 вариантов шестиосных. Поливариантность в развитии парциальных образований *V. vitis-idaea* является одним из механизмов приспособления вида к жизни в условиях травяно-кустарничкового яруса хвойных лесов, демонстрирует высокие адаптационные возможности кустарничков как древесных растений на уровне побегов и их систем, о чём упоминалось в первой главе.

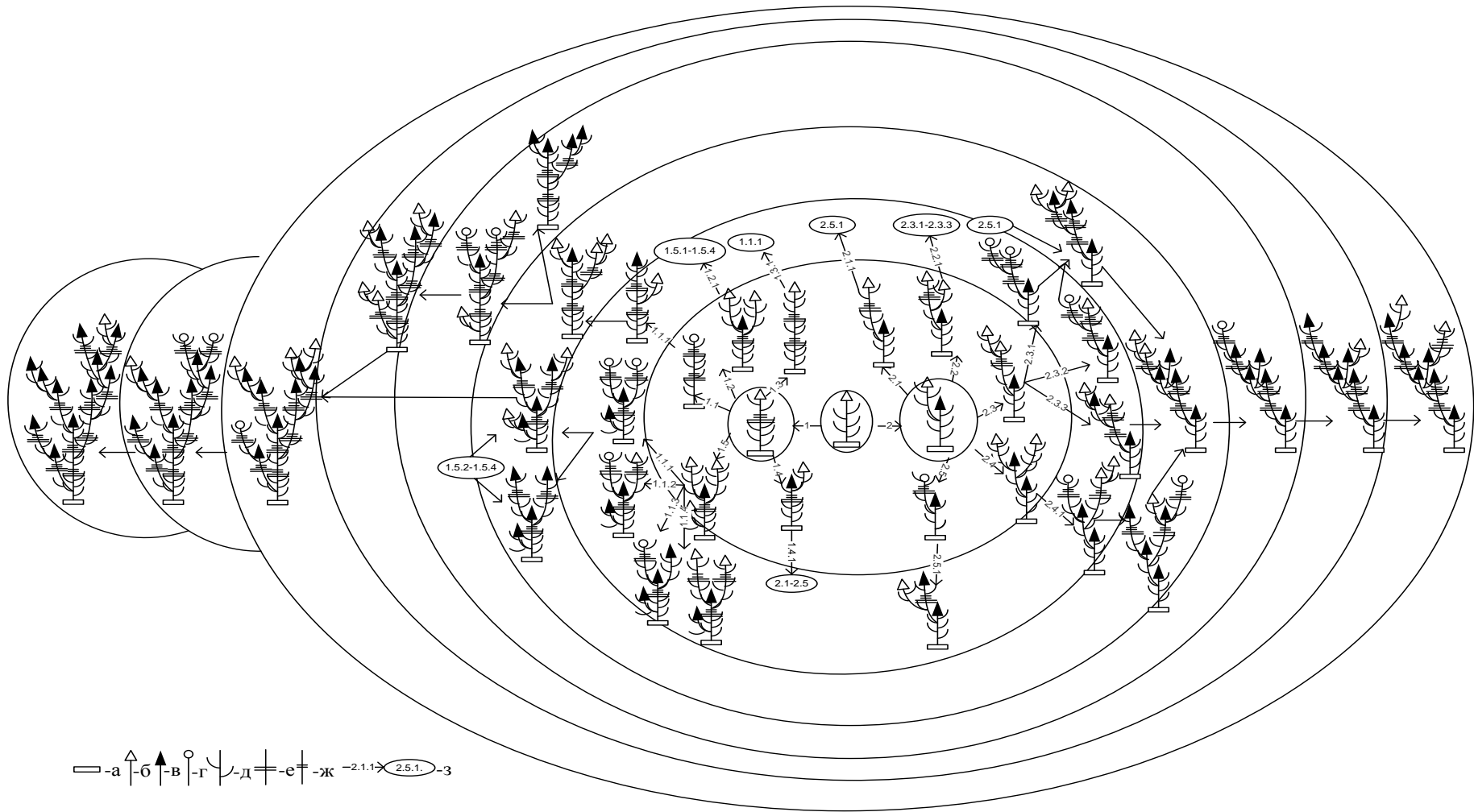


Рис. 35. Общая схема возможных путей развития парциальных образований *Vaccinium vitis-idaea* на основе исходного вегетативного побега. Условные обозначения: а – многолетние части побегов; б – вегетативный побег; в – побег с отмершей верхушечной почкой; г – соцветие; д – узлы с листьями; е – границы годичных приростов; ж – узлы и междоузлия; з – побеговая система подобная 2.5.1. Каждое кольцо соответствует году.

2.8. Развитие парциальных образований у зрелых генеративных особей *Atragene sibirica* при наличии опоры

Кустарниковая лиана *Atragene sibirica* – это единственный представитель древесных лиан на территории Западной Сибири и в Европейской России. *A. sibirica* внесен в региональные списки редких и исчезающих растений европейской части России (Редкие и исчезающие ..., 1981). В Кировской области он отнесен к числу редких и уязвимых видов растений, нуждающихся в постоянном контроле и наблюдении (Красная книга..., 2001). В восточной части ареала (Хабаровский край и Магаданская область) на основании исключительной редкости на территории Дальневосточного региона этот вид рекомендовано относить к I группе редкости – исчезающие виды (Денисов, 2004).

Биоморфология кустарниковых лиан охарактеризована в работах немногих авторов (Хохряков, Мазуренко, 1968; Мазуренко, 1973а, б; Мазуренко, Хохряков, 1977; Барыкина, Чубатова, 1983, 2004; Барыкина, 2005). В то же время, в отдельных таксонах они, по-видимому, играли важную роль в ряду изменений жизненных форм от древесных к травянистым (Иванова, 1968; Соколова, 1973; Гатцук с соавт., 1974; Гатцук, 1976). Изучение изменений этих биоморф в течение индивидуального развития особи на примере конкретных видов необходимо для конкретизации их роли и места в эволюции жизненных форм цветковых растений, оценки состояния вида в условиях естественных местообитаний, разработке мер охраны и введения в культуру.

Изучено развитие парциального образования при наличии опоры у зрелых генеративных особей *Atragene sibirica*.

Исследования проводили в Кировской области (окрестности города Кирова, села Кстинино, села Бурмакино, села Великорецкое) и в Ханты-Мансийском автономном округе (окрестности города Ханты-Мансийска и далее в восточном направлении – окрестности деревни Шапша, деревни Ярки Ханты-Мансийского района Тюменской области).

В Кировской области исследования и сбор материала проводили в ельниках-кисличниках с *Abies sibirica*, сосново-еловых лесах вейниково-разнотравных, березняках, сосново-елово-березовых лесах подзоны южной тайги. В окрестностях города Ханты-Мансийска *Atragene sibirica* встречается в хвойных (елово-кедровых, елово-кедрово-пихтовых) и березовых лесах, на склонах оврагов, по берегам малых рек и ручьев. Сбор материала проводили в елово-кедровых с *Abies sibirica* бруснично-мелкотравно-зеленомошных, кедровых долгомошно-хвощевых, березовых с *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* мелкотравных и мелкотравно-кустарничковых лесах.

В результате исследований выявлено, что основой для формирования скелетной оси *Atragene sibirica* служат побеги формирования, развивающиеся из спящих почек (Кузнецова, 2007). По наличию или отсутствию

собственной корневой системы, по положению почек, из которых развиваются побеги формирования (подземные, приземные), по выполняемым ими функциям у княжика выделено (Кузнецова, 2007) три типа побегов формирования (рис. 18). Строение их систем разнообразно и зависит от онтогенетического состояния особи, наличия опоры, условий освещения, типа побега формирования.

В зрелом генеративном онтогенетическом состоянии при наличии опоры онтобиоморфа княжика – листолазающая кустарниковая лиана. Основу «скелета кроны» составляют удлиненные многометамерные побеги формирования двух типов. Побеги формирования первого типа развиваются из спящих почек на резидях корневищ и имеют геофильный участок длиной до 70 см. Придаточные корни на геофильном участке побега усиленно растут и утолщаются, образуя позднее вторично-стержневые корневые системы. Побеги формирования второго типа возникают из спящих почек, расположенных в базальной части главного побега или побегов формирования первого типа у поверхности почвы, и если обладают корневищным участком, то небольших размеров, обычно направленным косо вверх. Побеги этих двух типов могут нарастать моноподиально 1–2 года и ветвятся до 8 порядков. Обладая высокой степенью самостоятельности, вплоть до образования собственной корневой системы и функцией омоложения всей побеговой системы растения, эти побеги формирования образуют свои автономные системы (рис. 36).

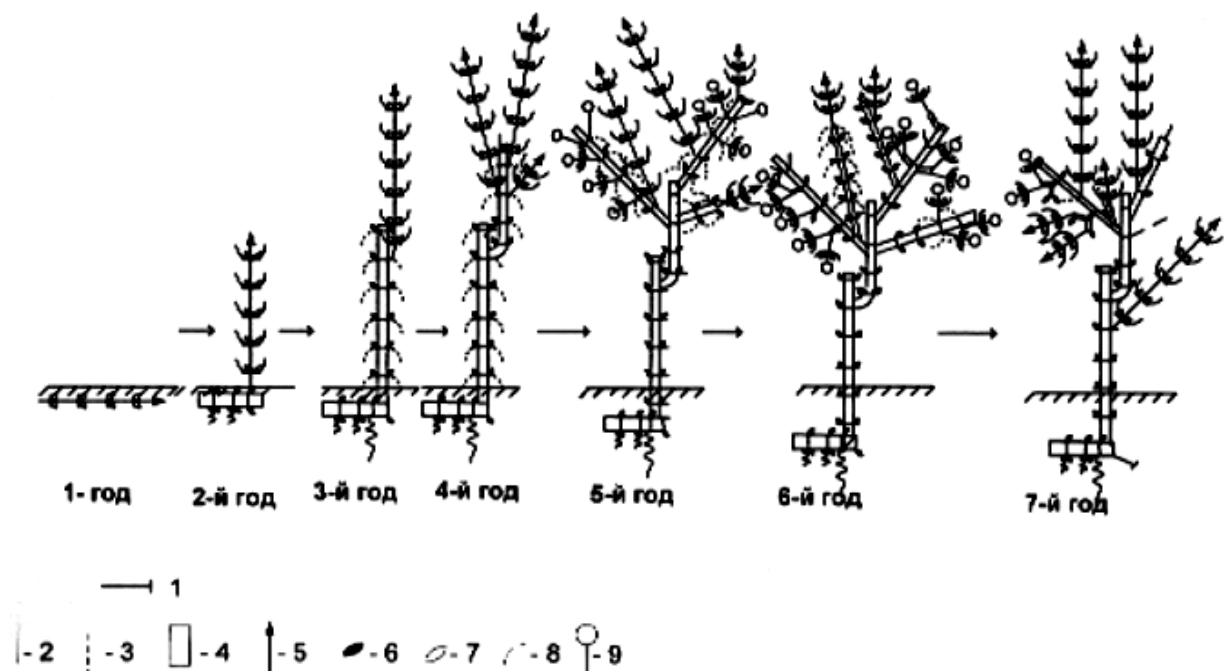


Рис. 36. Развитие СПФ₁ на опоре. Условные обозначения: 1 – побеговая система, подобная исходной, 2 – однолетние части побегов; 3 – отмершие части побегов; 4 – многолетние части побегов; 5 – вегетативный побег; 6 – отмершая почка; 7 – живая почка возобновления; 8 – черешки отмерших листьев; 9 – цветок.

Большой степенью самостоятельности обладают системы побегов формирования, развивающиеся из спящих почек на резцах корневищ, со своей собственной вторично-стержневой корневой системой. Именно эти побеги формирования и их системы служат основным элементом полицентрических зрелых генеративных особей.

Развитие надземной части побеговой системы – кроны стволика обеспечивается за счет побегов формирования третьего типа, развивающихся из надземных спящих почек на высоте от 30 до 100–150 см над уровнем почвы (рис. 37). Системы побегов формирования, развивающиеся в кроне менее автономны: живут меньшее количество времени (не более 5 лет) и имеют меньший порядок ветвления (не более 5), не имеют собственной корневой системы. Чем выше в «кроне» образуются системы побегов формирования, тем они более мелкие, с все быстрее проходящим основным циклом и все более сильным отмиранием, на что также указывали для других кустарников М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряков (1977).

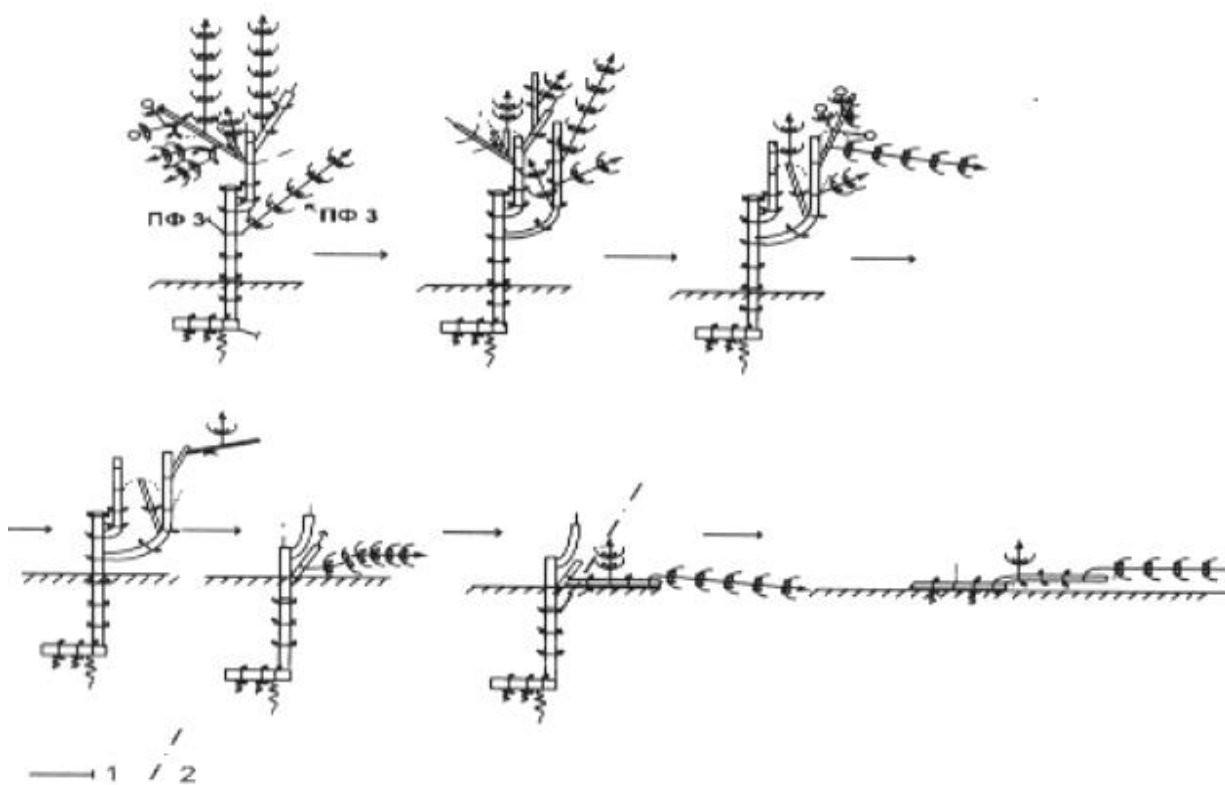


Рис. 37. Развитие СПФ₃ на опоре. Условные обозначения: 1 – побеговая система, подобная исходной; 2 – морфологическая дезинтеграция; ПФ 3 – побег формирования третьего типа.

При старении побеговой системы парциального образования на 9–10 год из спящих почек в основании побега формирования 3 типа развивается побег следующего порядка, но он обычно не находит опоры: мал по размерам

(2–6 междоузлий, длиной до 15–55 см) и с более тонким стеблем. Поэтому его можно оценить как побег дополнения (в смысле М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова, 1977). Отдельные такие побеги полегают. Видимо, так чаще всего образуются стелющиеся ветви княжика в лесу и на откосах. В системе скелетной оси это самые старые побеговые системы. У них нет придаточных корней. Иногда это сменяющие друг друга отдельные небольшие вегетативные побеги – по сути симподиальная система, построенная по типу монохазия (с 1 побегом замещения). Поэтому развитие скелетной оси в пределах парциального куста заканчивается на 11–12 год. Развитие составной скелетной оси продолжается, по-видимому, значительно дольше. Установить это трудно: после отмирания системы исходного побега формирования разрушаются и его базальные участки. Поэтому наблюдать всю побеговую систему у *Atragene sibirica*, особенно за пределами коммуникационного корневища, как и у всех вегетативно-подвижных растений, невозможно.

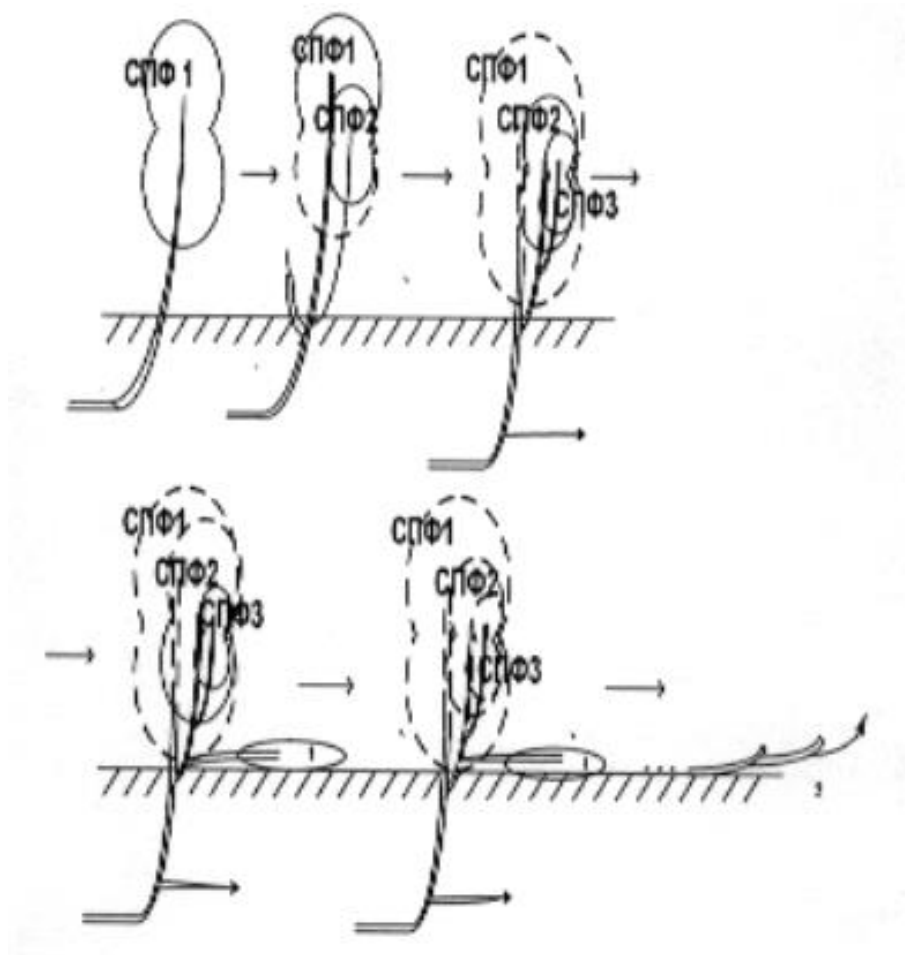


Рис. 38. Развитие парциального образования *Atragene sibirica*. Условные обозначения: СПФ₁, СПФ₂, СПФ₃ – системы побегов формирования первого, второго и третьего типов соответственно; 1 – полегающая система побегов формирования; 2 – симподий.

В связи с морфологической поливариантностью (наличие разных типов побегов формирования) структурные элементы особей *Atragene sibirica* развиваются по следующей схеме (рис. 38): побег формирования первого типа – развитие системы побега формирования первого типа – формирование парциального куста из системы побега формирования второго и третьего типа – симподий из вегетативно-генеративных побегов на резиде – вегетативный розеточный побег на резиде.

Таким образом, на основе полученных данных модель структурного элемента особи *Atragene sibirica* можно представить следующим образом (рис. 39). Полностью увидеть ее в природе невозможно. Обрыв развития может быть на любой стадии и зависит не только от онтогенетического состояния, но и от условий обитания (наличие опоры, освещение). Системы побегов формирования второго и третьего типов являются гомологами по положению. Это системы боковых осей по отношению к побегу первого типа. Данные гомологии указывают на потенциальные возможности изменения побеговых систем. Их конечные элементы – симподии из резидов вегетативных побегов последовательных порядков – формируются и по краям кроны систем побега формирования всех типов и представляют стелющиеся оси.

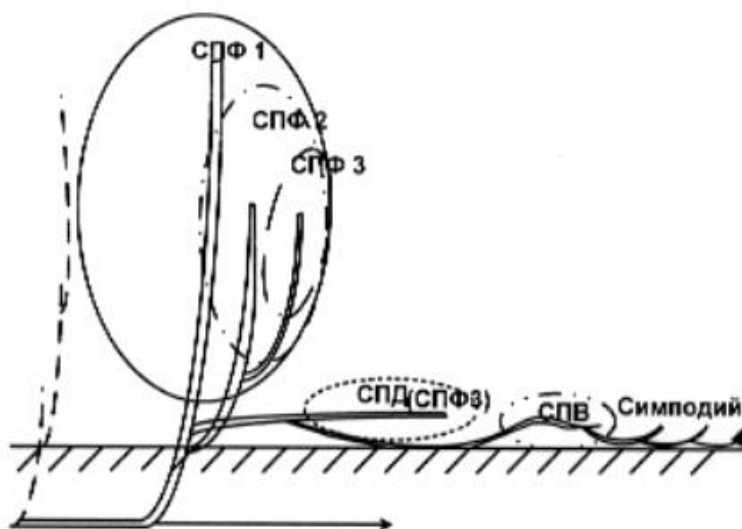


Рис. 39. Модель структурного элемента особи *Atragene sibirica*. Условные обозначения: СПФ₁, СПФ₂, СПФ₃ – системы побегов формирования первого, второго и третьего типов соответственно; СПД – система побега дополнения; СПВ – система побега ветвления

2.9. Значение генеративных побегов в выделении архитектурных моделей у древесных растений умеренной зоны

Многие исследователи (Антонова, Азова, 1999; Федорова, 2006; Тимонин, 2007) отмечают, что многочисленные попытки использовать

концепцию архитектурных моделей, предложенную F. Hallé et al. (1978), применительно к большинству древесных растений умеренной зоны не увенчались успехом.

По нашему мнению, такое состояние проблемы связано как с различиями в строении и ритмике развития древесных растений умеренной и тропической зон, так и с недостатками самой концепции. Так, все процессы, связанные с ростом, цветением и плодоношением, у древесных растений умеренной зоны резко ограничены временным фактором, прерываясь длительным периодом покоя. Древесные растения умеренной зоны, в отличие от большинства деревьев влажных тропических лесов, интенсивней ветвятся и имеют закрытые почки. Переход от моноподиального нарастания к симподиальному, особенно на осях низших порядков, у многих видов обусловлен или гибелью верхушечной меристемы вследствие воздействия внешних факторов, или эндогенными причинами. Смена же способа нарастания осей многих тропических видов связана с переходом верхушечной меристемы во флоральное состояние. К недостаткам концепции следует отнести нечетко сформулированные признаки конструктивных элементов и не всегда последовательный учет положения соцветий в побеговой системе растений (как правило, обращается внимание на их расположение на осях первого и второго порядков ветвления).

Выделение основных групп архитектурных моделей мы проводили в соответствии с концепцией F. Hallé et al. (1978), учитывая такой признак, как репродуктивное или вегетативное состояние меристем, формирующих оси I и последующих порядков ветвления. Данный признак непосредственно связан с положением и ролью генеративных побегов в формировании кроны древесных растений.

Под генеративными побегами мы понимаем структуры, развивающиеся за один цикл роста в результате силлептического ветвления и включающие в себя систему цветоносных осей, которая часто соответствует понятию «соцветие» (Костина, 2005, 2006, 2008). Такой подход к выделению генеративных побегов позволяет рассматривать системы как с верхушечными соцветиями, так и с интеркалярным расположением пазушных цветоносов, как с листьями срединной формации, так и без них. Основное внимание уделяется ритмологическому критерию: генеративные побеги рассматриваются как один из вариантов систем, формирующихся за один цикл роста.

Генеративные побеги древесных растений умеренной зоны являются четкими конструктивными элементами, хорошо различимыми в кроне большинства растений благодаря наличию в основании этих побегов почечного кольца. Это дает возможность использовать их наряду с вегетативными побегами, формирующимися за один цикл роста, как при

выявлении закономерностей организации побегового тела древесных растений, так и при описании побеговых систем.

По степени участия генеративных побегов в построении многолетней осевой системы растения мы выделяем пять групп архитектурных моделей.

К первой группе относятся невысокие геоксильные кустарники, например *Spiraea alba* Du Roi., *S. japonica* L. f., *Rosa rugosa* Thunb., *Diervilla lonicera* Mill., *Symphoricarpos albus* (L.) Blake, *Genista tinctoria* L. Многолетняя осевая система этих кустарников строится на основе генеративных побегов, длина которых в пределах одного растения может варьировать от 15–20 см до 1,5 м и более. Наиболее мощные генеративные побеги, формирующиеся из почек, расположенных приземно или подземно, выполняют функцию стволиков (рис. 40, А).

Ко второй группе принадлежат деревья и кустарники, у которых в формировании ствола и отходящих от него ветвей непосредственное участие принимают наряду с вегетативными, и генеративные побеги, достигающие в длину 1 м и более, как, например, у видов родов *Aralia* (рис. 40, В), *Cornus*, *Catalpa* (рис. 40, С).

К третьей группе относятся многие деревья и кустарники умеренной зоны (виды родов *Acer*, *Juglans*, *Aesculus*, *Malus*., *Pyrus*, *Crataegus*, *Sorbus*, *Betula*, *Alnus*), у которых генеративные побеги если и принимают участие в формировании осей I и II видимых порядков ветвления, то только на завершающих этапах. Однако оси более высоких видимых порядков ветвления у видов этой группы образуются с непосредственным участием генеративных побегов, причем особенности их строения определяют специфику формирующихся систем, что отражается на внешнем облике кроны (Костина, 2008).

Так, например, у *Acer platanoides* L. нарастание ствола (ось I видимого порядка ветвления), в образовании которого принимают участие только вегетативные побеги, происходит, в основном, моноподиально. Возможная смена моноподального нарастания на симподиальное обусловлена внешними факторами. Оси II–IV порядков ветвления в течение двух-семи лет (в зависимости от мощности) в основном нарастают моноподиально, затем симподиально. Перевершинивание связано с образованием из терминальных почек генеративных побегов с верхушечными соцветиями. Далее генеративные побеги формируют ложнодихотомические системы, развитие которых может происходить в течение 5–6 и более лет. Данные системы и определяют специфический облик кроны дерева (рис. 40, D). Образование осей V–VII порядков ветвления происходит на основе только генеративных побегов.

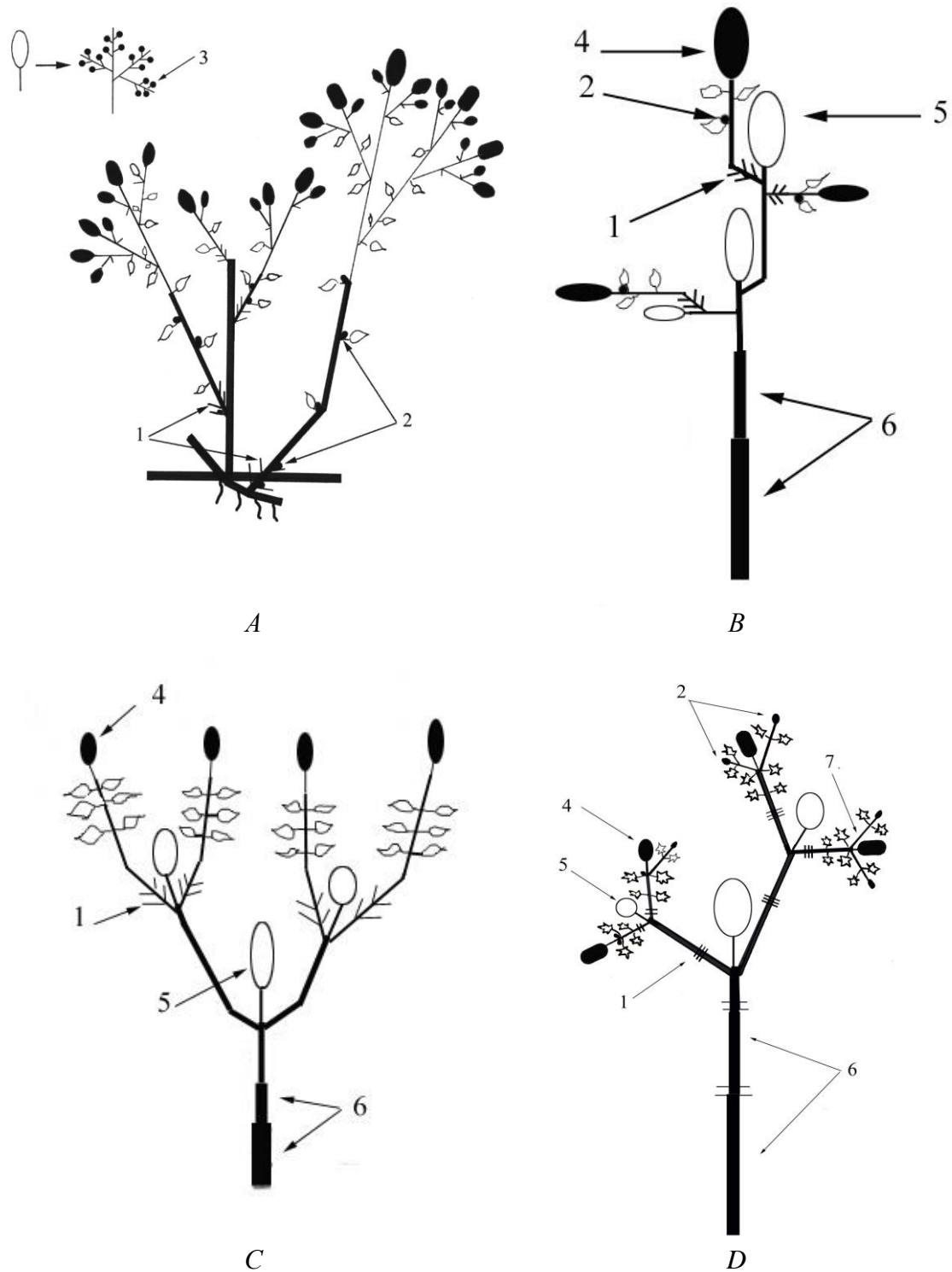


Рис. 40. Варианты многолетних осевых систем. Условные обозначения: А – формирование куста *Spiraea japonica* на основе генеративных побегов: 1 – почечная чешуя; 2 – генеративная почка; 3 – цветок; В – формирование осей I и II видимых порядков ветвления у видов рода *Aralia*: 4 – соцветие текущего года; 5 – соцветия прошлых лет, 6 – приросты; С – формирование осей I и II видимых порядков ветвления у видов рода *Catalpa*; D – формирование скелетной оси III видимого порядка ветвления у *Acer platanoides*: 7 – силлептический побег.

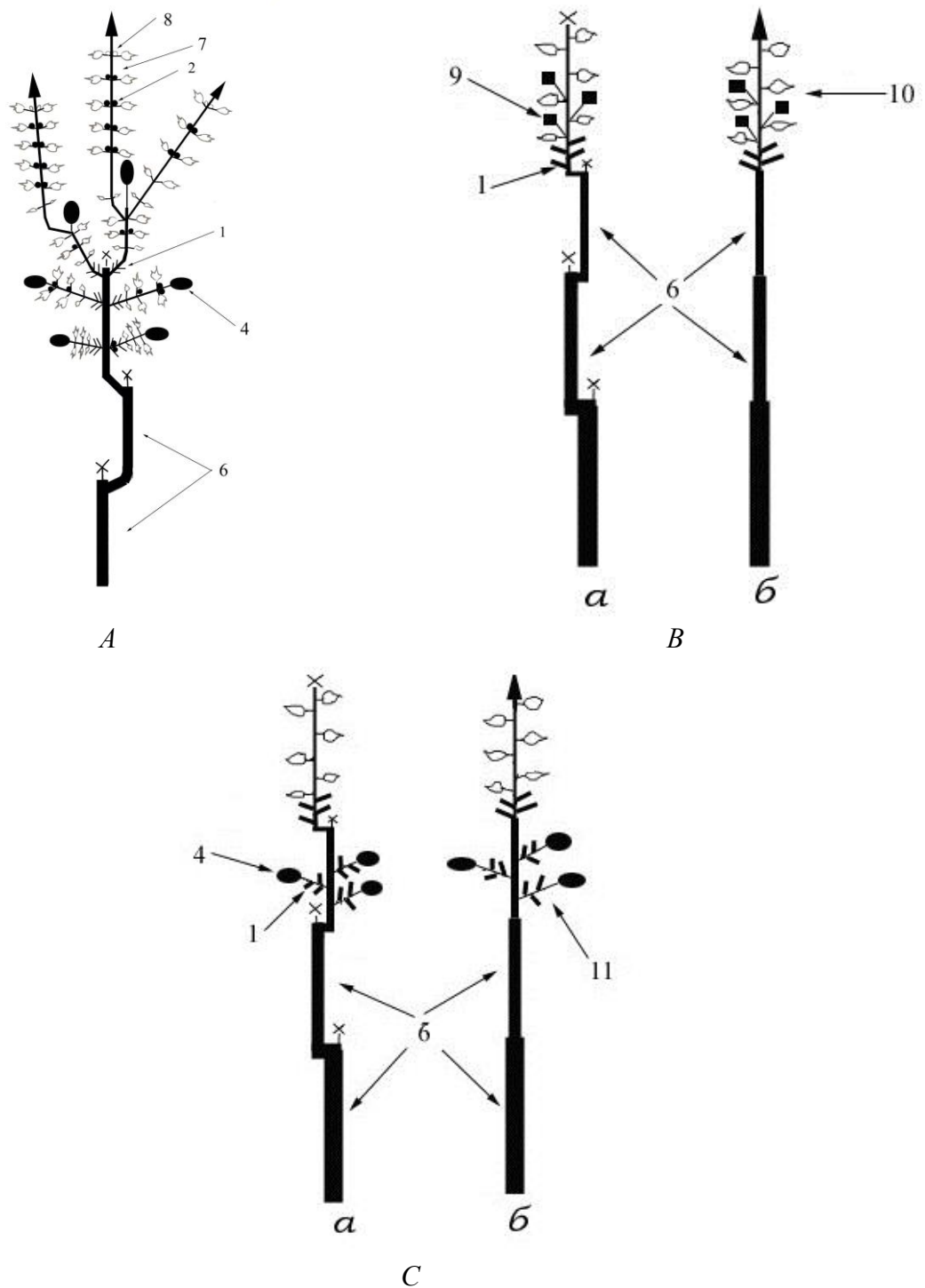


Рис. 41. Варианты многолетних осевых систем (продолжение). Условные обозначения: А – формирование скелетной оси III видимого порядка ветвления у *Acer tataricu*: 8 – вегетативная почка; В – формирование моноподиальных (а) и акросимподиальных (б) осей у видов 4 группы архитектурных моделей: 9 – пазушный цветнос, 10 – генеративный побег моноподиального типа; С – формирование моноподиальных (а) и акросимподиальных осей (б) у видов 5 группы архитектурных моделей: 11 – однолетний генеративный побег.

У *Acer tataricum* L. формирование осей всех видимых порядков ветвления происходит в результате симподиального нарастания, обусловленного эндогенными факторами. Генеративные побеги развиваются из пазушных почек и принимают участие в построении осей II и последующих порядков ветвления (рис. 41, А). Системы генеративных побегов существуют в течение двух-четырех лет. В зрелом генеративном онтогенетическом состоянии большая часть генеративных почек образуется на удлинённых, хорошо заметных в верхней части кроны вегетативных побегах или на силлептических побегах, формирующихся под соцветием (рис. 41, А).

Четвёртую группу составляют виды с моноподиальным типом генеративных побегов (виды родов *Quercus*, *Tilia*, *Frangula*, *Lonicera*, *Euonymus*). Специфика данной группы заключается в том, что генеративные побеги моноподиального типа влияют на изменение архитектоники древесных растений меньше, чем генеративные побеги симподиального типа, поскольку сохраняется возможность как моноподиального, так и акросимподиального нарастания осей (рис. 41, В, а, б).

Пятую группу составляют деревья и кустарники с однолетними генеративными побегами (представители родов *Prunus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Salix*, *Populus*, *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Acer negundo* L.). У представителей данной группы оси всех видимых порядков ветвления состоят только из вегетативных побегов. Генеративные побеги не принимают непосредственного участия в формировании многолетней осевой системы растения, однако их локализация (на укороченных или удлинённых побегах) существенно сказывается на структуре кроны (рис. 41, С, а, б). Например, у многих видов рода *Populus*, а также у *Prunus avium* L., *Acer rubrum* L., вегетативные побеги четко дифференцированы на ауксибласты и брахибласты. Основное число генеративных побегов образуется на брахибластах, сохраняющих способность к длительному моноподиальному нарастанию. Крона данных видов состоит из относительно небольшого числа основных скелетных ветвей, покрытых многочисленными брахибластами.

У многих же видов рода *Salix*, *Prunus cerasus* L., напротив, ежегодно образуется большое количество удлинённых побегов, на которых, в основном, и закладываются генеративные почки. Это приводит к быстрому оголению скелетных осей и ведет к загущению кроны.

У двудомных растений, например *Acer negundo* L. и *Fraxinus pennsylvanica* L., различия в строении генеративных побегов мужских и женских растений влияют на интенсивность ветвления почек. Этот процесс, в свою очередь, во многом определяет скорость оголения скелетных осей: у женских растений оно происходит быстрее, чем у мужских, поэтому крона женских растений более сквозистая (Костина, 2008).

Следует обратить внимание, на сходство между четвёртой и пятой группами архитектурных моделей, Оно заключается, во-первых, в том, что после вступления в генеративный период скелетные оси сохраняют способность к дальнейшему моноподиальному или акросимподильному нарастанию. Во-вторых, пазушные цветоносы генеративных побегов моноподиального типа (за исключением видов рода *Tilia*), также как и однолетние генеративные побеги, после цветения и плодоношения опадают, при этом узел материнского побега, на котором они располагались, оголяется. Однако между этими группами архитектурных моделей имеются и существенные различия:

1) В основном все виды, относящиеся к пятой группе, имеют ранние сроки цветения. Сроки же цветения видов, относящихся к четвёртой группе, во многом определяются положением пазушных цветоносов на оси генеративного побега.

2) Группировки цветков у видов четвёртой группы формируются на текущем приросте и защищены общими почечными чешуями, в то время как у видов пятой группы каждая из группировок цветков, развивающаяся на предыдущем приросте, имеет собственные почечные чешуи. Это увеличивает степень ее автономности и защиты в зимний период.

3) Поскольку однолетние генеративные побеги пятой группы имеют обычно меньшие размеры, чем генеративные побеги четвёртой группы, то в кроне древесных растений в целом их формируется больше. Это увеличивает число возможных вариантов расположения однолетних генеративных побегов на материнских осях, в зависимости от положения этих осей в кроне и выполняемых ими функций.

Наибольшее число древесных растений умеренной зоны имеет архитектурные модели, относящиеся к последним трем группам. Это связано с тем, что значительная часть вегетационного периода у представителей данной жизненной формы уходит на подготовку к зимнему периоду. Присущие же этим группам архитектурных моделей особенности строения генеративных побегов, их ритма развития и расположения в кроне, позволяют всем процессам, связанным с ростом и цветением, сместиться на весну или начало лета, что оказывается биологически выгодным. Особенно это касается ветроопыляемых видов, которые цветут до распускания листьев.

Выделение структурных элементов в теле древесного растения значительно труднее, чем у трав. По-видимому, это определяется меньшей автономностью этих элементов и, соответственно, большими взаимосвязями корневой и побеговых систем, а также – формированием побеговых систем не только из почек возобновления, но и из спящих, особенно, если это не относится к побегам формирования и дополнения. Тем не менее, представленные материалы иллюстрируют возможность единых подходов к

характеристике структурных элементов древесных и травянистых растений, особенно – ползучих трав. На это и должны быть направлены дальнейшие исследования.

Особого внимания заслуживает проблема роли генеративной сферы в формировании структуры древесного растения. К настоящему времени очевидно три способа включения несущей цветки части побега в структуру целостного растения: генеративная сфера развивается одновременно с конструктивной вегетативной частью и ось её неконструктивна (верхушечное соцветие) или конструктивна (интеркалярное соцветие); развивается на следующий год после формирования вегетативной сферы и на её основе и неконструктивна.

ГЛАВА III. БИОМОРФОЛОГИЯ АВТОТРОФНЫХ НАЗЕМНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Условия сезонного климата, когда часть календарного года неблагоприятна для роста и развития абсолютного большинства растений, вызывают существенные перестройки их ритма сезонного развития и внешнего облика. Наиболее явно это проявляется у травянистых растений, представленных в сезонном климате большим спектром жизненных форм и поведенческих особенностей. Они всегда находились в центре внимания исследователей, поэтому по биоморфологии травянистых растений к настоящему времени накоплен обширный материал, частично представленный в данной главе.

3.1. Побегово-корневые комплексы у орхидных

Побег и корень являются главными и равноценными органами высших растений (Arber, 1930; Гатцук, 1974). Одна из наиболее важных, но относительно мало исследованных задач биоморфологии – познание сопряженности развития подземных и надземных органов растения как целостного организма (Барыкина, 1999). В некоторых случаях весьма затруднительно провести границу между побегом и корнем, и они выступают в качестве единой структурной единицы, например, при образовании «стеблекорня» у каудексовых растений. Строгая пространственно-временная детерминированность заложения и роста придаточных корней наблюдается у подавляющего большинства представителей семейства орхидных (Holm, 1904; Holttum, 1955; Смирнова, 1986; Татаренко, 1996). Число, размеры, место и время заложения корневых зачатков часто видоспецифично. Например, у видов трибы *Vandaeae*, а так же у *Neottia*, *Aphylorchis*, *Limodorum*, *Spiranthes sinensis*, у ряда видов рода *Goodyera* каждый метамер побега несет 1–2 придаточных корня. Строго определенная локализация корней в пределах одноосного побега отмечена нами у *Dactylostalyx ringens*, всегда имеющего только 1 корень на втором метамере побега, у *Platanthera ussuriensis*, всегда несущего 2 корня на 3–4 метамере, и у ряда других видов рода *Platanthera*.

Идею единства побега и расположенных на нем корней ряд авторов подчеркнули использованием термина «корнепобег»¹⁶ (Бологова, 1993; Жмылев, 2004; Коломейцева, 2006). Полностью разделяя их взгляды и поддерживая идею включения корня в систему структурных и функциональных единиц растения, мы предлагаем использовать для

¹⁶ В сложных двукоренных словах одна часть обычно отражает действие, происходящее со второй частью слова: корнеобразование, корнеотпрысковость, или результат процесса, например, утолщения: корнеклубень и корнеплод. Лингвисты не рекомендуют использовать такие термины, как «корнепобег» или «корнепочка», где объединены два равнозначимых слова. – Прим. автора раздела.

обозначения этой морфологической единицы термин «побегово-корневой комплекс». В качестве синонима приемлемо использование термина «побегово-корневой модуль», что будет подчеркивать повторяемость структурных единиц (Серебрякова, 1988), физически взаимосвязанных, формирующихся во времени и в пространстве с определенной ритмичностью (Гатцук, 1974; Бологова, 1993).

Побегово-корневые комплексы орхидных представлены моноподиальными (одноосными) побегами с расположенными на них придаточными корнями. Побегово-корневой комплекс – естественная конструкционная единица, универсальная для представителей семейства орхидных и использованная нами для выделения жизненных форм (Татаренко, 2007). Наиболее крупной в системе соподчиненных единиц конструкции орхидных является система побегово-корневых комплексов, складывающаяся из последовательных одноосных побегов, нарастающих моноподиально, симподиально, либо со сменой моноподиального нарастания на симподиальное, что соответствует целому растению.

Модификации побегово-корневых комплексов орхидных приводят к значительному биоморфологическому разнообразию в этом семействе. Максимальная степень интеграции корня и побега в побегово-корневой комплекс проявляется в образовании стеблекорневых тубероидов в подсемействе *Orchidoideae* (Татаренко, 1996). Исследования морфогенеза этого органа показали, что к его образованию приводит развитие пазушной (реже апикальной) почки, в базальной части которой рано развивается запасующий корень (корневой клубень). Значительная пространственно-временная синхронизация развития побега и корня у *Dactylostalyx ringens* приводит к образованию побегово-корневого комплекса, близкого к стеблекорневым тубероидам (Татаренко, 2007).

У целого ряда орхидных, например, у *Neottia camtschatea*, *Pogonia japonica* и *Listera cordata*, можно говорить о наличии корне-побеговых комплексов, поскольку придаточные побеги образуются на корнях и сохраняют с ними связь на протяжении длительного времени.

Ускорение онтоморфогенезов у некоторых видов (*Ephippianthus sachalinensis*, *Acianthus shikokianus*, *Epipogium aphyllum*) привело к частичной или полной редукции корней.

Предлагаемые термины: «корне-побеговый комплекс» и «побегово-корневой комплекс», будут более точно характеризовать объект как с биологической, так и с морфологической, и что немаловажно, с лингвистической точек зрения.

3.2. Побегообразование и модульная организация *Gymnadenia conopsea* на северной границе ареала¹⁷

Изучены особенности морфологического строения, побегообразования *Gymnadenia conopsea* с позиций модульной организации на известняках Тимана в Республике Коми.

Исследования проводили в течение вегетационных периодов 2005–2007 годов. Онтогенетические состояния растений определены на основе существующих разработок для орхидных (Вахрамеева с соавт., 1993; Блинова, 1995, 1998; Баталов, 1998; и др.) Строение растений изучали на живых и зафиксированных в 70% этаноле экземплярах.

Gymnadenia conopsea (кокушник комарниковый) – бореальный евразийский вид, представитель сем. *Orchidaceae* (Орхидные). Территория Республики Коми включается в северную часть его ареала. Наиболее крайние местонахождения кокушника приурочены именно к выходам известняков Тимана, где этот вид входит в состав реликтового скального флористического комплекса (Юдин, 1963; Лащенкова, Улле, 1978).

Это травянистое летнезеленое поликарпическое многолетнее растение с полурозеточным одноосным моноциклическим монокарпическим побегом (рис. 42). Подземная часть особи представлена придаточными корнями, расположенными на базальном участке ортотропного побега, и стеблекорневым тубероидом (терм.: Dressler, 1981; Татаренко, 1996, 2007). Листья простые, с параллельным жилкованием, сидячие: низовые – пленчатые и чешуевидные влагалищные с недоразвитой листовой пластинкой; линейно-ланцетные влагалищные ассимилирующие листья срединной формации; верховые листья – брактей и прицветники. Листорасположение очередное. Соцветие брактеозное, многоцветковое, простое, открытое. Тип соцветия – колос.

Стеблекорневые тубероиды орхидных являются сложными структурами: состоящие из тканей корня и побега, предназначены для переживания растениями неблагоприятного периода и полностью отмирающие к концу вегетационного сезона вместе с надземной частью растений. Тубероид начинает развиваться ещё в период внутривершинного развития побега и представляет собой стolon, несущий несколько пленчатых листьев и совокупность сросшихся запасующих корней. Придаточные корни у кокушника так же образуются на начальных этапах развития побега. Подчеркивая идею морфо-функционального единства побега и расположенных на нем корней И. В. Татаренко (2007) предложила (раздел 3.1) термин «побегово-корневой комплекс», как основную структурную единицу тела орхидных. Если побег, входящий в структуру побегово-корневого комплекса, еще не развернулся и находится на стадии почки, мы

¹⁷ Работа выполнена при финансовой поддержке научных проектов молодых учёных и аспирантов УрО РАН на 2008 год

предпочитаем называть такое образование *зачаточным побегово-корневым комплексом*.

В строении монокарпического побега генеративного растения отчетливо выделяются следующие структурно-функциональные зоны (рис. 42). Нижняя зона торможения представлена базальным участком побега, состоящим из нескольких метамеров, несущих спящие почки. Именно здесь формируются настоящие стеблеродные придаточные корни. Зона возобновления, состоит преимущественно из одного метамера, несущего зачаточный побегово-корневой комплекс (на рисунке – кружок с точкой). Иногда в рост трогаются две почки: почка возобновления с функцией замещения материнского побега, и нижележащая спящая почка с функцией вегетативного размножения. В этом случае зона возобновления будет включать два метамера базальной части монокарпического побега. Средняя зона торможения – участок побега с листьями срединной формации. Верхняя зона торможения – вегетативные метамеры под соцветием; венчает побег соцветие.

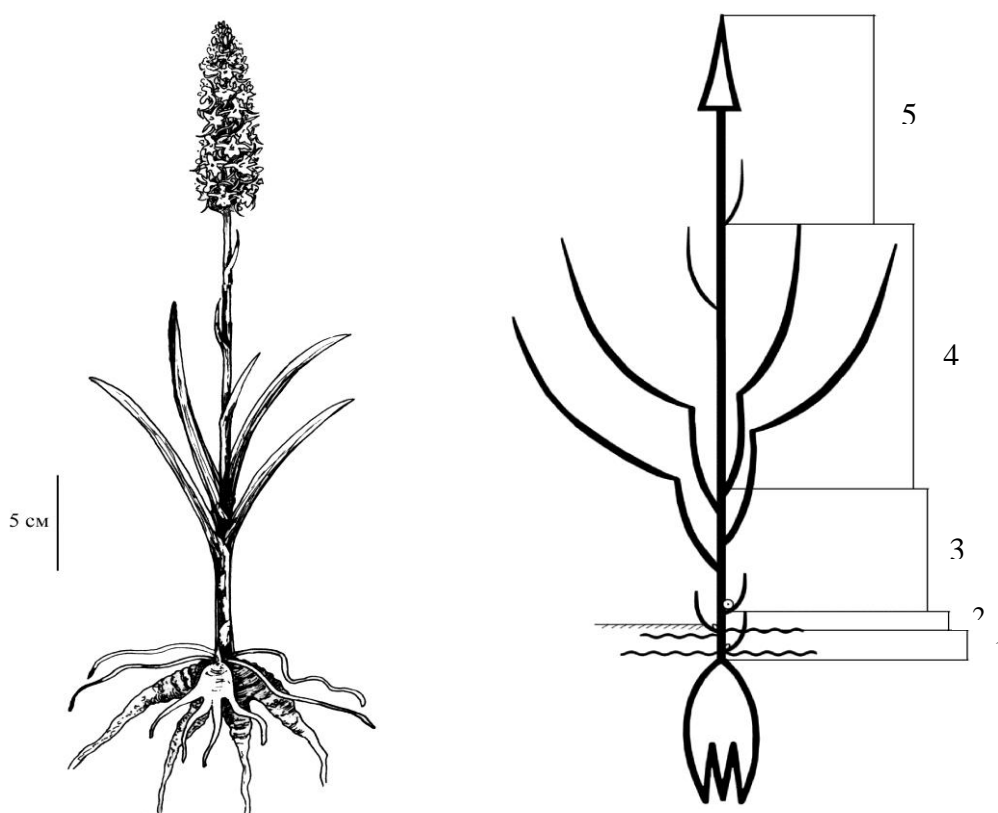


Рис. 42. Генеративное растений *Gymnadenia conopsea* и схема строения побега. Условные обозначения: 1) нижняя зона торможения; 2) зона возобновления; 3) средняя зона торможения; 4) верхняя зона торможения; 5) главное соцветие. Почки в пазухах листьев срединной и верховой формации из-за мелких размеров не нарисованы.

Полный онтогенез побега (термин Т. И. Серебряковой, 1971) *Gymnadenia conopsea* от заложения конуса нарастания до отмирания побеговой и корневой систем длится несколько лет. В оптимальных условиях в центре ареала (Московская и Тверская области) это происходит за 3 года (Татаренко, 1996). На северной границе распространения в условиях достаточно короткого и холодного вегетационного периода (Мурманская и Архангельская области) – 4 года (Блинова, 1995, 1996; Баталов, 1998). Морфогенез побега кокушника на северной границе ареала в Республике Коми во многом сходен с таковым у особей северо-западного района и продолжается 4 года: три года длится внутривеgetационное развитие, один год – вневеgetационное (Валуйских, 2007, 2008).

Вневеgetационная фаза развития побега кокушника продолжается 1 год, поэтому он замещающий однолетник: «материнский» побег «живёт» в течение одного вегетационного сезона и, отмирая, замещается таким же «дочерним» комплексом. Поэтому к характеристике кокушника можно применить и термин «малолетник вегетативного происхождения». Последнее определение точнее отражает длительность развития побега (четыре года) и способ возобновления (вегетативный) у данного вида.

По степени сформированности побега в почке зачаточного побегово-корневого комплекса *Gymnadenia conopsea* относится, согласно классификации И. Г. Серебрякова (1952), к группе растений, у которых к концу вегетационного периода побеги будущего года сформированы полностью. Но развивается эта почка в течение трех лет. Поэтому после зимнего периода покоя, которое растение переживает в виде зачаточного побегово-корневого комплекса, развёртывание побега из почки возобновления осуществляется только за счет удлинения междоузлий. В почке возобновления у данного вида кроме органов будущего побега есть и почки возобновления двух последующих поколений. Это широко распространенное явление получило название «почка в почке»: формирование боковой почки в период внутривеgetационного развития побега (Серебрякова, 1971). Разнообразие почек, находящихся на разных этапах морфогенеза, на одном растении создает основу высокой пластичности побегообразования и позволяет *G. conopsea* оптимально адаптироваться к условиям среды.

Формирование побега кокушника начинается с заложения конуса нарастания в пазухе третьего низового влагалищного листа «внучатой» почки возобновления в фазу полного цветения исходного побега. К осени емкость инициальной почки достигает нескольких листовых зачатков. До весны следующего года видимых изменений в ней не происходит.

В течение второго вегетационного периода число листовых зачатков этой почки достигает 4–5(6), начинает расти клубень. В середине лета, во

время цветения, в третьем метамере её начинает снова развиваться стolon с апексом побега следующего порядка.

Рост почки возобновления в течение третьего года развития наиболее интенсивен: заложены вегетативная и генеративная части побега, придаточные корни в числе 4–8(10), тубероид полностью сформирован и практически достиг максимальных размеров. Образование придаточных корней еще на стадии почки обеспечивается, по-видимому, ранней дифференциацией тканей в базальной части побега. Почки нерегулярного возобновления располагаются в пазухах листьев первого и второго метамеров и содержат до 3-х листовых примордиев. Зачаточный побегово-корневой комплекс полностью сформирован, отчетливо виден (рис. 42).

Во время четвертого года развития побегово-корневой комплекс кокушника комарникового проходит несколько фаз. Фаза вегетативного ассимилирующего побега на территории Республики Коми продолжается с середины мая до конца июня (30–45 дней): последовательно разворачиваются листья низовой и срединной формаций. Фаза бутонизации начинается с того момента, когда метамеры цветonoса начинают вытягиваться. После того, как нижние бутоны в соцветии приобретают лиловую окраску и начинают распускаться, наступает фаза цветения. Она продолжается с начала июля до середины августа и длится в среднем месяц. Плодоносит кокушник комарниковый с конца июля до середины августа. После созревания семян и раскрытия коробочек побегово-корневой комплекс отмирает.

Для выделения структурных элементов различного уровня, входящих в состав побеговой системы кокушника, мы используем концепцию модульной организации.

В пределах монокарпического ортотропного побега кокушника можно выделить следующие типы **элементарных модулей** (рис. 43).

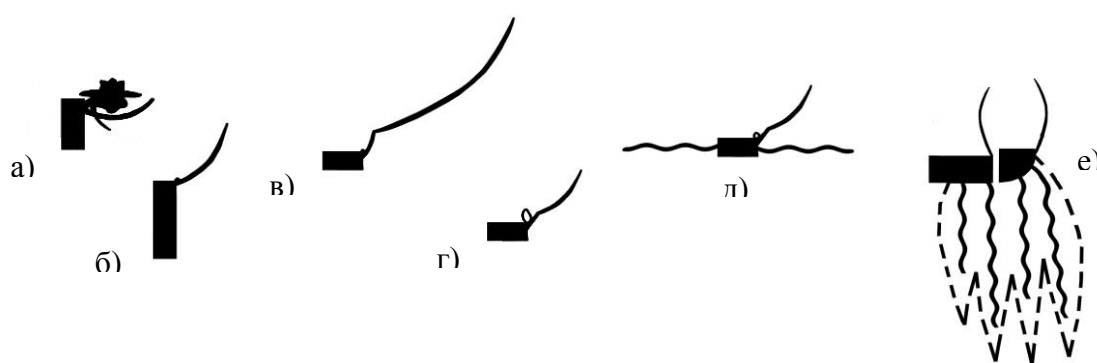


Рис. 43. Схемы элементарных модулей *Gymnadenia conopsea*. Условные обозначения: а) элементарный модуль главного соцветия; б) элементарный модуль верхней зоны торможения; в, г) элементарный модуль средней зоны торможения; д) элементарный модуль нижней зоны торможения; е) совокупность 2-х элементарных модулей стеблекорневого тубероида.

Элементарный модуль в нижней зоне торможения – междуузлие, узел, влагалищный лист, спящая почка и два придаточных корня. В зоне возобновления – междуузлие, узел, влагалищный лист и зачаточный побегово-корневой комплекс. В средней зоне торможения – междуузлие, узел, лист срединной формации и почка. В верхней зоне торможения – междуузлие, узел, лист верховой формации и почка. В элементарный модуль главного соцветия входит междуузлие, цветок и прицветник.

Особые элементарные модули входят в состав стеблекорневого туберида. Их строение, скорее всего, аналогично метамерам нижней зоны торможения побега. То есть элементарный модуль туберида состоит из междуузлия, узла, пленчатого листа и 2 запасяющих корней. Запасяющие корни у *Gymnadenia conopsea* срастаются утолщенными основаниями, образуя пальчатораздельный клубень с тонкими несросшимися окончаниями. Число сросшихся корней варьирует от 1 до 10 в зависимости от возрастного состояния особи. Пленчатые листья, вероятно, располагаются по одному на метамере.

Расположение метамеров на побеге обычно строго фиксировано; их число варьирует от возрастного состояния особи и экологических условий произрастания.

Универсальный модуль кокушника – это сформированный побегово-корневой комплекс, состоящий из стеблекорневого туберида и ортотропного монокарпического побега с расположенными в базальной части придаточными корнями (рис. 44).

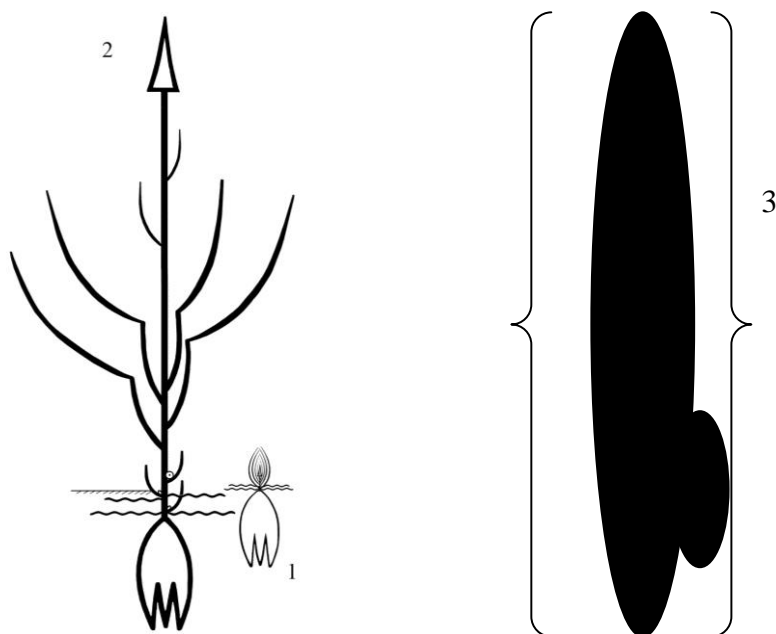


Рис. 44. Схемы универсального модуля и зачаточного побегово-корневого комплекса в составе основного модуля Условные обозначения: 1) зачаточный побегово-корневой комплекс; 2) универсальный модуль; 3) основной модуль.

Так как кокушник комарниковый – замещающий однолетник, а почка возобновления данного вида закладывается за четыре года до того, как из нее разовьется одноосный побег, то зачаточный побегово-корневой комплекс представляет собой этап развития универсального модуля, время формирования которого длится 4 года.

Растение кокушника в середине лета представляет собой сложную многоуровневую систему, состоящую из четырех физиологически связанных, развивающихся и последовательно сменяющих друг друга структурно-биологических единиц:

1. Зачаточный побегово-корневой комплекс в виде stolона с почкой возобновления первого года развития, состоящей из нескольких метамеров (внучатая почка – 1 год полного онтогенеза побега).
2. Зачаточный побегово-корневой комплекс в виде stolона с почкой возобновления второго года развития и внучатой почкой в ней и с зачатком тубероида – 2 год полного онтогенеза побега, дочерняя почка.
3. Зачаточный побегово-корневой комплекс: stolон с почкой возобновления третьего года развития и дочерней и внучатой почкой в ней, с придаточными корнями и сформированным тубероидом (3 год полного онтогенеза побега).
4. Сформированный побегово-корневой комплекс: ассимилирующий вегетативно-генеративный одноосный побег с придаточными корнями и стеблекорневым тубероидом (4 год полного онтогенеза побега). Единое целое с ним образует зачаточный побегово-корневой комплекс, который в будущем году заместит материнский. Это, по сути, очень недолговечный основной модуль в системе растения.

3.3. Побегообразование *Fragaria vesca* с позиций модульной организации

Анализ полного онтогенеза (терм. Т. И. Серебряковой, 1971) монокарпических побегов земляники лесной с позиций модульной организации, структурно-функциональных зон в строении их в понимании W. Troll (1964), Л. С. Мусиной (1976), И. В. Борисовой и Г. А. Поповой (1990) позволяет по-новому оценить имеющиеся в распоряжении данные о биологии и морфологии этого вида (Серебряков, 1952; Коровкин, 2005; Федорова, 2008) и материалы собственных исследований (Шивцова, 2008).

Побеговое тело *Fragaria vesca* образовано четырьмя типами одноосных побегов (универсальных модулей) одиночных или в разных сочетаниях: stolонно-полурозеточные вегетативные и вегетативно-генеративные, полурозеточные вегетативно-генеративные, розеточные вегетативные (рис. 45). Stolонно-полурозеточные вегетативные побеги являются фазой в развитии stolонно-розеточных вегетативно-генеративных или формируются у растений в условиях не достаточных для семенного размножения и у старых генеративных особей. Розеточные вегетативные, особенно олигоциклические, свойственны также для условий, в которых семенное

размножение невозможно, и для молодых или старых особей. Поскольку основная жизненная форма характеризуется по строению особей зрелого онтогенетического состояния, большее внимание в данном сообщении будет уделено побегам особей именно этого возраста: столонно-полурозеточным и полурозеточным вегетативно-генеративным.

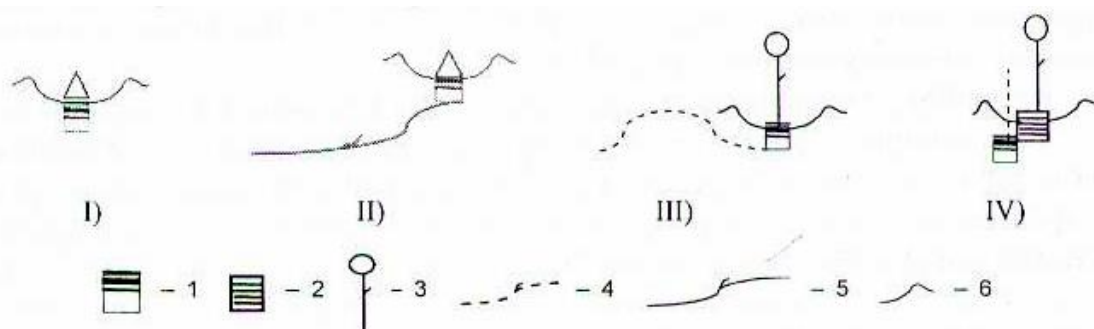


Рис. 45. Универсальные модули *Fragaria vesca* (I–IV). Условные обозначения: 1 – первичная ось побеговой системы; 2 – многолетние части побегов (побеги возобновления); 3 – живые генеративные побеги; 4 – отмерший столон; 5 – удлиненное междоузлие; 6 – лист.

Столонно-полурозеточные побеги (побеги вегетативного размножения по О. А. Коровкину, 2005) имеют средний розеточный участок; полурозеточные (полурозеточные по: Коровкин, 2005) – базальный. Первые служат для вегетативного расселения и размножения растения, розеточный участок их является основой для образования парциального куста. Полурозеточные строят побеговое тело растения, формируя парциальный куст, позднее – многорозеточное растение неявнополицентрическое, далее – парциальный (терм.: Коровкин, 2005) или компактный клон (терм.: Смирнова, 1987), а позднее – клон с диффузной пространственной структурой (терм.: Смирнова, 1987).

Инициальные почки, из которых формируются столонно-полурозеточные побеги – почки обогащения в пазухах первых листьев розеточного весенне-летнего участка дициклического полурозеточного побега. Вторая фаза его развития – промежуточная (по И. Г. Серебрякову, 1959) – столона – кратковременна: несколько десятков дней. Одновременно (Коровкин, 2005) возможно образование до 9 таких столонов из почек побега одного порядка. Остальные почки остаются спящими.

Столон двуметамерный. Из пазухи чешуевидного листа первого метамера также формируется столон. Ветвятся столоны до VII порядка. Общее число их может достигать 90, длина симподиальной системы варьирует от 54 до 140 см (Коровкин, 2005). На верхушке каждого столона всех порядков формируется верхушечная почка и побег переходит в фазу вегетативного ассимилирующего (терм.: Серебряков, 1959). Такая система из

исходного парциального образования с полурозеточным побегом на конце симподия и системой разветвленных столонов с розеточными участками на их верхушках существует недолго: до осени – ранней весны. После перегнивания столонов и морфологической дезинтеграции полицентрическая особь, исходно моноцентрическая или неявнополицентрическая, снова становится таковой с образованием большого числа дочерних. Поэтому вполне справедливо говорить о двух и даже трех фенобиоморфах (терм.: Хохряков, 1994, а также раздел 1.2) у этого растения, сочетающихся в двух вариантах: явнополицентрическое и моно- (или неявнополицентрическое) многолетнее растение (рис. 46, 47). В течение всего этого времени верхушечная почка у всех побегов является промежуточной.

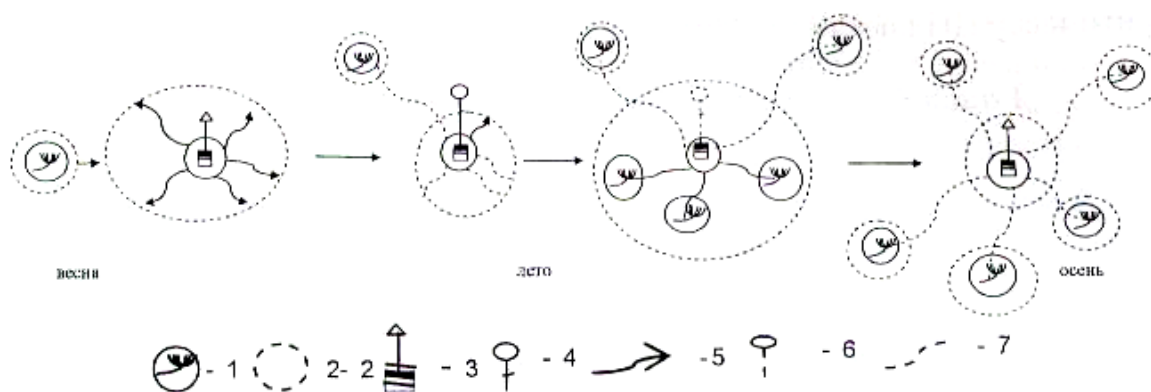


Рис. 46. Схема сезонной динамики биоморф *Fragaria vesca*. Условные обозначения: 1 – диаспора; 2 – фитогенное поле; 3 – живой побег; 4 – живые генеративные побеги; 5 – столоны; 6 – отмершие генеративные побеги; 7 – отмершие столоны. Пояснения в тексте.

К осени в верхушечных почках столоннополурозеточных вегетативных побегов закладывается 1–2 вегетативных зачатка и терминальный цветок (Серебряков, 1952). Почка становится финальной. В таком состоянии растение зимует. Следующей весной из верхушечной почки формируется несколько вегетативных метамеров и генеративные (терминальный цветок и боковые оси соцветия). Побег переходит в фазу бутонизации, цветения и плодоношения, после чего отмирает с верхушки до места отхождения образующегося вновь побега замещения (рис. 48).

У полурозеточных вегетативно-генеративных побегов нет столонной части. Они развиваются одновременно с цветением и плодоношением исходного побега возможно из дочерней почки в пазухе листового зачатка первых вегетативных метамеров финальной почки. Из пазушных почек этих побегов в этот же год формируются столоннополурозеточные побеги уже III-го порядка ветвления. Начинается второй этап освоения особью одного и того же пространства (рис. 49). Эти побеги развиваются, как и описанные выше. Но число их уменьшается до 3–5. В следующем году их может быть

столько же. Далее – к 6 году – уменьшается до 1–3, а позднее совсем прекращается (Коровкин, 2005). Параллельно с этим происходит морфологическая дезинтеграция, и особь из моноцентрической становится неявнополицентрической. Поэтому в соответствии с числом центров воздействия на среду габитус растения, закрепляющего территорию, также меняется, видимо, в связи со старением. В результате на одной территории существуют растения разные по возрасту и строению (рис. 46, 47). Это обеспечивает существование растения на территории в течение длительного времени.

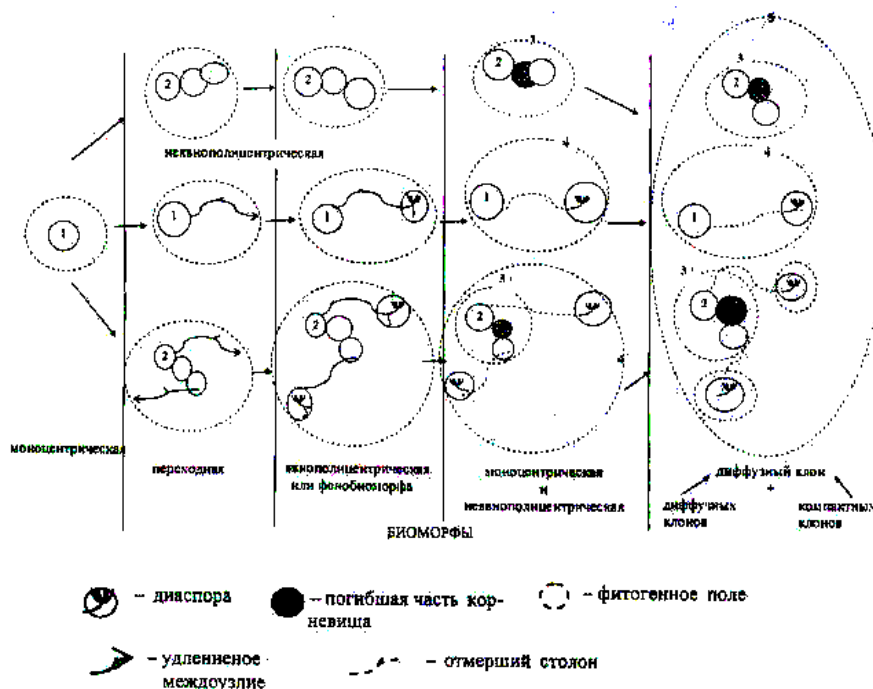


Рис. 47. Типы биоморф и способы вегетативного размножения и разрастания *Fragaria vesca*. Условные обозначения: I – специализированная полная морфологическая дезинтеграция; II – неспециализированная частичная морфологическая дезинтеграция; III – морфологическая дезинтеграция идет по I и II пути; 1 – однорозеточная особь; 2 – многорозеточная особь; 3 – компактный клон; 4 – диффузный клон; 5 – фитогенное поле фрагмента ценопопуляции.

Побеги *Fragaria vesca* функционально и морфологически неоднородны. О. А. Коровкин (2005) предложил у полурозеточных выделить зоны: отделения (два первых метамера с удлиненными междоузлиями и быстро отмирающие); вегетативного размножения (метамеры розеточного участка с боковыми силлептическими столоннополурозеточными побегами); возобновления (2–3 верхних метамера розеточного участка исходного побега, пазушные почки которых не трогаются в рост до следующего года).

Оценивая строение побегов земляники с современных позиций, мы сочли возможным в их строении выделить следующие зоны (рис. 48).

Типичной зоны возобновления с настоящими почками возобновления (имеющими один период покоя) у этих побегов нет. Зона обогащения выполняет функции и возобновления, и обогащения (в случае образования соцветий). Поскольку из почек этой зоны формируются в разное время разные побеги замещения, мы сочли возможным поделить ее на 3 функциональные зоны возобновления.

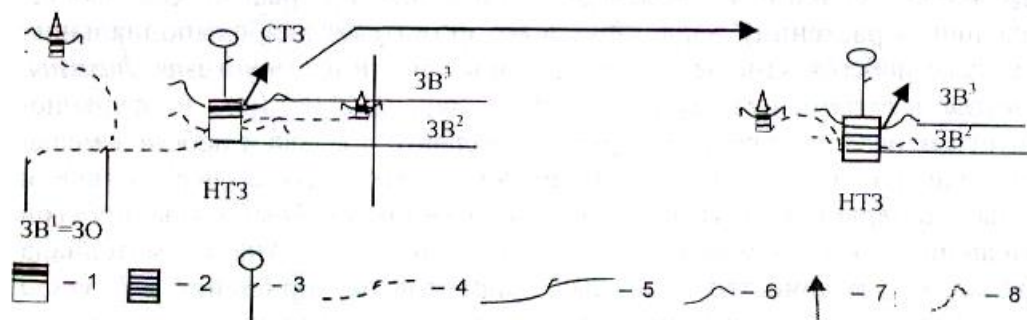


Рис. 48. Структурно-функциональные зоны *Fragaria vesca*. Условные обозначения: 1 – первичная ось побеговой системы; 2 – многолетние части побегов (побеги возобновления); 3 – живые генеративные побеги; 4 – отмерший столон; 5 – удлиненное междоузлие; 6 – лист; 7 – побег замещения; 8 – отмерший лист; ЗО – зона отделения; ЗВ¹ – зона возобновления 1; НТЗ – нижняя зона торможения; ЗВ² – зона возобновления 2; ЗВ³ – зона возобновления 3; СТЗ – средняя зона торможения.

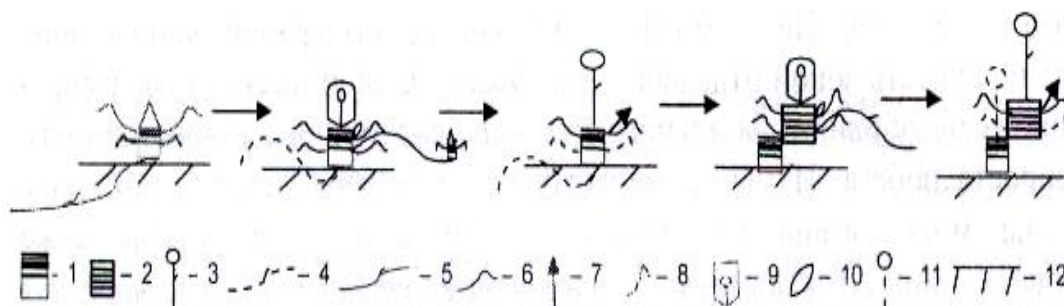


Рис. 49. Начальные этапы развития комплекса побегов замещения *Fragaria vesca*. Условные обозначения: 1 – первичная ось побеговой системы; 2 – многолетние части побегов (побеги возобновления); 3 – живые генеративные побеги; 4 – отмерший столон; 5 – удлиненное междоузлие; 6 – лист; 7 – побег замещения; 8 – отмерший лист; 9 – заложение соцветия; 10 – почка; 11 – отмерший генеративный побег; 12 – уровень почвы.

Зона возобновления I – первый метамер столонно-полурозеточного побега: из их почек развиваются stolony следующего порядка. Определение этого участка как зоны отделения кажется нам не совсем удачным. Он не только выполняет функцию отделения в результате отмирания междоузлия, но главное – разрастания особи. С определением этой зоны как зона разрастания и отделения можно было бы согласиться, если бы этот термин

(разрастание) можно было применить к побегу, а не к целой особи, как это принято считать, определяя разрастание.

Зона возобновления II – базальная часть розеточного участка побега. Она отличается от зоны возобновления I и структурно (длиной междоузлий), и функционально: в её составе есть не только почки, из которых развиваются столоннорозеточные побеги, но и спящие.

Зона возобновления III – верхние метамеры побега, из почек которых одновременно с цветением главного формируются полурозеточные побеги замещения. В отличие от инициальных почек столоннополурозеточных побегов эти почки реализуются в побеги после периода покоя, располагаются в виде дочерней почки в составе, как уже указывалось, финальной почки.

В побеговой системе *Fragaria vesca* выделяются следующие гомологичные органы (побеги): столонно-полурозеточные дициклические монокарпические, полурозеточные трициклические (с учетом внутрпочечного развития) монокарпические вегетативно-генеративные и генеративные побеги в составе синфлоресценции. На основании этого выделяем у монокарпических побегов земляники еще и зону главного соцветия, а у некоторых и зону обогащения (по W. Troll, 1964).

У части столонно-полурозеточных побегов зрелых генеративных особей из почки мезоподия и базальной части розеточного участка побеги следующего порядка ветвления не образуются. В этом случае правомочно считать его зоной торможения. Часто, особенно в природе, из почки гипоподия столонны также не образуются. В этом случае представления Л. С. Мусиной (1976) о нижней зоне торможения у этого вида вполне правомочно. Спектр и расположение структурно-функциональных зон в пределах монокарпических побегов изображен на рис. 48.

Генеративные особи *Fragaria vesca* обычно образованы комплексом побегов замещения (терм.: Бологова, 1993), состоящим из оснований побегов исходного и боковых до n+5-го порядка ветвления и представляют основной модуль растения. Комплекс побегов замещения в связи с типом ветвления исходного побега может быть построен у *F. vesca* (рис. 50) по типу моно-, ди- или плейоказия (в соответствии с представлениями Е. С. Смирновой, 1986). Этот комплекс существует как целостная система. В то же время, побеги разных порядков после отмирания резиды исходного (неспециализированной старческой морфологической дезинтеграции) входят в состав вновь образующихся комплексов побегов замещения.

Часто побеги замещения в составе этого комплекса задерживаются в фазе вегетативного ассимилирующего побега более 1 года. Это связано с условиями обитания и с тесной взаимной связью побегов особи. В результате формируются олигоциклические монокарпические побеги, и возможен перерыв в цветении всего растения.

Задерживаются в этой фазе и молодые особи вегетативного происхождения, поэтому в составе клона возможно наличие вегетативных моноцентрических особей с олигоциклическими моноподиально нарастающими побегами. Очевидно, что у моноцентрических растений задержка в фазе вегетативного ассимилирующего побега свидетельствует о молодости особи или, возможно, формировании побегов с неполным циклом развития или неполном онтогенезе всей особи. У неявнополицентрических – о старении особи и всего компактного клона.

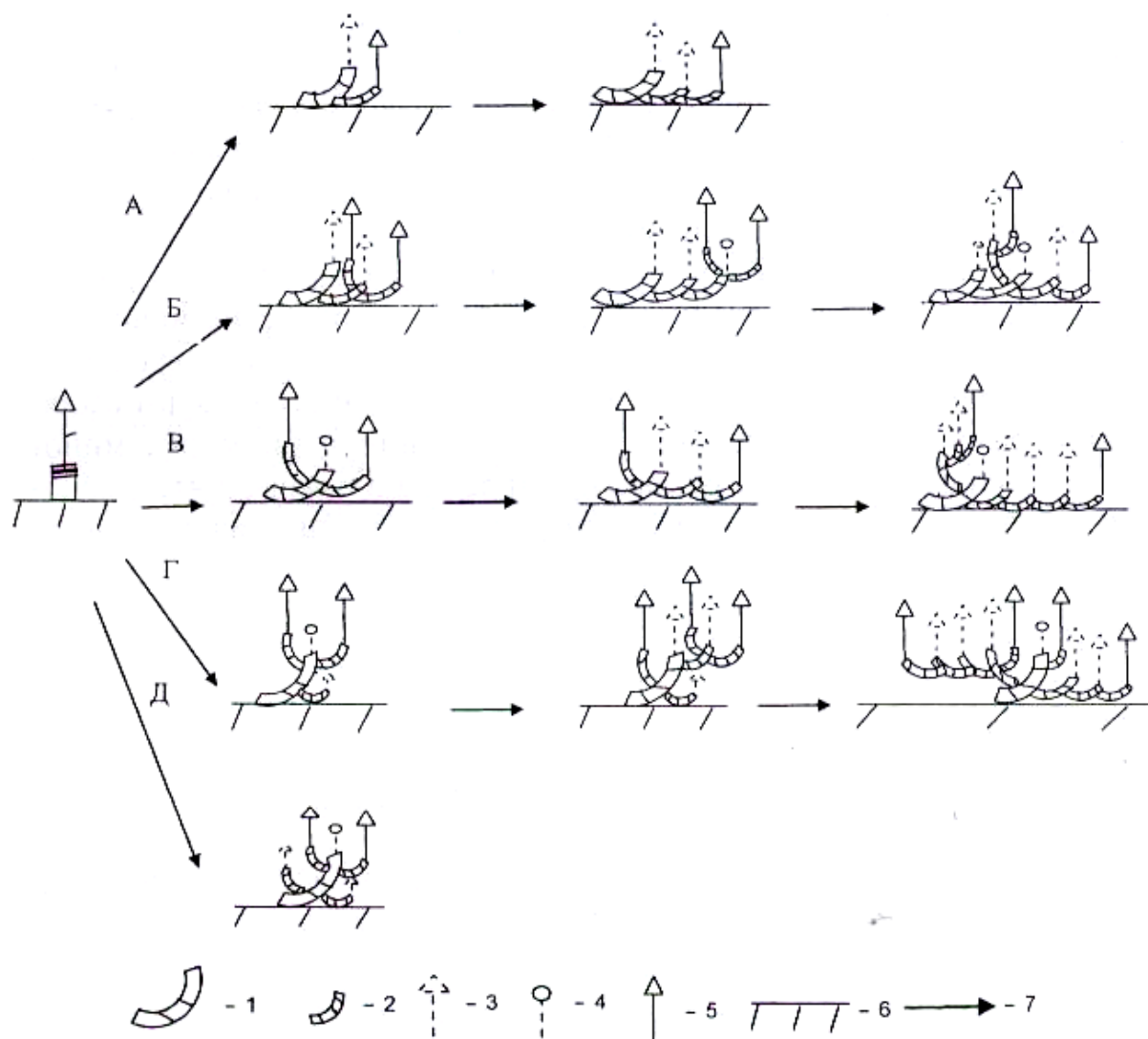


Рис. 50. Пути развития комплекса побегов замещения у особей *Fragaria vesca*. Условные обозначения: А – монохазальный; Б – моно- и дихазальный; В – дихазальный; Г – трихазальный; Д – тетрахазальный. 1 – первичная ось побеговой системы; 2 – побеги возобновления; 3 – отмершие побеги; 4 – отмершие генеративные побеги; 5 – живые побеги; 6 – уровень почвы; 7 – направления изменения особей.

На основании вышеизложенного жизненную форму *Fragaria vesca* характеризуем следующим образом: многолетний вегетативно-подвижный

поликарпик с дициклическими монокарпическими столонно-полурозеточными и полурозеточными побегами; моноцентрическое или неявнополицентрическое растение существует непродолжительное время в виде явнополицентрического; морфологическая дезинтеграция специализированная ранняя и нормальная, многократная, обеспечивающая вегетативное размножение и расселение и неспециализированная поздняя при старении особей в составе компактного клона.

В заключение считаем возможным указать на следующие особенности популяционной жизни *Fragaria vesca* в связи с ее биоморфологическими особенностями:

1) Многократное заселение занятой территории с помощью вегетативных диаспор. Даже в пределах одного компактного клона это может происходить не менее 3–4 раз из-за регулярного образования столонно-розеточных побегов и их систем, развивающихся из почек обогащения.

2) Клон с диффузной пространственной структурой у *Fragaria vesca* состоит из особей разного онтоморфогенетического состояния и строения: столонно-верхнерозеточное вегетативное растение; явнополицентрические растения в виде побеговых систем, построенных по типу моно-, ди- или плейохазиев с цветущей главной осью и одним или несколькими вегетативными побегами замещения; система полурозеточных побегов с симподиальным эпигеогенным корневищем, построенная по типу моно-, ди- или плейохазия (многорозеточное растение); неявнополицентрическое растение; компактный клон. Все эти особи, находясь в разном онтоморфогенетическом состоянии, поддерживают существование земляники лесной на определенной территории в течение длительного времени.

3) Вышеперечисленное обеспечивает стресс-толерантную стратегию *Fragaria vesca*: ее виолентность (длительное удержание территории) благодаря способности к эксплерентности в оптимальных условиях и пациентности в условиях, близких по значениям к границам зоны толерантности вида.

Именно поэтому *Fragaria vesca* в умеренном климате по сути вездесуща: есть на лугах, опушках, склонах и насыпях вдоль дорог, в разных типах лесов: от темнохвойных и мелколиственных до широколиственных.

3.4. Онтогенез *Lysimachia nummularia*

Онтогенез вербейника монетчатого изучен недостаточно. Изучение особей семенного происхождения у этого вида затруднено тем, что в популяциях образуется очень малое количество семян, часто они отсутствуют. Также в природных условиях не были обнаружены проростки.

Особи разных возрастных состояний сходны по морфологическому строению, но их количественные признаки сильно зависят от условий произрастания растения и колеблются вне зависимости от его возрастного состояния. Кроме того, вербейник монетчатый – клональное растение. Здесь имеет место омоложение формирующихся модулей.

Для выделения признаков возрастных состояний были изучены растения, выращенные в лабораторных условиях, а также использованы данные наблюдений за растениями в природных популяциях Ступинского и Дмитровского районов Московской области. Отслеживалось развитие растений, выращенных из семян. Ювенильные особи высаживали в естественные местообитания и в дальнейшем наблюдали за ними 3 года.

Возрастные состояния вербейника выделяли по следующим признакам:

- 1) по комплексу признаков однолетней части побеговой системы: строение корневой системы, число листьев, направление роста побега, способность формировать побеги обогатения, наличие генеративных почек;
- 2) по наличию многолетней части побеговой системы;
- 3) по типу биоморфы.

Проростки вербейника монетчатого – ортотропные растения 0,4–0,7 см высотой, с коротким гипокотилем (0,3–0,6 см длины). Корневая система представлена главным корнем (1,5–2,5 см длины). Семядольные листья овальной формы. Черешок почти равен по длине листовой пластинке. Длительность этапа в лабораторных условиях – 3–4 недели.

Побег ювенильных растений начинает формироваться как ортотропный, к концу данного этапа полегает. Некоторые растения начинали нарастать плагиотропно практически сразу. Корневая система здесь представлена главным корнем, который начинает отмирать на 10–15 день от начала формирования ювенильного растения. При полегании побега к концу этапа развиваются придаточные корни. Они формируются в узлах семядольных листьев и тех узлах, которые первыми соприкоснулись с субстратом. Придаточные корни короткие – 0,5–1 см в длину. Побег ювенильного растения имеет 4 пары супротивных яйцевидно-округлых листьев. Ювенильные растения в случае травмы апикальной меристемы способны формировать побеги 2-го порядка, которые образуются в пазухах семядольных листьев, а также листьев последующих метамеров. Обычно возникает один, реже два пазушных побега. Морфологически они идентичны главному побегу ювенильного растения. В нормальном состоянии в лабораторных условиях побеги 2-го порядка не возникали. Длительность ювенильного этапа в лабораторных условиях 30–40 дней. В природных условиях, по нашим данным, ювенильные растения переходят в имматурное состояние в тот же сезон, в котором они сформировались. В этом случае длительность данного возрастного этапа совпадает с лабораторными данными. Растения могут перезимовывать и развиваться в течение следующего вегетационного сезона – в этом случае длительность возрастного периода 7–10 месяцев. Ювенильное растение растет только надземно. Тип биоморфы – моноцентрический.

Имматурные растения образуются в результате моноподиального нарастания ювенильного растения. Они могут формироваться осенью, если

семена проросли весной текущего сезона, а также весной – если проростки и ювенильные особи появились предыдущей осенью. Кроме того, они могут возникать в тот же год в случае травмы апикальной меристемы побегов ювенильных растений. Имматурные особи, как и растения всех последующих возрастных состояний, имеют только плагиотропные побеги и придаточную корневую систему. Корни образуются в нескольких узлах и достигают 5–8 см в длину. Число листьев непостоянно и зависит от длины побега, что характерно и для растений последующих возрастных этапов. Обычно образуется 6–10 пар листьев. В большинстве случаев у имматурных особей формируется 1–2 боковых побега. Оси 2-го порядка развиваются в пазухах листьев базальной части побега 1-го порядка. По нашим наблюдениям эти растения зимнезелёные, однако, апикальная меристема весной нередко не трогаётся в рост, последующее нарастание симподиальное. Длительность этапа развития 1–2 месяца.

Виргинильные растения, по нашим наблюдениям, в природных популяциях формируются в результате развития побегов следующего порядка на перезимовавших осях имматурных особей. Виргинильные растения могут содержать 2–6 осей второго порядка в базальной части материнского побега. При травме терминальной почки побеги обогащения могут формироваться и в срединной части исходного побега, что не было отмечено для растений предыдущих возрастных состояний. Осенью текущего вегетационного сезона или весной следующего года базальная часть материнского побега с нижними частями побегов обогащения заглубляется в почву на 1–5 см. Оставшиеся надземными части побегов зимуют с зелёными листьями, которые весной гибнут. Побеги новой весенней генерации возникают симподиально из пазушных почек расположенных на заглублённой части побеговой системы и на надземной части перезимовавшего побега. В случае если зимние температуры были близки к нулю, весной дополнительно происходило моноподиальное нарастание осей предыдущего сезона. Новый побег отделяется от предыдущего зоной с укороченными междоузлиями и более мелкими листьями. Через месяц побег предыдущего года полностью теряет листья. Оси 2-го порядка нового побега также образуются в его базальной части, которая также заглубляется в конце текущего сезона или в начале следующего. Наземная часть побеговой системы служит банком вегетативных зачатков и даёт возможность возобновления популяции после неблагоприятных периодов, когда невозможен рост надземных побегов. Побеги виргинильных особей плагиотропные, корневая система придаточная, генеративные почки отсутствуют. Длительность этапа в Московской области от 1 года до 4 лет. Растения данного возрастного этапа могут иметь моноцентрический и неявнополицентрический тип биоморфы.

Генеративные особи вегетативно возобновляются также как виргинильные. При отсутствии каких-либо повреждений стебля, терминальной почки или листьев – формируются побеги обогащения в базальной части монокарпического побега (первые 4–7 пар листьев). Подземные структуры растения этого возрастного этапа существуют 3–4(5) лет, что соответствует наблюдаемой длительности существования данной особи. Побеги только плагиотропные, корневая система придаточная, зона генеративных почек расположена в срединной части стебля. Биоморфа – явнополицентрическая.

Сенильные и субсенильные особи не обнаружены.

Изученность биоморфологии автотрофных наземных цветковых растений, в целом, достаточно высока. Однако постоянно появляются новые интересные факты, существенно расширяющие наши представления об этих организмах. К таковым, например, можно отнести выявление фенобиоморф и определение их роли в жизни растения и ценопопуляции в целом у земляники обыкновенной, новый взгляд на структуру особей и роль корневых систем в формировании элементов тела растения у видов семейства Орхидные. Это стало возможным, благодаря анализу строения растений с позиций модульного подхода, что демонстрирует перспективность продолжения подобных исследований.

ГЛАВА IV. БИОМОРФОЛОГИЯ ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Традиционно сложилось так, что область интересов большинства биоморфологов распространялась в основном на наземные растения (как древесные, так и травянистые); при этом из их поля зрения выпадал огромный пласт своеобразных водных и, отчасти, прибрежно-водных растений. Детальные биоморфологические исследования этой группы начались сравнительно недавно и уже дали интереснейшие результаты, наглядно подчёркивающие особенности этих организмов. Основные результаты изучения биоморфологии водных и прибрежно-водных растений на данный момент приведены в этой главе.

4.1. О гидрофильной линии эволюции жизненных форм

«Едва ли не первое, что обращает на себя внимание при обзоре окружающего растительного мира, – господство определенных биологических типов растений, или жизненных форм, создающих ландшафтные картины растительного покрова земли от тропиков, до полярных стран».

(И. Г. Серебряков, 1962)

«Идеи об эволюции жизненных форм у цветковых растений возникли на рубеже XIX и XX веков, более или менее одновременно в морфологии, систематике и географии растений» (Серебряков, 1962, с. 62). Изначально обсуждался вопрос о соотношении древесных и травянистых форм, в основном, у покрытосеменных растений. Многие исследователи пришли к выводу о первичности первых и вторичности вторых у ангиосперм, хотя до конца XIX столетия древнейшим типом покрытосеменных признавались травянистые формы. Более того, на основе разностороннего анализа (данные палеоботаники, филогенетической систематики, анатомии растений и др.) И. Г. Серебряков (1962, с. 63) склонялся к мысли, что «...основным направлением эволюции жизненных форм покрытосеменных растений было их развитие от древесных форм к травянистым. И лишь в отдельных группах покрытосеменных ограниченно процесс протекает в обратном направлении». В связи с этим, понятно стремление многих исследователей проследить более подробно пути эволюционных преобразований и исторического развития жизненных форм, указать основные, этапные формы развития растений от деревьев к травам. Так Н. Hallier (1905 – цит. по: Серебряков, 1962) выстраивает непрерывный постепенный редуцирующий ряд от древнейших древовидных форм *Magnoliaceae*, к лианам, кустарникам, многолетним травам, однолетним и водным растениям. Подобную линию эволюции покрытосеменных принимает В. В. Алехин (1944), а по основному

редукционному ряду (исключая водные растения), А. Л. Тахтаджян (1948), М. Г. Попов (1983 а, б) и др.

Детально разработанную обобщенную схему филогенетических отношений основных групп жизненных форм покрытосеменных приводит И. Г. Серебряков (1955). Несмотря на то, что в ней также основным направлением признается переход от древесных форм к травянистым, в этой схеме показано, что данный путь эволюции свойственен различным по структуре стебля формам (с удлинненными, розеточными лиановидными побегами). На основании этого сделан очень важный вывод о том, что «...в процессе расселения по земной поверхности образуются взаимно связанные друг с другом параллельно развивающиеся ряды жизненных форм... [которые предпочитают] ...определенный комплекс почвенно-климатических и фитоценологических условий...» (Серебряков, 1962, с. 66). Последнее, а именно, изменение условий существования (абиотической и биотической среды), является движущей силой развития жизненных форм (Серебряков, 1955, 1962). Еще раньше, Б. А. Келлер (1948, с. 95), высказываясь по этому поводу, отмечал, что «...внешние условия имели в процессе эволюции преобразующее действие, а не только отбирающее». Кроме того, важно, что ведущим процессом в изменениях жизненных форм покрытосеменных от деревьев до травянистых однолетников признано сокращение длительности жизненного цикла скелетных надземных осей (Серебряков, 1955, 1962; Хохряков, 1975а).

А. Л. Тахтаджян (1954, с. 57) полагает, что еще «...на заре своего развития покрытосеменные дали мощную вспышку адаптивной радиации и образовали множество различных жизненных форм, приспособленных к самым различным условиям существования» Пути и направления этого процесса в разных группах покрытосеменных во многом очень сходны и отражают формообразующие действия основных типов сред обитания. Направление экологической специализации и тип жизненной формы определяет доминирующий фактор среды. Исходя из этого, наблюдаются гидрофильная, гигрофильная, ксерофильная, криофильная, галофильная и другие линии эволюции жизненных форм. «Идущая в разных направлениях и разными путями экологическая специализация покрытосеменных и создает то поразительное разнообразие форм, которое характерно для современного лика Земли», писал А. Л. Тахтаджян (1954, с. 58). И. Г. Серебряков (1962), говоря о жизненной форме организмов как чутким индикаторе своеобразия внешних условий, при этом четко различал понятия «жизненная форма» и «экологическая группа». Последний термин отражает приспособленность растений только к одной, определенной группе факторов среды и здесь габитуальные признаки далеко не всегда будут ведущими. При этом, следуя И. Г. Серебрякову (1962, с. 69), жизненную форму у высших растений мы понимаем «...как своеобразный общий облик (габитус) определенной группы

растений (включая и надземные и подземные органы...), возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды... как выражение приспособленности растений к этим условиям».

В данном разделе мы поведем речь о гидрофильной линии эволюции жизненных форм, понимая под этим направлением путь развития растений, связанных различными отношениями с водной средой (греческий корень «гидро» (hydor) — означает вода, влага). Поскольку для растений водоемов основным фактором является степень насыщения среды водой, то именно этот фактор, прежде всего, лежит в основе выделения экологических групп. При этом мы будем придерживаться точки зрения В. Г. Папченкова и В. В. Соловьевой (1993, 1995), которые разделили всю флору водоема (вслед за А. В. Щербаковым, 1991) на виды «**водного ядра**» – не способные пройти весь жизненный цикл в наземных местообитаниях и **прибрежные** виды – не способные пройти весь жизненный цикл в водных местообитаниях, при контакте с водой всего вегетативного тела (Щербаков, 1991). К первым они отнесли гидрофиты (или настоящие водные растения), к последним – комплекс прибрежно-водных и заходящих в воду береговых видов растений. В состав прибрежно-водных растений вошли гелофиты и гигрогелофиты (Папченков, 1985), а заходящие в воду растения были представлены гигрофитами и мезофитами.

В свете рассматриваемой нами проблемы очень важно, что подобное экологическое разделение видов на группы и выделение их в специфические комплексы позволяет представить не только экологическую приуроченность того или иного вида, но также оценить весь комплекс возможных факторов окружающей среды, влияющих на растение. Исходя из этого, прибрежно-водные растения¹⁸ – это группа, объединяющая воздушно-водные растения и растения уреза воды; воздушно-водные растения – это растения, вегетативное тело которых расположено как в воде, так и над ее поверхностью; заходящие в воду растения – это береговые растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте. Особую группу представляют земноводные растения, которые могут пройти весь свой жизненный цикл как по типу истинно-водного, так и наземного растения.

С учетом вышесказанного, построена, с нашей точки зрения, наиболее удачная и хорошо проработанная классификация жизненных форм водных и прибрежно-водных растений Н. П. Савиных (2003а). В её системе все водные растения объединены в один отдел – водные растения, типы выделены на основании числа плодоношений (поликарпики и монокарпики), подтипы – на основании длительности жизни особей, классы по способности растений к вегетативной подвижности и степени воздействия особи на среду обитания,

¹⁸ Приводимое определение этого и последующих понятий (воздушно-водные и заходящие в воду растения), а также «земноводные растения» сформулировано совместно В. Г. Папченковым, А. В. Щербаковым и автором раздела. – *Прим. автора раздела.*

подклассы – по длительности жизни надземных осей. При вычленении групп учитывался тип морфологической дезинтеграции, подгрупп – тип подземных органов, число центров воздействия особи на среду, секций – положение побегов в пространстве, в средах водной и воздушной, тип побегов по длине междоузлий, положение почек возобновления. Такой подход к характеристике биоморф позволяет не только подробно описать ту или иную жизненную форму, но и оценить место того или иного растения в системе жизненных форм, а также сравнить габитус близкородственных таксонов водных и наземных растений. В системе жизненных форм, предложенных ранее Б. Ф. Свириденко (1991, 2000), жизненная форма рассматривается в широком смысле слова, как экобиоморфа, а не в узком (по И. Г. Серебрякову, 1962), как у Н. П. Савиных (2003а). Обе эти системы удачно дополняют друг друга, и противопоставлять их, как это делает Н. Я. Дидух (2006) на наш взгляд не имеет смысла.

Кроме того, изложение сути рассматриваемого вопроса невозможно без, хотя бы краткого экскурса в историю происхождения растений водоемов. Наиболее широко распространенная точка зрения высказана еще в 1920 году А. Арбер, а затем В. В. Алехиным (1944, с. 64) – «...формы наземные являются более древними; водные формы произошли от наземных путем приспособления к водной среде...», а, чуть позднее, К. И. Мейером (1946) и Б. А. Келлером (1948, с. 68) – «...среди покрытосеменных растений некоторые вторично приспособились к водной среде». По сути, ту же самую точку зрения высказывает и К. А. Кокин (1982, с. 6) – «...общая схема эволюционного пути водных растений: море – пресные воды – суша – пресные воды – море. По этой причине современную высшую водную растительность, обитающую в пресных, солоноватых и в значительно меньшей мере морских водоемах, принято называть вторично-водной».

К «вечной теме» относят вопрос «...о происхождении гидрофильных покрытосеменных» украинские исследователи Т. П. Мазур и Н. Я. Дидух (2006, с. 73). Принимая, также как и А. Н. Краснова (1999), представления о том, что «...архетип цветковых мезоксерофильной или даже может быть ксерофильной природы» (с. 73), Т. П. Мазур и Н. Я. Дидух задаются вопросом: «...что же заставило их перейти в водную среду?» (с. 73). Ссылаясь на ряд авторов (Ростовцев, 1905, Тахтаджян, 1954¹⁹), А. И. Кузьмичев (1992, с. 162) рассматривает этот процесс как результат «...экологической экспансии наземных растений, часть которых вследствие «давления жизни» в разной степени освоила водную среду». Подобной точки зрения придерживается и А. Н. Краснова (1999), а И. Ю. Ершов (2007) считает, что «давлением жизни» обусловлена эволюция гидрофитов на самой

¹⁹ Автор настоящего раздела не обнаружил в данных работах прямых ссылок на это. – *Прим. автора раздела.*

ранней стадии геологической истории покрытосеменных²⁰. Все они (Кузьмичев, Краснова, Ершов), не ссылаясь на первоисточник, используют термин В. И. Вернадского (1967, с. 128) «давление» жизни, а, точнее «...«давление» организмов [которое] есть функция воспроизведения – размножения...». Это «...давление живого вещества выражается ... в свойстве их поколений изменяться... – в приспособляемости организмов²¹». Эта «всюдность жизни» (с. 129) выражается «...в захвате ею, если этому не препятствуют непреодолимые препятствия, всякого свободного пространства биосферы...» (с. 245), «...это движение живых организмов путем размножения... идет на земной поверхности – на суше, оно проникает [во] все водоемы, в том числе в гидросферу...» (с. 246).

Возможно, что фактор конкуренции, на который ссылаются Т. П. Мазур и Н. Я. Дидух (2006) и заставил часть наземных растений перейти в воду и с этим, действительно, «...трудно не согласиться» (Мазур, Дидух, 2006: 73), но целиком «уповать» только на этот процесс, на наш взгляд, не стоит. Ранее, А. Н. Краснова (1999, с. 26) по этому поводу писала, что «...По-видимому, фактор конкуренции не сыграл существенной роли. Если он и имел место, то скорее за пространство, экологически представляющее нересурсный фактор...». Подобное пространство трудно представить, как и нересурсный фактор, который здесь имеется в виду.

Другая точка зрения на процесс высказана А. И. Кузьмичевым (1992, с. 162), который считает, что «...пути перехода к водному образу жизни у разных систематических групп были не одинаковы. ... Тем не менее, экология современных водных растений косвенно указывает на то, что переход наземных цветковых в водную среду произошел тогда, когда преадаптационные возможности первичных цветковых были исчерпаны». И если с первой частью высказывания можно согласиться, то вторая часть, касающаяся исчерпанных преадаптационных возможностей, вызывает серьезные возражения. Еще И. И. Шмальгаузен (1969, с. 387) писал, что преадаптации «...не имели особо специализированного характера. Это были широкие адаптации... Такие широкие адаптивные нормы значительно облегчают переход из одной среды в другую». Более того, А. П. Хохряков (1975а, с. 52), говоря о роли преадаптаций, отмечал, что «...Преадаптация и заключается в том, что то или иное приспособление оказывается более полным при изменении условий среды, «адаптивной нормы»».

Говоря об иссушении и похолодании для растений, как факторах неблагоприятных, А. П. Хохряков (1975а) движущей силой в эволюции

²⁰ Термин «гидрофиты» здесь трактуется в широком смысле слова, а не так, как принимается в настоящем разделе (Лапиров, 2003). – *Прим. автора раздела.*

²¹ Отсюда непонятно, почему Т. П. Мазур и Н. Я. Дидух (2006, с. 73) считают, что «...В. И. Вернадский нигде не раскрывает содержание термина «давление жизни»...» и, поэтому, они трактуют его как «...фактор конкуренции...». – *Прим. автора раздела.*

основных типов растительного мира признает не только изменение внешних условий, но и их изменение в неблагоприятную сторону. Подобное можно отнести и к переходу наземных растений в водную среду, которая «...оказалась все-таки чуждой и поэтому слабо освоенной...» (Краснова, 1999, с. 26; Мазур, Дидух, 2006, с. 73) и «...не является зоной жизни покрытосеменных» (Мазур, Дидух, 2006, с. 73).

Р. А. Chambers et al. (2008, p. 18) отмечает, что «Из многих видов наземных сосудистых растений (Pteridophyta и Spermatophyta) только небольшая часть этих наземных растений возвращается к жизни в водные и морские условия. По-видимому, водные сосудистые растения эволюционировали в различное время, возврат в воду был не единичным, или, во всяком случае, не часто встречающимся». По этому поводу, С. D. K. Cook (1999 – цит. по: Chambers et al., 2008, p. 19) считает, что «...эволюционный шаг становления вторичности водных [растений] вероятно имел место, по-крайней мере, 211 раз, но, более вероятно, 252 раза (возможно более), с возвратом к водной жизни, имеющей место, по крайней мере, 7 раз у папоротниковых и 204–245 раз у покрытосеменных²²». Данный автор замечает, что только «...11 из 315 родов (около 3%) папоротников и папоротникообразных (то есть Pteridophyta) и 407 из 13200 родов (около 3%) покрытосеменных включают водные виды» (Cook, 1999 – цит. по: Chambers et al., 2008, с. 19). В 1–1,5% оценивают долю участия гидрофильной флоры (даже при широком понимании ее объема) в общем составе мировой флоры Т. П. Мазур и Н. Я. Дидух (2006).

Причины подобного явления приводятся разные: от сильной освоенности водной среды разными систематическими группами водорослей и животных задолго до появления цветковых, в результате чего последние «...оказались на периферии... подразумевая под последней разного рода внутриконтинентальные водоемы...» (Краснова, 1999, с. 27), до ограниченности экотопов, пригодных для обитания.

Таким образом, А. Н. Краснова (1999, с. 26) справедливо, на наш взгляд, отмечает, что «...гидрофилия не является ведущей линией эволюции покрытосемянных...» и поэтому она считает ее боковой и слепой ветвью экологической эволюции. О незаконченности и продолжении гидрофильной линии развития с одной стороны, и что незаконченность эта кажущаяся с другой – писал ранее и А. И. Кузьмичев (1992).

Не вдаваясь глубоко в палеонтологическую историю формирования флоры водоемов, отметим лишь, что «...цветковые водные растения, начав свое развитие в верхнем мелу, в ходе процесса эволюции приобрели все те

²² “The evolutionary step of becoming secondarily aquatic probably took place at least 211 times but more likely 252 times (possibly more), with reversion to aquatic life having taken place at least seven times in the Pteridophyta and 204–245 times in the angiosperms (Cook, 1999 – I quote on: Chambers et al., 2008, p. 19)” – *Прим. автора раздела.*

особенности, которые позволили им пережить суровые оледенения кайнозоя в условиях водной среды. Время возникновения семейств высших водных растений иллюстрируется схемой (рис. 51)²³. Как видно из этой схемы, большинство семейств высших водных растений появляется в конце мезозоя, начиная с верхнего мела, и относится к эпохе расцвета цветковых растений при снижении развития голосеменных и уже значительном уменьшении споровых растений. В это время происходит постепенное развитие и формирование современной флоры» (Кокин, 1982, с. 6).

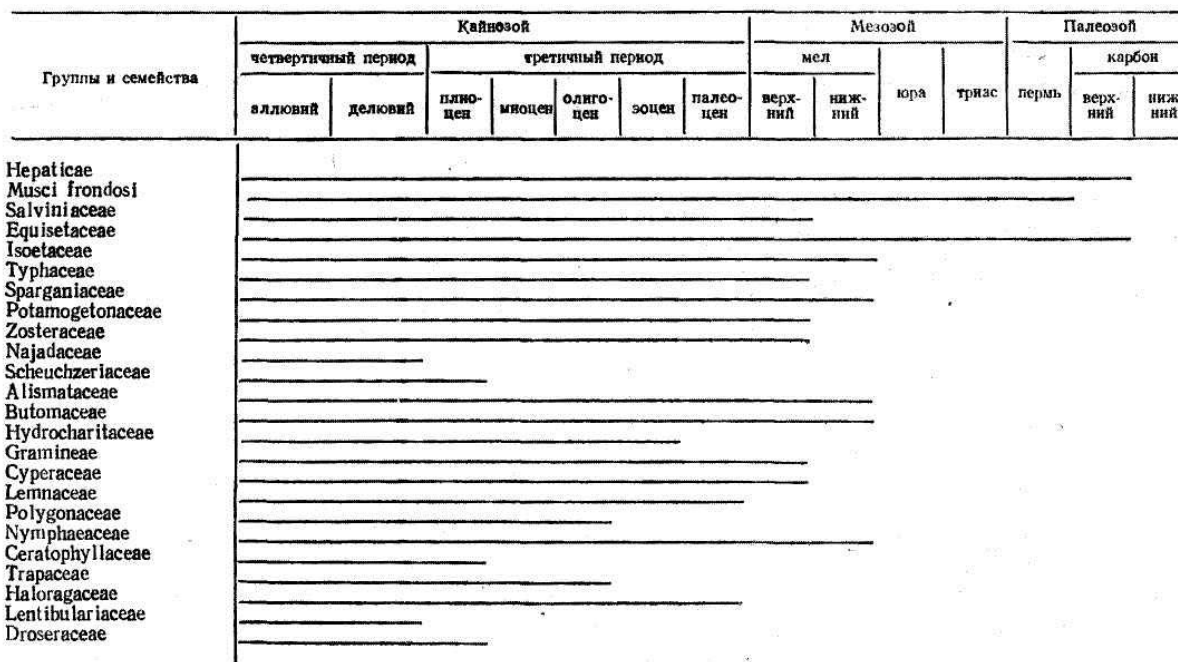


Рис. 51. Геологическое распределение семейств высших водных растений (по Gothan, Weyland, 1954 – цит. по: Кокин, 1982)

Интересны в этой связи наблюдения С. В. Мейена (1987), который появление макроостатков высших растений в венлокском ярусе силура, а также увеличение их количества в пржидольском ярусе силура и далее в основании девона рассматривал как отражение появления высших растений и их параллельного выхода на сушу. Между тем, С. В. Мейен считал, что «... гораздо более вероятно, что древнейшие остатки высших растений принадлежат не наземным, а водным и полуводным формам. Эти растения были мелкими, травянистыми, ... Почти все известные ископаемые травянистые растения были водными, болотными или эпифитными. Показательно, что в нижнем и среднем девоне все палеопочвы с подземными частями растений принадлежат к числу подводных или гидроморфных, то есть они или заливались водой, или были постоянно

²³ Схема взята из работы W. Gothan, H. Weyland, 1954 (цит. по: Кокин, 1982). – Прим. автора раздела.

увлажнены. Сопоставляя таксономические и морфолого-анатомические наблюдения, можно прийти к выводу, что появление и постепенное увеличение числа и разнообразия макрофоссилии высших растений в верхах силура – низах девона свидетельствует не о выходе их на сушу, а о переселении в воду. Тогда процесс формирования высших растений приходится отнести на предшествующие эпохи силура, а вопрос о том, в какой среде происходил этот процесс, остается полностью открытым» (Мейен, 1987, с. 307–308).

Современные данные, основанные на ископаемых остатках наземных растений и молекулярном анализе, определили их происхождение в 450–475 млн. лет назад, однако первые четкие ископаемые покрытосеменные отмечены 135 млн. лет назад (Chambers et al., 2008).

Вернувшись в водную среду из наземных условий растения (в данном случае, покрытосеменные) столкнулись с недостатком углекислого газа и солнечного света, сложностями с потреблением кислорода и питательных веществ из грунта и воды, то есть с низкой степенью доступности основных элементов среды. В связи с этим растения водоемов развили многочисленные морфофизиологические адаптации, которые, в конечном итоге, не только помогли им выжить в новой для них среде обитания, но и сказались на их общем габитусе или внешней форме, а, следовательно, на жизненной форме. Очень четко эту мысль высказал Б. А. Келлер (1948, с. 108), который отмечал, что «В процессе эволюции некоторые высшие покрытосеменные растения вторично перешли к жизни в воде и при этом получили резкие характерные приспособления к водной среде»²⁴. Добавим, что этому, безусловно, способствовало и то, что водная среда в значительной степени сглаживает климатические колебания, которые действуют на наземные растения, а также высокий уровень лабильности растительного организма.

По Е. Маур (1960 – цит. по: Хохряков, 1975а) «Внешний вид, габитус прежде всего несет на себе признаки образа жизни организма, а именно, изменение образа жизни, поведения, вслед за изменением внешней обстановки служит первым толчком к изменению структуры, строения организма в процессе эволюции». Именно общая дегенерация вегетативной сферы и является, по мнению А. Л. Тахтаджяна (1970), основным результатом воздействия водной среды на строение растений. В условиях водной среды многие органы и ткани растений более или менее задерживаются в своем развитии, исчезают ставшие ненужными

²⁴ Эти приспособления достаточно известны и подробно описаны не только в научной, но и учебной литературе. Именно поэтому в данной статье мы на них останавливаться не будем. – *Прим. автора раздела.*

приспособления к наземной жизни, подавляется развитие главного корня, упрощается анатомическое строение всех вегетативных органов, редуцируется их проводящая система и механические ткани, иное строение приобретает покровная ткань, сильное развитие получает система межклетников и пр.

«...По строению вегетативных органов многие водные растения соответствуют более ранним стадиям развития наземных видов, т. е. являются неотеническими формами. В частности, простые лентовидные листья многих водных двудольных представляют собой видоизмененную фиксацию «преламинарной» стадии развития листьев наземных форм. Но в то же время неотенические формы водных растений представляют собой типы, в известных отношениях эволюционно более пластичные по сравнению с более сложно дифференцированными наземными предками...» (Тахтаджян, 1954, с. 93, 1970, с. 43). Известно (Тахтаджян, 1970, с. 42), что неотении способствует «...дегенерация и вообще всякое упрощение организации, вызванное однообразными или крайними условиями жизни...». Данный ученый даже предположил, что неотения сыграла решающую роль в происхождении однодольных, которые, по сравнению с большинством двудольных «инфантильны» (термин – А. Л. Тахтаджян, 1970) с точки зрения строения своей вегетативной сферы.

В своем обсуждении мы не случайно перешли к однодольным. Одни ученые (Henslow, 1893, 1911; Jeffrey, 1917; Bews, 1927; Cronquist, 1965, 1968 – все, цит. по: Тахтаджян, 1970) считали, что однодольные возникли в результате гидрофильной или гигрофильной эволюции от двудольных предков, другие – в результате геофилии (Sargent, 1903, 1908, цит. по: Тахтаджян, 1970). Второй точки зрения придерживалась и А. Arber (1920), которая также признавала геофильную основу формирования многих водных двудольных (например, *Nymphaea*, *Limnanthemum*, *Litorella*) и называла их «водные геофиты». Здесь мы придерживаемся точки зрения А. Л. Тахтаджяна (1970, с. 43), полагающего, что «...по-видимому, предки обеих групп были земноводные геофиты, у которых геофилия возникла первоначально на суше – скорее всего под пологом леса или в лесной опушке».

А. П. Хохряков (1975б, с. 74) отмечал, что «...независимо от того, в какой степени родства находятся однодольные и двудольные, сходство некоторых из их травянистых групп по признакам вегетативных и генеративных органов может быть только конвергентным. Эта конвергенция как нельзя лучше объясняется обитанием этих сходных форм в сходных же условиях...».

Таковыми конвергировавшими в некоторых отношениях группами двудольных и однодольных, обитающих в сходных условиях

Я. И. Прохановым (1974) были названы болотниковые²⁵, кувшинковые, ароидные и др.

Из перечисленных нас будет интересовать только одна группа однодольных растений – болотниковые (*Helobiae*), поскольку именно ее экологическая эволюция пошла по пути гидроморфогенеза. При этом гидрофитный тип местообитаний трактуется как наиболее молодой в экологической эволюции однодольных. А такие признаки болотниковых, как – преобладающая жизненная форма – вегетативный однолетник, разделение листа на черешок и пластинку и др., указывают на ее большую эволюционную продвинутость (Хохряков, 1975б). Однако, как отмечал этот ученый, наряду с этим болотниковым присущи и некоторые примитивные черты: апокарпия, ламинальный тип плацентации и др., что позволило ему предположить, что отделение их от общего ствола однодольных произошло довольно рано.

Выделяя гидрофитное направление трансформации форм роста однодольных, А. П. Хохряков (1975б) исходным для него считал горизонтально-корневищные формы типа сусака и понтедерии. Боковой ветвью этой линии развития признавались формы с вытянутыми междоузлиями и образованием длинностебельных форм (рдесты, элодея).

Важно, что в гидрофитной линии эволюции отмечалась прямая связь между морфологией побега и экологией (рис. 52).

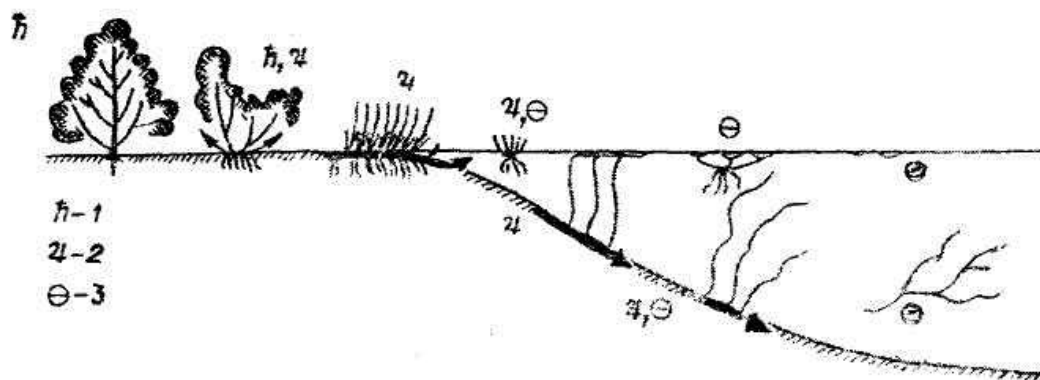


Рис. 52. Гидрофильная линия эволюции жизненных форм (по А. П. Хохряков, 1975а). Условные обозначения: 1 – древесные растения, 2 – многолетние травы, 3 – вегетативнооднолетние травы.

²⁵ Проанализировав происхождение и эволюцию однодольных, А. П. Хохряков (1975б) были выделены четыре исходные группы: 1 – лилиецветные, 2 – пальмы, 3 – панданусы, 4 – болотниковые и, соответственно четыре главных направления эволюции жизненных форм: ксерофитное, у первой, мезофитное – у второй, гидрофитное – у третьей и гидрофитное – у четвертой – Прим. автора раздела.

А. П. Хохряков (19756, с. 136) считал, что «...экологическая эволюция болотниковых шла, конечно, от форм наземных к прибрежным, от прибрежных – к водным (вначале пресноводным, затем и морским)...».

Подобной точки зрения придерживался ранее и А. А. Ниценко (1961, с. 1445), отмечавший, что «...предками современных водных форм были прибрежно-водные и гидрофитные виды, позднее частично эволюционировавшие в плавающие и погруженные».

Прямым следствием обобщения взглядов предыдущих ученых, явилась гидрофильная линия развития, которая отражена в следующих моделях (Ершов, 2007, с. 120):

1) Медленные и неуклонные адаптации растений к длительным или постоянно обводненным почвогрунтам (*Typha*, *Scirpus*, *Sparganium* и др.). Результатом явилось преобладание в современной структуре гидрофильной флоры воздушно-водных растений. Генеративная и большая часть их вегетативной сферы не связана с водной средой, то есть растения этой группы принципиально не отличаются от наземных растений – мезофитов, ксерофитов.

2) Вторая модель – растения с плавающими на поверхности воды листьями и редуцированными подводными (*Nuphar*, *Nymphaea* и др.). Исходно представляют травянистые формы тропических дождевых лесов, освоившие впоследствии неглубокие водоемы.

3) Третья модель – полностью погруженные формы (большинство *Potamogetonaceae*, *Najadaceae* и др.). Представляют крайнюю степень адаптации покрытосемянных к водной среде.

4) Четвертая модель – неотенические формы гидрофитов (*Lemnaceae*). С гидрофилией прямо не связаны, по-видимому, изначально ампельные растения.

Ранее, но только в обобщенном виде и без ссылок на первоисточники, подобная линия развития была приведена в работе А. И. Кузьмичева (1992, с. 163) «...Необходимо подчеркнуть, что эволюционно жизненным формам погруженных и плавающих растений предшествовали экобиоморфы воздушно-водных растений».

Тем не менее, А. Н. Краснова (1999, с. 27) считает, что «...У гидрофитов и гигрогидрофитов эволюция экобиоморф проходила в относительно стабильных условиях. Поэтому жизненные формы дифференцированы нечетко. Пожалуй, единственное, в чем они достигли совершенства – адаптации к динамической водной и околородной среде». И если первая и последняя часть предложения не вызывает никаких возражений, то с мнением о нечеткости дифференцировки жизненных форм вряд ли можно согласиться. В 1942 году в книге «Происхождение наземной растительности»

К. И. Мейер (1942, с. 5) писал: «...Сравнивая, наконец, водную флору – обитателей морей и пресных вод – в ее целом с флорой сухопутной, мы, прежде всего, поразимся многотипностью и разнообразием первой и однотипностью и однообразием второй». О большом разнообразии жизненных форм водных и земноводных трав писал и И. Г. Серебряков (1962). Кроме того, он отмечал, что «большое значение для суждения об эволюции жизненных форм и их экологической интерпретации имеют также многие работы по экологии и биологии отдельных видов» (Серебряков, 1962, с. 66). Что же касается наземных видов, то подобные работы весьма многочисленны (см. «Биологические флоры», «Онтогенетические атласы и др.), чего не скажешь о растениях водоемов и водотоков, а число монографических работ по биологии (*sensu lato*) отдельных видов их едва превысит десяток. Именно с этим, на наш взгляд, связан пробел в знаниях о разнообразии жизненных форм растений водоемов и водотоков, а отнюдь не со стабильными условиями водного объекта.

В заключение следует отметить, что в литературе постоянно поднимаются и рассматриваются с разной степенью детализации вопросы эволюции растений водоемов и направление этого процесса (Мейер, 1946; Келлер, 1948; Тахтаджян, 1954, 1970; Серебряков, 1962; Хохряков, 1975а, б; Кокин, 1982; Кузьмичев, 1992; Краснова, 1999; Мазур, Дидух, 2006; Ершов, 2007; Arber, 1920; и др.). При этом «имеют хождение» различные точки зрения. Так, А. Н. Краснова (1999, с. 27) считает, что «...водные и прибрежно-водные цветковые растения в общебиологическом плане представляют регрессивную ветвь, обусловленную дегенерацией их организации в связи с упрощением условий существования. Ценой регрессивной эволюции достигается биологическое процветание этой группы». Иного взгляда придерживается К. А. Кокин (1982, с. 10), который считает, что «...Несмотря на достаточно узкую специализацию погруженных водных растений, когда, с одной стороны, мы наблюдаем развитие специфических приспособлений к водной среде, а с другой – полную или частичную утрату ряда органов и систем (механическая ткань, проводящая система и пр.), эволюцию водных растений в целом нельзя считать регрессивной».

Как бы то ни было, по-видимому, эволюция жизненных форм растений водоемов сложна, противоречива и еще требует дополнительных исследований, чтобы обнаружить здесь «...нить Ариадны, которая могла бы провести через сложный лабиринт эволюционных путей развития жизненных форм...».

4.2. Биоморфология некоторых водных и прибрежно-водных семенных растений Северо-Востока Европейской России

С точки зрения структурной организации и процессов формообразования проанализированы водные растения – гидрофиты – и прибрежно-водные – гелофиты (в понимании В. Г. Папченкова, 2001). Подобные исследования пока немногочисленны (Даровских, 2003; Савиных, 2003а; Петухова, 2006, 2008; Лапиров, 2004; Лебедева, Лапиров, 2005, 2006; Савиных, Лелекова, 2006). Однако изучение основных биоморфологических параметров этих растений с последующей характеристикой их жизненных форм позволяет проводить их сравнительный анализ и выявлять основные тенденции структурно-морфологических адаптаций травянистых растений к водной среде и условиям избыточного увлажнения.

Впервые сведены воедино и проанализированы с позиций современной биоморфологии основные сведения об особенностях организации водных и прибрежно-водных растений (Лелекова, 2006); побегообразование, цветорасположение и жизненные формы этих растений.

Материалом к следованию послужили 58 видов и один гибрид гидрофитов и гелофитов. Полный биоморфологический анализ проведен у 9 модельных видов. Это *Alisma plantago-aquatica* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Potamogeton lucens* L., *Sagittaria sagittifolia* L. и *Sparganium emersum* Rehm. Для уточнения особенностей их биоморфологии просмотрены гербарные образцы в Гербарии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (IBIW) и гербарная коллекция кафедры ботаники ВятГГУ.

В ходе исследования мы применили сравнительно-морфологический метод с использованием общепринятых методик и подходов (Серебряков, 1947а, 1974б, 1948, 1949, 1952, 1954, 1964; Troll, 1964; Уранов, 1965; Работнов, 1969; Серебрякова, 1972, 1976, 1977, 1981, 1987; Нухимовский, 1973, 1997; Гатцук, 1974, 1994; Мусина, 1976, 1977; Ценопопуляции..., 1976; Шафранова, 1980; Борисова, Попова, 1990; Кузнецова с соавт., 1992; Шафранова, Гатцук, 1994; Жукова, 1995; Савиных, 1998, 2000, 2002б).

В связи с тем, что подавляющее большинство исследуемых растений вегетативно подвижны, проследить полный онтогенез отдельного растения с ранней полной морфологической дезинтеграцией невозможно, их онтогенез мы изучали на примере развития рамет.

Основное внимание было уделено изучению особенностей побеговой структуры особей. Рассмотрено развитие и строение систем побегов, формирующихся в течение моноподиального нарастания и жизни материнского побега, строение особей к моменту наступления морфологической дезинтеграции.

Строение побеговых систем проанализировано с учетом выделенных Н. П. Савиных (2002б) модулей: элементарного, универсального и основного.

Элементарный модуль исследуемых растений характеризовали по длине междоузлия; типу, степени видоизменения, степени погружения в толщу воды и длительности жизни листа; производным пазушных почек.

Строение универсального модуля описали с учетом длительности жизни надземных осей (в понимании: Гатцук с соавт., 1974; Гатцук, 1976; Серебрякова, 1973; Хохряков, 1976; Elten, 1991); взаимного расположения укороченных и удлинённых участков побегов (Серебряков, 1952); направления роста побегов (Серебряков, 1952); степени и характера закрепления побегов в грунте и погружения их в водную среду (укореняющиеся побеги гидрофитов, верхушки которых пассивно выносятся в верхние горизонты за счет выталкивающей силы воды, охарактеризованы как плагиотропные всплывающие; при понижении уровня воды, они полегают и стелются по донному грунту); числа элементарных побегов (терм.: Грудзинская, 1960), составляющих универсальный модуль; наличия генеративных органов; цветорасположения (Parkin, 1914; Имс, 1964; Troll, 1964; Кузнецова с соавт., 1992); наличия и типа специализированных геофильных побегов (Серебряков, 1952; Серебряков, Серебрякова, 1965; Нухимовский, 1969а, б, 1997; Любарский, 1973); типа корневой системы (Михайловская, 1981); фаз в развитии побега (Серебряков, 1952); расположения структурно-функциональных зон монокарпических (Troll, 1964; Мусина, 1976, 1977; Борисова, Попова, 1990; Савиных, 1982, 1999) и поликарпических (Савиных, 1982, 1999, 2000) побегов.

У моно- и поликарпических побегов мы охарактеризовали модели побегообразования (с позиций Т. И. Серебряковой, 1977, 1981, 1987 и др.).

При детализации основного модуля описали число, расположение и тип слагающих его побегов. Описали разные типы боковых побегов.

Анализ побеговых систем гидро- и гелофитов мы провели на уровне двух основных биоморфологических единиц – универсального и основного модулей.

Универсальный модуль представлен одиннадцатью вариантами побегов (длительность их жизни мы определяли без учета фазы почки с учётом основных типов цветорасположения):

Поликарпические побеги с интеркалярными фрондозными соцветиями:

– полициклические плагиотропные у *Nuphar lutea* (рис. 53, а), *Nymphaea candida*, *Butomus umbellatus* (рис. 54, в) и *Scirpus lacustris* (за вегетационный период у этих растений формируется не одна, а, чаще, две-три флоральные зоны, отделенные друг от друга многоклеточными вегетативными зонами; флоральные единицы у *Scirpus* – побеги-стрелки – образуются в пазухах чешуевидных листьев полициклических побегов);

– полициклические плагиотропные всплывающие (рис. 54, а–б) у *Elodea canadensis*, *Utricularia* (с немногочисленными флоральными единицами), и *Ceratophyllum demersum* и верхнерозеточных видов рода *Callitriche* (с многомерными флоральными зонами).

Монокарпические побеги (с терминальными соцветиями) различаются по времени нарастания до цветения и положению в пространстве:

– трициклические анизотропные у *Typha angustifolia* (рис. 53, в) и видов рода *Sparganium* (рис. 54, з);
 – дициклические анизотропные у *Sagittaria sagittifolia* (рис. 53, ж), *Potamogeton pectinatus* и широколистных видов этого рода, *Persicaria amphibia*, *Typha latifolia*; на основе этих побегов за счет итеративного ветвления образуются сложные побеговые системы;

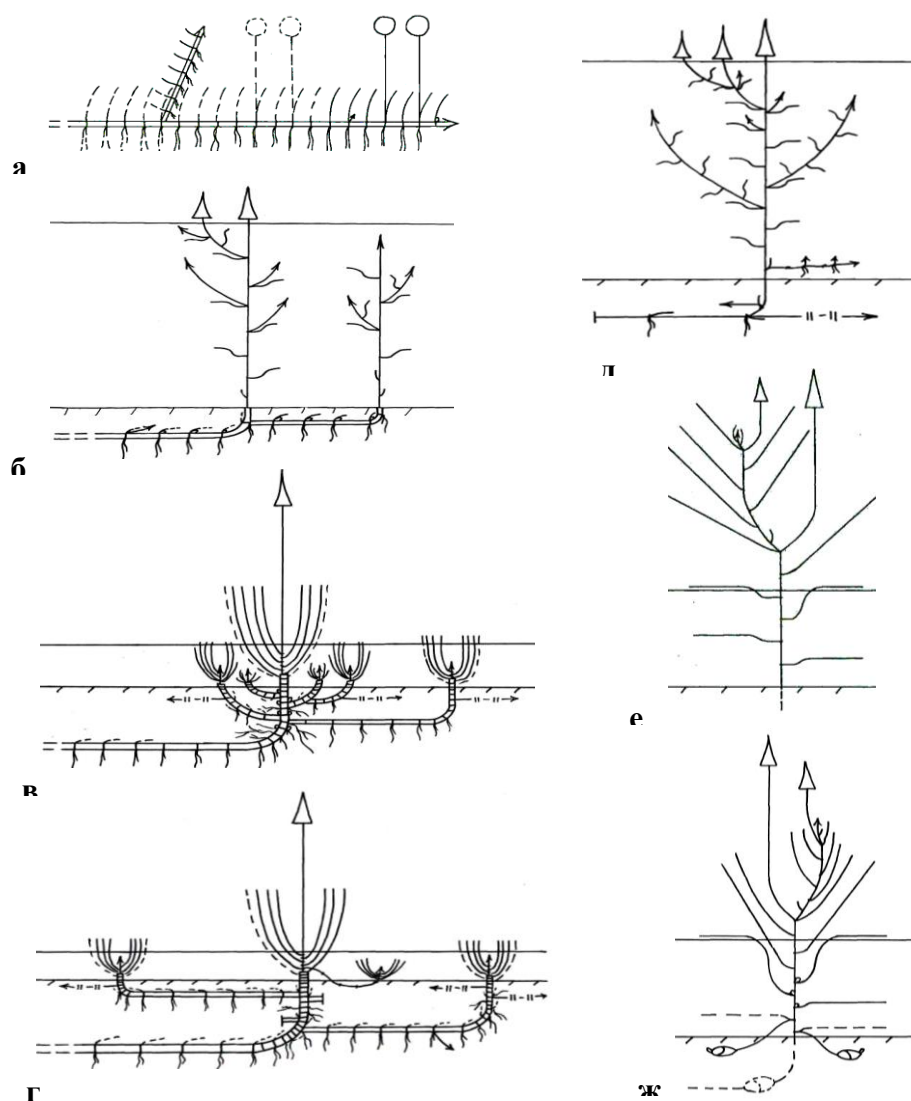


Рис. 53. Побеговые системы (основные модули) некоторых гидро- и гелофитов. Условные обозначения: а – *Nuphar lutea*; б – *Persicaria amphibia*; в – *Typha angustifolia*; г – *Sparganium emersum*; д – *Potamogeton lucens*; е – *Alisma plantago-aquatica*; ж – *Sagittaria sagittifolia*; все междуузлия расставлены.

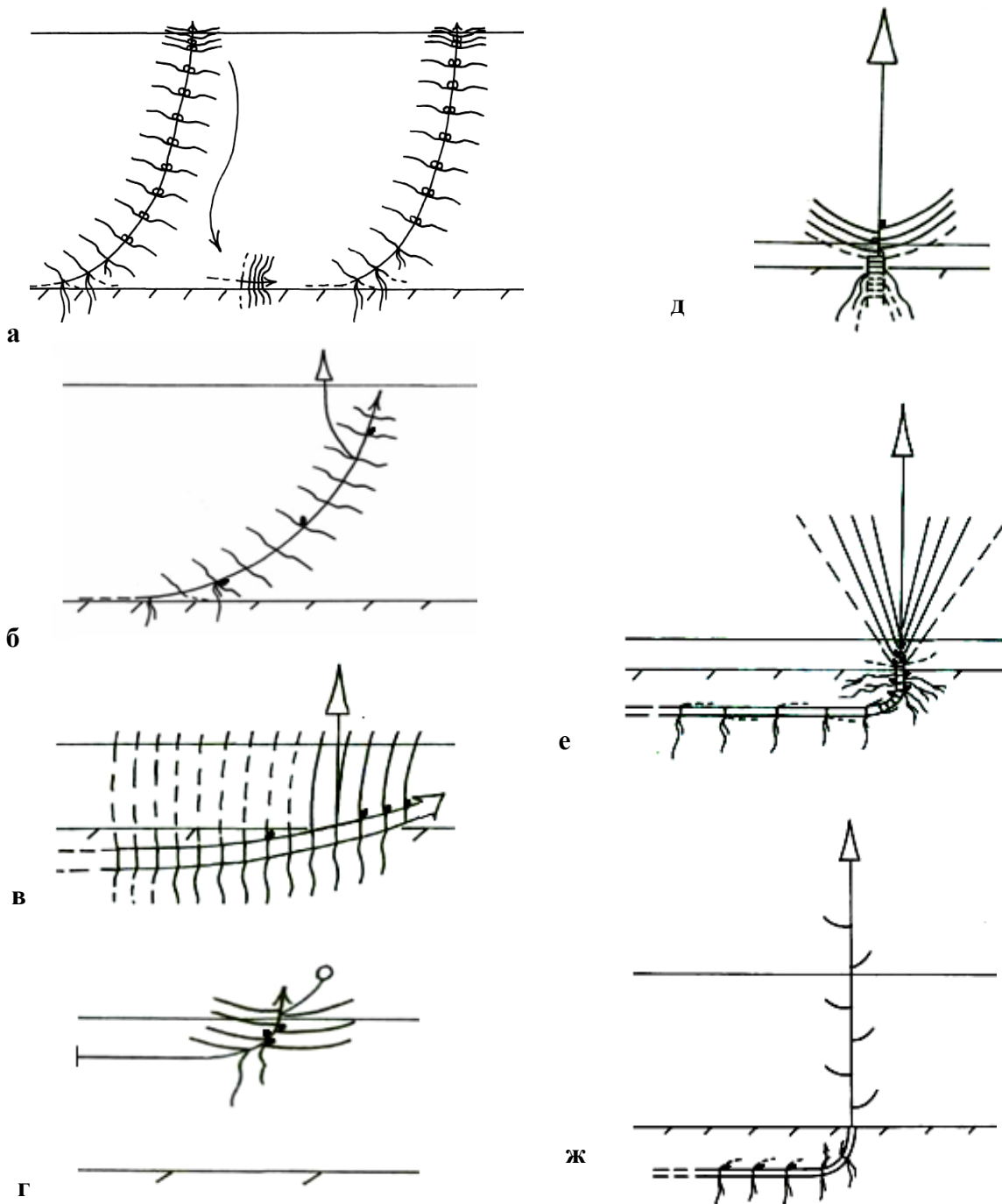


Рис. 54. Модели побегообразования и некоторые типы побегов гидро- и гелофитов. Условные обозначения: **а–в – моноподиальные модели (побеги поликарпические):** а – полурозеточная (*Callitriche palustris*), б – длиннопобеговая (побеги плагиотропные всплывающие; *Elodea*); в – розеточная (побеги плагиотропные; *Butomus*); **г–ж – симподиальные модели (побеги монокарпические):** г – верхнерозеточная (побеги анизотропные; *Stratiotes*); д – полурозеточная (побеги ортотропные; *Alisma*); е – среднерозеточная (побеги анизотропные; *Sparganium*); ж – длиннопобеговая (побеги анизотропные; *Phragmites*). Почки возобновления затушеваны. У моноподиально нарастающих трав верхушечные почки также являются почками возобновления.

- дициклические плагиотропные всплывающие у *Myriophyllum*;
- озимые моноциклические анизотропные у *Glyceria maxima*;
- озимые моноциклические плагиотропные всплывающие у *Batrachium*;
- моноциклические ортотропные у *Alisma* (рис. 54, д), *Sagittaria*, *Butomus* и *Scirpus*;
- моноциклические анизотропные у *Phragmites australis* (рис. 54, ж), *Glyceria maxima*, *Potamogeton*, *Hydrocharis*;
- моноциклические плагиотропные всплывающие у *Callitriche hermaphrodita*, *Batrachium*, узколистных видов *Potamogeton* (в побеговой системе *Batrachium* – это побеги замещения различного типа (Лебедева, Лапиров, 2006), слагающие фрондозное симподиальное соцветие).

Моноциклические побеги с неполным циклом развития могут быть у *Glyceria*, *Phragmites*, *Potamogeton*, *Callitriche* и других.

Часто у одного растения (*Potamogeton pectinatus*, *Glyceria maxima*, *Sagittaria sagittifolia*, *Hydrocharis morsus-ranae* и др.) сочетаются два типа побегов, различающихся происхождением (из почек с различным периодом покоя и положением на побеге), строением и длительностью жизни.

Охарактеризовав моно- и поликарпические побеги, мы выделили следующие **модели побегообразования** (рис. 54):

Моноподиальные:

- длиннопобеговая плагиотропная у *Ceratophyllum*, *Elodea*, *Utricularia* и др.; розеточная у *Butomus*, *Nuphar*, *Nymphaea*;
- полурозеточная у верхнерозеточных видов рода *Callitriche* (модель побегообразования ранее не описана; из-за ранней полной морфологической дезинтеграции пронаблюдать полное развитие побега невозможно, но мы считаем, что эти растения развиваются именно по этой модели).

Симподиальные:

- длиннопобеговая у *Persicaria amphibia*, *Phragmites australis*;
- полурозеточная у *Alisma plantago-aquatica*;
- среднерозеточная у *Glyceria*, *Sparganium*, *Typha*, *Sagittaria sagittifolia*;
- верхнерозеточная у *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*.

В ходе исследований мы выделили следующие типы **основных модулей** (рис. 53).

У трав с неограниченным **моноподиальным нарастанием** – это система иерархически соподчиненных побегов 3–4 порядков ветвления: у *Nymphaea*, *Nuphar*, *Scirpus* имеются конструктивные элементы; у *Callitriche*, *Ceratophyllum*, *Elodea*, *Utricularia* – однолетников вегетативного происхождения без многолетних конструктивных элементов – побеговые

системы достигают того же порядка ветвления за один вегетационный период, но не сохраняются более одного вегетационного сезона из-за ранней морфологической дезинтеграции.

У трав с симподиальным нарастанием:

– Побеговая система из моно- и дициклических удлинённых вегетативных и вегетативно-генеративных побегов различного типа в виде надземных симподиев, образуемая на основе анизотропных монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития. За счёт итеративного ветвления анизотропных побегов формируется многочленная симподиальная побеговая система с ранней полной морфологической дезинтеграцией, как у большинства широколистных видов рода *Potamogeton* (рис. 53, д).

– Симподии с нормальной морфологической дезинтеграцией из моно- и дициклических анизотропных и ортотропных побегов, образующиеся на основе монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития (*Persicaria amphibia*, *Phragmites australis*) (рис. 53, б).

– Своеобразный парциальный куст из разновозрастных анизотропных среднерозеточных монокарпических побегов замещения с длинными геофильными участками, ежегодно образующимися из пазушных почек розеточного участка (зоны возобновления) исходного побега, нарастающего в течение трех лет (рис. 53, г). Каждый побег замещения – центр закрепления и воздействия на среду обитания – образуется за счёт интенсивного итеративного ветвления; морфологическая дезинтеграция нормальная (виды рода *Sparganium*).

– Парциальный куст из разновозрастных апо- и диагеотропных ди- (*Typha latifolia*) и трициклических (*T. angustifolia*) среднерозеточных анизотропных монокарпических побегов замещения с меньшей интенсивностью итеративного ветвления и разной длиной геофильных участков (рис. 53, в). Центр воздействия на среду обитания – парциальный куст; морфологическая дезинтеграция нормальная.

– Двух-трех членный симподий из дициклического среднерозеточного и моноциклических полурозеточных монокарпических побегов и столонов с клубнями на их апикальных участках в основании оси (*Sagittaria sagittifolia*). Морфологическая дезинтеграция ранняя (рис. 53, ж).

– Трех(четырёх)членный симподий из ортотропных полурозеточных монокарпических побегов замещения с поздней морфологической дезинтеграцией как у видов рода *Alisma* (рис. 53, е).

– Универсальный модуль *Stratiotes aloides* – столонно-верхнерозеточный анизотропный побег – совпадает с основным из-за ранней полной морфологической дезинтеграции побеговой системы и сочетания в пределах побега многих жизненно важных функций целого организма, о чём детально будет показано в разделе 4.6.

На основании вышеизложенного основные тенденции структурно-морфологической адаптации гидро- и гелофитов к среде обитания нам представляются следующим образом.

На уровне *универсального модуля* это:

- длительное нарастание побегов (с интеркалярными фрондозными соцветиями) с постоянным отмиранием их базальных участков;
- формирование высоко специализированных монокарпических побегов, дифференцированных на структурно-функциональные зоны, сочетающих многие жизненно важные функции целого организма;
- развитие монокарпических побегов из почек обогащения, возобновления и спящих;
- формирование турионов s. l. и s. str. наряду с упрощением организации геофильных участков побегов и корневых систем.

На уровне *основного модуля*:

- интенсификация вегетативной подвижности за счет итеративного ветвления монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития с образованием дополнительных центров закрепления и воздействия на среду обитания;
- ранняя полная морфологическая дезинтеграция наряду с удлинением онтогенеза;
- появление свободно плавающих растений.

4.3. Биоморфология *Calla palustris*

Calla palustris – белокрыльник болотный относится к сем. *Araceae* (Черепанов, 1995). Это голарктический бореальный вид (Мартыненко, 1976). Н. Н. Цвелёв (2000) определяет ареал *C. palustris* как циркумбореальный умеренный.

Белокрыльник болотный произрастает по берегам рек, прудов, заболачивающихся мелководных водоёмов, на болотах и сплавиных; это прибрежно-болотное растение (Meunsher, 1944; Лисицына с соавт., 1993; Цвелёв, 2000), гигрогелофит (Папченков, 2001, 2003).

Calla palustris – один из основных сплавинообразователей наряду с такими растениями, как осоки (*Carex*), сабельник болотный (*Comarum palustre* L.), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata* L.), а также зелёные (гипновые) и сфагновые мхи (Арискина, 1946, 1950, 1956; Сукачев, 1973; Чеботарёв, 1978; Смагин, 1984; Экзерцев с соавт., 1990; Дубына с соавт., 1993).

Материал собирали в течение вегетационных сезонов 2006–2007 годов в озёрах-старицах правобережной поймы реки Вятки ниже устья реки Чепцы (Широковская Старица, Черное озеро у посёлка Коминтерновского и др.) в окрестностях города Кирова. Они зарастают по лугово-болотному типу без образования торфа и сапропеля (Соловьёв, 1997). Основу формирующейся здесь сплавины составляют сабельник болотный и рогоз широколистный,

образуя ассоциацию *Comarum palustre* + *Typha latifolia*. Также в состав сообщества входят водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*), ряска малая (*Lemna minor*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), хвощ речной (*Equisetum fluviatile*), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*), зюзник европейский (*Lycopus europaeum*), наумбургия кистецветная (*Naumburgia thyrsoflora*), вех ядовитый (*Cicuta virosa*), двукисточник тростниковый (*Phalaroides arundinacea*), различные виды родов осока (*Carex*) и ива (*Salix*). *Calla palustris* произрастает на окраинах сплавины.

Растения исследовали согласно методикам И. Г. Серебрякова (1947а, б, 1964), с использованием подходов к классификации жизненных форм Н. П. Савиных (2003а, 2006б) и Е. В. Лелековой (2006). Модели побегообразования выделены по Т. И. Серебряковой (1977, 1981, 1987), структурно-функциональные зоны – по И. В. Борисовой, Т. А. Поповой (1990).

Степень вегетативной подвижности, воздействия особи на среду обитания, тип, время и степень морфологической дезинтеграции оценивали с позиций А. А. Уранова (1965), Т. А. Работнова (1969) и О. В. Смирновой с соавт. (Ценопопуляции..., 1976).

Типы почек по их роли в развитии монокарпического побега выделены в соответствии с принципами и терминологией Т. И. Серебряковой (1983б) с дополнениями Т. А. Комаровой (1989).

Calla palustris – растение с толстыми ползучими плагиотропными побегами и многочисленными узловыми корнями (рис. 55, А, Б). Листорасположение очередное. Листья с длинными черешками, вогнутыми на адаксиальной стороне, нижняя их часть расширена во влагалище, длиной равной половине длины черешка, которое плотно охватывает стебель. В верхней части черешок с выростом – язычком, который представляет собой сросшиеся внутренними сторонами медианные (пазушные) прилистники. У молодых листьев *C. palustris* язычок имеет вид конуса и защищает терминальную почку. Листовая пластинка сердцевидная цельнокрайняя заостренная блестящая.

Боковые побеги экстравагинальные: расположены по отношению к материнскому под углом более 90°, прорывают влагалища живых или только начинающих отмирать листьев срединной формации.

Листосложение у белокрыльника свернутое (трубчатое). При этом каждый лист закручен в противоположном направлении по отношению к вышерасположенному листу (Ефремов, Алексеев, 1983).

Корневая система образована стеблеродными придаточными корнями длиной до 50 см, образующимися в узлах побегов текущего года. Они, как и побеги, прорывают влагалища листьев. Корневые волоски и микориза у белокрыльника болотного не отмечены (Metsävaiho, 1931).

Соцветие *Calla palustris* – терминальное; это цилиндрический или овальный початок, покрытый покрывалом с белой верхней поверхностью (Meunscher, 1944; Cook et al., 1974; Varabé, Labrecque, 1983; Левина, 1987).

Указание на то, что *Calla palustris* может иметь 2 соцветия: терминальное и боковое (Höck, 1911, цит. по: Ефремов, Алексеев, 1983) вызывает сомнение. Вероятно, описанные соцветия являются терминальными соцветиями побегов двух порядков ветвления, развившихся за один вегетационный сезон, что будет показано ниже. А так как побег замещения по диаметру превосходит ось соцветия и скрыт влагалищем листа, то соцветие кажется пазушным.

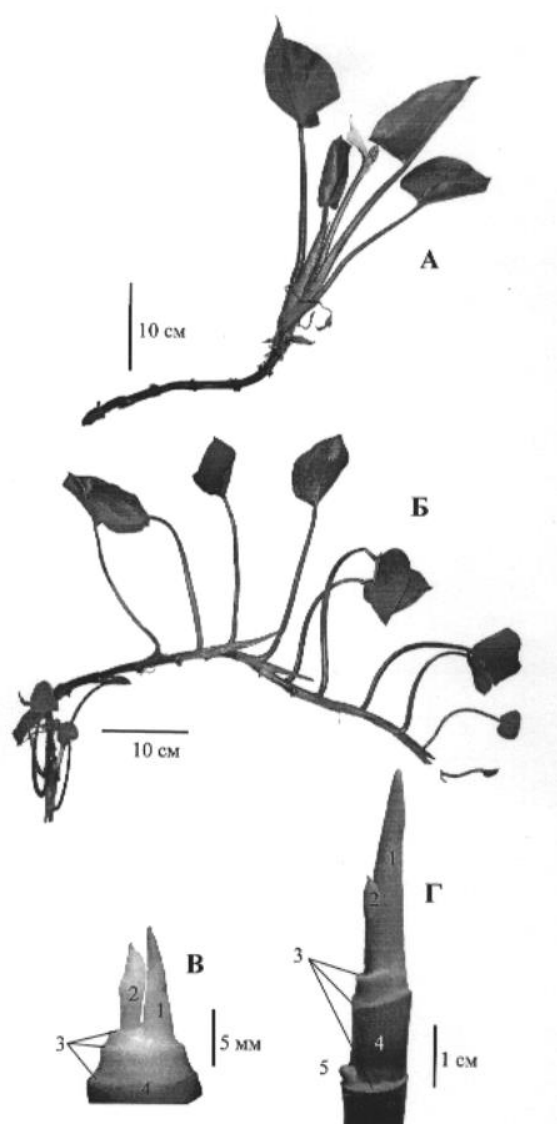


Рис. 55. *Calla palustris*. Условные обозначения: А – внешний вид (корни удалены) (1 декада июня 2007 г.); Б – внешний вид (корни удалены) (3 декада августа 2007 г.); В, Г – терминальные вегетативно-генеративные почки: 1 – вегетативная почка возобновления побега n+1 порядка; 2 – терминальное соцветие; 3 – места прикрепления удалённых листьев; 4 – побег n-го порядка; 5 – пазушные почки.

У белокрыльника болотного семенное размножение подавлено (Солоневич, 1954), преобладают вегетативные и возобновление, и размножение.

Вегетативное размножение осуществляется путем полной, нормальной, неспециализированной дезинтеграции и за счет пазушных почек, которые способны отламываться и давать начало новым растениям (Ефремов, Алексеев, 1983).

Структурная единица побеговой системы *Calla palustris* – моно-, дициклический монокарпический побег, развивающийся по полурозеточной гемисимподиальной модели побегообразования (вариант – плагиотропная), с прохождением всех типичных фаз развития (по: Серебряков, 1952): 1) почка; 2) вегетативный ассимилирующий побег; 3) цветение и плодоношение.

Почки возобновления закладываются как пазушные инициальные в пределах терминальной вегетативно-генеративной почки особого строения (рис. 55, В, Г), формирующейся летом предшествующего цветению года (в Кировской области в 1–2 декадах августа) на верхушке побега. Она морфологически открыта, но защищена влагалищами листьев срединной формации; содержит несколько вегетативных метамеров, с зачатками листьев срединной формации и дочерними почками (емкость их уменьшается в акропетальном направлении от 4 до 1) в их пазухах. На самой верхушке побега расположены две почки: генеративная и вегетативная. Размеры этих почек значительно различаются у растений произрастающих в одном фитоценозе: длина вегетативной от 10–11 до 33 мм, генеративной – 8–16 мм.

Генеративная почка – терминальная – финальная почка побега n -го порядка, – состоит из двух вегетативных метамеров и терминального соцветия. Первый метамер с зачатком листа срединной формации. Междоузлие второго несколько удлинено и образует цветоносную ось, которая несет зачаток покрывала соцветия. Выше расположено терминальное соцветие.

Вегетативная почка – конечная, свободная инициальная почка побега $n+1$ порядка. Это пазушная почка, из которой образуется в будущем побег замещения, за счет чего обеспечивается акросимподиальное нарастание побеговой системы. Она состоит из конуса нарастания и 4–6 зачатков листьев, первый из которых – будущий профилл с редуцированной до двух нитевидных сегментов листовой пластинкой (рис. 56, В), другие – листья срединной формации.

Таким образом, терминальная вегетативно-генеративная почка возобновления *Calla palustris* объединяет последние вегетативные метамеры побега n -го порядка, его финальную почку, а также инициальную почку побега замещения ($n+1$ -го порядка).

Подобные терминальные вегетативно-генеративные почки имеются и у других длинопобеговых гигрогелофитов. У *Menyanthes trifoliata* они имеют

сходное строение, а отличаются лишь тем, что генеративная почка не имеет вегетативных метамеров и содержит только соцветие. Данное сходство растений из различных, далеких друг от друга, систематических групп объясняется влиянием экологических условий. При этом вегетативная сфера растения, как наиболее пластичная, подвержена наибольшим изменениям; генеративная относительно стабильна.

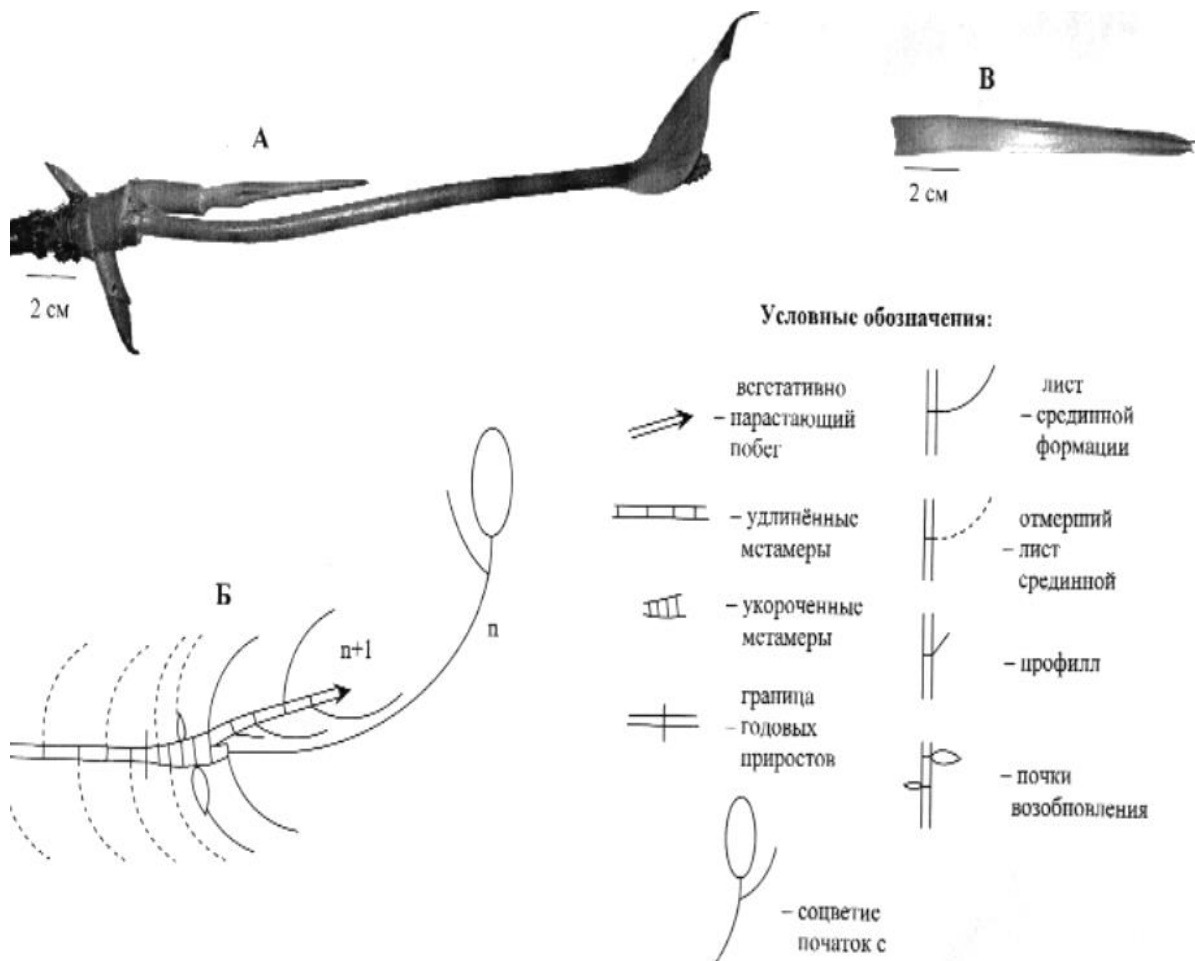


Рис. 56. Побеговая система *Calla palustris* в зоне перевершинивания. Условные обозначения: А – внешний вид (листья и корни удалены); Б – схема (указаны только почки возобновления); В – профилл.

Побеги возобновления *Calla palustris* развиваются одновременно с цветением побега n -го порядка в 1–2 декаде июня. Первый метамер с удлиненным междоузлием и профиллом (рис. 56) без каких-либо пазушных структур. Следующие – также с удлиненными междоузлиями, имеют листья срединной формации и почки в их пазухах. Это фаза вегетативного ассимилирующего побега.

Первый лист срединной формации, расположен точно над профиллом, в результате чего «нарушается» обычное спиральное листорасположение.

Профилл у белокрыльника, как и у других растений – гидрофитов, может служить для разграничения элементарных побегов (Лапиров, 2004).

У моноподиально нарастающих ассимилирующих побегов на верхушке располагается терминальная промежуточная вегетативная почка. Её ёмкость изменяется в течение вегетационного сезона от 4–5 до 8–9 зачатков листьев срединной формации, в пазухах которых уже заложены почки следующего порядка.

Если побеги моноциклические, то в 1–2 декаде августа в верхушечной почке закладывается терминальное соцветие – она становится вегетативно-генеративной. Период покоя инициальной почки побега следующего порядка – конечной почки в составе терминальной вегетативно-генеративной – может длиться от нескольких недель до нескольких месяцев. В первом случае побег замещения $n+1$ -го порядка развивается пролептически и зимует в фазе вегетативного ассимилирующего, во втором – переносит период покоя в фазе почки.

Весной развиваются заложенные в вегетативно-генеративной почке розеточный участок побега n -го порядка из 4–5 укороченных метамеров с почками возобновления в пазухах листьев срединной формации и терминальное соцветие – побег переходит в фазу цветения и плодоношения. Продолжает развитие побег замещения $n+1$ -го порядка.

Если побег дициклический, то его вегетативный участок составлен двумя годовыми приростами, которые разделены розеточным участком из 5–6 укороченных метамеров, диаметр которых в 1,5–2 раза больше, чем у удлиненных. Первый вегетативный прирост идентичен таковому у моноциклических побегов, однако осенью его верхушечная почка остается вегетативной, её емкость 7–8 листовых зачатков. Побег зимует в фазе вегетативного ассимилирующего. Весной развивается его розеточная часть, после формируется второй вегетативный прирост с удлиненными междуузлиями и листьями срединной формации. В конце второго сезона развития закладываются терминальное соцветие и почка возобновления побега замещения следующего порядка.

Основная функция второго вегетативного годового прироста – увеличение площади ассимилирующей поверхности, что имеет большое значение в условиях короткого периода вегетации: за один год растения не могут накопить достаточное количество ассимилятов для обеспечения цветения. Терминальные почки дициклических побегов *Calla palustris* могут отмирать после первого года вегетативного нарастания – формируются побеги с неполным циклом развития (термин И. Г. Серебрякова (1952), которые выполняют сходную функцию.

Таким образом, терминальная почка *Calla palustris* в зависимости от фазы развития монокарпического побега бывает разной: 1) свободная инициальная – почка возобновления $n+1$ -го порядка в составе терминальной

вегетативно-генеративной почки; 2) промежуточная вегетативная – терминальная почка моноподиально нарастающего вегетативного ассимилирующего побега; 3) финальная генеративная почка в составе терминальной вегетативно-генеративной – при переходе побега в фазу цветения.

Монокарпический побег с учетом полного онтогенеза (по терминологии Т. И. Серебряковой, с учетом внутривидовой фазы развития) – ди-, трициклический, по терминологии И. Г. Серебрякова (1952) – моно-, дициклический.

Пазушные почки *Calla palustris* различны. На удлиненной вегетативной части побега – спящие, в конце августа достигают в длину от 1,5 до 9 мм и ёмкости 4–9 метамеров. В наиболее благоприятных условиях (на границе с открытой водной поверхностью) они могут развиваться без периода покоя (отламывающиеся пазушные почки, за счет которых осуществляется вегетативное размножение белокрыльника). К концу августа эти почки достигают длины 9–26 мм, и имеют ёмкость 6–9 метамеров: 3–4 первые зачатка – катафиллы лишённые листовых пластинок, остальные – листья срединной формации. Ось их сильно паренхиматизирована, однако основание удлиненное, тонкое, что способствует обламыванию.

Почки возобновления заложены как дочерние в терминальной вегетативно-генеративной почке. Весной 2–3 из них, располагающиеся ниже места отхождения побега замещения, достигают ёмкости до 10–11 зачатков (4–5 из них катафиллы), развиваются пролептически. Ветвление акротонное. Ёмкость остальных к концу вегетационного периода (начало сентября) достигает 8 листовых зачатков, из них первые 2–3 – катафиллы с полностью редуцированными листовыми пластинками, следующие 1–2 – катафиллы у которых листовая пластинка имеет небольшие размеры и впоследствии не развивается.

Если растение не цветет в текущем году, то формирующиеся после розеточного участка 2–3 удлиненных метамера также несут почки возобновления, развивающиеся силлептически. Ветвление в данном случае базитонное.

Таким образом, пазушные почки *Calla palustris* можно разделить на: почки регулярного возобновления (обеспечивающие акротонное ветвление и акросимподиальное нарастание) и почки нерегулярного возобновления (спящие). Инициальными почками в онтогенезе монокарпических побегов могут служить почки возобновления (пазушные) и конечные почки. Ось побега и зачатки листьев во всех почках *C. palustris* сильно паренхиматизированы.

В зависимости от строения почек, типа образующихся из них побегов, а также строения метамеров определена зональная структура монокарпических

побегов белокрыльника (рис. 57, А). Формула монокарпического побега²⁶ *Calla palustris* имеет вид: n(нижняя зона торможения + зона возобновления) + средняя зона торможения + главное соцветие, где n равно 1 или 2.

Нижняя зона торможения – участок побега с удлинёнными междуузлиями, листьями срединной формации и пазушными почками в их пазухах. Из них, в благоприятных условиях, могут развиваться боковые побеги. Основные функции этой зоны – «захват» территории и увеличение площади ассимилирующей поверхности.

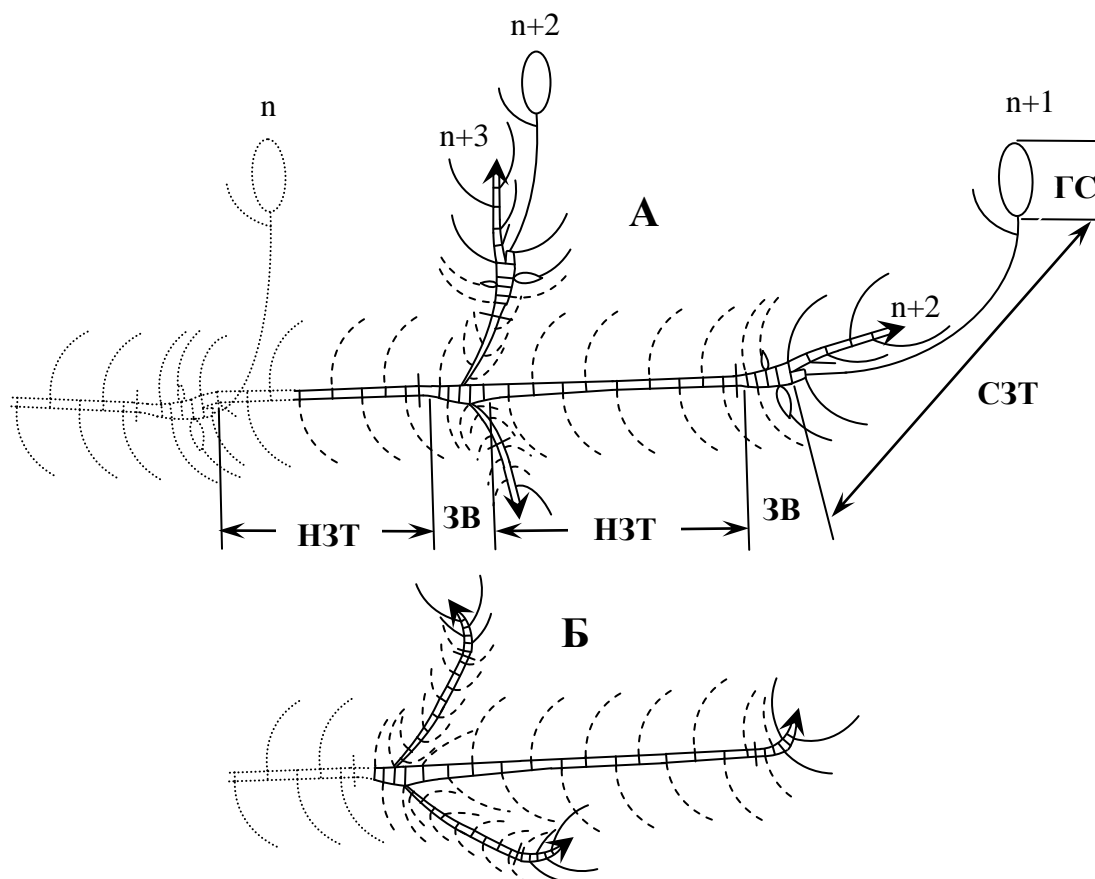


Рис. 57. Побеговая система *Calla palustris*. Условные обозначения: А – растения, растущего на глубине, 0–20 см (обозначены структурно-функциональные зоны монокарпического побега); Б – растения, растущего на глубине 40–60 см. ГС – главное соцветие, СЗТ – средняя зона торможения, ЗВ – зона возобновления, НЗТ – нижняя зона торможения.

Зона возобновления – розеточная часть побега из 4–5 метамеров с диаметром, превышающим диаметр удлиненной части в 1,5–2 раза, в пазухах листьев срединной формации здесь закладываются почки возобновления, которые реализуются в монокарпические побеги следующих порядков

²⁶ «Формула» монокарпического побега – термин Т. И. Серебряковой (1971) – Прим. автора раздела.

ветвления. Таким образом, основная функция этой зоны – обеспечение акроили мезотонного ветвления и акросимподиального нарастания.

Средняя зона торможения – состоит из двух вегетативных метамеров. Первый несет лист срединной формации, в пазухе которого закладывается почка, никогда не реализующаяся в какие-либо пазушные структуры, второй – покрывало соцветия. Функция этой зоны – вынос соцветия.

Если монокарпический побег *Calla palustris* дициклический, то вегетативный участок побега состоит из двух верхнерозеточных побегов, каждый из которых – годовой прирост, составленный двумя зонами: нижней зоной торможения и зоной возобновления. Фаза вегетативного ассимилирующего побега продолжается 2 года.

Белокрыльник, развивающийся на значительной глубине (40–60 см), не цветет, размножается только вегетативно и образует обширные группы вегетативно-возникших особей (рис. 60, Б). Его побеги составлены чередующимися нижней зоной торможения и зоной возобновления, и, соответственно, формула имеет вид: п(нижняя зона торможения + зона возобновления).

Розеточная часть побега (зона возобновления) представляет собой центр воздействия на среду, так как именно здесь расположена наибольшая часть корней, боковых побегов и почек возобновления. Поэтому считаем возможным, характеризовать *Calla palustris* как явнополицентрическое растение.

Побеговая система *Calla palustris* отмирает с проксимального конца, «живая» часть представлена 1–2, редко 3 годовыми приростами. Морфологическая дезинтеграция нормальная неспециализированная полная.

Мы определяем жизненную форму *Calla palustris* как травянистый вегетативно-подвижный явнополицентрический малолетник вегетативного происхождения с плагиотропными монокарпическими моно-, дициклическими верхнерозеточными побегами и терминальным соцветием; поликарпик; гемикриптофит.

Модель побегообразования белокрыльника болотного – полурозеточная гемисимподиальная, вариант – плагиотропная. Она отличается от выделенной Т. И. Серебряковой (1977) симподиальной полурозеточной модели: 1) расположением розеточной части на монокарпическом побеге (побеги *Calla palustris* верхне-, а не нижнерозеточные); 2) акросимподиальным нарастанием (у растений, развивающихся по симподиальной полурозеточной модели нарастание базисимподиальное); 3) наличием плагиотропного участка побега с удлиненными междоузлиями.

Мы наблюдали у *Calla palustris* отклонения от ритма развития, характерного для района исследований: начальный этап формирования второго монокарпического побега в конце августа – начале сентября

(рис. 58). В этом случае у растений весной после образования розеточной части побег переходит в фазу вегетативного ассимилирующего. После развития 9–10 вегетативных метамеров, промежуточная вегетативная почка преобразуется в вегетативно-генеративную финальную. Соцветие формируется пролептически, оно морфологически различимо, но небольших размеров, быстро разрушается, цветки не развиты. Розеточный участок побега не выражен, однако междоузлия соответствующих метамеров несколько короче, чем в предыдущей зоне, несут боковые побеги аналогичные побегам возобновления розеточной части. Вегетативная почка в составе терминальной вегетативно-генеративной без периода покоя формирует побег следующего порядка (n+1) с промежуточной вегетативной почкой на верхушке. В этом состоянии растение зимует.

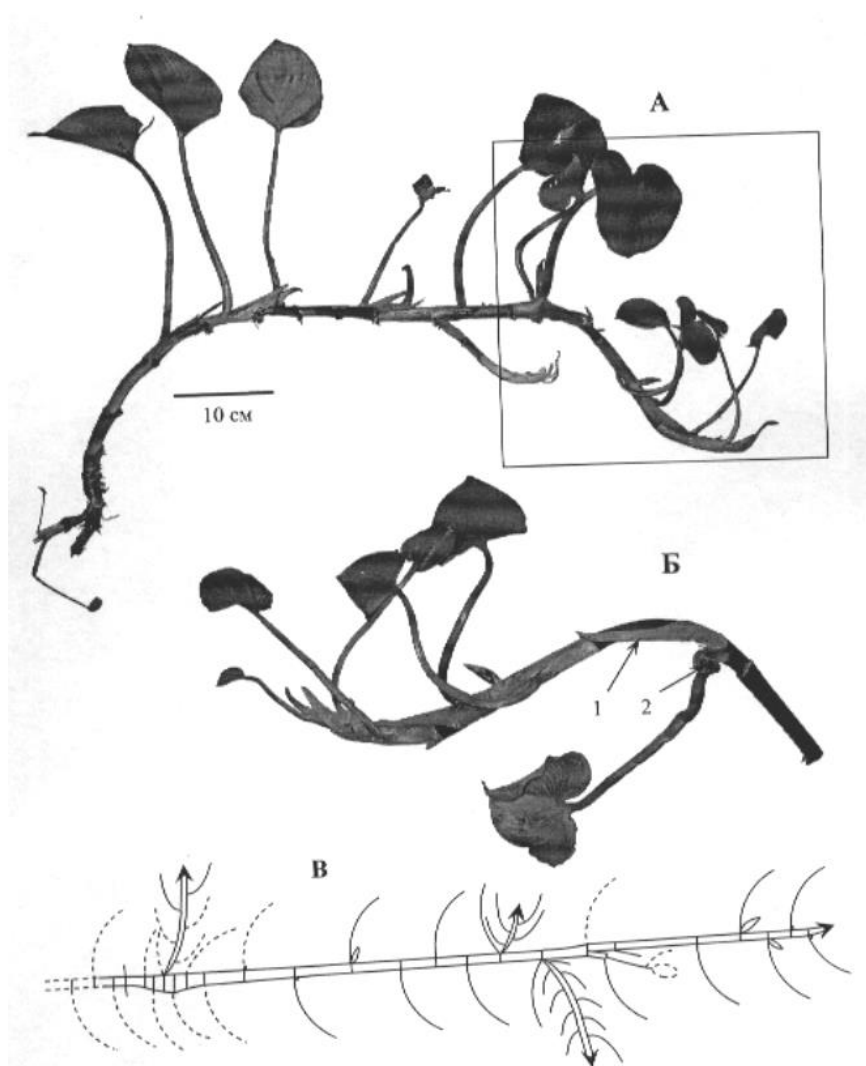


Рис. 58. Побеговая система *Calla palustris*, при развитии второго монокарпического побега за один вегетационный сезон (22 августа 2007 года). Условные обозначения: А – внешний вид (листья и корни удалены); Б – фрагмент побеговой системы, выделенный на рис. А; 1 – профилл; 2 – соцветие; В – схема (корни не показаны), обозначения те же, что и на рис. 56.

Наличие растений с ритмом развития, нехарактерным для данной климатической зоны и различная степень развития конечных почек возобновления подтверждает утверждение о том, что только экологические условия (температура и длительность вегетационного периода) ограничивают темпы и степень развития побеговой системы *Calla palustris*.

На территории Северной Америки белокрыльник болотный произрастает в северо-восточных штатах США в районе Великих озёр (Meunsher, 1944). R. W. Scribailo и P. B. Tomlinson (1992) изучали *Calla palustris* в окрестностях Petersham и Athol (Массачусетс, США) в условиях умеренного климата восточного побережья с муссонной циркуляцией, который характеризуется влажным дождливым летом (средняя температура июля от +16° до +24°C) и холодной зимой (средняя температура января от 0° до -8°C).

Согласно их данным у белокрыльника болотного за один вегетационный сезон образуется побеговая система трех порядков ветвления из двух монокарпических побегов (рис. 59). После развития первого соцветия на побеге n -го порядка происходит перевершинивание. При этом апекс развивающегося пролептически побега возобновления после продуцирования 4 вегетативных метамеров (первый из них несет профилл, последний – покрывало соцветия) реализуется во второе соцветие. Развитие побеговой системы продолжает побег возобновления $n+2$, формирующийся в пазухе листа срединной формации «предпоследнего» метамера побега $n+1$ -го порядка.

Сравнивая эти данные с результатами наших исследований можно сделать вывод о том, что между популяциями, значительно удалёнными друг от друга географически, морфологических различий нет: структура побеговых систем одинакова. Однако существенные изменения имеются в темпах её развития. Это можно объяснить влиянием климатических условий. В более мягком климате *Calla palustris* формирует побеговую систему нескольких порядков ветвления (два монокарпических побега за один вегетационный сезон), что соответствует итеративному ветвлению, типичному для водных растений (Лелекова, 2006). В условиях континентального климата умеренного пояса с более коротким периодом вегетации, достаточным увлажнением и недостатком солнечного тепла (средняя температура января от -13,5° до -15°C и июля от +17° до +19°C), к которому принадлежит район наших исследований (Алисов, 1951) *C. palustris* не может реализовать такие морфологические потенциалы, и период формирования монокарпического побега растягивается на два вегетационных сезона.

Таким образом, ритм развития *Calla palustris* в основном синхронизирован с условиями сезонного климата, что позволило этому виду тропического происхождения, принадлежащему к самому северному в

семействе *Araceae* подсемейству *Calloidae* (Грудзинская, 1982) сохраниться в условиях умеренного пояса.

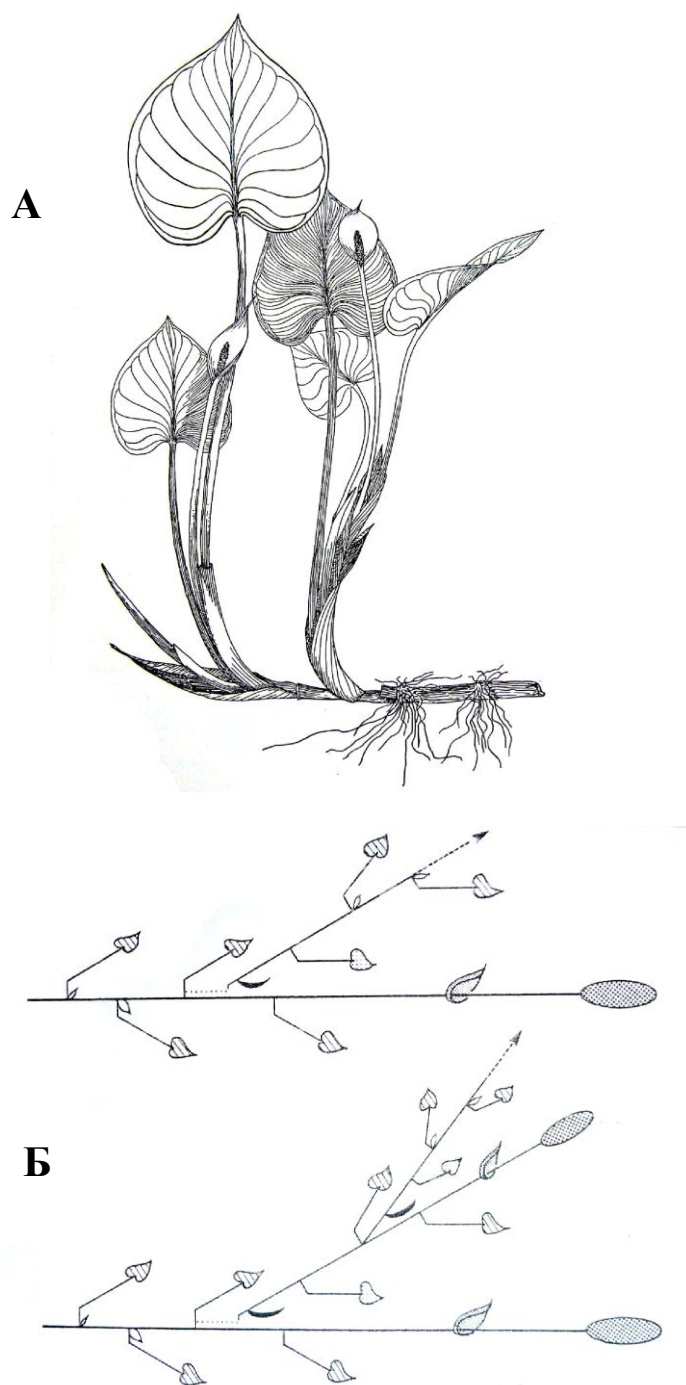


Рис. 59. *Calla palustris*. Условные обозначения: А – внешний растения (годовой прирост из двух монокарпических побегов) (по: Meunscher, 1944); Б – схема строения побеговой системы в зоне соцветия (по: Scribailo, Tomlinson, 1992).

4.4. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гелофитов

Объекты исследования: белокрыльник болотный – *Calla palustris* L. (сем. *Araceae* Juss.), вахта трехлистная – *Menyanthes trifoliata* L. (сем. *Menyanthaceae* Dumort.) и *Comarum palustre* L. – сабельник болотный (сем. *Rosaceae* Juss.). *M. trifoliata* как и *Calla palustris* – голарктические бореальные виды (Мартыненко, 1976, 1977). Изучаемые растения – прибрежно-водные, гигрогелофиты (Папченков, 2001; Папченков с соавт., 2003), произрастают по берегам рек, мелководных и заболачивающихся водоёмов, на болотах и сплавинах (Лисицына с соавт., 1993; Цвелёв, 2000).

Материал собирали в течение вегетационных сезонов 2006–2007 годов в озёрах-старицах правобережной поймы реки Вятки.

Calla palustris – малолетник вегетативного происхождения, поликарпик, вегетативно-подвижное явнополицентрическое растение с плагиотропными верхнерозеточными монокарпическими моно-, дициклическими побегами; гемикриптофит. Побеговая система нарастает акросимподиально. Корни узловые, отходят от метамеров зоны возобновления, что позволяет характеризовать его как явно полицентрическое растение. Дезинтеграция ранняя полная неспециализированная.

Элементарные модули в побеговой системе *Calla palustris* следующие: укороченное междоузлие + лист срединной формации + почка возобновления (в розеточной части побега почка развивается пролептически) (рис. 60, А, 1); укороченное междоузлие + лист срединной формации + редуцированная почка (рис. 60, А, 2); удлиненное междоузлие + лист срединной формации + почка спящая (рис. 60, А, 3); укороченное междоузлие + профилл + редуцированная почка (рис. 60, А, 4); удлиненное междоузлие + лист срединной формации + редуцированная почка (рис. 60, А, 5); удлиненное междоузлие (цветонос) + покрывало соцветия (рис. 60, А, 6).

Универсальный модуль *Calla palustris* – одноосный, олигоциклический монокарпический побег (рис. 60, Б). Составлен 1–2 годовыми приростами, в виде верхнерозеточных побегов.

Из-за ранней морфологической дезинтеграции основной модуль можно наблюдать только у растений произрастающих в условиях более мягкого климата, где за вегетационный сезон, как показано в предыдущем разделе, образуется нарастающая акросимподиально побеговая система трех порядков ветвления (Scribailo, Tomlinson, 1992). Таким образом, основной модуль является симподием из нескольких резидов (рис. 60, Б), которые у белокрыльника болотного включают в себя весь монокарпический побег за исключением соцветия и вегетативного метамера, несущего покрывало соцветия (часть средней зоны торможения).

Поэтому структурным элементом биоморфы *Calla palustris* является универсальный модуль.

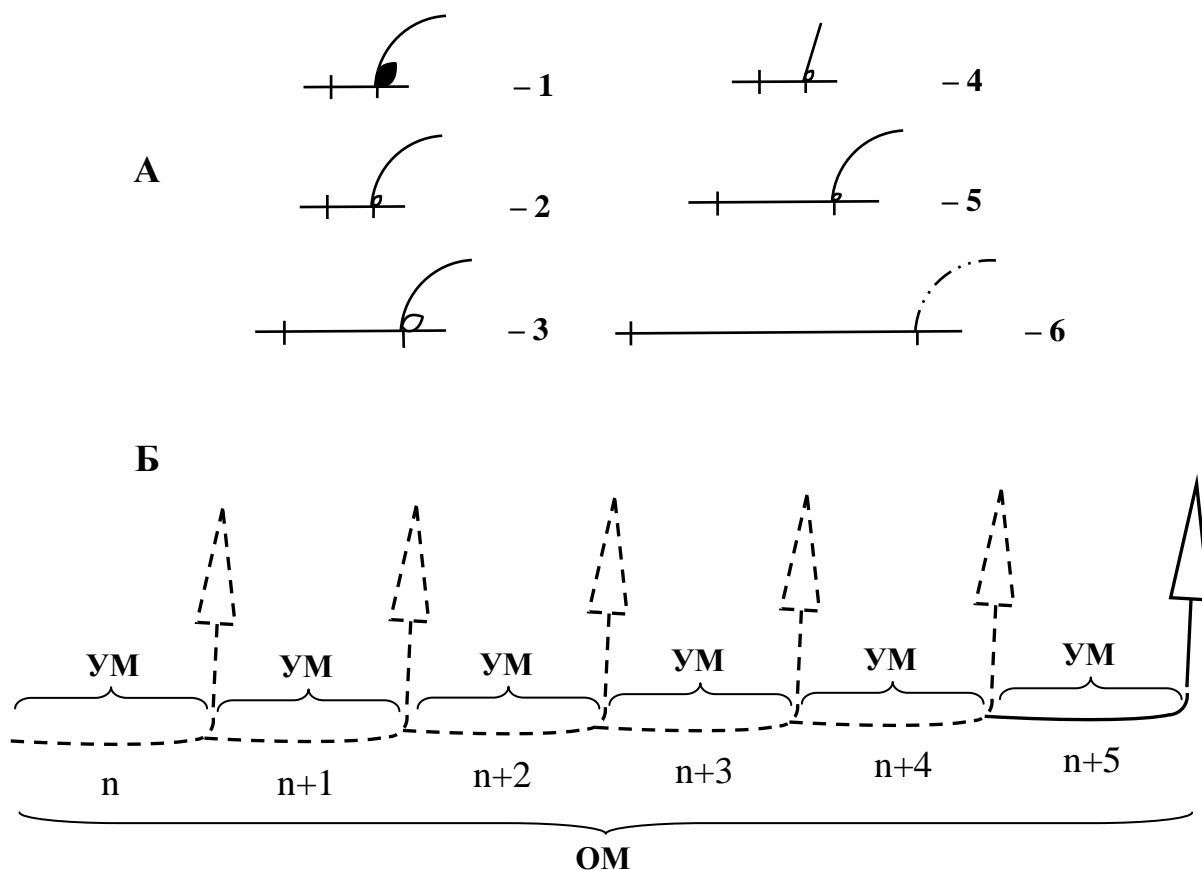


Рис. 60. *Calla palustris*. Условные обозначения: А – элементарные модули; Б – универсальный (УМ) и основной (ОМ) модули (схема, показаны только побеги замещения).

Menyanthes trifoliata – многолетнее длиннопобеговое вегетативно-подвижное неявнополицентрическое (либо ацентрическое) травянистое растение с удлинёнными укореняющимися в основном в зоне возобновления, а также в нижней зоне торможения плагиотропными олигоциклическими монокарпическими побегами; поликарпик, гемикриптофит. Нарастание побеговой системы акросимподиальное. Дезинтеграция ранняя полная, неспециализированная.

В пределах монокарпического побега *Menyanthes trifoliata* выделены следующие структурно-функциональные зоны (термины по: Борисова, Попова, 1990): 1) нижняя зона торможения – с удлинёнными междоузлиями, единичными придаточными корнями и спящими почками; 2) зона возобновления – с более короткими междоузлиями, большим числом придаточных корней, из почек этой зоны возможно образование новых побегов; 3) главное соцветие.

В побеговой системе *Menyanthes trifoliata* имеется несколько вариантов элементарных модулей: удлинённое междоузлие + лист срединной формации

+ спящая почка (рис. 61, 1); удлиненное междуузлие + лист срединной формации + редуцированная почка (рис. 61, 2); укороченное междуузлие + катафилл + спящая почка (на границе годовых приростов) (рис. 61, 3); укороченное междуузлие + лист срединной формации + почка возобновления (в зоне возобновления) (рис. 61, 4).

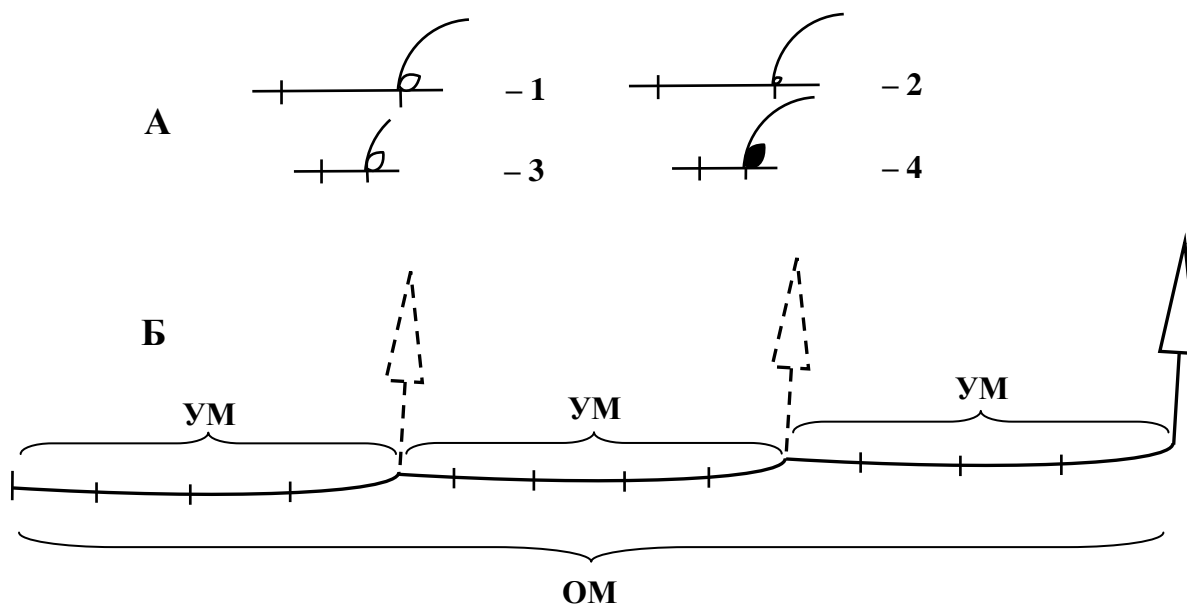


Рис. 61. *Menyanthes trifoliata*. Условные обозначения: А – элементарные модули; Б – универсальный (УМ) и основной (ОМ) модули (схема, показаны только побеги замещения).

Универсальный модуль *Menyanthes trifoliata* – одноосный, олигоциклический монокарпический побег (рис. 61, Б).

Основной модуль *Menyanthes trifoliata* – симподий, составленный олигоциклическими монокарпическими побегами (за исключением зоны главного соцветия) (рис. 61, Б). Поэтому *M. trifoliata* неявнополицентрическое (либо ацентрическое) растение.

Таким образом, структурным элементом биоморфы *Menyanthes trifoliata* является основной модуль.

Comarum palustre – поликарпик, многолетний, летнезелёный вегетативно-подвижный, неявнополицентрический стланик, с эпигеогенными корневищами, неспециализированной частичной морфологической дезинтеграцией, с удлинёнными анизотропными укореняющимися олигоциклическими моноподиально нарастающими монокарпическими побегами; хамефит.

В составе олигоциклического монокарпического побега *Comarum palustre* выделены следующие структурно-функциональные зоны: 1) вегетативная – вегетативный, нарастающий моноподиально в течение ряда лет базальный участок побега, соответствующий нижней зоне торможения;

2) зону, которая объединяет в себе зону возобновления и зону обогащения, так как включает побеги замещения и параклады соцветия (если синфлоресценция не содержит паракладиев, то выделяется только зона возобновления); 3) главное соцветие. В нижней зоне торможения расположены спящие почки, в зоне возобновления – 1–3 почки регулярного возобновления (рис. 14, 15, 17).

В составе побеговой системы *Comarum palustre* выделены следующие модули.

Элементарные, представлены несколькими вариантами (рис. 62, А): удлиненное междоузлие + лист срединной формации + спящая почка; удлиненное междоузлие + лист срединной формации + почка возобновления, развивающаяся пролептически (удлиненное междоузлие + лист срединной формации + вегетативный побег); укороченное междоузлие + катафилл + редуцированная почка (на границе годовых приростов); удлиненное междоузлие + лист срединной формации + система цветоносных осей (паракладий синфлоресценции); удлиненное междоузлие + брактя + система цветоносных осей (паракладий до 3–4 порядка ветвления в синфлоресценции); удлиненное междоузлие + брактя + флоральная единица I типа (монохазий); укороченное междоузлие + брактя + флоральная единица II типа (редуцированные до 1 цветка оси 3–4 порядка); удлиненное междоузлие + брактя + флоральная единица III типа (простая закрытая кисть); удлиненное междоузлие + брактя + редуцированный цветок; основное междоузлие + терминальный цветок.

Универсальный модуль *Comarum palustre* – олигоциклический монокарпический побег (рис. 62, Б), он является побегом формирования и скелетной осью растения (терм.: Мазуренко, Хохряков, 1977).

Основной модуль – симподий, образованный несколькими монокарпическими побегами, совокупность побегов формирования, составная скелетная ось, она гомологична «ветви от ствола» одноствольных деревьев и стволикам кустарников (рис. 62, Б).

На основании вышеизложенного считаем возможным выделить структурно-морфологические особенности *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* и *Calla palustris*, способствующие обитанию растений в условиях повышенного увлажнения:

- 1) образование длинных осей, побеговых систем за счет гемисимподиального и симподиального нарастания; побеги замещения образуются в любом случае по акросимподиальному типу;
- 2) регулярное ветвление за счет спящих почек у *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* способствует многократному заселению одной территории, закреплению на ней растения;
- 3) интенсивное разрастание и вегетативное размножение ведет к быстрому освоению территории.

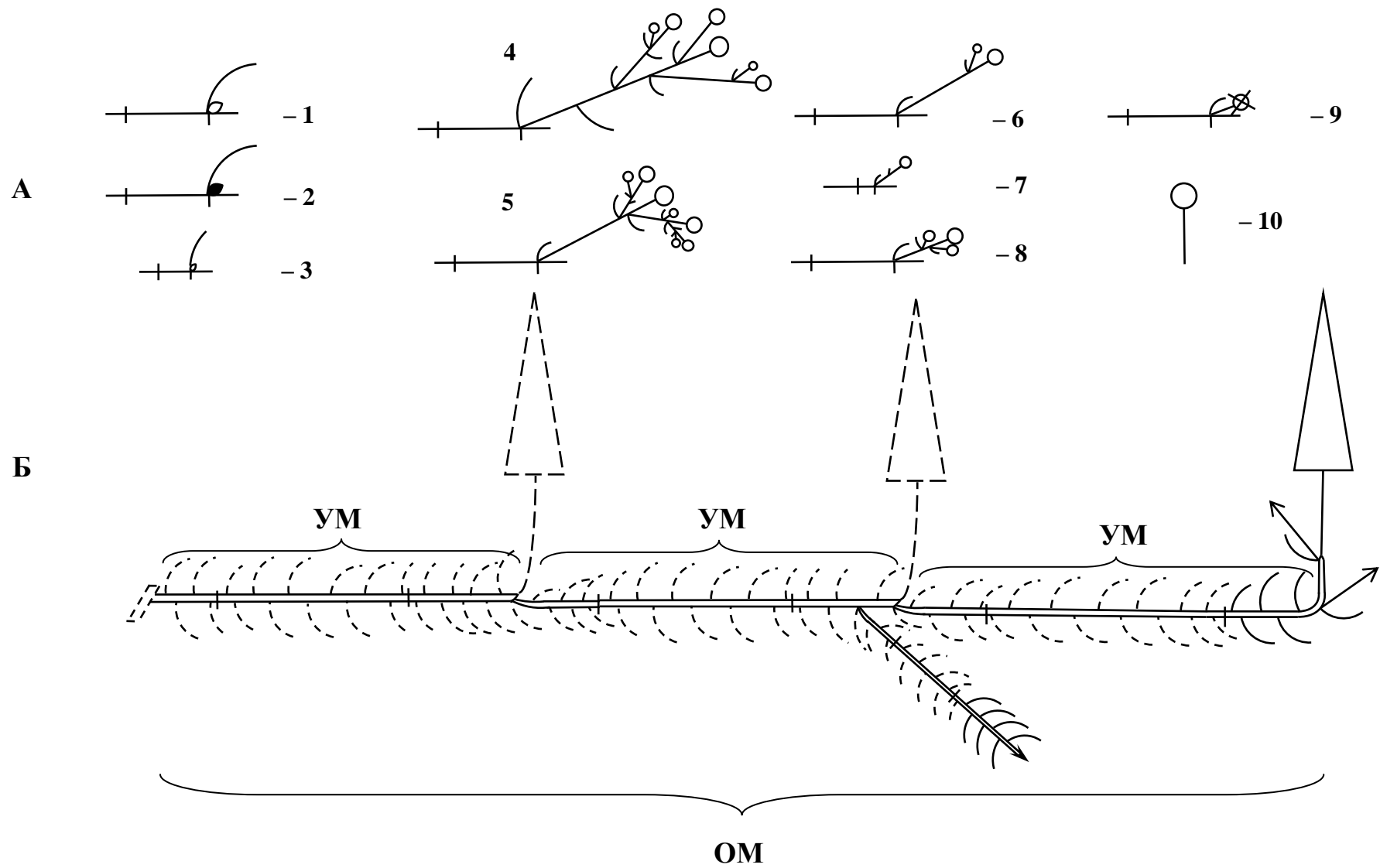


Рис. 62. *Comarum palustre*. Условные обозначения: А – элементарные модули; Б – универсальный (УМ) и основной (ОМ) модули (схема).

4.5. Побегообразование видов рода *Hottonia*

Виды рода турча – *Hottonia* – (сем. *Primulaceae*) – многолетние водные растения с погруженными мутовчатыми, перисто и гребневидно надрезанными или рассеченными листьями. Цветонос прямой, длинный; междуузлия равной толщины или вздутые; цветки в мутовках, правильные, пятичленные, диморфные, на цветоножках, которые длиннее прицветников или равны им, белые или розовые.

Из двух видов этого рода один – *Hottonia palustris* L. (рис. 63) – распространен в стоячих и медленно текущих водах, на болотах. В европейской части он обнаружен во всех районах за исключением Карело-Лапландского, Двинско-Печерского, Заволжья, Нижне-Волжского и Крыма. Общее распространение: Скандинавия (южная и средняя Швеция), Атлантическая и Средняя Европа, Средиземноморье (северная и средняя Италия, Франция), Балкано-Малоазийский район. Другой вид – *Hottonia inflata* Ell. (рис. 64) – произрастает в атлантической Северной Америке, встречается в стоячих и медленно текущих водах, на болотах (Смольянинова, 1952).

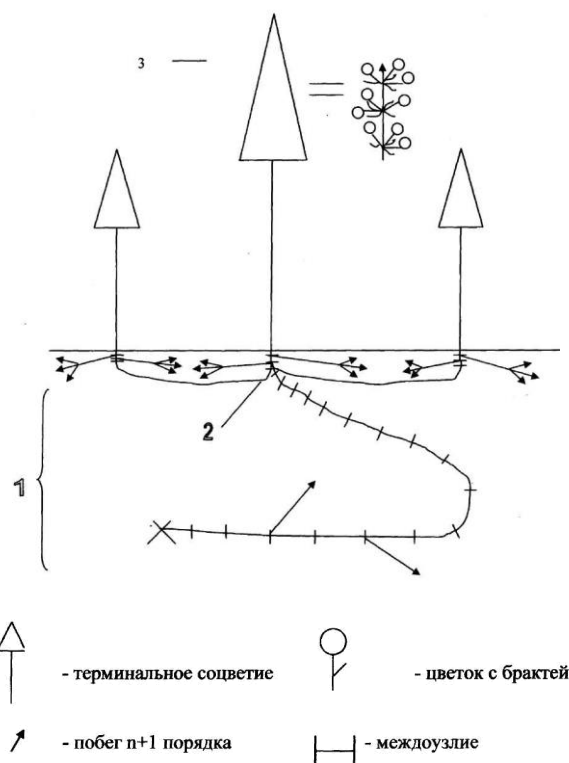


Рис. 63 Строение монокарпического побега *Hottonia palustris*. На рисунке не отображены придаточные корни и листья. Условные обозначения: 1 – нижняя зона торможения; 2 – зона возобновления; 3 – зона главного соцветия.

Изучены образцы гербария БИН им. В. Л. Комарова РАН: *Hottonia inflata* (15 *um.*) и *H. palustris* (более 100 *um.*).

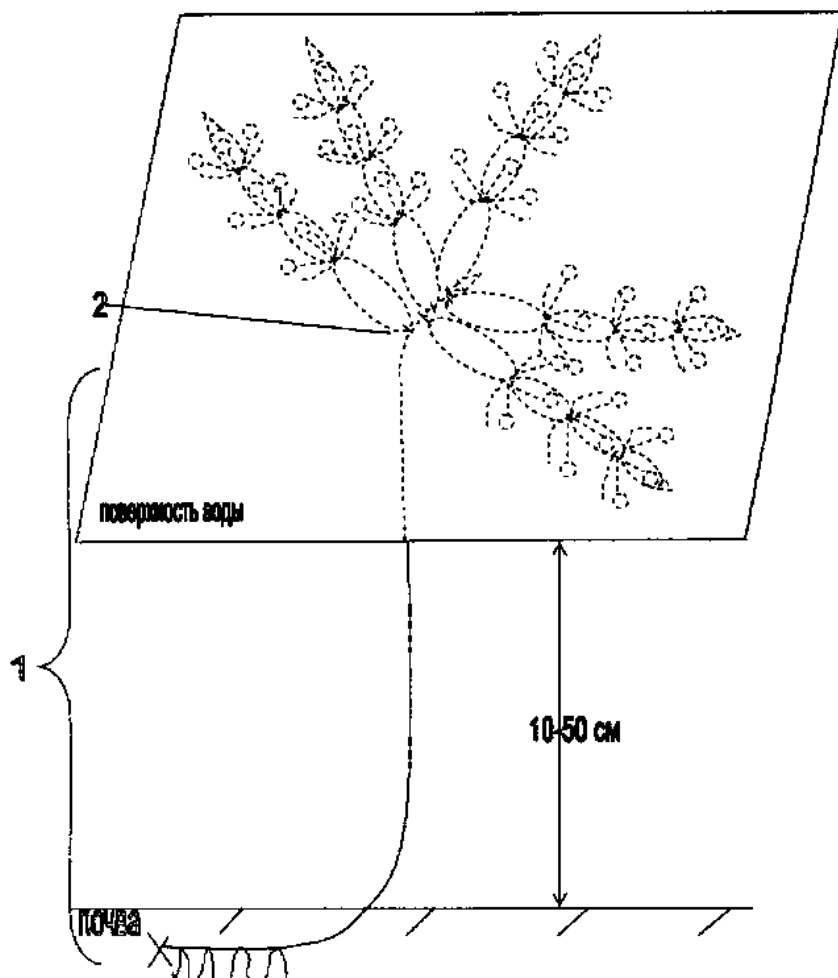


Рис. 64 Строение монокарпического побега *Hottonia inflata*. На рисунке не отображены стеблевые листья. 1 – зона торможения; 2 – сложное соцветие. Условные обозначения:



Hottonia palustris – полупогруженный (соцветие в воздушной среде) травянистый поликарпик, летнезеленый, вегетативно-подвижный, моноцентрический или полицентрический двулетник или озимый однолетник вегетативного происхождения с узловыми придаточными корнями, верхнерозеточными монокарпическими дициклическими или озимыми побегами, с ранней полной не специализированной морфологической дезинтеграцией; гидрофит.

Hottonia inflata Ell. – турча вздутая (сем. *Primulaceae*) – отличается от *H. palustris* вздутыми междоузлиями, в генеративной части с более короткими цветоносами, строением цветка: чашечка длиннее венчика

(Смольянинова, 1952). Так же есть некоторые отличия в строении монокарпического побега.

Это погруженный травянистый поликарпик, летнезеленый, вегетативно-подвижный, моноцентрический однолетник вегетативного происхождения с узловыми придаточными корнями, верхнерозеточными монокарпическими побегами, с ранней полной не специализированной морфологической дезинтеграцией; гидрофит.

Монокарпический побег имеет структурно-функциональные зоны (рис. 64):

1. Зона торможения представлена тремя участками:

– базальная часть длиной до 7 см, с тонкими придаточными корнями; находится в почве;

– водная часть длиной до 20 см без листьев и корней;

– водный участок с большим количеством очередных листьев срединной формации, расстояние между которыми не превышает 0,5 см.

На месте перехода от вегетативной части к генеративной располагаются метамеры с более короткими междоузлиями.

2. Сложное соцветие: имеет от одного до семи элементов – простых одноосных побегов с интеркалярными фрондулезными соцветиями из агрегаций, подобных таковым у *Hottonia palustris*. Соцветие открытое, брактеозное, многоярусное, имеющее до восьми агрегаций. Прицветники располагаются при основании цветоносов, но могут располагаться и на цветоносе. Зацветание акропетальное.

У данного вида простые элементы соцветия, по-видимому, являются боковыми, моноподиальными одноосными побегами n-го порядка. Ветвление акротонное, поэтому монокарпический побег является верхнерозеточным.

Кроме того, турча вздутая растение более геофильное, чем турча болотная и может иметь геофильные участки, сходные с таковым у *Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichenb (Мазейна, Савиных, 2007).

Hottonia palustris и *H. inflata* сходны по морфологическому строению: их побеги подразделяются на одинаковые структурно-функциональные зоны, элементарные модули с удлиненным и укороченным междоузлием. В вегетативной части боковые элементы элементарных модулей представлены листом срединной формации, а также листом срединной формации и побегом n+1 порядка; в генеративной части: прицветник и два цветка; прицветник и один цветок; прицветник и один цветок с вегетативным метамером.

При этом элементарные модули, имеющие, прицветник и один цветок с вегетативным метамером, встречаются преимущественно у нижних агрегаций соцветий у обоих видов.

Очевидно, что у этих вегетативно-подвижных растений, как и у многих других водных видов в результате высокой энергии вегетативного размножения и ранней морфологической дезинтеграции в онтогенезе раметы

повышается автономность универсального модуля настолько, что он приобретает функцию основного модуля. Поэтому, отдельные особи могут быть представлены одним универсальным модулем или системой сформированной на его основе. В последнем случае можно говорить о системе зрелого моноподиального побега (Савиных, 1979а) в двух вариантах:

1. Монокарпический побег с вегетативными моноциклическими побегами замещения.
2. Система из нескольких моноциклических универсальных модулей (рис. 63).

Таким образом, *Hottonia palustris* и *H. inflata* отличаются на ритмологическом, морфологическом уровне и по положению тела в пространстве. При этом у побега *H. palustris* имеется длинное нижнее междоузлие в генеративной части, которое выносит соцветие в воздушную среду, а *H. inflata* полностью погружено в воду. Кроме того, у *H. inflata* отсутствуют удлиненные метамеры в вегетативной части побега. Элементарные модули у *H. palustris* с удлиненными междоузлиями характерны для зоны торможения, а с укороченными – для зоны возобновления. Элементарный модуль у *H. inflata* с укороченным междоузлем, имеющий лист срединной формации, располагается в зоне перехода от вегетативной части к генеративной. Отличаются эти виды строением универсального модуля. Универсальный модуль *H. palustris* – озимый или дициклический монокарпический побег, *H. inflata* – монокарпический моноциклический побег.

4.6. Структурно-морфологические адаптации столонно-розеточных гидрофитов

Работа входит в серию исследований, посвященных изучению биоморфологии двух столонно-розеточных гидрофитов – водокраса лягушачьего (*Hydrocharis morsus-ranae*) и телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides*) – с целью выяснения механизмов структурных адаптаций столонно-розеточных водных трав.

Исследование проведено в 2001–2006 годы, в старичных и пойменных водоемах реки Вятки. Материал собирали в течение вегетационного сезона с мая по сентябрь, телореза – и зимой. Места сбора, а также объекты фотографировали, зарисовывали схемы, отражающие структуру. У особей определяли число метамеров, размеры листьев, число парциальных образований, степень и порядок ветвления, цветорасположение.

Водокрас лягушачий столонно-розеточное травянистое растение, с черешковыми листьями, адвентивными подузловыми корнями, раздельнополюми цветками: одиночными женскими и мужскими в цимозных соцветиях. Вид распространен по всей Европе, европейской части России; изолированные группы встречаются в центральной Сибири и до Казахстана.

В Кировской области образует ассоциации Lemno-Hydrochaietum morsus-ranae и Hydroherboso-Stratiotetum aloidis.

Stratiotes aloides распространен в водоемах умеренных областей Европы и Западной Сибири, северного Кавказа. Мы изучали растения, в ассоциациях *Stratiotetum aloidis*, *Stratioto-Nupharetum luteae*. Побеги полурозеточные с многочисленными сидячими линейными темно-зелеными листьями, шнуровидными неветвящимися корнями, отходящими от основания; растения двудомные. Цветки пазушные, собраны в соцветия.

Побеговые системы *Hydrocharis morsus-ranae* и *Stratiotes aloides* описаны с использованием трех категорий модулей: элементарные, универсальные, основные.

Для изученных растений выделено 5 типов элементарных модулей, многие из них морфологически похожи (рис. 65). Отмечаем следующие отличия:

- 1) при видимом однообразии третьего модуля цветков *Stratiotes aloides* пазушный; в отличие от него, цветок *Hydrocharis morsus-ranae* кажущийся по положению пазушным, в действительности терминальный (либо ложнотерминальный);
- 2) метамеры без пазушных структур есть у обоих видов. У *Stratiotes aloides* они формируются в результате недоразвития апекса пазушной почки. У *Hydrocharis morsus-ranae* – за счёт ранней реализации пазушной почки в силлептический побег замещения, который продолжает нарастание составной оси парциального образования;
- 3) туррионы телореза возникают в основании оси как почки регулярного возобновления. У водокраса – из почек обогащения. По существу они производные терминальных почек силлептических побегов последних порядков ветвления в побеговой системе раметы.

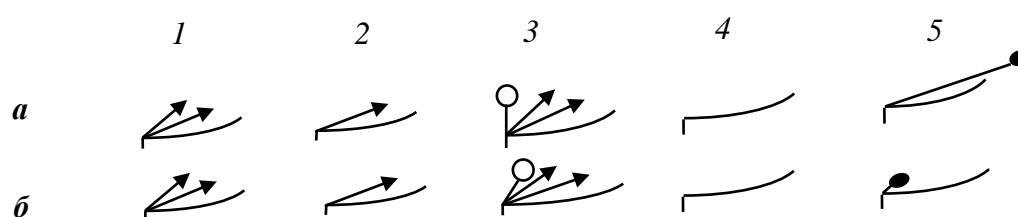


Рис. 65. Элементарные модули Условные обозначения: *a* – *Hydrocharis morsus-ranae*; *б* – *Stratiotes aloides*; пояснения в тексте.

Однотипность структуры элементарных модулей водокраса и телореза свидетельствует о направленности отбора признаков условиями среды с одной стороны, с другой – демонстрирует ограниченные возможности морфологических перестроек особей в пределах крупного таксона.

Совокупность элементарных модулей представляет собой модуль следующей категории: универсальный – одноосный побег, сформированный в результате деятельности одной меристемы.

У *Stratiotes aloides* два типа универсальных модулей (рис. 66): столонно-розеточный побег и стolon с турионом на верхушке.

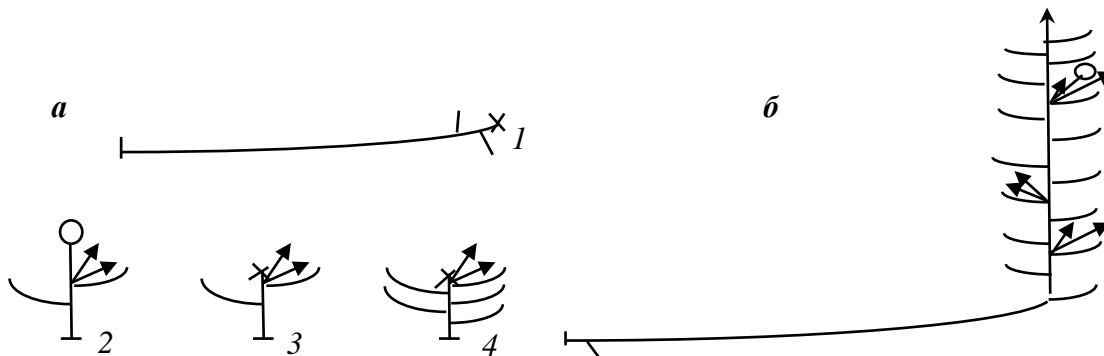


Рис. 66. Универсальные модули. Обозначения см. рис. 65; пояснения в тексте.

Плагитропная часть столонно-розеточного побега образована двумя метамерами: с укороченным, и удлиненным междуузлиями. Розеточный участок включает вегетативную, вегетативно-генеративную зону и зону вторичного вегетативного нарастания. Базальный участок побега регулярно отмирает, поэтому наблюдать целостным такой универсальный модуль не удастся, живая часть его всегда односезонная. Данный универсальный модуль уязвим, поскольку при моноподиальном нарастании любое повреждение апекса приводит к прекращению нарастания главной оси и по существу – к гибели данного парциального образования.

У водокраса аналогичная часть побеговой системы состоит из двух типов универсальных модулей:

1. Универсальный модуль базального участка – стolon из двух метамеров с чешуевидными листьями и удлиненным междуузлем у первого. Из почек в пазухе второго формируются два побега замещения. Один обеспечивает ветвление; другой – нарастание побеговой системы.

2. Универсальный модуль розеточного участка: два метамера с листьями срединной формации с укороченными междуузлиями с коллатеральными почками в пазухе второго. Заканчивается его нарастание формированием цветка. С образованием каждой новой оси замещения апекс оси парциального образования становится моложе.

Для *обоих видов* характерен третий тип универсального модуля: стolon с турионом на верхушке. Они отличаются по строению и возрасту апекса.

Стolon водокраса состоит из двух метамеров: с длинным и коротким междуузлиями. У телореза он короткий, поэтому до созревания турион защищен листьями розеточного побега.

Турионы обоих видов образуются в конце вегетационного периода, но возраст апикальной меристемы зрелого туриона телореза 2 года, у водокраса менее 30 дней.

Медленное созревание турионов у телореза и небольшое число таких модулей компенсируется, как будет показано далее, разнообразием зимующих структур у этого растения.

У *Hydrocharis morsus-ranae* в более короткий срок образуется больше турионов, чем у телореза. Это единственные структуры перезимовки растения. Они довольно уязвимы по нашим данным: погибают при промерзании водоемов. В результате чего возможно полное исчезновение популяции.

Мы оцениваем формирование турионов телореза и водокраса как конвергентное: структуры выполняют одну функцию, но имеют различное происхождение, возраст и строение.

Образование турионов у *Stratiotes aloides* рассматриваем как базальную девиацию в онтогенезе побега (по Т. И. Серебряковой, 1983а). Его ось – стебель побега ($n+1$)-го порядка ветвления. Образование турионов *Hydrocharis morsus-ranae* – медиальная девиация в онтогенезе побега и терминальная пролонгация в онтогенезе раметы, поскольку ось их – стебель побега 5–6 порядка ветвления.

Основные модули представлены парциальными образованиями (рис. 67). У водокраса и телореза они габитуально схожи – вегетативно-генеративные структуры. Отличаются по строению, способу нарастания, происхождению и скорости развития.

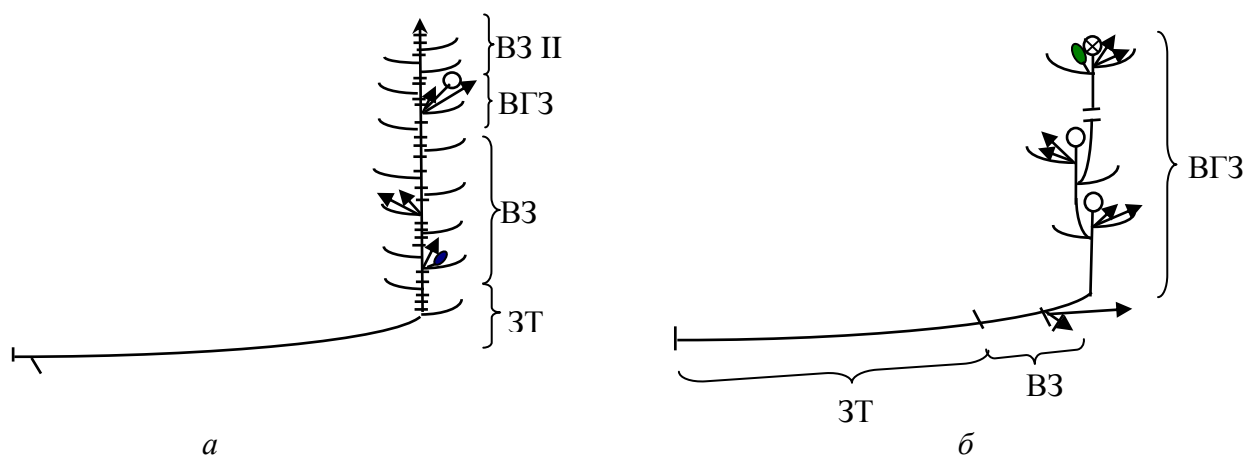


Рис. 67. Структурно-функциональные зоны вегетативно-генеративных парциальных образований. Условные обозначения: *a* – *Stratiotes aloides*, *б* – *Hydrocharis morsus-ranae*: ЗТ – зона торможения; ВЗ – вегетативная зона; ВГЗ – вегетативно-генеративная зона; ВЗ II – зона вторичного вегетативного нарастания.

Парциальное образование *Stratiotes aloides* соответствует универсальному модулю. При этом весь универсальный модуль конструктивен – входит в состав побегового тела растения.

У водокраса ось парциального образования составная: из замещающих осей одного базального универсального модуля и нескольких (2–5) универсальных модулей розеточной части, почти полностью являющихся конструктивными (в состав побегового тела не входит лишь часть, несущая цветок или соцветие). Утрата моноподиального нарастания столонно-розеточным побегом у водокраса компенсируется итеративным ветвлением, в результате которого за один вегетационный сезон формируется несколько побегов замещения.

В пределах данных парциальных образований выделяем несколько структурно-функциональных зон, подобных зонам монокарпического побега: торможения, вегетативная, вегетативно-генеративная, вторичного вегетативного нарастания. Строение их у *телореза* и *водокраса* имеет особенности (рис. 67).

Зона торможения у водокраса – один метамер из удлиненного междоузлия и узла с чешуевидным листом. Эта часть побега выносит дочернее парциальное образование за пределы материнской «розетки». У *телореза* к данной зоне относится плагиотропный участок и нижние метамеры розеточной части (до 20–30), лишенные пазушных структур. Эта часть оси не только выносит дочернее парциальное образование за пределы исходного. Для нее характерна еще и ассимилирующая функция.

Вегетативная зона – участок оси, на котором чередуются метамеры с вегетативными пазушными комплексами из почек, столонно-розеточных побегов, турионов и без них.

У *телореза* данная зона объединяет несколько десятков метамеров.

Вегетативная зона у *Hydrocharis morsus-ranae* – единственный метамер с двумя побегами замещения из пазушных почек. Один обеспечивает нарастание оси, второй – вегетативное разрастание и размножение.

Вегетативно-генеративная зона у парциальных образований *Hydrocharis morsus-ranae* соответствует розеточному участку: зачатки цветков (соцветий) закладываются одновременно с вегетативными почками. У *Stratiotes aloides* вегетативно-генеративная зона находится в средней части оси парциального образования. Цветки закладываются также одновременно с вегетативными почками.

Таким образом, для водокраса характерна большая эффективность расселения и вегетативного размножения. За один вегетационный период на основе исходного парциального образования формируется до 10-и и более дочерних 5–6-и порядков ветвления. При этом они формируются не одновременно, а в течение всего вегетационного периода, обеспечивая ритмичное освоение среды.

Более низкая вегетативная подвижность телореза компенсируется сохранением розеточных участков в виде верхних частей парциальных образований, либо в виде столонно-верхнерозеточных побегов в неблагоприятный период и их вегетацией в следующем сезоне.

Типичная зона вторичного вегетативного нарастания характерна только для парциальных образований *Stratiotes aloides*. Благодаря этой зоне особь живет еще один год и в конце следующего вегетационного периода отмирает.

Таким образом, мы наблюдаем два варианта формирования столонно-розеточных парциальных образований: 1) при моноподиальном нарастании с отмиранием проксимальных участков; 2) при регулярном и закономерном симподиальном нарастании вегетативно-генеративных побегов. Последнее сопровождается итеративным ветвлением. Это еще один пример конвергенции двух близкородственных видов и их адаптаций к условиям среды на основе отбора определенного числа однотипных элементарных модулей.

Особенности структуры парциальных образований, период их развития и характер ветвления накладывают отпечаток на структуру особи как сложного индивида у этих растений.

На основе одного парциального образования турионового происхождения *Hydrocharis morsus-ranae* за один вегетационный период формируется рамета из 10–15 дочерних парциальных образований. В пределах одной раметы водокраса лягушачьего выделяется несколько структурно-функциональных зон (рис. 68): вегетативная (исходное парциальное образование турионового происхождения), вегетативно-генеративная с мужскими соцветиями, вегетативно-генеративная с женскими цветками, вегетативная (турионовая). Это обеспечивает большую энергию вегетативного разрастания и размножения особей, а также снижает конкуренцию между отдельными парциальными образованиями раметы, поскольку они появляются в разное время.

На основе исходного парциального образования *Stratiotes aloides* за один вегетационный период формируется рамета 2-х порядков ветвления с 2–3-я дочерними парциальными образованиями. Пазушные почки закладываются еще во внутривершинную фазу развития универсального модуля, но побеги следующего порядка сформируются и выйдут за пределы пазух соответствующих листьев только после морфологической дезинтеграции и отделения дочернего парциального образования от исходного.

В рамете телореза алоэвидного выделяется только две структурно-функциональные зоны: вегетативная и вегетативно-генеративная.

Парциальные образования обоих видов – автономные структуры – центры ассимиляции, разрастания и расселения, вегетативного и семенного размножения. А у телореза – это еще и структуры перезимовки.

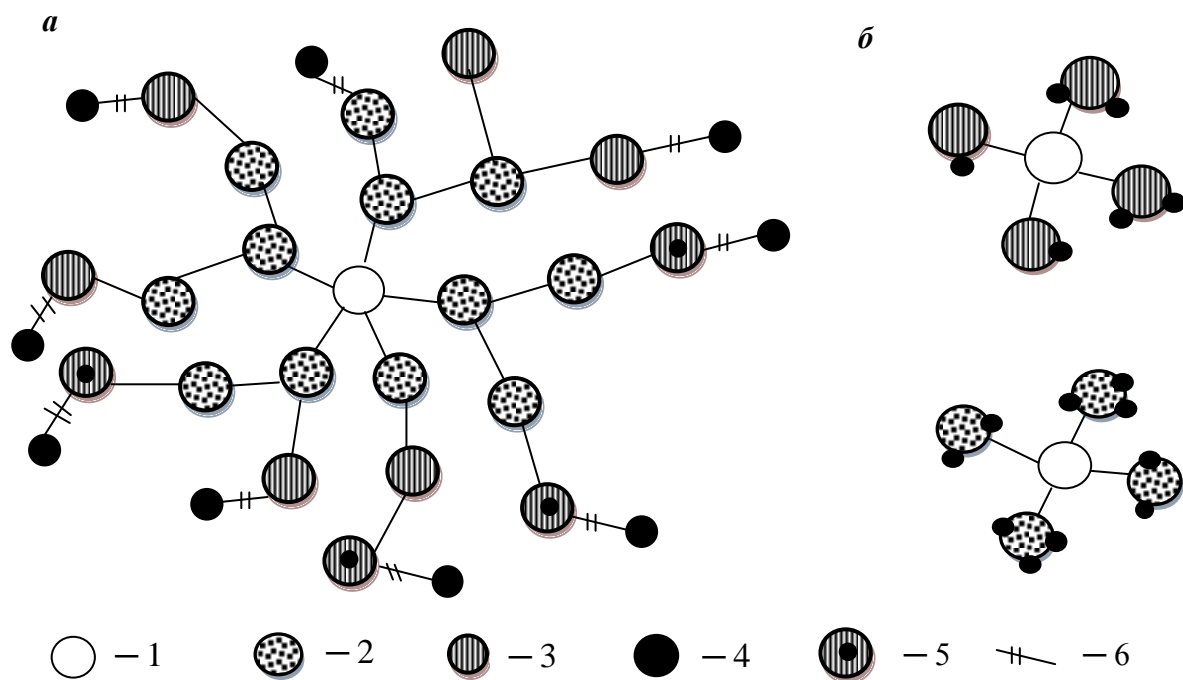


Рис. 68. Схематическое строение рамет *Hydrocharis morsus-ranae* (а) и *Stratiotes aloides* (б). Условные обозначения: 1 – исходные парциальные образования, 2 – дочерние парциальные образования с мужскими соцветиями; 3 – дочерние парциальные образования с женскими цветками; 4 – турионы первого типа; 5 – парциальные образования с турионами второго типа; 6 – два столонно-розеточных побега.

Исходя из перечисленных выше особенностей парциальных образований водокраса лягушачьего и телореза алоэвидного, определяем ряд фаз в их развитии (табл. 5).

Они очень похожи, но отличаются темпом развития. Если у водокраса развитие парциального образования от почки до отмирания происходит в течение одного сезона, то у телореза оно развивается в течение трех-четырех лет.

Кроме того, жизнь парциального образования водокраса лягушачьего заканчивается по существу после цветения. Исключением являются случаи формирования турионов второго типа на основе терминальных почек парциальных образований на верхушке их оси.

У телореза алоэвидного после цветения парциального образования, как правило, наступает фаза вторичной вегетации, в виде которой особь зимует, дает начало новому сложному индивидууму в будущем году.

Таким образом, *Hydrocharis morsus-ranae* летне-зеленое растение, *Stratiotes aloides* – летне-зимне-зеленое.

Поскольку оба вида являются вегетативно-подвижными, полный онтогенез их проследить невозможно.

**Фазы развития вегетативно-генеративных парциальных образований
Hydrocharis morsus-ranae и *Stratiotes aloides***

Вегетационный сезон	Фазы развития	
	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	<i>Stratiotes aloides</i>
1	Почка	Почка Промежуточный побег
2	Промежуточный побег Вегетативное ассимилирующее парциальное образование Вегетативно-генеративное парциальное образование Турион второго типа (для парциальных образований 5–6 порядков ветвления)	Вегетативное ассимилирующее парциальное образование
3	–	Вегетативно-генеративное парциальное образование
4	–	Постгенеративное ассимилирующее парциальное образование в фазе вторичной вегетации

Сокращенный онтогенез *Hydrocharis morsus-ranae* проходит по схеме: латентный период (l_1 – семя, турион) → прегенеративный период → генеративный период (рис. 69, *a*).

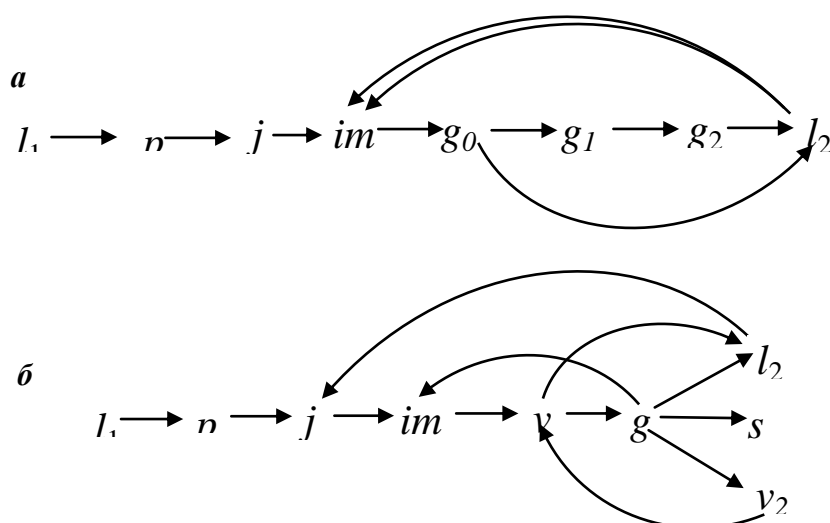


Рис. 69. Схема сокращенного онтогенеза *Hydrocharis morsus-ranae* (*a*) и *Stratiotes aloides* (*б*). Периоды: l_1 – латентный (семя), l_2 – латентный (турион), g – генеративный. Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – взрослое вегетативное, g_0 – скрытогенеративное, g_1 – раннегенеративное, g_2 – зрелое генеративное, v_2 – постгенеративное в фазе вторичного вегетативного нарастания, s – сенильное.

В условиях сезонного климата особь водокраса проходит все перечисленные этапы развития в течение одного вегетационного периода. Возможно выпадение раннегенеративного и зрелого генеративного онтогенетических состояний. При этом парциальные образования остаются вегетативными, в конце вегетационного периода на столонах в их составе также созревают турионы.

Травматическая морфологическая дезинтеграция может произойти в скрытогенеративном и раннегенеративном онтогенетических состояниях, закономерная – в зрелом генеративном.

Таким образом, особенностью сокращенного онтогенеза водокраса является образование одного типа диаспор (специализированных турионов) двумя путями: на столонах и на верхушке осей парциальных образований. Диаспоры одинаково омоложены.

В сокращенном онтогенезе *Stratiotes aloides* выделяем следующие этапы: латентный период (l_1 – семя, турион) → прегенеративный период → генеративный период (рис. 69, б).

В результате закономерной морфологической дезинтеграции у телореза образуются не только специализированные турионы, но и неспециализированные диаспоры: розеточные побеги в фазе вторичного вегетативного нарастания, вегетативные столонно-розеточные парциальные образования. Побеги турионового происхождения опускаются на дно и отмирают.

Процветшие столонно-розеточные побеги переходят к вторичному вегетативному нарастанию. На будущий год они не цветут. Из пазушных почек их сформируются вегетативно-генеративные столонно-розеточные парциальные образования.

Степень омоложения дочерних особей обусловлена типом диаспоры, из которой происходит возобновление: до ювенильного (из турионов), имматурного (из столонно-розеточных побегов), взрослого вегетативного (из процветших розеточных побегов) онтогенетических состояний. Для телореза характерна поливариантность онтогенеза, которая проявляется как в поливариантности диаспор, так и в темпах развития.

Таким образом, для столонно-розеточных гидрофитов мы выделяем следующие структурно-морфологические адаптации.

На уровне элементарного модуля

1. Редукция вегетативных пазушных почек.
2. Параллельное развитие апикальной и боковой меристемы, с одновременным образованием исходной и боковой оси побега у *Hydrocharis morsus-ranae*.
3. Деление зачатка пазушной почки на два меристематических участка, образование коллатеральных почек с последующим их самостоятельным развитием.

На уровне универсального модуля

1. Формирование двуметамерного столона, обеспечивающее вынос дочернего парциального образования за пределы исходного.
2. Редукция числа элементарных модулей до 2-х у *Hydrocharis morsus-ranae*, что обеспечивает нарастание оси, ветвление, разрастание и вегетативное размножение.

На уровне основного модуля

1. Закладка дочерних и внучатых почек во внутривершинную фазу развития побега.
2. Формирование туррионов у *Stratiotes aloides* из почек регулярного возобновления.
3. Формирование составной оси розеточного участка парциального образования у *Hydrocharis morsus-ranae*; у обоих видов в вегетативно-генеративной зоне парциальных образований функции ассимиляции, семенного и вегетативного размножения совмещены в пределах одного элементарного модуля.

На уровне особи

1. Редукция цветков у парциальных образований туррионового происхождения у обоих видов. Данное парциальное образование функционально соответствует побегу формирования; обеспечивает разрастание, развитие дочерних вегетативно-генеративных парциальных образований, расселение и вегетативное размножение.
2. Образование большого числа молодых меристематических участков в ходе итеративного ветвления.
3. Удлинение полного онтогенеза в результате образования туррионов.
4. Ранняя морфологическая дезинтеграция, способствующая вегетативному размножению растений и омоложению дочерних особей до прегенеративного периода.

Именно эти признаки обеспечивают успешное существование вегетативно-подвижных столонно-розеточных свободноплавающих гидрофитов в современных условиях.

В разделе представлен первый опыт обобщения результатов исследований биоморфологии большой и разнообразной группы прибрежно-и внутриводных растений. Показано исключительное своеобразие этих организмов и сделана попытка представления возможных способов формирования этого многообразия. К настоящему моменту изучено относительно небольшое число представителей этих экологических групп. Очевидна необходимость расширения спектра подобных исследований с включением тропических видов, хотя бы культивируемых в аквариумах, с целью выяснения закономерностей вторичного освоения цветковыми автотрофными растениями водной среды обитания.

ГЛАВА V. БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ С УКЛОНЯЮЩИМСЯ ТИПОМ ПИТАНИЯ

Кроме водных и околоводных растений, на облик которых накладывает существенный отпечаток среда их произрастания, значительными биоморфологическими, да и биологическими в целом, особенностями отличаются растения с уклоняющимся типом питания. Исследования этой группы сейчас находятся в стадии становления, поэтому в настоящей главе приведены предварительные итоги изучения видов только одного таксона – семейства *Ericaceae* (Вересковые).

5.1. Биоморфологические особенности растений с уклоняющимся типом питания на примере некоторых вересковых²⁷

Несмотря на то, что, произнося слово «растение», мы обычно представляем себе нечто зелёное, явно фотосинтезирующее, встречаются среди них и иные. В целом, с физиологической точки зрения, цветковые растения можно разделить на две группы:

- 1) растения с обычным типом питания, то есть такие, которые воду и минеральные вещества получают из почвы (или воды в случае многих водных растений), а органические синтезируют самостоятельно;
- 2) растения, которые или только минеральные вещества, или и минеральные, и органические вещества получают за счёт других организмов.

Последняя группа условно разделяется ещё на три подгруппы:

- 1) хищные растения, часто не совсем правильно называемые «насекомоядными» (например, пузырчатка питается почти исключительно рачками, которые не относятся к насекомым), – это те, которые необходимый для нормальной жизнедеятельности азот получают из пойманных ими и съеденных животных; в тоже время, системы корневого и воздушного питания у них нормально развиты;
- 2) типичные паразитные растения, то есть такие, которые хотя бы часть необходимых для роста и развития минеральных веществ и/или органических соединений получают из других растений; при этом степень редукции корневой системы и фотосинтезирующего аппарата может быть весьма различной – от полной (в случае эндопаразитов, типа пилостилоса) до слабовыраженной (в случае так называемых «полупаразитов» типа марьянника или погремка);
- 3) микопаразитные растения, которые часто неправильно называют «сапрофитными» (растения не способны напрямую разрушать органические соединения опада), а в последнее время всё чаще именуют микотрофными или микосимбиотрофными; в эту группу мы объединяем виды, которые на

²⁷ Работа выполнена при частичной поддержке внутреннего гранта ВятГГУ на поддержку научных школ за 2007 год.

протяжении всего онтогенеза или хотя бы какой-либо его части питаются за счёт гриба, или с его помощью за счёт других растений.

Если представители первых двух подгрупп растений с уклоняющимся типом питания относительно хорошо изучены – первые из-за особенного «животного» типа питания, а вторые в связи с тем, что часто являются паразитами культурных растений, – то биологии растений третьей подгруппы уделено гораздо меньше внимания; им и будет посвящён данный раздел.

Как широко распространено явление микопаразитизма²⁸ среди цветковых растений? По системе А. Л. Тахтаджяна (1987) нами установлено 9 семейств, в состав которых входят микопаразиты; при чём это только те семейства, где микопаразит является бесхлорофилльным, а сам период микопаразитизма занимает или весь онтогенез, или всю «взрослую», видимую его часть. Вопрос о том насколько распространено паразитирование на грибах проростков (а также ювенильных и имматурных) растений остаётся пока открытым.

Микопаразитизм свойственен видам следующих семейств:

- 1) *Ericaceae* – облигатными микопаразитами является часть видов;
- 2) *Polygalaceae* – виды рода *Solomonina*;
- 3) *Gentianaceae* – облигатно паразитными видами является часть видов;
- 4) *Triuridaceae* – все виды семейства;
- 5) *Iridaceae* – виды рода *Geosiris*;
- 6) *Burmanniaceae* – часть видов являются облигатными микопаразитами;
- 7) *Corsiaceae* – все виды семейства;
- 8) *Orchidaceae* – все виды семейства;
- 9) *Lobeliaceae* – возможно, некоторые виды семейства.

Здесь необходимо обратить внимание, что к микопаразитам относятся как двудольные, так и однодольные растения; в тоже время, частота встречаемости явления и абсолютное число таких видов, по-видимому, выше среди однодольных²⁹.

В качестве модельного таксона нами было выбрано сем. *Ericaceae* (Вересковые). Выбор был обусловлен двумя основными обстоятельствами: во-первых, среди них встречаются как типичные автотрофные растения, так и типичные гетеротрофные, а, во-вторых, места произрастания многих видов доступны для исследования.

В семействе Вересковые по А. Л. Тахтаджяну (1987) выделяется пять подсемейств; облигатно микопаразитные бесхлорофилльные растения составляют последнее пятое подсемейство – подсем. *Monotropoideae*

²⁸ Мы предпочитаем именно этот термин, так как считаем, что он наилучшим образом подчёркивает характер отношений в симбиозе наиболее продвинутых видов данной эволюционной линии. – Прим. автора раздела.

²⁹ Однако необходимо оговориться, что речь идёт только о растениях, которые лишены хлорофилла в генеративном возрастном периоде. – Прим. автора раздела.

(Вертлянищиевые). Вслед за А. Л. Тахтаджяном (1966) мы считаем, что произошли вертлянищиевые от представителей одного из самых примитивных подсемейств вересковых – подсем. *Rhododendronoideae* (Рододендроновые). При этом промежуточной ступенью морфологической эволюции являются виды другого подсемейства – подсем. *Pyroloideae* (Грушанковые). Именно среди них и были выбраны модельные виды.

Модельными взяты виды всех родов подсем. Грушанковые:

- 1) *Chimaphila umbellata* – зимлюбка зонтичная;
- 2) *Orthilia secunda* – ортилия однобокая;
- 3) *Pyrola rotundifolia* – грушанка круглолистная;
- 4) *Moneses uniflora* – одноцветка одноцветковая.

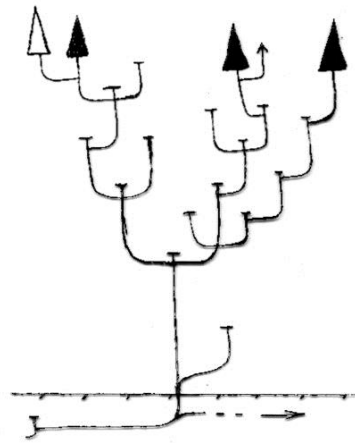
И один – самый распространённый – вид подсем. *Monotropaceae*:

- 5) *Hypopitys monotropa* – подъельник обыкновенный.

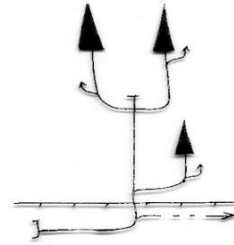
Жизненные формы этих растений традиционно определяются следующим образом: биоморфы зимлюбки зонтичной и ортилии однобокой – длиннокорневищный вечнозелёный кустарничек; биоморфы грушанки круглолистной и одноцветки одноцветковой – длиннокорневищное вечнозелёное многолетнее травянистое растение; биоморфа подъельника обыкновенного – многолетнее травянистое растение (иногда – бесхлорофилльное или сапрофитное).

Согласно взглядам Н. П. Савиных (2002б) своеобразие жизненной форме большинства цветковых растений придают структуры, объединяемые под общеродовым понятием «основной модуль». С целью уточнения наименования их жизненных форм модельные виды были проанализированы нами именно с этих позиций (рис. 70).

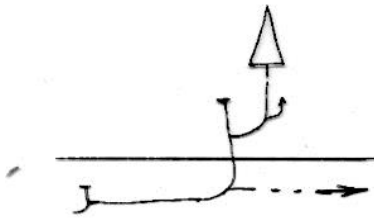
Основной модуль зимлюбки зонтичной – это парциальный куст, сформировавшийся на основе целого почвенно-воздушного побега или его части за счёт развития отдельных неветвящихся воздушных побегов и их систем. Парциальный куст ветвится до 5–6 порядка, причём дочерние побеги появляются на уровне одного, а часто и нескольких элементарных вегетативных побегов одного материнского почвенно-воздушного побега одновременно. Боковые побеги часто являются результатом развития пазушных почек элементарного вегетативно-генеративного побега. Формируется такой куст в течение 25–30 лет. Каждый побег после цветения (соцветие – терминальная щитковидная кисть) начинает отмирать. Этот процесс продолжается до места отхождения самого верхнего дочернего побега, где отмирание приостанавливается. Полное отмирание куста также начинается с соцветия последнего побега и продолжается в течение 10–20 лет. Куст отмирает до места отхождения дочернего почвенно-воздушного побега, то есть надземная часть отмирает полностью.



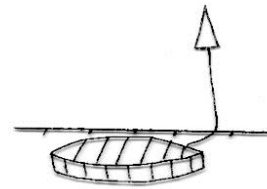
зимолюбка зонтичная



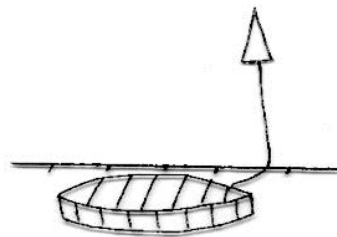
ортилия однобокая



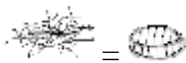
грушанка круглолистная



одноцветка одноцветковая



подъяльник обыкновенный



1



2



3



4



5



6

Рис. 70. Основной модуль некоторых видов подсемейств Грушанковые и Вертлянищиевые. Пояснения в тексте. Условные обозначения: 1 – протосомная часть, 2 – соцветие, 3 – растущий побег, 4 – отцветшее соцветие, 5 – отмерший побег, 6 – уровень почвы.

Оставшаяся почвенная часть побега (и куста в случае его погружения в субстрат) входит в состав корневища.³⁰ Общая длительность жизни парциального куста – 35–50 лет.

Основной модуль ортилии однобокой – это также парциальный куст. Как и у зимолюбки он формируется на основе целого почвенно-воздушного побега или его части, однако, в данном случае в основном за счёт развития отдельных воздушных побегов и, отчасти, их систем. Парциальный куст ортилии ветвится слабее, чем таковой предыдущего вида – до 2–3 порядка; при этом дочерние побеги иногда образуются на уровне двух элементарных вегетативных побегов (обычно самого нижнего и самого верхнего). На уровне элементарного вегетативно-генеративного побега боковые побеги не формируются (это характерно и для остальных видов подсемейства). Отмирание куста происходит также, как это описано ранее для зимолюбки зонтичной. Весь куст формируется в течение 15–20 лет, а затем отмирает ещё 8–10 лет; поэтому общая продолжительность жизни этой структуры составляет, таким образом, 25–30 лет до включения остатков первого почвенно-воздушного побега в состав корневища.

Основной модуль грушанки круглолистной, также как и основные модули ранее описанных растений, представлен парциальным кустом. Однако этот куст, развивающийся (как и у двух описанных ранее видов) на основе целого почвенно-воздушного побега или его части, составлен преимущественно неветвящимися воздушными побегами, среди которых очень редко отмечаются ветвящиеся, то есть системы побегов. Обычно парциальный куст ветвится до 2, редко – 3 порядка; дочерние побеги обычно появляются на уровне самого первого вегетативного элементарного побега. Куст развивается 12–15 лет, а затем отмирает в течение около 6–7 лет. Общая продолжительность жизни такого куста составляет 20–25 лет.

Иной характер имеет основной модуль одноцветки одноцветковой. Он представлен парциальным побегом – почвенно-воздушным олигоциклическим монокарпическим. Воздушные побеги обычно отсутствуют; после цветения побег постепенно отмирает с терминального конца (от ложнотерминального цветка). Побег формируется в течение 3–5 лет (иногда дольше, что связано с характером субстрата), а затем примерно столько же лет отмирает. Общая длительность его жизни составляет около 10 лет. Побег отмирает полностью, никакая его часть не включается в многолетнюю побеговую систему.

Подобный тип основного модуля описан нами и для подъяльника обыкновенного. Однако, здесь почвенно-воздушный побег является моноциклическим; его отмирание начинается с базального конца, а не с

³⁰ Под корневищем мы понимаем совокупность резидов, а не продолжающий нарастание почвенный побег. – *Прим. автора раздела.*

терминального и продолжается в течение нескольких недель. Здесь также как и у одноцветки, побег отмирает полностью, и корневище не формируется.

После анализа структуры целостного растения мы пришли к выводу, что для рассматриваемого таксона надземная часть – это лишь вершина того айсберга, которым являются эти растения. Значительная часть тела находится в почве.

Подземная часть у зимолюбки зонтичной, ортилии однобокой и грушанки круглолистной представлена системой коммуникационных корневищ, почвенными побегами и подземными частями почвенно-воздушных побегов, а также совокупностью придаточных корней, сформировавшихся на побегах и корневищах. При этом побеговая система выполняет функции коммуникации между отдельными парциальными кустами и парциальными побегами, функции расселения и захвата пространства, а также возобновления и размножения (подземная часть – вегетативного, надземная – генеративного). Корневая система является в первую очередь субстратом для прикрепления микосимбионта. В отличие от существующих десятки лет побегов, корни относительно недолговечны: через несколько лет (иногда, впрочем, они существуют не менее 20–30 лет) корни обычно отмирают, что, по-видимому, связано с лизированием их грибом. В связи с этим корневая система постепенно перемещается к более молодым частям растения.

Подземная часть растений таких видов, как одноцветка одноцветковая и подбельник обыкновенный представлена побеговой системой из подземных частей почвенно-воздушных побегов, отдельных почвенных побегов с неполным циклом развития и протосомной системой. Корневая система всегда отсутствует. Основные функции (расселения и захвата пространства, возобновления и вегетативного размножения, а также роль субстрата для прикрепления симбионтного гриба) выполняет протосомная система. Функция побеговой системы – генеративное размножение особи.

Откуда появляется эта протосомная система?

Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо рассмотреть онтоморфогенез модельных видов.³¹ Для его описания нами предложена специальная периодизация, значительно отличающаяся от принятой схемы периодизации онтогенеза школы Работнова–Уранова. Каждой фазе онтоморфогенеза соответствует своя онтобиоморфа³² (рис. 71).

³¹ Под термином «онтоморфогенез» мы понимаем процесс становления основной жизненной формы данного вида, в ходе которого особь сменяет несколько (или много онтобиоморф). – *Прим. автора раздела.*

³² Мы несколько изменили наименования фаз онтоморфогенеза и добавили ещё одну (I фазу) по сравнению с нашими более ранними взглядами (см., например, Бобров, 2004). – *Прим. автора раздела.*

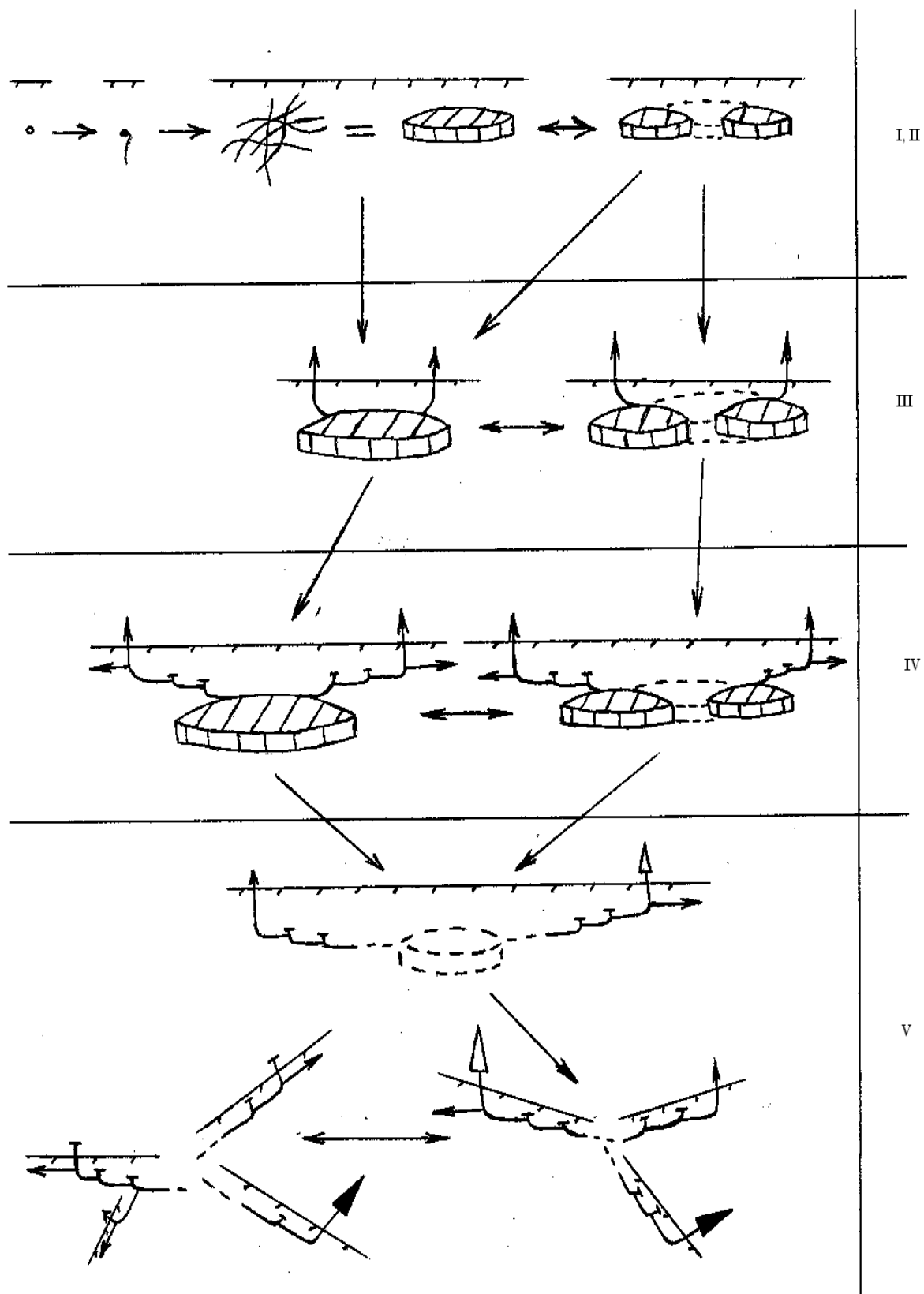


Рис. 71. Общая схема онтоморфогенеза микопаразитных видов семейства Вересковые. Условные обозначения те же, что и на рис. 70. Пояснения в тексте. Римские цифры – фазы онтоморфогенеза.

I фаза – формирование семени (от момента оплодотворения до прорастания семени); онтобиморфа – семя.

II фаза – формирование протосомы (от начала прорастания до возникновения первых побегов); онтобиоморфа – протосомное растение.

III фаза – формирование побегов на протосоме (от появления первого побега до формирования первого корневища как системы резидов); онтобиоморфа – протосомно-побеговое растение.

IV фаза – формирование корневища (от появления первого корневища до полного отмирания протосомной системы); онтобиоморфа – протосомно-корневищное растение.

V фаза – отмирание протосомы и переход к побегово-корневой организации тела растения (с момента отмирания последнего элемента протосомной системы до полного отмирания всего растения); онтобиоморфа – длиннокорневищное растение.

Рассмотрим онтоморфогенез корневищных модельных видов.

Видимый онтоморфогенез и корневищных растений, и протосомных растений начинается с прорастания семени. По эмбриологическим данным (см., например, монографию Э. С. Терёхина, 1977) как отечественных, так и зарубежных учёных апикальный (побеговый) полюс зародыша отмирает в семени, выполнив гаусториальную функцию. Прорастание осуществляется за счёт базального (корневого) полюса, из которого формируется недифференцированное тело – протосома по терминологии Э. С. Терёхина и З. И. Никитичевой (1968). Сначала это один элемент, в результате ветвления которого образуется сложная разветвлённая система таких протосомных элементов. В целом её основная функция на данном этапе – поиск микосимбионта, а также формирование и предоставление субстрата для его внедрения. После образования протосомной системы определённого объёма её рост прекращается (по-видимому, вследствие отсутствия пластических веществ) до вселения грибного симбионта. Если этого не произошло, протосома отмирает.

При успешно произошедшем заражении протосома продолжает разрастаться, и рано или поздно на ней формируется придаточная почка, из которой развивается первый почвенно-воздушный побег. Он нарастает практически вертикально и не способен к цветению; основная его функция, вероятно, – обеспечение воздушного питания. Первые побеги, по-видимому, отмирают нацело, без образования дочерних.

Постепенно растение начинает формировать парциальные кусты, затем (или одновременно с этим) направление роста новых побегов изменяется, и начинают возникать почвенные плагиотропные побеги, а затем и корневища.

После образования корневищ на побегах, удалённых от протосомной системы на достаточное расстояние, начинают формироваться придаточные корни; сама же протосомная система постепенно отмирает. В результате её

полного отмирания обычно возникает клон из корневищных растений, который уже существует, старея и омолаживаясь одновременно, неопределённо долгое время.

Онторморфогенез протосомных видов представляет собой, по сути, «урезанный вариант» становления корневищной биоморфы. Развитие растений как бы «останавливается» на уровне третьей онтобиоморфы – протосомно-побегового растения.³³ В этом состоянии особь зацветает и существует в течение всей оставшейся жизни данного растения. Таким образом, третья онтобиоморфа становится основной жизненной формой данного вида.

Почему же закрепление в качестве основной жизненной формы онтобиоморфы «протосомно-побеговое растение» оказалось подхвачено отбором?

Вероятно, это можно объяснить тем, что протосомная система имеет целый ряд преимуществ перед подземной частью в виде системы корневищ и побегов с придаточными корнями. Основных преимуществ, на наш взгляд два:

1) во-первых, протосомная система – структура более долговечная и занимающая больший объём почвы, чем система придаточных корней, притом, что обе они выполняют одну важнейшую функцию – обеспечение возможно большего субстрата для внедрения микосимбионта;

2) во-вторых, выполняя все те же функции, что и подземная часть побеговой системы корневищных видов, протосомная система требует значительно меньше пластических веществ для своего построения и существования; это означает, что больше веществ может пойти на формирование генеративной сферы особи.

Итак, у наиболее специализированных микопаразитных растений рассматриваемого семейства в составе целостной особи выделяются протосомная система и возникающие из её придаточных почек одиночные неветвящиеся побеги. По-видимому, следует признать, что именно протосомная система придаёт своеобразие жизненной форме этих растений, а не какая-либо побеговая или побегово-корневая структура, которую можно было бы описать как основной модуль.

Сравним длительность жизни протосомной и побеговой систем у одноцветки одноцветковой и подъяльника обыкновенного.

Протосомная система как часть целостного растения существует у этих видов столько же, сколько живёт само это растение (за исключением фазы формирования семени). Длительность жизни слагающих её отдельных элементов нам пока установить не удалось.

³³ Здесь вполне уместна аналогия с зоологическим курьёзом – системой амбистома–аксолотль – *Прим. автора раздела.*

Отдельные побеги одноцветки одноцветковой, как уже было указано выше, существуют в течение примерно 10 лет от момента начала формирования из придаточной почки протосомной системы до полного отмирания; при этом дочерних побегов они не формируют. В целом, побеговая система постоянно присутствует у растения, при чём даже на одном и том же протосомном элементе могут располагаться побеги разного возраста и стадии отмирания. В тоже время, и нами, и по устным сообщениям другими исследователями отмечены случаи, когда вся побеговая система в один год внезапно отмирала (и без цветения, и после него), а через несколько лет на этом же самом месте вновь появлялись молодые побеги одноцветки одноцветковой.

У подбельника обыкновенного побеги в контакте с протосомной системой существуют не более 2–2,5 месяцев, после чего побег с базального конца (а не с терминального, как у всех остальных модельных видов!) отмирает, и созревание семян, по-видимому, уже происходит за счёт веществ, накопленных в мясистом стебле растения, а распространение семян осуществляет отмерший высохший побег.

Таким образом, у этого растения в цикле сезонного развития чередуются две ярко выраженные фенобиоморфы (рис. 72):

- 1) протосомное многолетнее растение; в этой фенобиоморфе растение существует большую часть года;
- 2) бесхлорофилльное протосомно-побеговое многолетнее растение; в этой фенобиоморфе растение существует не более 2 месяцев.

В этой связи возникает закономерный вопрос: какую фенобиоморфу следует рассматривать как основную жизненную форму вида?

Ответ может быть двояким: если как основной смысл существования растения рассматривать обеспечение продолжения себя в ряду своих потомков, то, очевидно, в качестве основной жизненной формы необходимо считать фенобиоморфу «бесхлорофилльное протосомно-побеговое многолетнее растение». В тоже время, если за критерий основной жизненной формы брать длительность существования растения в той или иной морфе, то необходимо принять в качестве основной фенобиоморфу «протосомное многолетнее растение». Окончательный выбор, по-видимому, является вопросом длительных дискуссий, однако мы склоняемся ко второй точке зрения.

Таким образом, уточнённые жизненные формы этих растений можно представить следующим образом:

- 1) длиннокорневищный вечнозелёный кустарничек (модельные виды – зимолоубка зонтичная и ортилия однобокая);
- 2) длиннокорневищное вечнозелёное многолетнее травянистое растение (модельный вид – грушанка круглолистная);

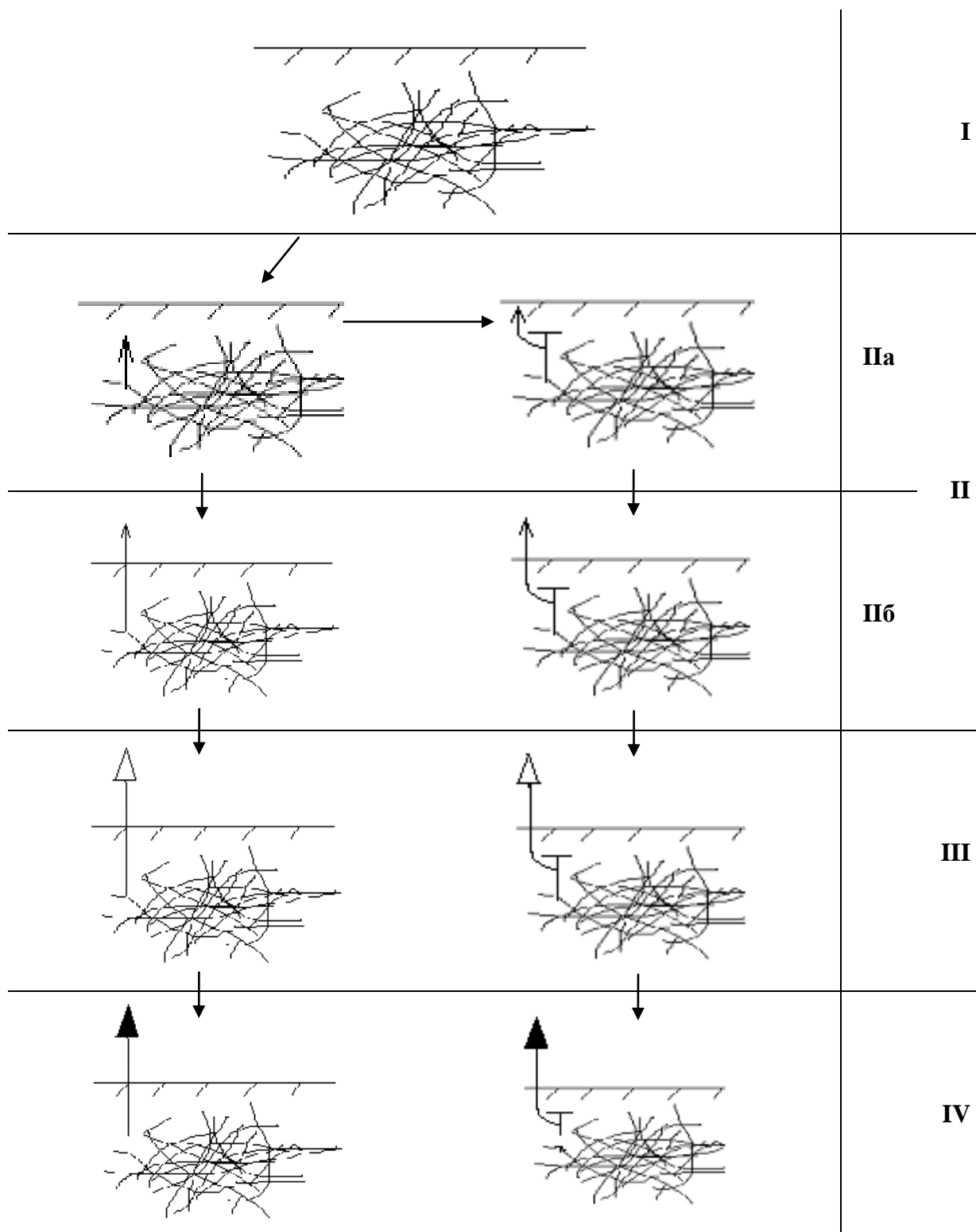


Рис. 72. Общая схема сезонного ритма развития подбельника обыкновенного. Условные обозначения те же, что и на рис. 70. Пояснения в тексте. Римские цифры – фазы развития монокарпического почвенно-воздушного побега: I – фаза почки (инициальная почка – придаточная почка протосомной системы); II – фаза вегетативного побега, в том числе: IIa – подфаза почвенного побега, IIб – подфаза воздушного побега; III – фаза генеративного побега; IV – фаза плодоносящего побега (практически всегда побег отделён от протосомной системы).

3) протосомное вечнозелёное многолетнее травянистое растение (модельный вид – одноцветка одноцветковая);

4) протосомное многолетнее растение (модельный вид – подбельник обыкновенный) с кратковременной фенобиоморфой бесхлорофилльного протосомно-побегового растения³⁴.

В ряду жизненных форм *Chimaphila* → *Pyrola* → *Moneses* → *Hypopitys* чётко прослеживается несколько закономерностей, из которых для нас здесь наиболее важны следующие:

1) всё большая «ювенилизация» жизненных форм, по-видимому, достигающая своего пика у подбельника обыкновенного, основная биоморфа которого – это вторая (!) онтобиоморфа зимолюбки зонтичной;

2) связанное с первым процессом усиление роли протосомной системы в жизни растения;

3) постепенное уменьшение степени вегетативной подвижности, связанное с переходом от длиннокорневищной подземной части к протосомной.

Закономерно и исчезновение из названия наиболее специализированной жизненной формы слова «травянистое», так как трудно оценивать протосому с позиции древесность/травянистость, а побеги скорее демонстрируют тенденцию к «огриблению».

Итак, основную роль в структуре микопаразитных растений рассматриваемого семейства играет протосомная система. Является ли она основным модулем? Можно ли вообще провести её анализ с позиций представления о модульной организации тела растения?

По-видимому, на оба эти вопроса следует ответить отрицательно. Нет, на наш взгляд, протосомное растение – это организм немодульный, организм унитарный.

В тоже время, очевидно, что протосома сама по себе – это образование метамерное; отдельным метамером, то есть определённой повторяющейся структурой, но ни в коем случае не метамером в понимании Л. М. Шафрановой (1980) и последующих авторов, следует считать отдельную нить протосомы или её так или иначе отграниченный участок. Однако разработка вопроса о метамерности протосомной части – дело будущего.

Другое важное направление исследования – это сравнение влияния смены способа питания с автотрофного на гетеротрофный на морфологическую и анатомическую структуру растений, то есть сравнение

³⁴ Здесь вполне уместно провести аналогию с эфемерами и, особенно, с эфемероидами; в отличие от последних роль «банка почек» для дальнейшего роста здесь играет протосомная часть. Впрочем, очевидны и существенные различия: если у эфемероидов подземная часть служит для *переживания* неблагоприятного периода и в это время она находится в состоянии покоя, то протосомная часть *живёт* (растёт, запасает питательные вещества и формирует придаточные почки) в почве, паразитируя на грибном симбионте. – Прим. автора раздела.

относительных «скоростей эволюции» этих структур. Некоторые обобщения первых исследований, проведённых в этом направлении, приведены в следующем разделе.

5.2. Анатомические особенности структуры осевых органов некоторых вересковых

С целью сравнения анатомической структуры растений сем. *Ericaceae* была исследована анатомия осевых органов следующих видов:

- 1) *Orthilia secunda* (ортилия однобокая) – длиннокорневищный вечнозелёный кустарничек;
- 2) *Pyrola rotundifolia* (грушанка круглолистная) – длиннокорневищное вечнозелёное травянистое растение;
- 3) *Moneses uniflora* (одноцветка одноцветковая) – протосомное вечнозелёное травянистое растение.

Анатомия осевых органов ортилии однобокой

Анатомирование стебля ортилии проводили на трех уровнях: на границе почвы, в средней (на уровне второго-третьего вегетативного элементарного побега) и верхней части побега. Все срезы сделаны вручную со свежего материала. Временные препараты рассматривали под световым микроскопом при увеличении 7x10, 7x40.

Анатомия стебля ортилии на уровне почвы и в средней части побега

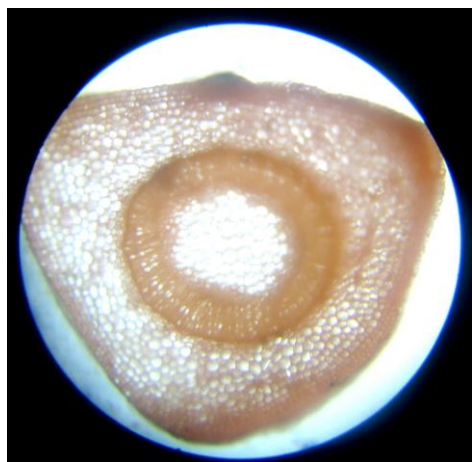
На срезе нижней части стебля ортилии четко видны следующие ткани: эпидерма, колленхима, паренхима первичной коры, проводящие ткани (флоэма, ксилема), камбий, паренхима сердцевины (рис. 73, 1, 2).

Эпидерма представлена одним рядом плотно прилегающих друг к другу небольших, правильной паренхимной формы клеток. Оболочка их утолщена неравномерно, наружная стенка более толстая, протопласт живой.

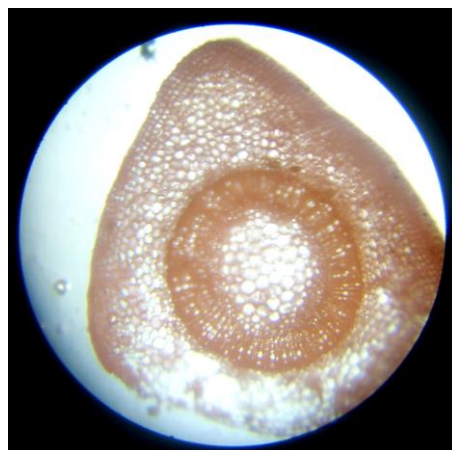
Под эпидермой залегают два ряда клеток механической ткани – колленхимы. По характеру утолщений это пластинчатая колленхима, так как утолщения располагаются на тангентальных стенках клеток. Элементы механической ткани вытянуты и имеют прозенхимный характер. Колленхима принадлежит к числу простых тканей, поэтому границы механической ткани вообще и на данном срезе очерчены довольно резко. Клетки соприкасаются друг с другом тупо заканчивающимися концами.

Паренхимную ткань можно разделить на три части: паренхиму первичной коры, паренхиму ксилемы, паренхиму сердцевины. Паренхима коры представляет собой обширный слой клеток между колленхимой и проводящим пучком. Живые клетки располагаются достаточно плотно, образуя мало межклетников. Оболочки клеток тонкие. Форма округлая или слегка овальная. Паренхима ксилемы имеет вид узких длинных полос, идущих по радиусам от сердцевины к коре. Ширина этих полос примерно

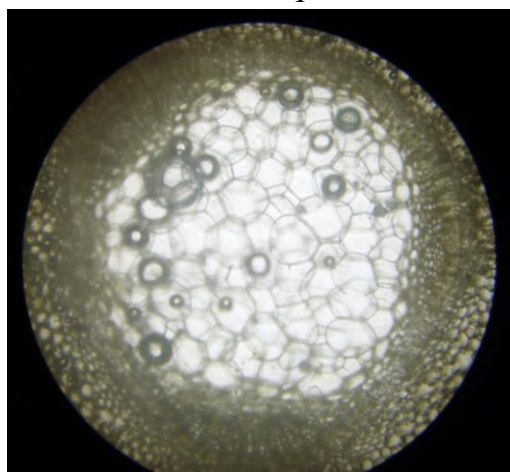
одинакова. Общая площадь, занимаемая лучами очень незначительна. Каждый луч состоит из одного–двух рядов мелких клеток, то есть являются одно- и двурядными. По протяженности они занимают место между камбием и сердцевинной. Если сравнить с паренхимой коры, то здесь клетки намного мельче и располагаются плотно друг к другу. От сосудов ксилемы их отличают тонкие неодревесневшие стенки и живое содержимое клеток.



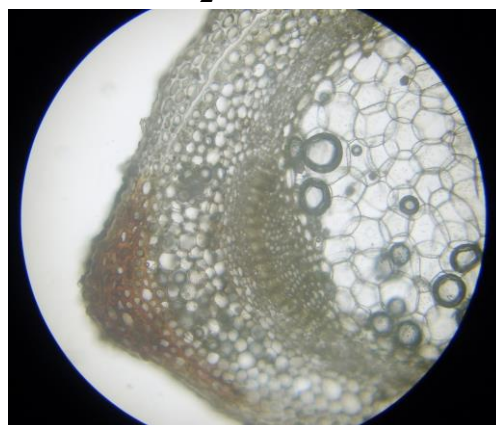
1



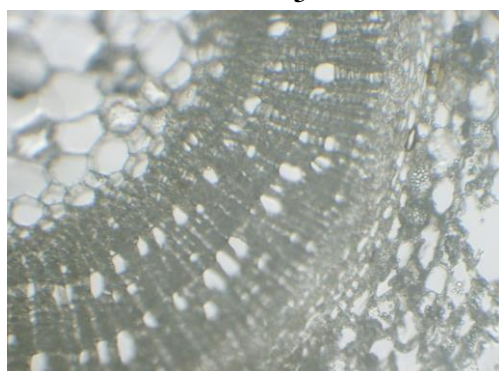
2



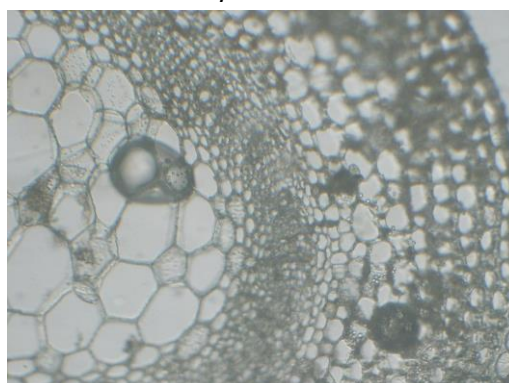
3



4



5



6

Рис. 73. Анатомия осевых органов ортилии однобокой. Пояснения в тексте.

Паренхима сердцевины состоит из более крупных относительно паренхимы коры клеток. Между собой они несколько отличаются по размерам: участки сердцевины, непосредственно прилегающие к центральному цилиндру, состоят из более мелких клеток, чем ее центральная часть, а оболочки этих клеток по сравнению с центральными несколько толще. В ряде случаев возможно отмирание и разрушение клеток сердцевины, с образованием полости в центре стебля.

Проводящие ткани образуют центральный цилиндр стебля. По расположению и наличию проводящих тканей он имеет типичное непучковое строение. Строение флоэмы типично. Элементы флоэмы – ситовидные трубки, клетки-спутницы, лубяная паренхима. Ширина флоэмы соизмерима с шириной примерно трех рядов клеток. Сосуды ксилемы мелкие и достаточно плотно прилегают друг к другу; располагаются радиально и состоят из одного–двух рядов сосудов, образуя своеобразные лучи, разделенные одно- или двурядными лучами паренхимы.

Ксилему и флоэму разделяет кольцо камбия. Клетки его длинные и узкие, располагаются плотно.

Средняя часть стебля ортилии структурно не отличается от нижней части. Заметны лишь некоторые различия в количественных характеристиках: все ткани имеют больший объем.

Анатомия верхней части стебля ортилии

В верхней части стебля ортилии проводящие ткани оформлены в три полных открытых коллатеральных пучка, расположенных под углом 120° друг к другу (рис. 73, 3). Прилегающие к ним клетки сердцевины мельче центральных и оболочки их утолщены. От сердцевины к камбию тянутся многочисленные лучи, состоящие из 1 ряда паренхимных клеток. Сосуды ксилемы очень плотно упакованы четкими рядами. Между соседними паренхимными лучами обычно 2–3 (реже 4) радиальных ряда сосудов. Форма их несколько отличается от округлой (характерной для средней и нижней части стебля) имеет вид овала или прямоугольника (рис. 73, 4). Флоэма, снаружи от камбия, образует слой шириной 3–4 клеток. Пластинчатая колленхима представлена четырьмя рядами клеток, но их оболочки утолщены сильнее, чем в средней части.

Анатомия почвенных побегов ортилии

Было рассмотрено анатомическое строение почвенных побегов n-го и n+1-го порядка. Срезы производились вручную со свежего материала. Микропрепараты рассматривались на световом микроскопе при увеличении 7x10. Почвенный побег сохраняет общий план строения, присущий надземному, но обладает рядом специфических особенностей, обусловленных расположением в земле и функцией запаса питательных веществ.

На срезе почвенного побега n -го порядка наружные стенки клеток эпидермиса сильно утолщены. Под эпидермисом залегает 4 ряда клеток пластинчатой паренхимы. Клетки паренхимы первичной коры правильной формы, округлые, с утолщенными оболочками. В хорошо развитой ксилеме можно четко выделить участки с крупными сосудами и участки с мелкими сосудами, которые можно сравнить с ранней и поздней древесиной, образующими годичные кольца у древесных форм. Флоэма по сравнению с ксилемой занимает очень небольшой объем. В центре располагается мощная сердцевина (рис. 73, 5).

Почвенные побеги $n+1$ -го порядка имеют более простое строение (рис. 73, 6). Первичные элементы флоэмы и ксилемы располагаются между эндодермой и очень крупной сердцевиной. Таким образом, можно сделать вывод о первичном строении почвенного побега $n+1$ -го порядка ортилии в рассмотренном случае.

Анатомия осевых органов грушанки круглолистной

Анатомирование грушанки круглолистной производили также на трех уровнях: на уровне почвы, в средней и в верхней части почвенно-воздушного монокарпического побега. Также изучали строение почвенного побега. Все срезы делали вручную с живого материала. Временные препараты изучали световом микроскопе при увеличении 7×10 .

Анатомия нижней и средней частей стебля грушанки круглолистной

Нижняя и средняя часть стебля грушанки в качественных характеристиках абсолютно идентичны, поэтому приводится описание типичного строения стебля (рис. 74, 1, 2).

На микропрепарате стебля очень четко видны границы всех представленных тканей и структур: эпидермы, колленхимы, первичной коры, проводящих тканей (элементов флоэмы и ксилемы), камбия, сердцевины.

Снаружи стебель покрывает один ряд эпидермальных клеток правильной паренхимной формы. Под эпидермой располагается 3–4 ряда клеток пластинчатой колленхимы. Между колленхимой и кольцом проводящих тканей располагается широкий слой паренхимы. Клетки паренхимы крупные с тонкими стенками и живым протопластом, кое-где образуют небольшие межклетники, но большая часть клеток плотно прилегает друг к другу.

Стебель непучкового строения. Ксилему пересекают многочисленные однорядные паренхимные лучи. Между соседними лучами располагаются 2–3 ряда мелких сосудов, плотно прилегающих друг к другу. Ксилема занимает большую часть кольца проводящих тканей.

Интересно отметить, что примыкающие к камбию сосуды еще более мелкие и плотно упакованные, чем примыкающие к сердцевине. Поэтому при увеличении 7×10 светового микроскопа на препарате отчетливо видна

темная тонкая полоса, которую можно спутать с камбиальным кольцом. Но при тщательном рассмотрении на большем увеличении, видно, что это мелкие сосуды с утолщенными стенками (рис. 74, 1, 2). Такую образом данную особенность можно сравнить с образованием годичных колец у древесных растений, где более крупные сосуды ксилемы соответствуют ранней древесине (по времени образования), а мелкие, прилегающие к камбию – поздней древесине. Скорее всего, появление такого кольца у грушанки связано, как и у древесных растений с ритмичной деятельностью камбия. Причем на срезах почвенных побегов первого порядка ортилии четко выделяется два-три таких «годичных кольца» (рис. 73, 5, 6).³⁵ Наличие таких «годичных колец» служит ещё одним свидетельством в пользу предположения о происхождении этих растений от древесного предка.

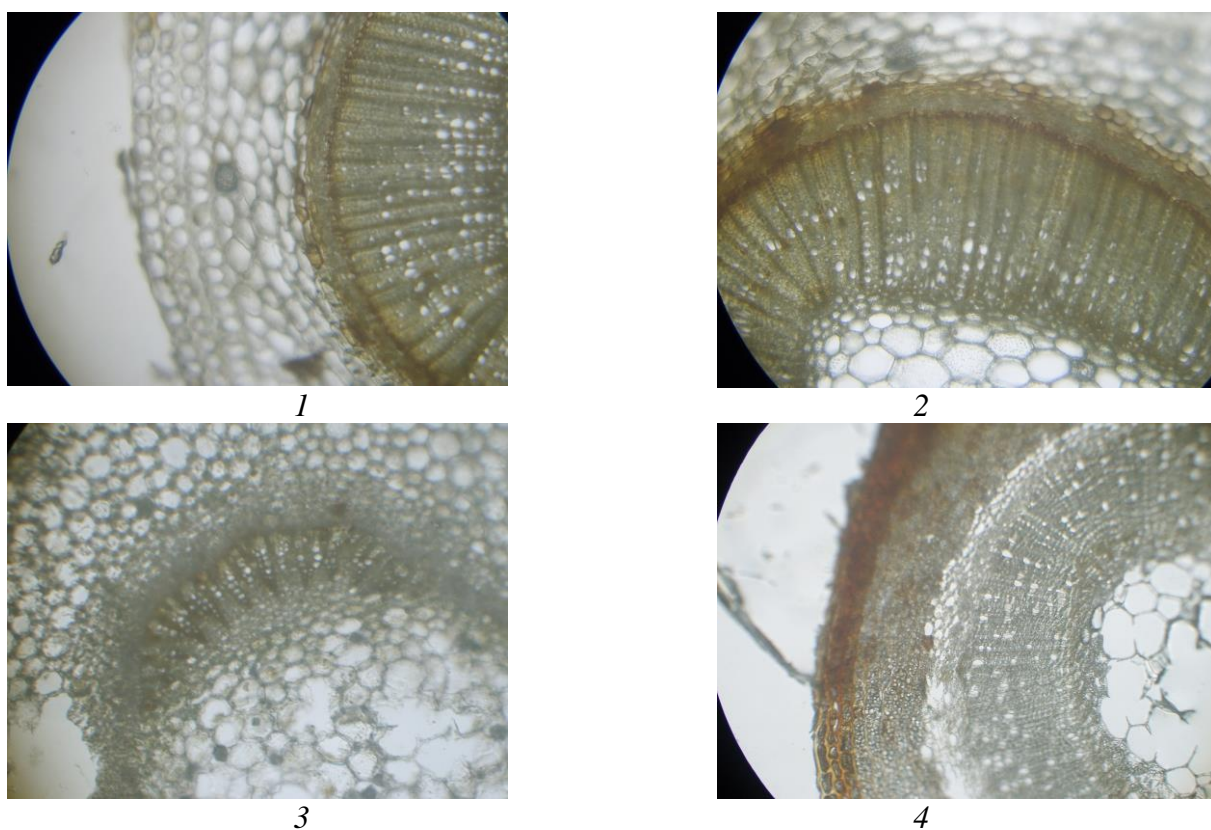


Рис. 74. Анатомия осевых органов грушанки круглолистной. Пояснения в тексте.

Флоэма неразрывным кольцом располагается под камбием. Общий объем ее значительно меньше (3–4 ряда клеток).

³⁵ Кстати, на срезах стебля грушанки малой (*Pyrola minor*) также видно такое кольцо. – Прим. автора раздела (ОВ)

Анатомия верхней части стебля грушанки круглолистной

В верхней части стебля грушанки круглолистной как и у ортилии проводящие ткани представлены также тремя коллатеральными, полными, открытыми, проводящими пучками, располагающимися друг к другу под углом 120° (рис. 74, 3).

В этих коллатеральных пучках сосуды ксилемы располагаются радиально, преимущественно двухрядными лучами, разделенными лучами паренхимы. Причем более поздние сосуды, прилегающие к камбию намного мельче ранних и оболочка их более утолщенная (рис. 74, 3, 4).

Анатомия почвенного побега грушанки круглолистной

Почвенный побег грушанки круглолистной по анатомическому строению сходен с почвенным побегом n-го порядка ортилии (рис. 73, 5, 6). Отличие можно заметить лишь в очень плотной упаковке клеток паренхимы первичной коры. Доля ксилемы в общем объеме проводящих тканей больше. Даже по внешнему виду срезы очень напоминают друг друга.

Анатомия осевых органов одноцветки

Стебель одноцветки изучали, как и предыдущие растения, на разных уровнях: на уровне почвы, в средней и в верхней части почвенно-воздушного монокарпического побега. Кроме этого проводили анатомирование протосомной системы. Готовили временные препараты, которые рассматривали в световом микроскопе при увеличении 7x10. Срезы стебля получились несколько мутными, но основные структуры вполне различимы.

Анатомическое строение стебля одноцветки на уровне почвы

Анатомирование проводили вручную со свежего материала. В данном участке стебля анатомия еще сохраняет черты первичного строения (рис. 75, 1). На срезе отчетливо видно кольцо эндодермы. Клетки ее сильно утолщены, поэтому отличаются более темным цветом. Под эндодермой расположен слой клеток перицикла. Сосуды ксилемы ориентированы радиально, образуют лучи из 1–3 рядов клеток. Под перициклом, окружая ксилему сплошным кольцом, залегает флоэма. Клетки паренхимы первичной коры очень крупные, округлой формы, не образуют крупных межклетников. Под однослойным эпидермисом расположен всего один слой пластинчатой колленхимы.

Анатомическое строение средней части стебля одноцветки

Срезы на этом участке стебля проводили вручную со свежего материала. Здесь уже характерно вторичное строение стебля (рис. 75, 2). Он непучковый, сосуды ксилемы некрупные, расположены преимущественно в однорядные или двурядные лучи. Между ними образуется большое расстояние, заполненное паренхимными клетками. Флоэма окружает камбий

сплошным нешироким кольцом. Механическая ткань в виде колленхимы развита слабо, представлена одним рядом клеток.

Анатомическое строение верхней части стебля одноцветки

Анатомия этого участка стебля аналогична анатомии средней части стебля (рис. 75, 3). Отличие состоит в том, что доля ксилемы здесь еще меньше. Сосуды располагаются радиально в один ряд, по размерам они мельче, чем в средней части. Между ними также большое расстояние, заполненное паренхимой.

Анатомия протосомной части одноцветки

Работа с протосомой одноцветки отличалась от работы со стеблем. Живой материал заливали в парафин. Для обезвоживания протосому проводили через ряд спиртов разной концентрации: 20%, 40%, 60%, 80%, 96%. В каждом материал выдерживали около 1 часа. После этого, для возможности пропитки парафином, протосому проводили еще через ряд жидкостей: 3 части спирта (96%) – 1 часть ксилола; 1 часть спирта (96%) – 1 часть ксилола; 1 часть спирта (96%) – 3 части ксилола.

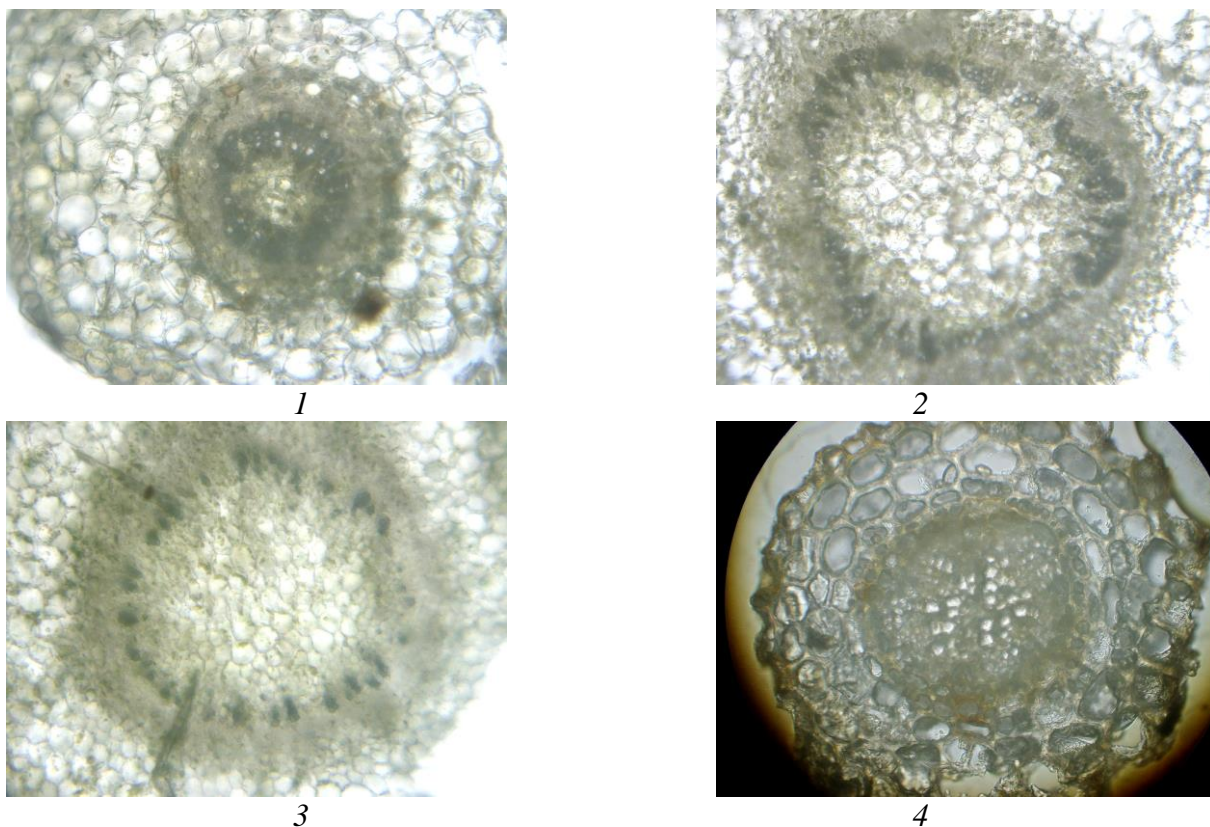


Рис. 75. Анатомическое строение осевых органов одноцветки одноцветковой. Пояснения в тексте.

В каждой смеси объект выдерживали 1 час. Перед тем как поместить материал в парафин, его еще дважды проводили через чистый ксилол (выдерживался 1 час). Протосому заливали в парафин следующим образом:

- сутки материал выдерживали в термостате при температуре 60° в смеси ксилола и парафина при закрытой крышке;
- на вторые сутки материал выдерживали при таких же условиях, но с открытой крышкой;
- в таких условиях материал выдерживали еще несколько дней.

После этого материал был готов для резки на микротоме, но мы срезы делали вручную.

Протосомная часть имеет очень простое строение (рис. 75, 4). Тонкостенные клетки покровной ткани покрывают протосому. Между покровами и центральным цилиндром располагается всего 3 ряда очень крупных паренхимных клеток, располагающихся довольно рыхло, образуя многочисленные межклетники.

Центральный цилиндр имеет типичное первичное строение. Снаружи, отделяя его от паренхимных клеток, образуется кольцо эндодермы с сильно утолщенными клеточными стенками. Под ней располагается 1 ряд клеток перицикла. В центре расположены довольно крупные сосуды ксилемы. Флоэма располагается между отдельными лучами ксилемы. Между сосудами ксилемы сосредоточены также паренхимные клетки.

Таким образом, в результате исследования наибольшее сходство обнаружилось в анатомическом строении осевых органов ортилии и грушанки:

- 1) практически идентичное строение почвенных побегов;
- 2) сходный анатомический рисунок стебля;
- 3) возможность разделить ксилему на раннюю и позднюю;
- 4) полный открытый коллатеральный проводящий пучок.

Одноцветка отличается от этих видов более простым строением:

- во-первых, стебель на границе почвы все еще имеет первичное строение в отличие от ортилии и грушанки;
- во-вторых, на всем протяжении стебля объем занимаемый флоэмой и особенно ксилемой значительно меньше, по сравнению с уровнем других исследуемых растений. Сосуды ксилемы располагаются очень рыхло, и при продвижении к верхушке стебля становятся очень мелкими и располагаются в один ряд. Между рядами сосудов ксилемы остается достаточно большое расстояние, заполненное паренхимными клетками;
- в-третьих, особенностью является наличие протосомной части. Она имеет очень упрощенное первичное строение.

В целом, необходимы дальнейшие работы по изучению анатомии протосомных элементов, сравнении её с анатомическим строением как стеблей, так и придаточных корней.

В заключение авторы этой главы призывают всех исследователей обратить пристальное внимание на растения с уклоняющимся типом питания – это огромный, практически не исследованный пласт материала. В каждой из трёх выделенных групп необходимо проведение работ по выявлению путей и способов перехода на иной способ питания в эволюции. При этом необходимо обращать пристальное внимание как минимум на четыре взаимосвязанных аспекта: онтогенез и сезонное развитие, морфологию и анатомию этих растений.

ГЛАВА VI. БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ В СИСТЕМЕ ДРУГИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Биоморфология растений, являясь наукой теоретической, с одной стороны служит основой для практики, а с другой – базой для теоретических обобщений других наук. В данном разделе представлены материалы, посвящённые связям биоморфологии с систематикой растений и популяционной биологией.

6.1. Связь биоморфологии и систематики злаков: современный подход к изучению структуры растений^{36, 37}

В настоящее время не вызывает сомнений значение признаков жизненных форм (биоморф) растений для целей систематики, особенно оно актуально для злаков. Сходство некоторых видов злаков по признакам репродуктивных органов часто сопровождается глубоким различием их жизненных форм. Например, систематики XIX века смешивали *Agrostis canina* L. (полевицу собачью) и *A. syreistschikowii* Smirn. (полевица Сырейщикова) в связи с тем, что виды характеризуются сходными признаками колосковых и цветковых чешуй, длиной пыльников, которые лежали в основе определения полевиц. Такое положение сохранялось до середины XX века. В 1938 году известный агростолог П. А. Смирнов обнаружил у этих растений ряд характерных морфологических признаков, которые позволили ему четко разделить эти виды и описать новый вид – *A. syreistschikowii*. Главными признаками явились способ возобновления побегов и жизненная форма – плотнодерновинная с интравагинальными побегами у *A. canina* и рыхлокустовая с экстравагинальными побегами у *A. syreistschikowii*. Другими разграничительными признаками являются типы побегов (розеточные, внутривлагалищно-столоновидные, моноциклические, образующие «дерновинки» в узлах полегающих побегов и возле основания дерновин у *A. canina*, и полурозеточные вневагинальные ди-, трициклические у *A. syreistschikowii*). Отличия жизненных форм обусловлены условиями обитания, в которых эволюционно формировалась вегетативная часть побегов у растений этих видов: избыточно увлажненные местообитания бореального *A. canina*, и луговые степи луговостепного *A. syreistschikowii*.

В современном понимании «жизненная форма (биоморфа) – это внешний облик (габитус) растения, который определяется характером системы его вегетативных (и отчасти генеративных) органов. Эта система

³⁶ Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ Поддержка ведущих научных школ НШ – 42.43.2008.4

³⁷ Автор выражает благодарность Л. Е. Гатцук за ценные советы при обсуждении данного материала.

формируется в онтогенезе в ходе роста под воздействием эколого-фитоценологических условий. В то же время морфологические и морфогенетические особенности растения, проявляющиеся в характере жизненных форм, есть результат исторического процесса, протекающего в изменяющихся условиях внешней среды» (Шафранова, Гатцук, Шорина «Биоморфология растений...», рукопись).

Традиционно при описании жизненной формы злаков ботаники учитывают вегетативную зону побегов и при этом не обращают внимания на соцветия. Цель данного сообщения – охарактеризовать жизненные формы злаков с позиций современных подходов к изучению растения на примере видов полевиц (род *Agrostis*).

Коротко к истории вопроса. Исторические корни использования совокупности признаков в систематике злаков уходят в IV–III века до нашей эры и связаны с именем Теофраста. В труде «Исследования о растениях» он пишет, что «растения надо различать на основании тех признаков, которые все вместе дают цельный и ясный облик всего растения».

Великий К. Линней, открывший новую эпоху в систематике растений в середине XVIII века, также большое значение придавал внешнему облику растения и призывал ботаников сначала познать образ растения, то есть прочувствовать, понять его суть, а потом использовать морфологические разграничительные признаки. Вот некоторые афоризмы Линнея на эту тему из его фундаментального труда «Философия ботаники» (Linnaeus, 1751, с. 95 русского издания (1989)).

«ВНЕШНИЙ ОБЛИК (HABITUS) есть некое сходство родственных и относящихся к близким родам растений в отношении плацентации (плацентация – есть расположение семядолей при прорастании семени), корнерасположения, ветвления, закручивания, почкосложения, листорасположения, расположения прилистников, опушения, железистости, выделения млечного сока, цветорасположения и др.».

«ВНЕШНИЙ ОБЛИК есть то, что раньше ботаниками обычно называлось наружностью растений. К. Баугин и старые авторы по внешнему облику растений превосходно устанавливали их родство, да и сами систематики часто склонялись к тому, на что их правильно наталкивал внешний облик... Внешний вид растений есть то, что древние называли «лидийским камнем», а в настоящее время называется пробирным камнем и действительно он должен иметь большое значение для любого ботаника».

«Опытный ботаник часто с первого взгляда различит растения Африки, Азии, Америки и Альп, но сам затруднится сказать, по какому признаку. Есть что-то грозное, сухое и мрачное в облике Африканских растений, гордое и благородное у Азиатских, яркое и блестящее у Американских, плотное и затверделое у Альпийских...». Взгляды Линнея о габитусе растений, как и взгляды Теофраста, в некоторой степени, созвучны современным

представлениям о жизненных формах растений. Таким образом, систематики первые обратили внимание на габитус как важный таксономический признак.

В начале XIX века интерес к внешнему облику растений вновь появился со стороны ботанической географии. Начало этому положил А. Гумбольдт. В 1806 году он опубликовал замечательную статью «Идеи о физиономичности растений» (Humboldt, 1806, Гумбольдт, 1936), которая была написана под влиянием его впечатлений от путешествия в тропические страны Южной Америки и где им были обнаружены разные формы роста или физиономические формы. В дальнейшем они послужили поводом для выделения 16 (затем 19) «основных форм» растений: форма пальм, форма лиан, форма злаков, папоротников, кактусов, орхидей и др. Названные группы частично созвучны с систематическими, но не идентичны им, так как основаны не на систематических признаках, а связываются с климатическими условиями страны и характеризуют своеобразие местности. По мнению Гумбольдта, ботаническая география должна изучать физиономическое разнообразие типов растений для описания неповторимых картин ландшафта в разных странах. Вследствие большого, на первый взгляд однообразия злаков, все травянистые злаки ботаники стали считать физиономически одной жизненной формой – граминоидной, за исключением древовидных бамбуков. Работы Гумбольдта послужили одним из оснований для развития учения о жизненных формах у растений.

В 1884 году Е. Warming впервые дал определение «жизненной формы». Под этим термином он понимал «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни» (Warming, 1884, с. 185). В основу этого понятия положены признаки вегетативных органов растения – побеговая и корневая системы, которые, в отличие от репродуктивных органов, многолетние и обеспечивают жизнь растения в течение всего онтогенеза. Репродуктивные же органы выполняют иные функции и в меньшей степени зависят от внешней среды.

Не останавливаясь на появившихся в начале XX века классификациях жизненных форм растений, включающих злаки (обзоры есть у И. Г. Серебрякова, 1952, 1962), отметим, что признаки репродуктивной сферы не включали в характеристику жизненных форм.

И. Г. Серебряков (1962) дал несколько определений жизненных форм, охватывая разные стороны этого сложного явления. Наиболее краткое, почти афористичное, сформулированное им в конце жизни, было опубликовано Т. И. Серебряковой (1972, с. 86): «Жизненная форма растения – это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды». В определениях понятия жизненная форма И. Г. Серебряков подчеркивал, что имеются в виду приспособительные признаки вегетативной сферы (Серебрякова, 1980). «Среда действует на

форму через изменение жизнедеятельности организма и особенно через изменение интенсивности и направления роста, а также длительности жизни его вегетативных органов» (Серебряков, 1962, с. 71).

Игнорирование генеративных органов в понимании жизненных форм особенно ярко отразилось на классификациях злаков. Обзор классификаций злаков разными авторами имеется у Т. И. Серебряковой (1971) и др. У большинства взрослых растений злаков зона возобновления побегов четко обособлена от остальных зон, и именно она была в центре внимания морфологов.

В классическом труде, посвященном злакам, Т. И. Серебрякова вновь отмечает, что «решающую роль в архитектонике жизненных форм играют вегетативные органы, в первую очередь – структура побегов» (Серебрякова, 1971, с. 297). Она описывает большое разнообразие типов побегообразования у разных видов, предлагает новые классификации типов побегов и жизненных форм злаков опять же по вегетативным органам.

Создавая классификации жизненных форм злаков по вегетативным органам, морфологи видели, что физиономическое очертание большинства их глубоко различно, например, ржи и проса, тростника и ковыля, лисохвоста и бекмании, кукурузы и др., но, тем не менее, не осознавали, что габитус связан с обликом соцветий, которые продолжали оставаться вне поля их зрения.

В противоположность морфологам, систематики до сих пор в Определителях и Флорах используют физиономическую типификацию соцветий, основанную на известных понятиях или фигурах (колос, метелка, султан, ромб и др.), которую в систематику ввел К. Линней.

Новый этап в развитии морфологии – биоморфологии растений в конце XX века позволил с новых позиций подойти к пониманию жизненных форм растений, в том числе злаков, включая вегетативные и генеративные части растения.

Принципиально новым в биоморфологии в конце XX века является представление о растении как целостном организме. Большой вклад в развитие этих представлений внес И. Г. Серебряков (1952, 1962). Уделяя основное внимание вегетативным органам при изучении жизненных форм растений, он в то же время опирался на представления о растении как целостном образовании. И. Г. Серебряков воспринимал побег, побеговые системы разных уровней и весь организм как единое целое, которое характеризуется постоянным ритмическим ростом и морфогенетическими изменениями в процессе онтогенеза. Его понимание жизни растения послужило основой для разработки системы иерархически соподчиненных систем структурно-биологических единиц разного ранга, взаимосвязанных в пространстве и во времени, и взаимодействующих с внешней средой через процессы роста.

Несколько позже И. Г. Серебрякова, W. Troll (1964, 1969) предложил новую морфологическую концепцию понимания побега. С его точки зрения соцветия вместе с вегетативной частью побега являются единым целостным образованием, которое он назвал объединенным соцветием или синфлоресценцией. Важность такого подхода особенно значима для травянистых видов, у которых вся побеговая система представляет собой синфлоресценцию, например, у однолетников сем. *Chenopodiaceae* (Кондорская, 1983). Анализ синфлоресценций по В. Троллю включает изучение строения и особенностей развития всего побега. Согласно В. Троллю в структуре побега злака выделяются четыре функциональные зоны: зона возобновления, зона торможения, паракладиальная зона и главное соцветие. Взгляды В. Тролля явились дополнительным вкладом в представления о растении как целостном организме.

Современные принципы структурно-морфологического подхода к телу растения строятся на анализе вегетативных и репродуктивных органов. Примером в этом направлении исследований служат работы Л. Н. Дорохиной (1995) – род *Artemisia*, Е. В. Байковой (2006б) – род *Salvia*, род *Veronica* – Н. П. Савиных (2000, 2006б).

Рассмотрим жизненные формы злаков с современных подходов к анализу внешнего строения растения. В качестве примера, как упомянуто выше, используем род *Agrostis*, который характеризуется разнообразием жизненных форм. Для анализа растительного организма мы использовали структурно-биологические элементы разных порядков, составляющие систему соподчиненных единиц растительного организма (Гатцук, 1994). В этой системе каждый элемент низкого порядка включен в элемент более высокого порядка. Для нашей работы мы выбрали следующие элементы:

- 1) элементарный метамер (элементарный модуль, Н. П. Савиных, 2000);
- 2) одноосный или моноподиальный побег, возникший из одной апикальной меристемы (универсальный модуль Н. П. Савиных, 2000);
- 3) побеговая система, представленная первичным или парциальным кустом, возникшими из ряда меристем (основной модуль Н. П. Савиных, 2000).

Последняя единица совпадает с использованным И. Г. Серебряковым понятием первичный куст и парциальный куст, предложенный им для длиннокорневищных растений. Система элементов трех порядков позволяет представить и анализировать растения разных жизненных форм у злаков.

1) Элементарный метамер одноосного побега злака представлен листом, почкой и междоузлием между ними в вегетативной части побега. В соцветии метамер включает зачаток брактей на главной оси соцветия и ниже расположенное междоузлие с отходящими у его основания боковыми веточками. Нижний узел соцветия со слабо развитой брактеей вместе с нижележащим длинным междоузлием стебля и почкой в пазухе последнего перед соцветием листа, представляют собой последний метамер вегетативной

сферы побега. Общее число метамеров одноосного побега в вегетативной части и в соцветии у полевиц – достаточно постоянный видовой признак. Например, общее число метамеров, включая соцветия, у побега *Agrostis geminata* (полевица парная) 9–12, а у *A. gigantea* (полевица гигантская) до 18–21. При этом число метамеров вегетативного побега *A. geminata* составляет 5–6, число метамеров соцветия – 4–6, а у *A. gigantea* соответственно 4–6 и 14–15. Как будет показано дальше, число метамеров соцветия имеет таксономическое значение.

2) Переходя к характеристике одноосных побегов, заметим, что характеру длины метамеров побега и расположению листьев разных формаций у травянистых растений большое значение придавали Раункиер (Raunkiaer, 1895–1899) и Варминг (Warming, 1918). Варминг ввел понятия удлинённых, розеточных и полурозеточных побегов у трав. Используя эти термины применительно к злакам Т. И. Серебрякова (1971) предложила различать два больших типа побегов – розеточные и безрозеточные и предложила классификацию жизненных форм злаков на основании этих признаков. В этой классификации не учтен способ возникновения побегов, которому придавал большое значение Е. Hackel (1882). В монографии, посвященной роду *Festuca*, он впервые обратил внимание на такие признаки, как особенности возобновления побегов (интравагинальные или экстравагинальные), направления их роста (апогеотропно- ортотропно или диагеотропно – плагиотропно, или геотропно – вниз), наличие или отсутствие надземных и подземных побегов, степень компактности или рыхлости дерновин. Способ возникновения побегов и направления их роста стали важными для целей систематики рода *Festuca*, а в дальнейшем и других родов злаков и осок и, как оказалось, для классификации жизненных форм злаков. Учтя взгляды Е. Hackel о способах возобновления побегов и направлении их роста, а также типах побегов по характеру метамеров Варминга – Т. И. Серебряковой, мы составили следующую классификацию побегов полевиц (Курченко, 2006а).

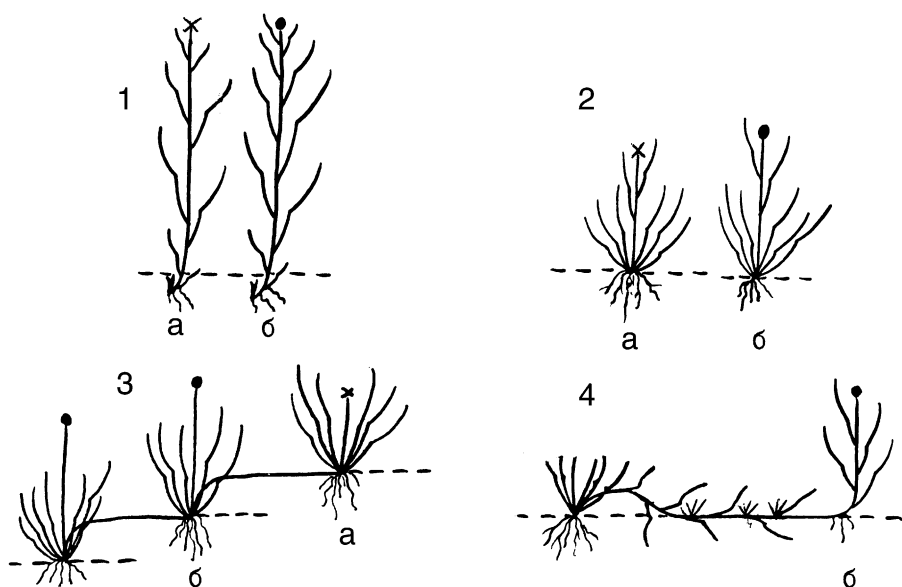
Классификация типов побегов полевиц

А. Интравагинальные побеги

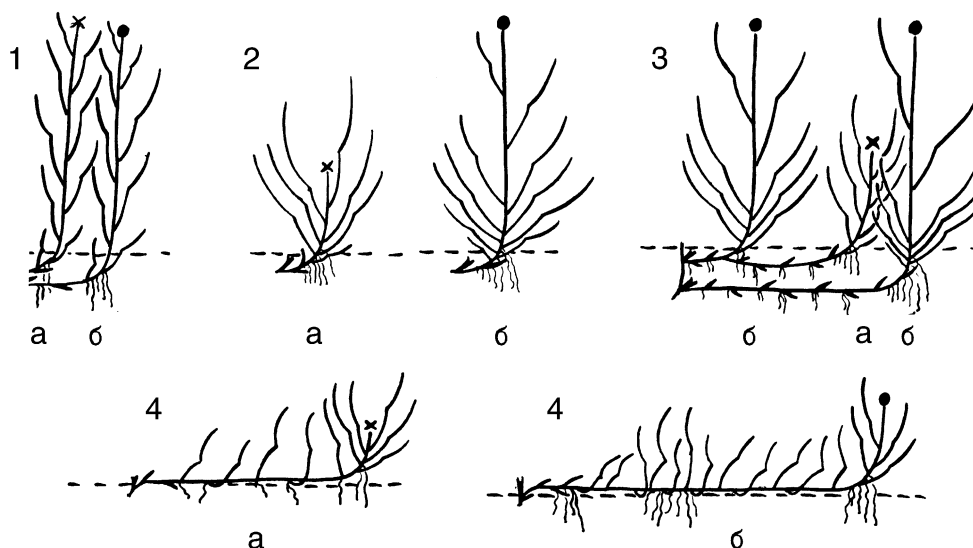
1. Безрозеточные интравагинальные побеги
 - а) Безрозеточные. Нижние междоузлия (метамеры) побега, начиная с второго-третьего, удлинённые, чешуевидные и зеленые листья раздвинуты (рис. 76, А, 1).
2. Розеткообразующие интравагинальные побеги
 - а) Розеточные и полурозеточные. У основания побега имеется розеточная часть с сильно сближенными узлами (укороченными метамерами) настоящих зеленых листьев (рис. 76, А, 2).
 - б) Ложнокорневищные розеточные и полурозеточные. Образуются при вытягивании нижних междоузлий (метамеров) розеточной части

побегов, формируя «ложно-ползучее корневище» (Nackel, 1882). В отличие от настоящих гипогейных корневищ, они возникают надземно внутривлагалищно, могут полегать на поверхность субстрата, верхняя часть укореняется и кустится (рис. 76, А, 3).

в) Столонообразующие интравагинальные полурозеточные. Побеги полегают, в каждом узле укореняются, в пазухах листьев наблюдается кущение. В отличие от симподиально нарастающих «ложно-ползучих корневищ», в этой группе побеги имеют моноподиальное нарастание (рис. 76, А, 4).



А. Интравагинальные побеги



Б. Экстравагинальные побеги

Рис. 76 Типы побегов полевиц. Пояснения в тексте.

Б. Экстравагинальные побеги

1. Безрозеточные экстравагинальные побеги

а) Безрозеточные побеги. Междоузлия побега, начиная со второго-третьего, удлиненные (рис. 76, Б, 1).

2. Розеткообразующие экстравагинальные побеги

а) Полурозеточные побеги. У основания побега имеется розеточная часть со сближенными узлами (рис. 76, Б, 2).

б) Корневищно-полурозеточные побеги. От предыдущей группы отличаются образованием гипогеогенных корневищ разной длины (рис. 76, Б, 3).

в) Столонообразующие экстравагинальные полурозеточные. Побег в начале своего развития формирует розеточную часть, в дальнейшем происходит удлинение всех междоузлий. Побеги полегают, в некоторых узлах укореняются (рис. 76, Б, 4).

Переходим к третьему элементу структурно-биологических единиц.

3) Побеговая система, представленная первичным или парциальным кустом формируется за счет кущения главного одноосного побега из боковых почек в приземной или подземной части растения, они апогеотропны (ортотропны) или косоапогеотропны. Система побега с длиннокорневищной частью присуща длиннокорневищным полевицам; она тоже начинается из боковой почки базальной части побега и имеет диагеотропный (плагитропный) гипогеогенный участок; на ней впоследствии могут возникнуть новые системы побега кущения и образоваться парциальные кусты. Эта система побега кущения составляет основу жизненной формы растения, учитывающей вегетативные органы.

Разнообразие признаков побега, таких как розеточность или безрозеточность, способ возобновления и направление роста, а также длительность жизни растений использованы нами для классификации жизненных форм злаков на примере полевиц. Эта классификация основана на вегетативной зоне растений (Курченко, 2006а).

Классификация жизненных форм вегетативной зоны побегов полевиц

Класс А. Дерновинные с интравагинальными побегами (истинно дерновинные по П. А. Смирнову, 1958)

Подкласс 1. Безрозеточные рыхлодерновинные

Подкласс 2. Розеткообразующие

Группа а) плотнодерновинные многолетники

Группа б) плотнодерновинные малолетники

Группа в) дерновинно-столонообразующие

Класс Б. Рыхлокустовые с экстравагинальными побегами (ложно дерновинные по П.А.Смирнову, 1958)

Подкласс 1. Безрозеточные рыхлокустовые

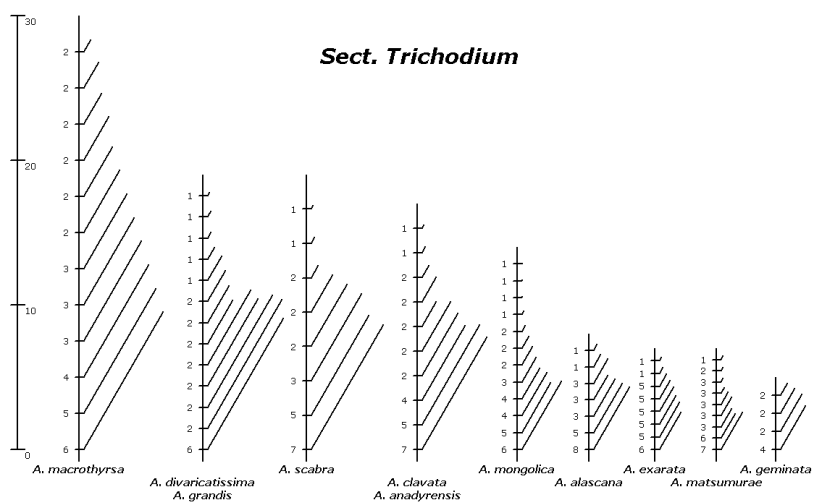
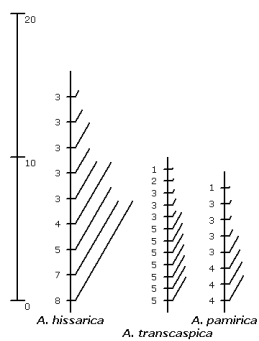
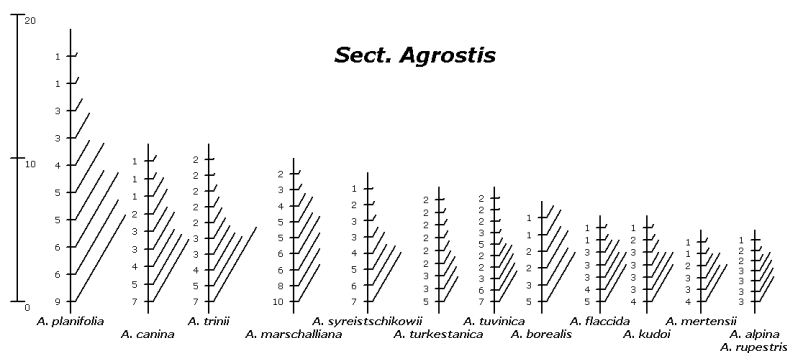
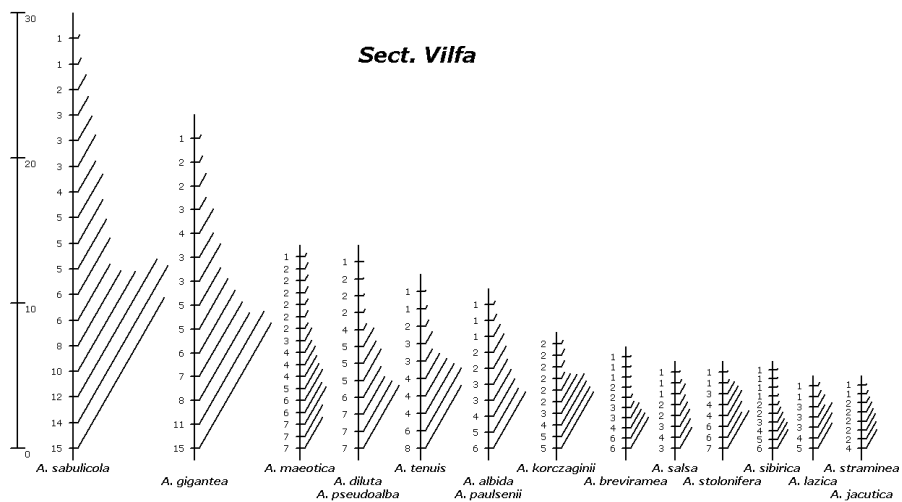


Рис. 77. Схемы строения соцветий разных видов полевиц. Пояснения в тексте.

Подкласс 2. Розеткообразующие

Группа а) типичные рыхлокустовые

Группа б) корневищно-рыхлокустовые

Группа в) рыхлокустово-столонообразующие

Жизненные формы, выделенные по вегетативным органам, недостаточно характеризуют общий габитус растений и, таким образом, описание жизненных форм оказывается неполным. Габитус создается не только вегетативными органами, но и формой соцветия. При взгляде на растения разных видов полевиц в природе видно, что габитус соцветий различен.

Чтобы определить, какие признаки соцветий определяют их внешний вид, мы исследовали длину главной оси соцветий у разных видов, число метамеров главной оси, число боковых веточек в одном узле соцветия, их длину и угол отклонения во время цветения (Курченко, Седых, 1996). На рис. 77 даны схемы строения соцветий разных видов полевиц, изображенные в одном масштабе. Косые линии отражают длину боковых веточек второго порядка, цифры – число веточек в каждом узле.

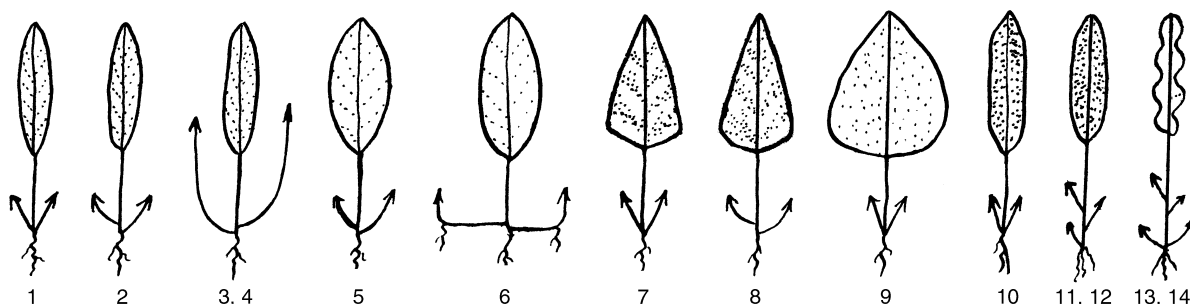


Рис. 78. Типы габитусов (жизненных форм) полевиц: 1 – плотнодерновинная с веретеновидным рыхлым соцветием, 2 – рыхлокустовая с веретеновидным рыхлым соцветием, 3 – дерновинно-столонообразующая с веретеновидным рыхлым соцветием, 4 – рыхлокустово-столонообразующая с веретеновидным рыхлым соцветием, 5 – рыхлокустовая с удлинено-яйцевидным рыхлым соцветием, 6 – корневищно-рыхлокустовая с удлинено-яйцевидным рыхлым соцветием, 7 – плотнодерновинная с пирамидальным рыхлым соцветием, 8 – рыхлокустовая с пирамидальным рыхлым соцветием, 9 – плотнодерновинная с широкояйцевидным диффузным соцветием, 10 – плотнодерновинная с цилиндрическим густым соцветием, 11 – безрозеточная рыхлодерновинная с цилиндрическим густым соцветием, 12 – безрозеточная рыхлокустовая с цилиндрическим густым соцветием, 13 – рыхлокустовая с четковидным соцветием, 14 – безрозеточно-рыхлокустовая с четковидным соцветием.

Физиономическая классификация жизненных форм полевиц

№	Жизненная форма растения	Форма соцветия	Жизненная форма вегетативной сферы	Названия видов
1	Плотнoderновинная с веретеновидным рыхлым соцветием	Веретеновидная рыхлая	Плотнoderновинная малолетняя и многолетняя	<i>A. salsa</i> , <i>A. alpina</i> , <i>A. rupestris</i> , <i>A. maeotica</i> , <i>A. matsumurae</i> , <i>A. albida</i> , <i>A. paulsenii</i>
2	Рыхлокустовая с веретеновидным рыхлым соцветием	Та же	Типичная рыхлокустовая	<i>A. diluta</i> , <i>A. pseudoalba</i> , <i>A. sibirica</i> , <i>A. lazica</i> , <i>A. tuvinica</i> , <i>A. turkestanica</i>
3	Дерновинно-столонообразующая с веретеновидным рыхлым соцветием	Та же	Дерновинно-столонообразующая	<i>A. albida</i> , <i>A. canina</i>
4	Рыхлокустово-столонообразующая с веретеновидным рыхлым соцветием	Та же	Рыхлокустово-столонообразующая	<i>A. stolonifera</i> , <i>A. straminea</i> , <i>A. jacutica</i>
5	Рыхлокустовая с удлинено-яйцевидным рыхлым соцветием	Удлинено-яйцевидная рыхлая	Типичная рыхлокустовая	<i>A. tenuis</i> , <i>A. mongolica</i> , <i>A. sabulicola</i> , <i>A. korczagini</i> , <i>A. breviramea</i>
6	Корневищно-рыхлокустовая с удлинено-яйцевидным рыхлым соцветием	Та же	Корневищно-рыхлокустовая	<i>A. gigantea</i>
7	Плотнoderновинная с пирамидальным рыхлым соцветием	Пирамидальная рыхлая	Плотнoderновинная малолетняя и многолетняя	<i>A. canina</i> , <i>A. kudoii</i> , <i>A. borealis</i> <i>A. mertensii</i>
8	Рыхлокустовая с пирамидальным рыхлым соцветием	Та же	Типичная рыхлокустовая	<i>A. planifolia</i> , <i>A. syreistschikowii</i> , <i>A. marschalliana</i> , <i>A. trinii</i> , <i>A. flaccida</i>
9	Плотнoderновинная с широкояйцевидным диффузным соцветием	Широко-яйцевидная диффузная	Плотнoderновинная малолетняя	<i>A. scabra</i> , <i>A. clavata</i> , <i>A. divaricatissima</i> , <i>A. anadyrensis</i> <i>A. macrothyrsa</i> , <i>A. geminata</i>
10	Плотнoderновинная с цилиндрическим густым соцветием	Цилиндрическая густая	Та же	<i>A. alascana</i> , <i>A. exarata</i>

№	Жизненная форма растения	Форма соцветия	Жизненная форма вегетативной сферы	Названия видов
11	Безрозеточная рыхлодерновинная с цилиндрическим густым соцветием	Цилиндрическая густая	Безрозеточная рыхлодерновинная	<i>A. grandis</i>
12	Безрозеточная рыхлокустовая с цилиндрическим густым соцветием	Та же	Безрозеточная рыхлокустовая	<i>A. transcaspica</i>
13	Рыхлокустовая с четковидным соцветием	Четковидная	Типичная рыхлокустовая	<i>A. pamirica</i>
14	Безрозеточно-рыхлокустовая с четковидным соцветием	Та же	Безрозеточная рыхлокустовая	<i>A. hissarica</i>

Из рисунка видно, что растения разных видов отличаются по длине главной оси соцветия, числу метамеров, числу боковых веточек и их длине. В зависимости от этих признаков и угла отклонения веточек во время цветения различаем следующие формы соцветий: веретеновидную, удлиненно-яйцевидную, пирамидальную, широкояйцевидную, цилиндрическую и четковидную. Сочетание этих форм соцветий с типами жизненных форм по признакам вегетативных органов образуют 14 вариантов типов общего габитуса (жизненных форм) полевиц – рис. 78 (Курченко, 2006б).

Цифры на рисунке 78 соответствуют номеру в таблице 6.

На рисунке 79 дано изображение общего габитуса полевиц.

Таким образом, используя современный подход к описанию растения, мы разработали новый метод биоморфологической классификации злаков, который учитывает признаки жизненных форм вегетативных органов и габитус соцветия. Он находится в некотором соответствии с физиономическим восприятием формы соцветия злаков систематиками прошлых веков. Классификация имеет значение для характеристики таксонов родового и видового уровней, а используемые признаки, наряду с классическими таксономическими, могут стать разграничительными для «хороших видов» злаков, а также использоваться для установления возможных эволюционных отношений видов.

Итак, интуитивное восприятие образа (габитуса) растения К. Линнеем, важное для таксономических целей, прошло длительный путь через параллельное, независимое от систематики, развитие в рамках биоморфологии и привело к современному научному пониманию габитуса

(жизненной формы или биоморфы) растения, который оказался перспективным для целей таксономии.

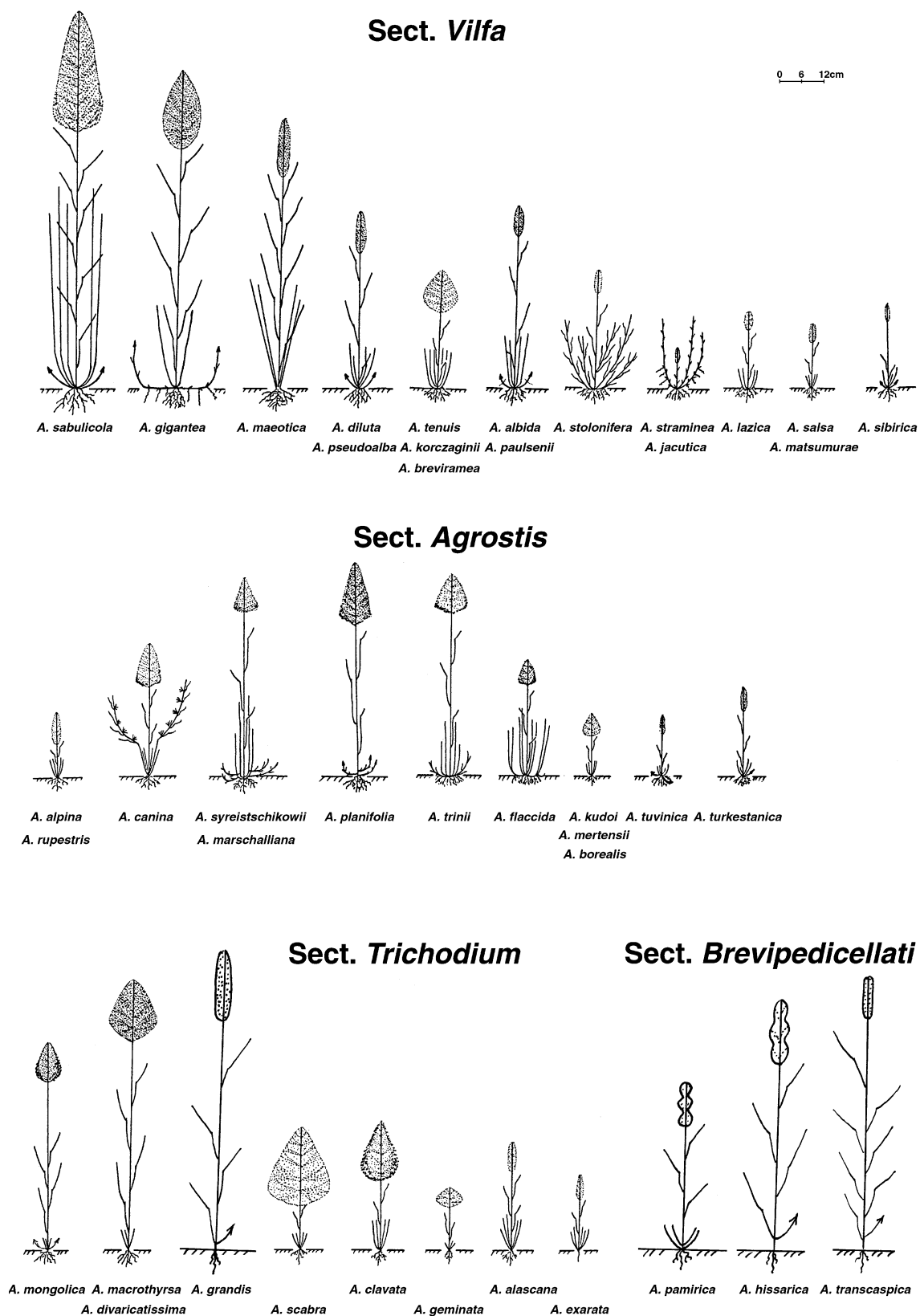


Рис. 79. Жизненные формы полевиц. Пояснения в тексте.

6.2. Структура монокарпических побегов многолетних травянистых растений из рода *Bupleurum* в связи с их систематикой³⁸

Род *Bupleurum* (Володушка) относится к семейству *Apiaceae* и включает около 150 видов. В этом таксоне отмечен широкий спектр жизненных форм. Наиболее широко распространены однолетние и многолетние травы, реже встречаются кустарники, полукустарники и полукустарнички. Цельный лист, характерный для всех видов рода, четко отграничивает его от большинства других групп зонтичных. Естественность и целостность рода *Bupleurum* признается большинством исследователей, а его морфологическое своеобразие связывают с древностью этого таксона (Downie et al., 2001; Neves, Watson, 2004). Однако внутривидовая систематика остается дискуссионной (Линчевский, 1950; Пименов, Сдобнина, 1983; Neves, Watson, 2004). Признаки вегетативной сферы неоднократно использовали при создании системы рода *Bupleurum*, но учитывали только признаки листа (Wolff, 1910; Козо-Полянский, 1915; Линчевский, 1950; Neves, Watson, 2004; и др.).

В последнее время возрастает интерес к изучению архитектурных моделей (или моделей побегообразования). В ряде случаев признаки побегообразования могут быть таксономически значимыми, что позволяет учитывать их при коррекции системы группы (Нотов, 1993; Курченко, 2002; Notov, Kuznetzova, 2004). Структура побеговых систем в роде *Bupleurum* изучена недостаточно, что затрудняет определение их таксономической ценности.

В данном разделе мы представляем анализ структурного разнообразия побеговой системы многолетних травянистых растений из рода *Bupleurum* и выяснение возможности использования полученных данных в систематике этого таксона.

Нами изучены особенности побегообразования 25 видов, охвачены почти все надвидовые таксоны рода *Bupleurum*, включающие многолетние травы (за исключением монотипной серии *Pseudodisticha*). Исследованные представители являются многолетними поликарпическими травами. Они распространены от субарктики до степей Евразии (*B. falcatum* L., *B. longifolium* L. (incl. *B. aureum* Fisch. ex Hoffm., *B. triradiatum* Adams ex Hoffm.), в Северной Америке (*B. americanum* Coult. et Rose), Европе (*B. angulosum* L., *B. petraeum* L., *B. rigidum* L., *B. stellatum* L.), на Кавказе (*B. nordmannianum* Ledeb., *B. polyphyllum* Ledeb., *B. sosnowskyi* Manden.), Урале и Алтае (*B. krylovianum* Schischk., *B. multinerve* DC.), в Китае и Средней Азии (*B. chinense* DC., *B. czimanicum* Lincz., *B. densiflorum* Rupr., *B. exaltatum* Vieb., *B. gulczense* O. et B. Fedtsch., *B. thianschanicum* Freyn.) в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (*B. ajanensis* (Regel) Krasnob.,

³⁸ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 06-04-48003.

B. bicaule Helm., *B. komarovianum* Lincz., *B. longiradiatum* Turch., *B. pusillum* Kryl., *B. scorzonelifolium* Willd.). Используются материалы, хранящиеся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Санкт-Петербургского государственного университета (ЛЕСВ), Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА) и гербарии им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW). За основу взята система рода *Vupleurum*, предложенная Вольфом – автором последней и наиболее полной монографии (Wolff, 1910). Объем видов дан в соответствии с обработкой во «Флоре СССР» (Линчевский, 1950).

При анализе системы побегов использована концепция архитектурных моделей (Серебрякова, 1977). В качестве основного структурного элемента выбран монокарпический побег (Серебряков, 1959). При описании структуры побеговой системы применяли общепринятые термины и понятия (Старостенкова с соавт., 1990; Серебрякова с соавт., 2006).

Для всех исследованных многолетних травянистых растений из рода *Vupleurum* характерен симподиальный тип нарастания побеговой системы. Структурное разнообразие побеговых систем определяется особенностями строения и ритмом развития монокарпического побега.

1. Цикличность побегов. Можно выделить формы с моноциклическими и диполициклическими побегами. Для первой группы характерны удлиненные побеги и длинопобеговая симподиальная архитектурная модель, для второй – полурозеточные побеги и симподиальная полурозеточная архитектурная модель.

2. Структура монокарпического побега в фазе вегетативного роста. Для моноциклических побегов эта фаза кратковременна, формируется базальный участок с укороченными междоузлиями и чешуевидными листьями. У диполициклических побегов в фазе вегетативного роста образуются метамеры с укороченными или укороченными и удлиненными междоузлиями.

3. Строение завершающего годичного побега. Он может состоять только из метамеров с удлиненными междоузлиями или иметь в основании розеточный участок. Степень выраженности розеточного участка различна, иногда только 2–4 метамера. У некоторых видов розеточный участок включает почти все метамеры главной оси последнего годичного побега, а удлиненный участок, завершающийся терминальным зонтиком, содержит всего один или два листа срединной формации.

4. Характер отмирания цветоноса. Даже в том случае, когда розеточный участок завершающего прироста выражен отчетливо, у некоторых видов в составе резиды может сохраняться несколько расположенных выше метамеров с удлиненными междоузлиями. У других видов отмирание всегда происходит строго до розетки или участка с укороченными междоузлиями и листьями низовой формации.

5. Наличие придаточных корней на базальном участке монокарпического побега (резиде). Только у двух видов отмечено регулярное формирование придаточных корней. У большинства изученных видов придаточные корни не образуются или формируются нерегулярно.

Выявленные признаки структуры монокарпических побегов в роде *Vupleurum* связаны с биоморфологическими особенностями. Структура монокарпического побега у разных видов характеризуется разной степенью константности, что согласуется с литературными данными о вариативности биоморфологических признаков (Израильсон, 1970). От структуры резиды зависит способность к вегетативному разрастанию и размножению. Большинство травянистых многолетников из рода *Vupleurum* – стержнекорневые растения. Однако у некоторых видов возможен переход в онтогенезе к корневищной форме. Эти преобразования сочетаются с регулярным образованием придаточных корней на резиде и изменением их функциональной роли. Формы, у которых в состав резиды включаются несколько метамеров с удлинненными междоузлиями, в разной степени приближаются к полукустарничкам, на что отмечено и в некоторых таксономических обзорах (Линчевский, 1950).

Анализ характера распределения выделенных архитектурных моделей в секциях и подсекциях рода *Vupleurum* показал, что симподиальная полурозеточная модель встречается во всех группах, в которых представлены многолетние травянистые растения. Константность признаков архитектурной модели позволяет уточнить морфологические особенности этих групп.

Особенности побегообразования могут быть использованы в качестве дополнительных критериев при выяснении степени самостоятельности видов в некоторых сложных таксономических комплексах, например, в цикле *V. falcatum*. У видов этого цикла отмечен широкий спектр вариантов монокарпических побегов. Особенно выделяются четыре вида, представляющие длиннопобеговую симподиальную архитектурную модель (*V. chinense* DC., *V. komarovianum* Lincz., *V. krylovianum* Schischk., *V. sosnowskyi* Manden.). Самостоятельность некоторых из них обоснована данными исследований (Горовой с соавт., 1979 и др.). Нами не обнаружено различий между некоторыми видами, приведенными в обзоре И. А. Линчевского (1950) (*V. exaltatum* и *V. czimganicum*, *V. bicaule* и *V. pusillum*). Их видовая самостоятельность не признана и С. К. Черепановым (1995).

Таким образом, в результате анализа 25 видов многолетних травянистых растений из рода *Vupleurum* нами выявлено две архитектурные модели (полурозеточная симподиальная и длиннопобеговая симподиальная). Структурное разнообразие побеговой системы определяют такие особенности монокарпических побегов как цикличность, их структура в фазе вегетативного роста, строение завершающего годичного побега, характер

отмирания цветоноса. Эти признаки характеризуется разной степенью константности у разных видов и коррелируют с биоморфологическими особенностями. Признаки побегообразования могут быть использованы в качестве дополнительных характеристик таксонов надвидового ранга и критериев, позволяющих выяснять степень самостоятельности видов в некоторых сложных комплексах, например, в цикле *B. falcatum*.

6.3. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы

Проблема изучения и сохранения биоразнообразия живых организмов – одна из наиболее актуальных в настоящее время. Подходов и методов, используемых представителями разных научных направлений, чрезвычайно много. Однако гораздо реже учитывается внутри и межпопуляционное биоразнообразие, кроме полового и генетического. В то же время популяционно-онтогенетическое направление, обогатившее биологию концепциями дискретного описания онтогенеза и поливариантности развития, позволило многочисленным исследователям получить огромный материал по биоморфологической, онтогенетической, виталитетной, фенологической и функциональной гетерогенности популяций. В 80–90-е годы у некоторых видов степных, луговых и лесных растений (*Medicago falcata* L. (Снаговская, 1965), *Phleum pratense* L. (Матвеев, 1975), *Artemisia lerchiana* Web. ex Stechn., *Galium ruthenicum* Willd (Воронцова, Заугольнова, 1978), *Tilia cordata* Mill. (Чистякова, 1978), *Lerchenfeldia flexuosa* (Жукова, 1979, 1986)) были обнаружены различные модификации онтогенетических состояний. Это явление получило название многовариантности, мультивариантности, или поливариантности развития (Сабинин, 1963; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988). Основные причины, лежащие в основе огромной пластичности растительных организмов, – их модульная организация, неограниченный рост, прикрепленный образ жизни и мультипотентность меристематических клеток (Заугольнова, Жукова, Шорина, 1988). Все эти свойства реализуются у растений в широком наборе структурных единиц (фитомеров или модулей), в их разнообразных сочетаниях у разных жизненных форм, в неодинаковой скорости их формирования и длительности жизни. Поэтому для каждого онтогенетического состояния особей любого вида может существовать в меняющихся экологических условиях широкий диапазон варьирования структурной организации, жизненности, способов размножения и темпов развития.

В 80-ые годы была предложена (Жукова, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990, 1991) классификация разных проявлений поливариантности онтогенеза, выделены 2 надтипа: *А* – *структурный* (типы: морфологический, размерный, способов размножения); *Б* – *динамический* (типы: ритмологический и по темпам развития).

Надтип Структурная поливариантность

Морфологическая поливариантность описана для большинства жизненных форм древесных и травянистых растений в различных экологических условиях.

Ее проявления чрезвычайно разнообразны. Существует множество примеров изменчивости корневых систем, побегов, листьев, цветков, плодов. Если их видоизмененные варианты сохраняются в течение онтогенеза (полного или неполного), то это – поливариантность развития генеты, раметы или партикулы. Единичные случаи, проявляющиеся на каком-то этапе онтогенеза, можно называть модификационной изменчивостью, не связывая их с многообразием путей индивидуального развития. У ряда дерновинных злаков: душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum* L.); ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.); овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds) обнаружено в неблагоприятных экологических условиях падение интенсивности кущения вплоть до формирования однопобеговых особей. У других видов злаков нередко монокарпичность побегов сменяется поликарпичностью (Серебряков, 1952). У луговика дернистого при погребении зоны кущения во время половодья, на намывных песках формируются ложноползучие корневища (Hackel, 1882) или столонообразующие побеги (Серебрякова, 1971); у мятлика однолетнего могут образовываться интравагинальные побеги вместо экстравагинальных (Law, 1981), что приводит к появлению плотных дерновин. У люцерны желтой, подорожника ланцетолистного, одуванчика лекарственного нередки случаи образования корневых отпрысков на боковых корнях за счет формирования придаточных почек у особей, растущих на разрыхленных почвах или в агроценозах. Достаточно часто встречается редукция главного корня у стержнекорневых трав в условиях подтопления, например, у девясила британского (*Inula britannica* L.) и подорожника среднего (*Plantago media* L.). Все эти изменения сохраняются в онтогенезе. Чрезвычайно интересные материалы по морфологической поливариантности представлены в монографии Т. А. Полянской (2006), описавшей различные её проявления в онтогенезе седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) и майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt) (рис. 80).

Подобные явления для этого вида были обнаружены ранее в работах Р. Гребнера (Grebner, 1893), А. П. Ильинского (1923), В. Н. Голубева (1956), А. Медвеска-Корнас (Medvesca-Kornas, 1963). Поливариантность генеративных органов, сохраняющаяся в онтогенезе, четко выражена у вербейника обыкновенного (*Lysimachia vulgaris* L.) и проломника нитивидного (*Androsace filiformis* Retz.) (Пчелинцев, 1993), седмичника европейского (Полянская, 2006), у которых преобладает увеличение или уменьшение количества листочков околоцветника в результате их срастания или расщепления (рис. 81, 82). Подобная изменчивость генеративных и

вегетативных органов сохраняется в ряде случаев на разных этапах онтогенеза. Достаточно часто выявляется четкая зависимость различных проявлений поливариантности вегетативных и генеративных органов от изменений условий среды: влажности почвы (Данилова, 1961; Лебедева, 1966); заморозков, засухи (Тутаюк, 1969); длины дня (Лейсле, 1962); облучения рентгеновскими лучами (Лодкина, 1977), механического состава почвы (Османова, 2000).

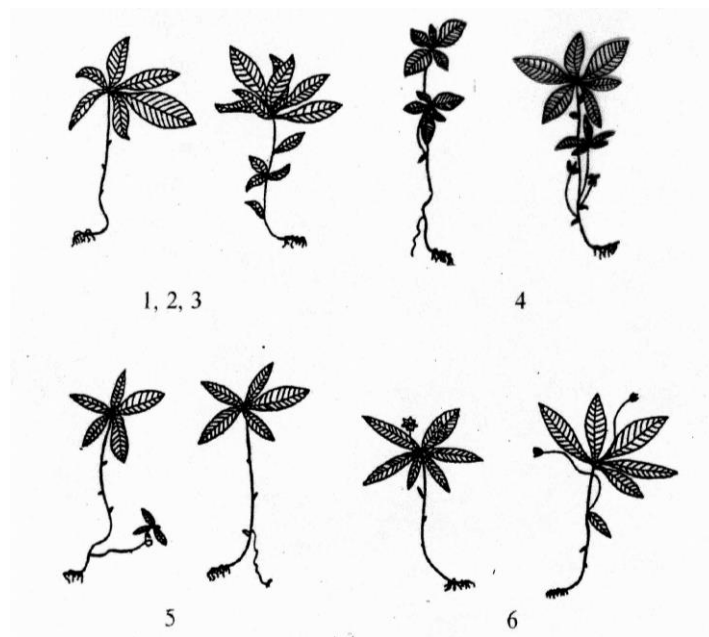


Рис. 80. Различные проявления морфологической поливариантности у *Trientalis europaea* (Полянская, 2006). Условные обозначения: 1 – дополнительные чешуевидные листья, увеличение размеров одного листа верхнерозеточного побега; 2 – дополнительные ассимилирующие листья на удлинненной части побега, 3 – двурозеточный побег, 4 – ветвление побега, 5 – образование надземных столонов с клубнями, 6 – дополнительные цветки.

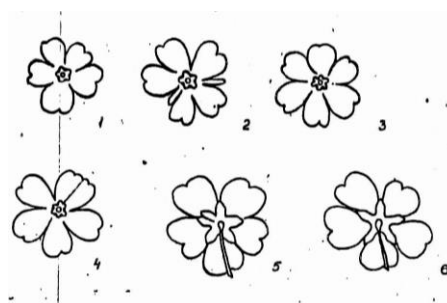


Рис. 81. Морфологическая поливариантность *Androsace filiformis* Retz. (Пчелинцев, 1993). Условные обозначения: 1. Нормальный цветок * $Ca_{(3)} Co_{(5)} A_5 G_{(5)}$; 2. Неравномерный рост лепестков; 3. Аномальное количество листочков околоцветника, тычинок и плодолистиков: * $Ca_{(6)} Co_{(6)} A_6 G_{(6)}$; 4. Разделение одного лепестка цветка $Ca_{(5)} Co_{(2)} A_4 G_{(5)}$; 5. Разделение одного чашелистика $Ca_{(4)} Co_{(5)} A_5 G_{(5)}$; 6. Нормальная чашечка, состоящая из пяти чашелистиков.

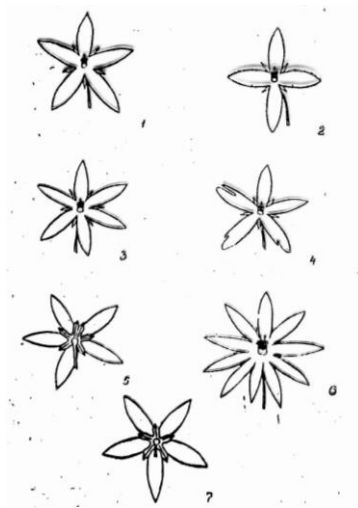


Рис. 82. Морфологическая поливариантность *Lysimachia vulgaris* L. (Пчелинцев, 1993). Условные обозначения: 1. Нормальный цветок * $Ca_{(5)} Co_{(5)} A_5 G_{(5)}$; 2, 3. Аномальное количество листочков околоцветника, тычинок, плодолистиков: * $Ca_{(4)} Co_{(4)} A_{(4)} G_{(4)}$; * $Ca_{(6)} Co_{(6)} A_{(6)} G_{(6)}$; 4, 6. Расщепление лепестков цветков; 5. Расчленение одного чашелистика; 7. Нормально развитая чашечка.

Многолетние наблюдения подтвердили, что представление о постоянстве одной жизненной формы каждого вида растений устарело. У многолетних растений многообразие путей онтогенеза часто реализуется благодаря морфологическим адаптациям, затрагивающим как вегетативную, так и генеративную сферы. У древесных растений переход от травянистых проростков и – в ряде случаев ювенильных особей – к формированию жизненных форм дерева или кустарника – обычное явление для разных систематических групп. Максимальная структурная изменчивость описана для стержнекорневых растений, у которых обнаружено 16 вариантов жизненной формы, представленных на рисунке 83, таблице 7.

У многих видов луговых растений обнаружены 2–3 жизненные формы (Жукова, 1995, 2006). Максимальное число вариантов жизненных форм (8) описано у клевера лугового (Покровская, 1976) и подорожника большого (Жукова, 2006), 7 – у одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg) (Ермакова, Сугоркина, 2006), у подорожника ланцетовидного (*Plantago lanceolata* L.) – 5 вариантов (Жукова, Османова, 1999; Османова, 2000) (рис. 84).

На протяжении онтогенеза может меняться не только жизненная форма растений, что позволило А. П. Хохрякову предложить специальный термин «онтоморфогенез», но часто наблюдается смена биоморф, определяющих фитоценоотические счетные единицы (Смирнова, 1976). Так, И. В. Шивцова (2008) обнаружила у *Fragaria vesca* моноцентрическую биоморфу на первых этапах онтогенеза, далее, в виргинильном состоянии, у одних особей образуется типичная полицентрическая биоморфа за счет формирования надземных столонов с укореняющимися розетками, у

других – материнский побег сменяется системой замещающих побегов, часть из которых может укорениться и тогда возникает неявнополицентрическая биоморфа, не дающая столонов. Если последние появляются на более поздних этапах онтогенеза многорозеточных растений, мы можем считать это явление смешанной биоморфой, сочетающей признаки неявно- и явнополицентрического варианта.

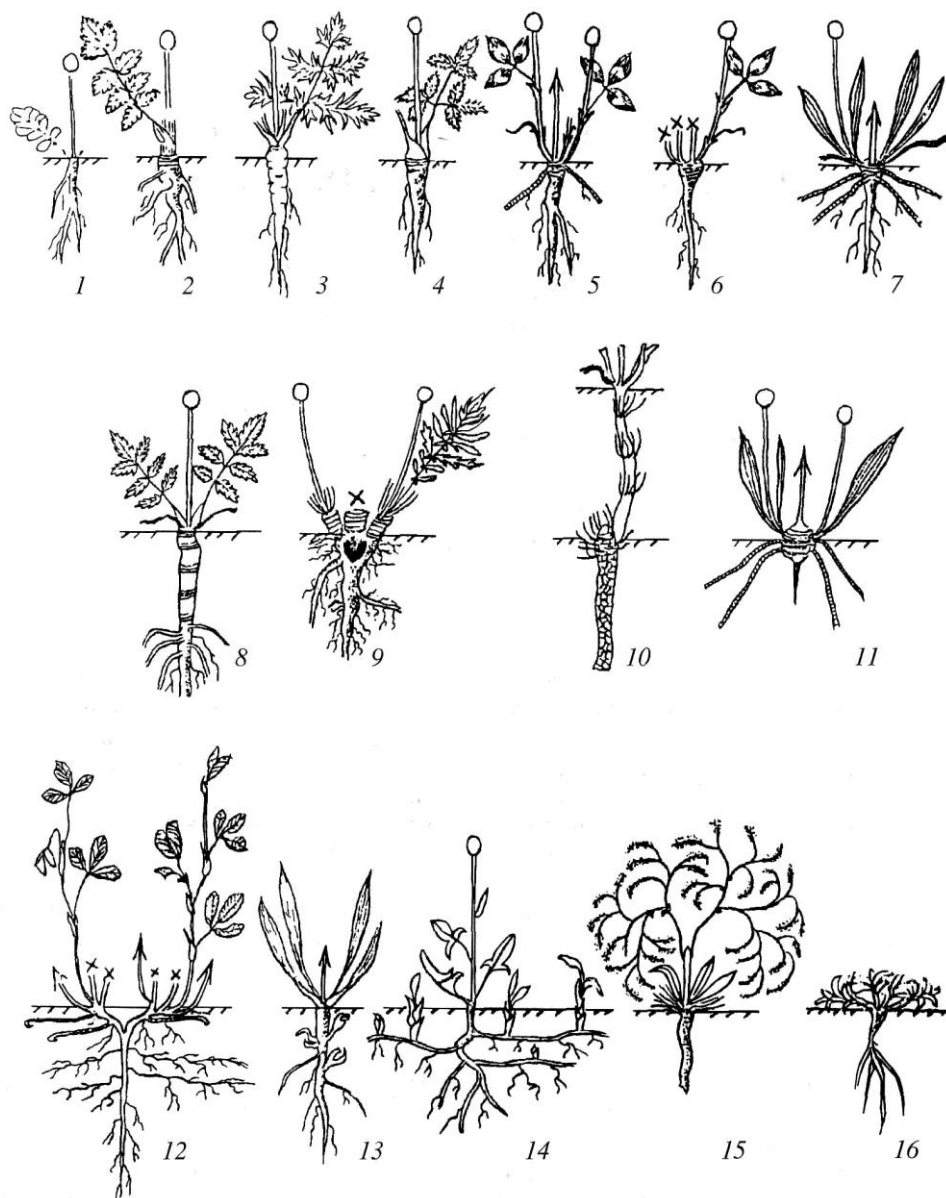


Рис. 83. Разнообразие вариантов стержнекорневой жизненной формы цветковых растений. Условные обозначения: 1 – однолетняя стержнекорневая жизненная форма – сурепица обыкновенная (*Barbarea vulgaris* R. Br.); 2 – двулетняя или малолетняя стержнекорневая – пастернак посевной (*Pastinaca saliva* L.); 3 – двулетняя стержнекорневая с запасующим главным корнем – морковь (*Daucus carota* L.); 4 – многолетняя корневищно-стержнекорневая, сохраняющая главный побег с зоной укороченных междоузлий и главный

корень до конца онтогенеза, – купырь лесной (*Anthriscus sylvestris* L.); 5 – удлиненная вегетативная корневищно-стержнекорневая, сохраняющая главный розеточный побег и формирующая генеративные побеги 2-го и более высоких порядков – клевер луговой (*Trifolium pratense* L.); 6 – многолетняя стержнекорневая с симподиальной системой замещающих побегов, сохраняющая главный корень, – клевер луговой; 7 – многолетняя корневищно-кисте-стержнекорневая, сохраняющая главный розеточный побег, – подорожник ланцетный (*Plantago lanceolata* L.); 8 – многолетняя стержнекорневая с одноглавым каудексом – жабрица порезниковая (*Seseli libanotis* (L.) Koch.); 9 – многолетняя стержнекорневая с многоглавым каудексом – василек шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.); 10 – многолетняя стержнекорневая каудексовая с верхнерозеточными побегами – синеголовник равнинный (*Eryngium campestre* L.); 11 – многолетняя корневищно-кистестержневая с ранним отмиранием главного корня, но сохраняющая главный розеточный побег, – подорожник ланцетный; 12 – полицентрическая длиннокорневищно-стержнекорневая – люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.); 13 – многолетняя стержнекорневая, формирующая корневые отпрыски на главном корне, – подорожник ланцетный; 14 – многолетняя полицентрическая стержнекорневая, формирующая корневые отпрыски на боковых корнях, – щавелек малый (*Rumex acetosella* L.); 15 – стержнекорневая – «перекати-поле» – качим метельчатый (*Gypsophila paniculata* L.), 16 – радиально-плоская подушковидная стержнекорневая – смолевка бесстебельная (*Silena acaulis* L.) (Жукова с соавт., 2001).

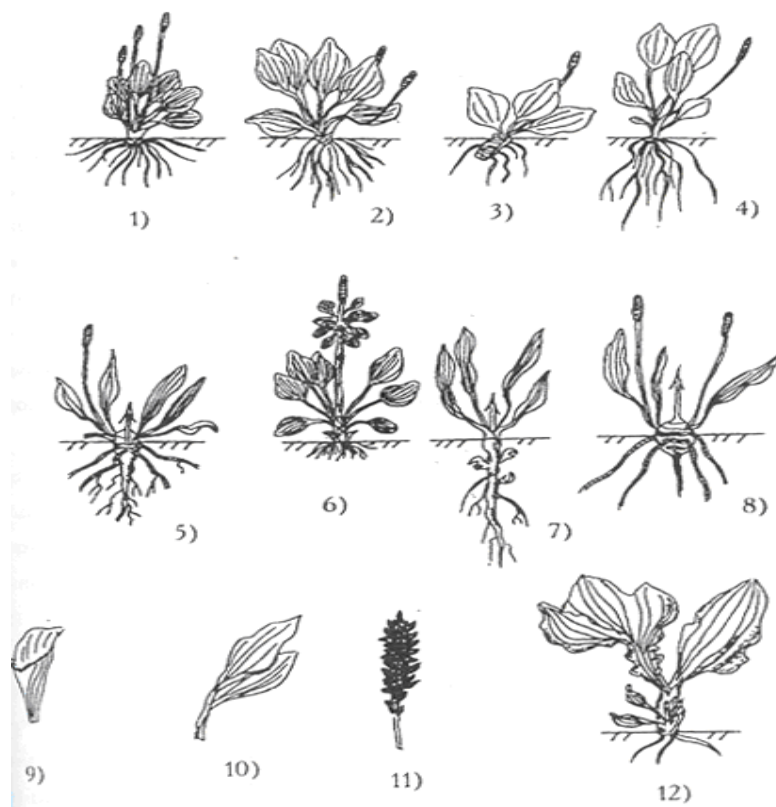


Рис. 84. Разнообразие жизненных форм *Plantago major* (Жукова, 2002). Условные обозначения: 1) кистекокорневая, 2) вертикально коротко корневищная, 3) апогеотропно короткокорневищная, 4) короткокорневищно-стержнекорневая, 5) стержнекорневая, 6) двурозеточная кистекокорневая, 7) стержнекорневая корнеотпрысковая, 8) стержнекорневая с запасующим главным корнем; 9–12) – тераты листьев, соцветий и побега.

Разнообразие жизненных форм стержнекорневых растений

Вид	Жизненные формы
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	4, 8, 9, 10
<i>Chelidonium majus</i> L.	2, 4
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	1, 2, 6, 12
<i>Medicago falcata</i> L.	4, 6, 9, 10, 12
<i>Pastinaca saliva</i> L.	1, 2, 3, 6, 10
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	4, 5, 6, 9
<i>Plantago lanceolata</i> L.	4, 7, 11, 13, 14
<i>P. major</i> L.	5, 7, 9, 10, 11
<i>Rumex acetosella</i> L.	4, 6, 10, 13, 14
<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch	4, 8, 10
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	4, 6, 8, 9
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	4, 6, 8, 9, 10, 13, 14
<i>Trifolium montanum</i> L.	6, 8, 9, 11
<i>T. pratense</i> L.	1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 11

Размерная поливариантность нашла свое подтверждение при изучении практически любого вида растений и поэтому потребовалось непосредственно связать ее с жизненным состоянием особей в ценопопуляции.

Значительно раньше началась разработка балловых шкал для определения жизненного состояния растений в фитоценозах (Уранов, 1960). В 70–80-е годы были созданы подробные методики определения жизненности особей на разных этапах онтогенеза и в ценопопуляциях (Воронцова, Гатцук, Ермакова, 1987; Ермакова, 1987). Наиболее детальное исследование виталитетной структуры ценопопуляций проводил Ю. А. Злобин (1984, 1989а, б), предложивший классификацию ценопопуляций, разделив их на процветающие, равновесные, депрессивные в зависимости от жизненного состояния особей и их распределения по виталитетным группам.

В онтогенетических группах прегенеративного и постгенеративного периодов обычно выделяют 2–3 класса жизненности, в генеративном – от 3 до 8 (Уранов, 1960; Ермакова, 1987). Красивый пример размерной поливариантности представляют материалы Т. В. Микляевой (не опубликованные данные) по синюхе голубой (*Polemonium caeruleum* L.), демонстрирующие резкое уменьшение размеров различных органов и их числа при высокой плотности посадки. Размеры полиграмм четко показывают масштабы таких изменений (рис. 85).

Оценка особей разного онтогенетического состояния по баллам жизненности позволяет строить обобщенные виталитетно-онтогенетические спектры (рис. 86).

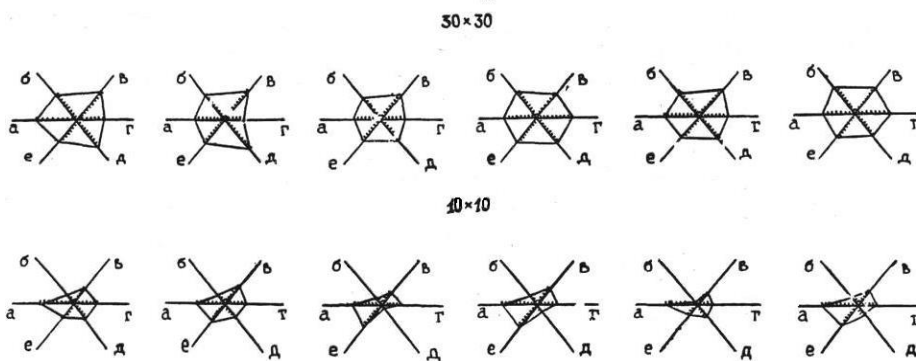


Рис. 85. Балловая оценка количественных признаков синюхи голубой (Микляева, не опубл.). Условные обозначения: а – высота растения, б – количество листьев, в – диаметр, г – количество коробочек, д – количество побегов, е – количество цветков.

Размерная поливариантность в пределах каждой онтогенетической группы позволяет выявить различные пути онтогенеза при разных уровнях жизненности. Это было изучено впервые (Воронцова, Гатцук, 1976) для анабазиса безлистного (*Anabasis aphylla* L.) (рис. 86); впоследствии – для овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) (Ермакова, 1987), хохлатки полой (*Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte) (Смирнова, Черемушкина, 1975), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) (Заугольнова, 1968) (рис. 87).

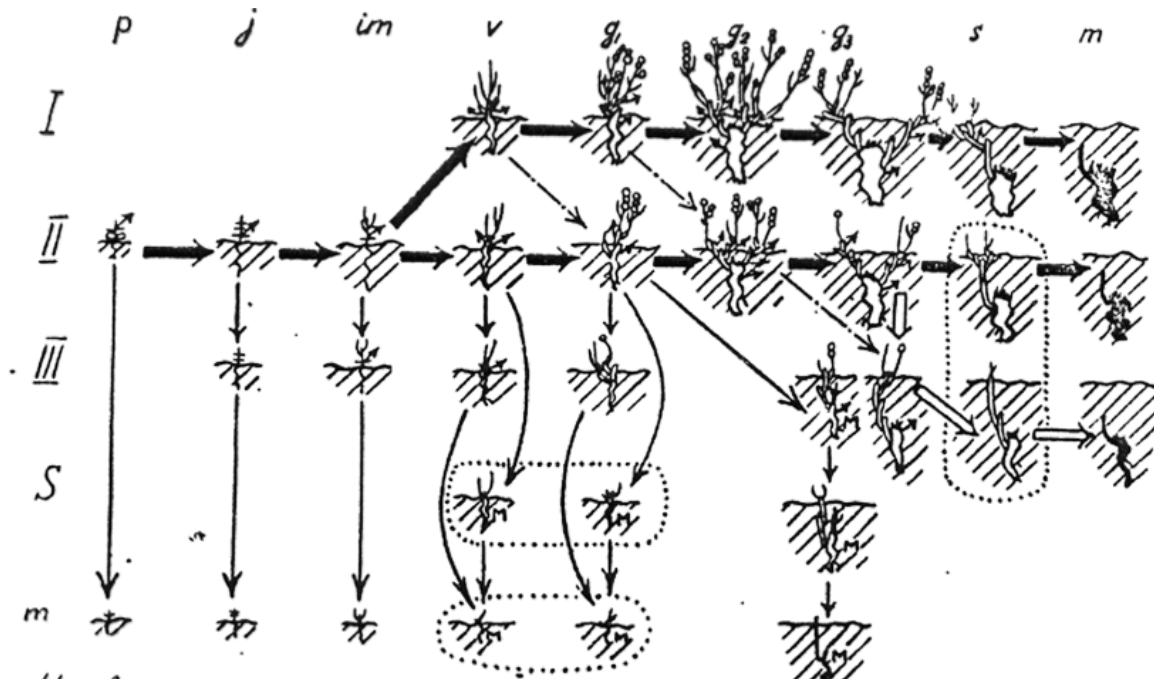


Рис. 86. Схема путей онтогенеза анабазиса безлистного с учетом разной жизненности особей (Воронцова, Гатцук, 1976). Условные обозначения: I–III – уровни жизненности особей; s – senilные растения сокращенного цикла развития.

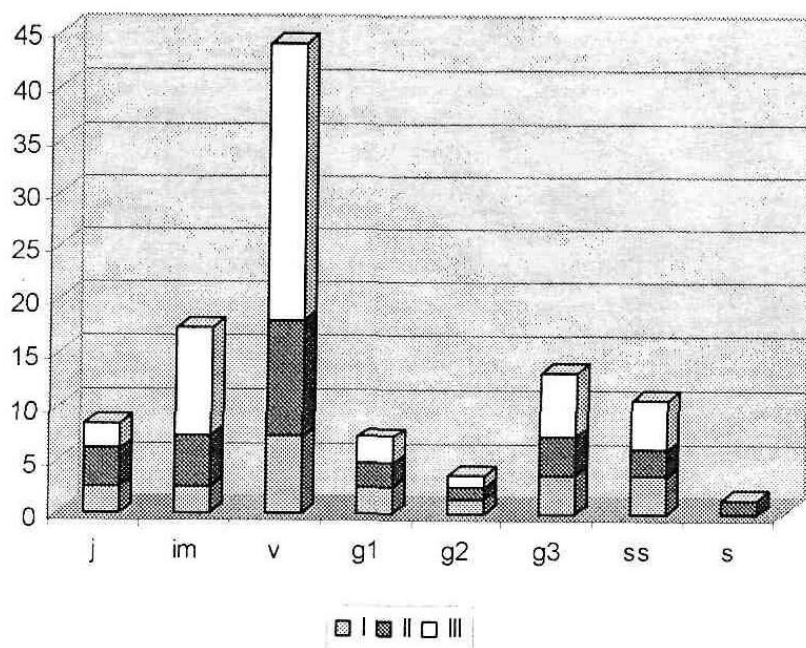


Рис. 87. Виталитетно-онтогенетический спектр раkitника русского в западном районе РМЭ. Условные обозначения: I–III – баллы жизненности (Гаврилова, 2007).

Изучение популяционной жизни деревьев доказало, что длительность онтогенеза особей пониженной жизненности в 1,5 раза короче, чем у растений нормальной жизненности (табл. 8).

Таблица 8

Длительность отдельных периодов
и онтогенеза в целом у разных видов деревьев

№	Виды	Длительность, годы					
		Периоды				Онтогенез в целом	
		пререпродуктивный		репродуктивный			
	Жизненность*	1	2	1	2	1	2
1	<i>Alnus incana</i>	10	15	50	30	65	50
	<i>Padus avium</i>	10	20	60	40	80	65
2	<i>Betula pendula</i>	20	40	90	50	120	85
	<i>Abies sibirica</i>	30	60	90	40	130	90
3	<i>Acer platanoides</i>	30	40	170	90	220	170
	<i>Picea obovata</i>	40	60	200	90	240	150
	<i>Pinus sylvestris</i>	20	40	200	60	240	110
4	<i>Tilia cordata</i>	35	75	245	90	300	180
	<i>Fagus sylvatica</i>	50	80	250	170	350	260
	<i>Quercus robur</i>	60	100	390	270	500	390

* 1 – нормальная; 2 – пониженная и низкая (Восточно-европейские леса, 2004)

К. А. Малиновский, его ученики и коллеги (1984), проводившие биоценологические исследования в экосистемах Украинских Карпат в ценопопуляциях белоуса торчащего (*Nardus stricta* L.), ожики лесной (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin), подбельника альпийского (*Homogyne alpina* (L.) Cass.), сольданеллы венгерской (*Soldanella hungarica* Simonk.), установили четкие корреляции между уровнем жизненного состояния особей этих видов и длительностью полного онтогенеза или отдельных его этапов, жизненностью ценопопуляции и ее продуктивностью.

В 2005 году один из представителей Львовской популяционной школы доктор биологических наук. Г. Г. Жилиев (2005) выпустил прекрасную монографию «Жизнеспособность популяций растений». В ней сформулирован новый аспект популяционного анализа, базирующегося на авторском представлении оценки структуры, фактического состояния, самоподдержания и расселения популяций, их трансформации под воздействием антропогенных факторов. Автором обоснованы критерии дифференциации особей по уровням жизнеспособности у популяций разных видов; предложены меры для восстановления жизнеспособности популяций. Как писал К. А. Малиновский: «...Эта монография – введение в виталитетную экологию ... необходимую для сохранения жизнеспособности и адекватной диагностики состояния природных популяций... для обоснования стратегии взаимодействия человека с природой».

Надтип Динамическая поливариантность онтогенеза

Исследованию надтипа динамической поливариантности онтогенеза растений способствовал длительный мониторинг на постоянных площадках в природных популяциях и посадках. Она проявляется: в разной скорости сезонного развития – тип фенологической поливариантности – и разных темпах индивидуального развития – тип поливариантности темпов онтогенеза.

Ритмологическая поливариантность выражается в сдвигах фенологических состояний у особей одной ценопопуляций или в разных локальных популяциях. В работах Н.В.Турмухаметовой (2005, 2006) было показано, что сезонное развитие на урботерритории деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) разных онтогенетических групп генеративного периода протекает более асинхронно, чем в относительно чистых условиях среды. Четко выделяются 2 феноритмогруппы: g_2 особи с ускоренным развитием и g_1, g_3 – с замедленным. Фрагменты локальной городской популяции *B. pendula* отличаются по феноритмике. По сравнению с относительно чистыми условиями лесопарка, у *B. pendula* в урбанизированной среде устанавливаются более ранние сроки начала фенофаз, сокращается длительность общей вегетации. У липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) темпы сезонного развития четко отличаются по годам и при разной степени антропогенного воздействия (рис. 88).

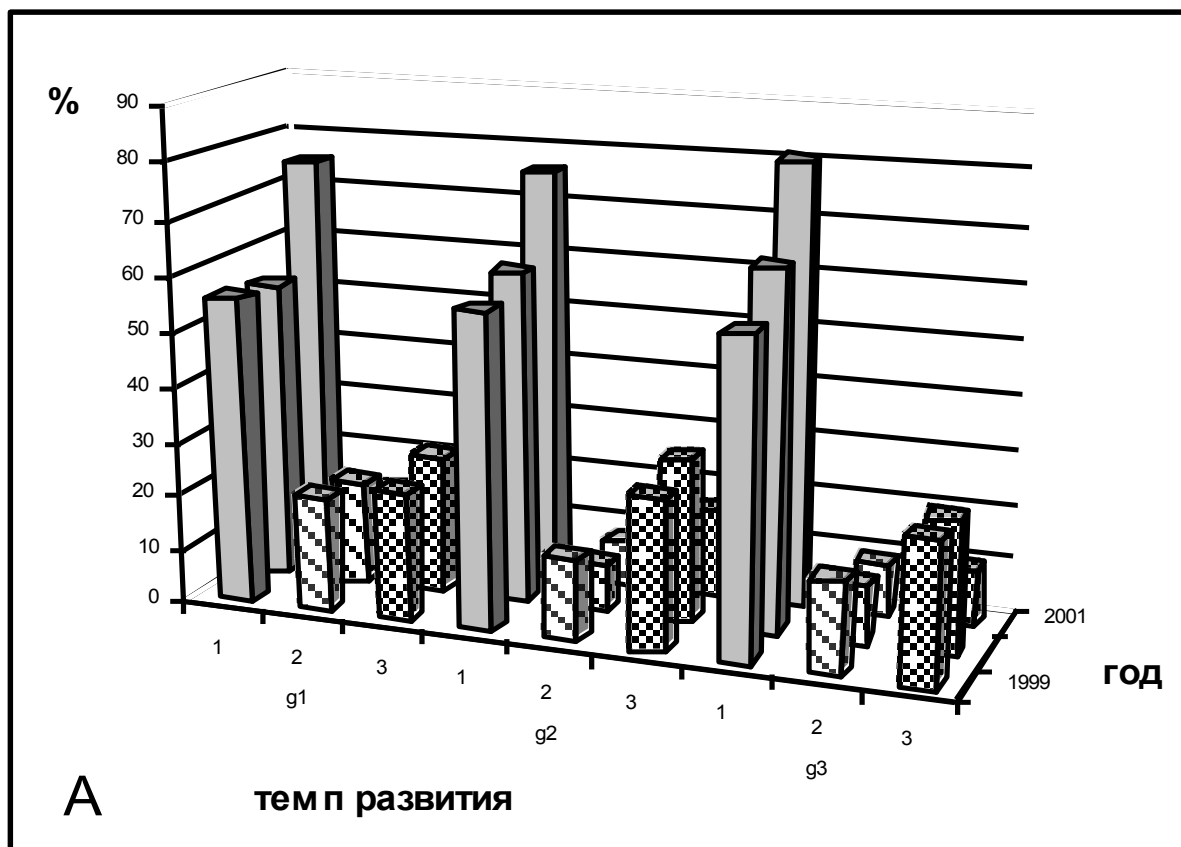


Рис. 88. Соотношение особей *Tilia cordata* онтогенетических групп с разными темпами сезонного развития в 1999–2001 годах (Турмухаметова, 2005). Пункты: А – сосновая роща, Б – завод. Темп развития: 1 – нормальное, 2 – ускоренное, 3 – замедленное. Пояснения в тексте.

Интересные данные по ритмологической поливариантности получены Т. А. Полянской (2006) в национальном парке «Мари Чодра». Ею установлены не только сдвиги фенофаз у разных особей черники, но и проценты растений, находящихся в той или иной фенофазе в разных ценопопуляциях в один и тот же срок наблюдений (рис. 89). Следовательно, ритмологическая поливариантность онтогенеза проявляется как у отдельных особей в разных онтогенетических группах в пределах фрагментов городских популяций и в разных природных ЦП, что в целом определяет адаптационные возможности вида и многообразие путей развития этих популяций.

Наблюдения за маркированными растениями в искусственных и природных популяциях позволили выявить высокую вариабельность скорости индивидуального развития особей семенного и вегетативного происхождения. Наиболее длительный мониторинг (30–45 лет наблюдений) на постоянных площадках проводится И. М. Ермаковой в пойме реки Угры

(Ермакова с соавт., 2001), В. Г. Онипченко (20 лет наблюдений) – на альпийских лугах Кавказа (Онипченко, Комаров, 1997). Это пятый, наименее изученный тип – временной поливариантности, или поливариантности по темпам развития в онтогенезе, представленный в каждый конкретный момент следующими классами: 1) нормально развивающиеся растения; 2) ускоренно развивающиеся растения; 3) растения с замедленным развитием; 4) растения в состоянии вторичного покоя; 5) растения с реверсией развития (омоложение); 6) растения, в онтогенезе которых пропущены один или несколько этапов. Одним из проявлений этого типа поливариантности можно считать квазисенильность (Работнов, 1974; Смирнова с соавт., 1984).

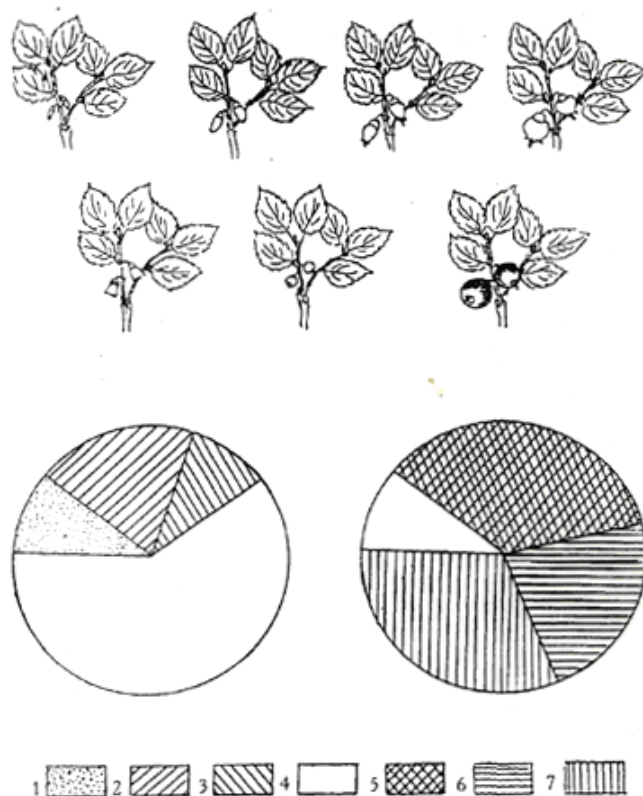


Рис. 89. Ритмологическая поливариантность в онтогенезе *Vaccinium myrtillus* L. (Полянская, 2006). Условные обозначения: 1 – начало бутонизации, 2 – завершение бутонизации, 3 – зацветание, 4 – цветение, 5 – конец цветения, 6 – образование плодов, 7 – цветки, поврежденные заморозком.

Е. В. Акшенцев (2006) в результате 11 лет наблюдений в субальпийском поясе Южного Урала получил новые данные о темпах развития купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) и установил многообразие путей онтогенеза у этого вида, причем на начальных этапах развития их число значительно больше, а к середине онтогенеза оно сокращается в результате гибели особей (рис. 90).

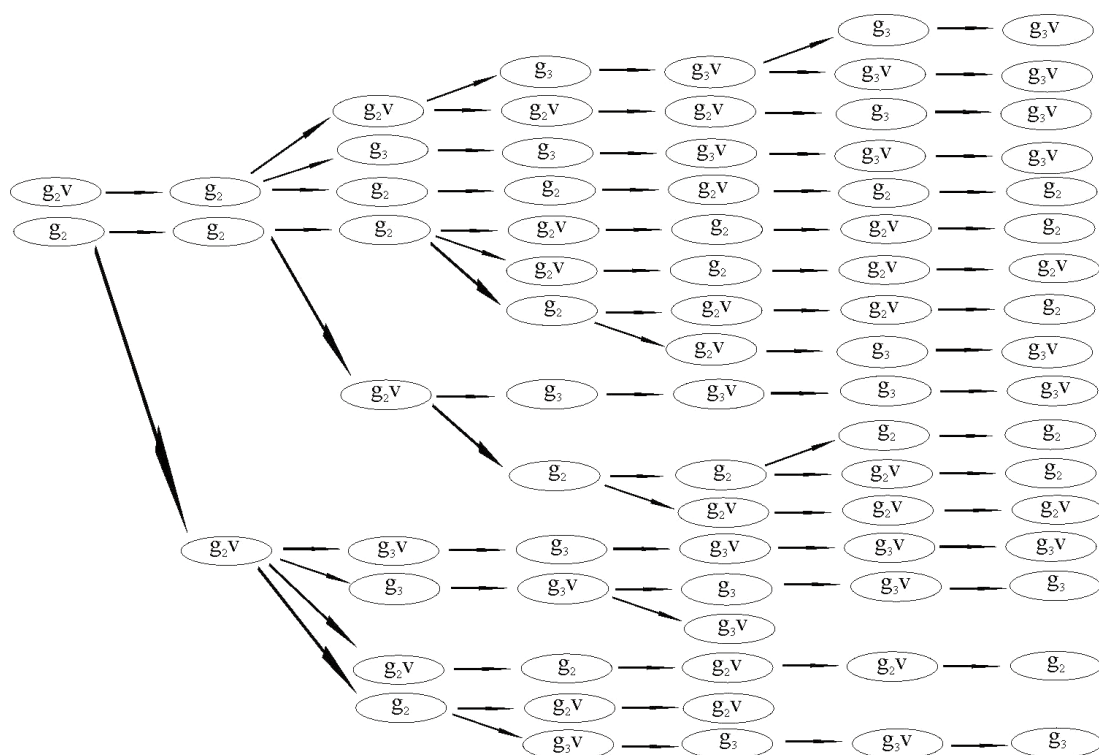


Рис. 90. Многообразие путей онтогенеза особей купальницы европейской; растения в ценопопуляции сообществ лесного пояса Южного Урала (Акшенцев, 2006).

В таблице 9 приведены наши данные о встречаемости классов временной поливариантности у травянистых растений разных жизненных форм (Жукова, 1995). Принципиально важно отметить, что у большинства изученных видов встречаются все классы временной поливариантности онтогенеза за исключением омоложения и временного покоя. Однако колебания частоты встречаемости максимальны для нормального развития (до 93,3%) – у подорожника ланцетного; для ускоренного развития (до 42,0% особей) – у *Polemonium caeruleum*.

Таблица 9

Частота встречаемости классов временной поливариантности у стержнекорневых, кистекокорневых и короткокорневищных растений (%)

<i>Показатели временной поливариантности</i>	<i>Cheledonium majus</i>	<i>Valeriana officinalis</i>	<i>Polemonium caeruleum</i>	<i>Plantago major</i>	<i>P. lanceolata</i>
<i>Нормальное развитие</i>	3,4–50,2	9,1–100,0	4,7–23,0	5,0–83,0	13,3–93,3
<i>Ускоренное развитие</i>	19,3–69,6	9,1–100,0	27,3–85,7	79,0–86,0	0–33,3
<i>Замедленное развитие</i>	24,7–32,7	9,1–90,9	0–42,0	0–24,0	6,7–33,3
<i>Временный покой</i>	–	–	9,5–39,5	0–9,0	0–26,7
<i>Омоложение</i>	–	0–44,4	3,3–6,0	10,0–42,0	0–13,3

Чрезвычайно интересно, что явление поливариантности темпов онтогенеза стали описывать и зоологи. Так, в работах Г. В. Оленева (2002) прослежены альтернативные пути индивидуального развития у грызунов и их роль в популяционной динамике изучаемых видов. Автором рассмотрен механизм формирования типов онтогенеза, роль факторов внешней среды и генотипа как основы поливариантности (рис. 91).

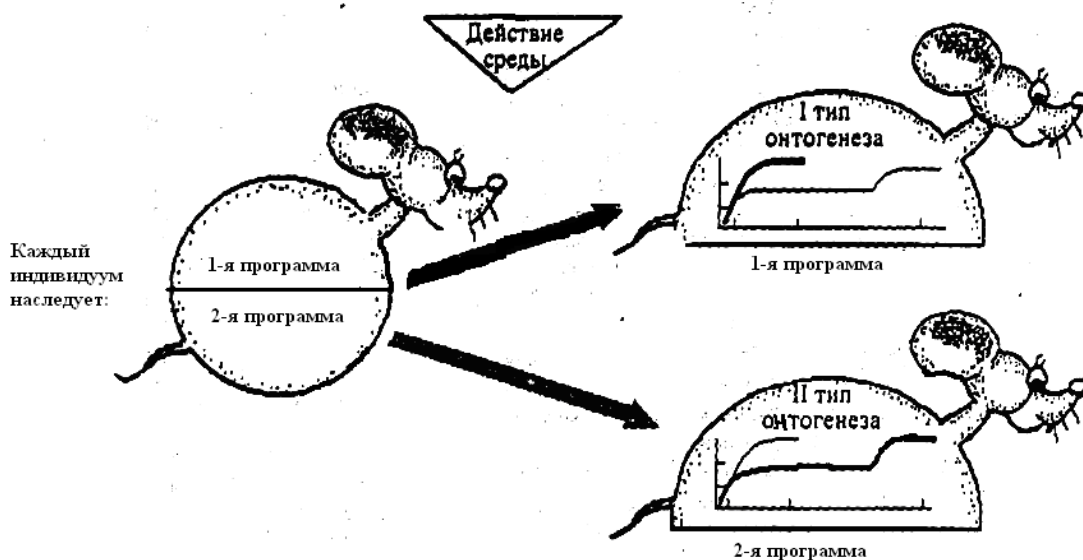


Рис. 91. Схема формирования двух альтернативных путей онтогенетического развития мышевидных грызунов (Оленев, 2002)

Н. П. Савиных и С. Б. Кузнецова (2007) предложили ввести ещё один тип: поливариантность развития побеговых систем (см. разделы 1.4, 2.7 и 2.8).

Надтип *Функциональная поливариантность*

Благодаря развернувшимся в 20-ых годах XX столетия и в начале XXI века эколого-физиологическим исследованиям в области изучения онтогенеза растений в Марийском государственном университете, Институте биологии Коми НЦ УрО РАН и др. (Жукова с соавт., 1996; Грошева, Воскресенская, 1998; Пигулевская с соавт., 1998; Головки, 1999; Тетерюк, 2001; Скочилова с соавт., 2000; Воскресенская с соавт., 2005; Воскресенская, Сарбаева, 2006) был выделен *III надтип поливариантности онтогенеза – функциональный* (Жукова, 2006). На разных этапах онтогенеза у ряда однолетних и многолетних растений изучалась интенсивность фотосинтеза, содержание пигментов, специфика водного режима, динамика окислительно-восстановительных ферментов, белков, витаминов, флавоноидов и биологическая продуктивность. С помощью методов быстрой и замедленной флуоресценции установлено, что каждое онтогенетическое состояние

характеризуется определенным уровнем активности фотосинтетического аппарата, достоверно различающимся в популяциях с разной напряженностью внутривидовых взаимодействий, экологического и антропогенного стресса.

Изучение водного обмена показало, что содержание разных фракций воды у трав: стержнекорневого однолетника – календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) и длиннокорневищного поликарпика – тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium* L.) в онтогенезе изменялось по одновершинной кривой, что говорит об интенсивно протекающих процессах водного обмена в середине онтогенеза. Увеличение содержания флавоноидов у растений генеративного периода по сравнению с прегенеративным может служить косвенным подтверждением активной роли этих соединений в метаболизме исследуемых видов растений (Воскресенская с соавт., 2005). При загрязнении атмосферы у особей туи западной при разном уровне жизненности меняется соотношение пероксидазы и каталазы, общей и связанной воды. Вероятно, одним из механизмов адаптации растений к меняющейся напряженности экологических факторов и внутривидовых взаимоотношений является изменение роли ряда ферментативных систем и веществ вторичного обмена на разных этапах онтогенеза (Воскресенская, Сарбаева, 2006).

Рассматривая онтогенетические состояния как узловые моменты развития, отличающиеся особенностями морфогенеза, определенными соотношениями новообразования и отмирания, в настоящее время выявляется также специфика физиолого-биохимических процессов у особей разной жизненности. Таким образом, предложенная ранее классификация поливариантности развития организмов должна включать в 3-й надтип – *функциональный*, и 2 типа: физиологический и биохимический.

О. Л. Воскресенской (2006, 2007) методом ингибиторного анализа на примере проростков овса посевного (*Avena sativa* L.) было показано (рис. 92), что на начальных этапах роста растений (2–3-х дневные проростки) в процессах дыхательного метаболизма преобладает цианидрезистентный путь дыхания (до 70%). По мере дальнейшего роста растений в течение 7 дней в контролируемых условиях (I вариант) доля этого альтернативного пути дыхания снижается до 20% и основной вклад в дыхание начинает вносить основной цитохромный путь. Следовательно, уже на начальных этапах онтогенеза растений наблюдается функциональная поливариантность обмена веществ, выражающаяся в изменении доли вклада основного и альтернативного путей дыхания.

Другая картина наблюдается, если проростки овса посевного помещают на питательные растворы с избытком тяжелых металлов (II вариант). Так, при выращивании проростков в течение 7 дней на растворах с избытком цинка (60 мг/л), доля цианидрезистентного дыхания в процессе

всех дней наблюдений остается достаточно высокой (около 70%). Это по-видимому является приспособительной реакцией растений к неблагоприятным условиям роста. Поддержка альтернативного цианадрезистентного дыхания на достаточно высоком уровне может служить одним из возможных механизмов адаптации растений к избытку цинка в среде обитания.

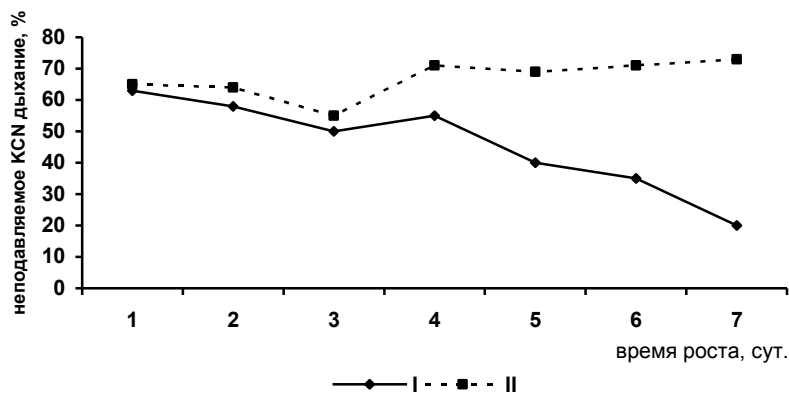


Рис. 92. Динамика изменения уровня цианид-резистентного дыхания в корнях овса (I – контроль; II – Zn₆₀Fe₅) (Воскресенская, 2006).

Ботанические материалы и по другим царствам организмов биосферы достаточно четко показывают, что необходимо выделять **4-ый надтип поливариантности онтогенеза – поливариантность размножения и циклов воспроизведения.**

Надтип Поливариантность циклов воспроизведения

Эктокарпус (отд. Бурые водоросли) обнаруживает изоморфную смену поколений, от которой в зависимости от климатических условий могут быть отклонения. В некоторых местообитаниях на спорофитах эктокарпуса: кроме типичных одногнездных спорангиев, образующих после редукционного деления гаплоидные споры (n), формируются многогнездные нейтральные спорангии с диплоидными (2n) спорами. Из них возникают новые спорофиты, пополняющие популяцию эктокарпуса новыми диплоидными особями (рис. 93). Возникающие в гаметангиях гаметы (n) при малой численности гаметофитов не участвуют в половом процессе, а вновь формируют n-гаметофиты.

Таким образом, мы четко регистрируем 3 возможных пути цикла воспроизведения у представителей рода *Ectocarpus*

Аналогично могут вести себя представители семейства *Ulvaceae* и других отделов водорослей (Курс низших..., 1981).

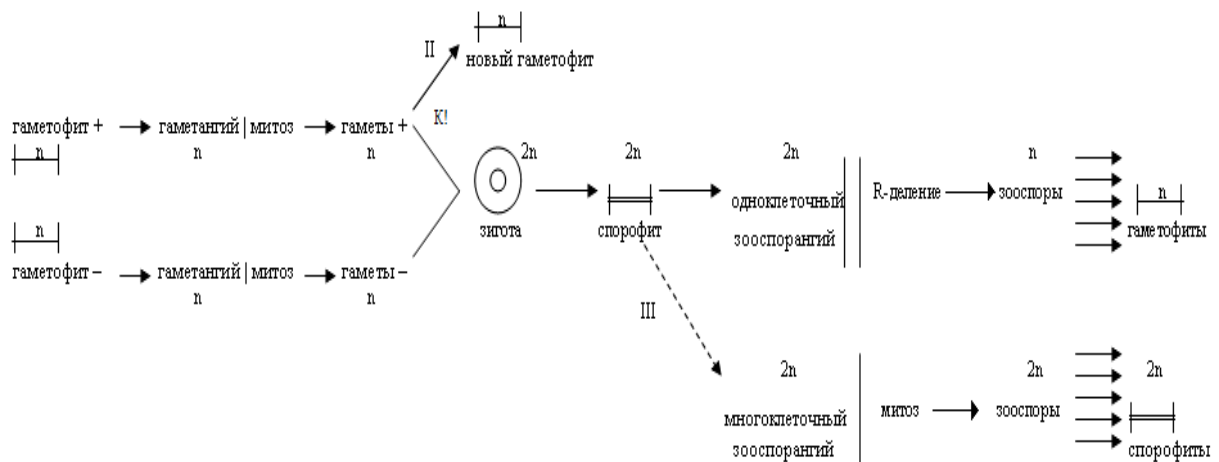


Рис. 93. Поливариантность циклов воспроизведения у *Ectocarpus* sp.

Подобное разнообразие циклов воспроизведения описано у представителей царства грибов, например, в отд. Базидиомицеты, пор. Ржавчинные грибы (*Uredinales*)

У ржавчинных грибов, имеющих все стадии развития, цикл воспроизведения называется полным: 0 – пикииды (n) с пикиоспорами (n), не вызывающие заражения, но участвующие в дикариотизации мицелия; I – эцидии с эцидиоспорами ($n+n$); II – уредоспороношение ($n+n$); III – телейтоспороношение: ($n+n$) – осенние споры, $2n$ – весенние споры; IV – базидии с базидиоспорами (n).

Однако есть виды, у которых та или иная стадия выпадает, тогда цикл воспроизведения неполный. Такие варианты могут рассматриваться как новые виды. У возбудителя ржавчины груши известны только 0, I, II и IV стадии; у возбудителя желтой ржавчины злаков не известны 0 и I стадии (Курс низших..., 1981).

Следовательно представители разных царств биосферы демонстрируют многообразие циклов воспроизведения для ряда видов, обитающих как в водной, так и в наземной среде, что является важнейшим механизмом адаптации и обеспечивает длительное существование их популяций на занятой территории или акватории.

Поливариантность размножения присуща многим организмам. Для растений чаще всего встречаются разные варианты полового и бесполого размножения, причем последнее представлено собственно бесполом и вегетативным, к которым у цветковых растений добавляется апомиксис, заменяя собственно бесполое размножение. Поэтому в любой ценопопуляции могут существовать особи, возникшие половым путем, апомикты и особи вегетативного происхождения. Однако нельзя забывать, что для ряда особей, принадлежащих разным видам, свойственно смешанное размножение:

половое и апомиктическое; половое и вегетативное, причем последнее чрезвычайно разнообразно в разных систематических группах, вплоть до живорождения.

Поэтому во многих ценопопуляциях цветковых растений можно выделить следующие группы особей:

- 1) полового происхождения (большинство однолетников);
- 2) исключительно вегетативного происхождения, единственно возможным способом; например, ряска малая – размножается путем многократного отделения дочерних побегов последовательных порядков, а половое размножение – практически не наблюдается;
- 3) растения, сочетающие 2 типа вегетативного размножения; например, отделение розеточных побегов и других диаспор, формирующихся на столонах, и партикуляция материнской многорозеточной особи, например, у надземностолонообразующих многорозеточных короткокорневищно-кистекарневых особей *Fragaria vesca*, *Potentilla anserena* и других;
- 4) к этим двум способам вегетативного размножения у *Fragaria vesca* столь же регулярно добавляется половое, хотя прорастание орешков в природе происходит не часто;
- 5) растения, образующие особи полового размножения и имеющие 1 способ вегетативного размножения – партикуляцию, например, многие злаки, например, *Deschampsia caespitosa* P. V., *Festuca pratensis* и другие;
- 6) в ряде случаев можно наблюдать дополнительный способ – живорождение – у *Deschampsia caespitosa*, представителей рода *Poa* и др.
- 7) сочетание полового и апомиктического способов размножения;
- 8) сочетания полового, апомиктического и вегетативного способов размножения; например, у наземностолонообразующего растения *Hieracium pilosella*, у стержнекарневого корнеотпрыскового *Taraxacum officinale*.

Таким образом, учитывая биологические особенности размножения в ценопопуляции любого вида можно выделить несколько групп, включающих особи разного происхождения. При этом не следует забывать, что анализируя таким образом ценопопуляцию, мы всегда будем иметь «остаток», включающий проростки и ювенильные (иногда и имматурные) особи, еще не готовые ни к одному из способов размножения, а также сенильные и отмирающие особи, уже не способные давать потомков. Поэтому предложение С. В. Федоровой (2008) выделять морфо-функциональные группы, заменив этим онтогенетические спектры, нецелесообразно, так как часть ценопопуляции всегда будет оставаться вне внимания исследователей, что не может не исказить истинную картину ее онтогенетической структуры и способности к самоподдержанию, поскольку именно прегенеративная фракция, включающая прижившийся подрост, определяет будущее ценопопуляции. Гораздо целесообразнее вспомнить предложенный в 60-е годы Урановской школой метод построения онтогенетического спектра, в

котором в каждой группе были показаны доли особей с разными способами размножения. Разумеется, этот вопрос требует дальнейшей разработки.

Таким образом, завершая описание концепции поливариантности онтогенеза, можно сказать, что каждая онтогенетическая группа гетерогенна и может включать разнообразные подгруппы: по календарному и биологическому возрасту, виталитетные, биоморфологические, ритмологические, по темпам развития в онтогенезе, способам размножения и циклам воспроизведения, реже – у растений – по половым признакам. Многочисленные исследования онтогенеза более чем у 1000 видов цветковых растений позволяют утверждать, что в большинстве случаев существует более распространенный, модальный путь онтогенеза и многочисленные дополнительные пути, обусловленные, главным образом, структурной, динамической, функциональной поливариантностью развития элементов, а также поливариантностью способов размножения и циклов воспроизведения.

Однако до сих пор концепция поливариантности развития затрагивала только организменный уровень и распространилась на элементы популяций – особи семенного и вегетативного происхождения. В то же время, рассматривая ценопопуляции любого вида в целом, можно продемонстрировать на многих примерах различную степень их гетерогенности в структурном, динамическом, функциональном аспектах и разнообразии самоподдержания. Если обследовать 2 ценопопуляции *Pinus sylvestris* L. в сосновом бору и на сфагновом болоте, то они будут резко отличаться размерами деревьев, их жизненным состоянием, продуктивностью, темпами развития и т. д. Следовательно, будут неодинаковыми и временные интервалы отдельных этапов развития самих ценопопуляций. Болотные ценопопуляции сосны обыкновенной длительное время будут находиться в инвазионном состоянии при низком уровне жизненности отдельных деревьев. В то же время боровая ценопопуляция *P. sylvestris* достаточно быстро перейдет в зрелое нормальное состояние и будет обладать высокой жизненностью и продуктивностью. Это 2 полярных примера развития больших волн возобновления в популяционном потоке (Уранов, 1975). Аналогичную картину выявили многочисленные сравнения темпов развития ценопопуляций в природных сообществах и посадках: у *Plantago major* (Жукова, Шейпак, 1985; Жукова, 1995; Ившин, 1998), для *P. lanceolata* (Османова, 2000), земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) (Шивцова, 2005). Интересным доказательством разных темпов развития ценопопуляций является построение возрастно-онтогенетических спектров. Для этого необходимо определить не только биологический, но и календарный или условный возраст элементов ценопопуляции. Это было сделано И. В. Шивцовой (2008) для земляники лесной в ценопопуляции, произрастающей в рудеральном сообществе на железнодорожной насыпи.

Для короткочерневищных растений, в том числе для *Fragaria vesca*, возможно определение календарного возраста путем подсчета числа годовых приростов на эпигеогенных черневищах. Полученные данные дали возможность распределить особи *Fragaria vesca* разного календарного возраста по классам возраста. Каждый класс включает пять лет жизни. Таким образом, было выделено 5 классов для особей ценопопуляции *Fragaria vesca* на зарастающей насыпи железнодорожного полотна; при этом можно отметить, что максимальное количество растений земляники лесной приходится на II класс календарного возраста, который варьирует от 6 до 10 лет (рис. 94).

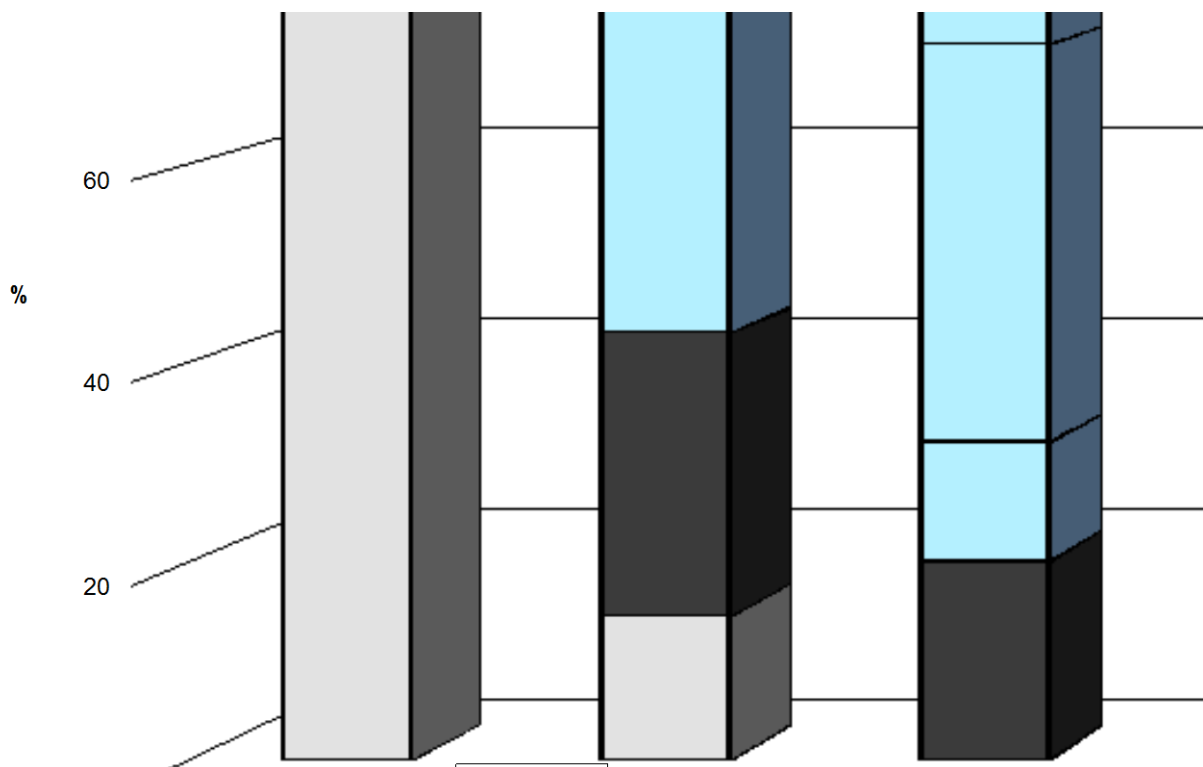


Рис. 94. Возрастно-онтогенетический спектр особей *Fragaria vesca* на зарастающей насыпи железнодорожного полотна.

Построение возрастно-виталитетного спектра для ценопопуляции *Fragaria vesca* на насыпи дает возможность представить не только биоразнообразие растений по календарному, но и биологическому возрасту.

Анализ спектра показывает, что в каждый класс календарного возраста входят особи разных онтогенетических групп. В состав I класса попадают особи имматурных и виргинильных состояний, а во II классе дополнительно встречаются зрелые и старые генеративные особи. С увеличением календарного возраста число групп сокращается, и в IV и V классах отмечены только по 4 группы.

Таким образом, растения, одинаковые по календарному возрасту, могут относиться к разным онтогенетическим группам и, наоборот, особи одной онтогенетической группы отличаются по календарному возрасту. Следовательно, разные темпы развития особей определяют и темпы развития ценопопуляции.

Современная фитоценология накопила огромный фактический материал по сукцессионным рядам зарастания вырубок, выгоревших лесов, заболачивающихся лесов и водоемов, рядов пастбищной дигрессии и других примеров, подтверждающих свойства эквивиальности различных биоценозов при разных начальных и промежуточных этапах развития. Эти явления также укладываются в общий закон поливариантности развития биосистем как организменного, так и надорганизменного уровня. Эти проблемы поставлены и решаются коллективом исследователей, возглавляемым зав. лабораторией доктором биологических наук, профессором О. В. Смирновой (ЦЭПЛ РАН); кандидатом биологических наук, старшим научным сотрудником О. И. Евстегнеевым (заповедник «Брянский лес»); кандидатом биологических наук, доцентом М. В. Бобровским (Пушинский госуниверситет); кандидатом биологических наук, старшим научным сотрудником ВНИИЭЛ В. Коротковым и доктором биологических наук, старшим научным сотрудником С. И. Чумаченко («Лесная академия») и др. Однако изучение явлений поливариантности развития на ценоценологическом уровне в экосистемах – дело будущего.

6.4. Фитоценологические счётные единицы с позиций модульной организации растений

Общепринятая в фитоценологии оценка обилия видов по их проективному покрытию в ряде случаев (например, при исследовании редких и исчезающих видов) оказывается недостаточной. Возникает необходимость провести численный (по числу растений) учет. Как в этих случаях определить границы и размеры особей? Можно ли ограничиться изучением лишь надземных частей растений или требуется исследовать также их подземные органы? Ответ на этот вопрос зависит от жизненной формы (биоморфы) растения.

В современной экологии растений, как известно, используют различные системы биоморф: эколого-морфологическую (Серебряков, 1952; 1962), биологическую (Raunkiaer, 1934; Зозулин, 1959), фитоценологическую (Смирнова, 1976). Последняя система отражает формы взаимодействий растений в фитоценозах, которые проявляются в структуре их фитогенных полей (термин и понятие А. А. Уранова, 1965). Фитоценологическая классификация биоморф широко используется в практике геоботанических исследований (Восточноевропейские широколиственные леса, 1994; Восточно-Европейские леса...2004). Эта система, учитывая признаки вегетативной подвижности растений и числа центров максимальной

напряженности их фитогенных полей, делит биоморфы на вегетативно-неподвижные моноцентрические и вегетативно-подвижные поли- и ацентрические.

У вегетативно-неподвижных моноцентрических биоморф, к которым относятся большинство деревьев, аэроксильные кустарники, стержнекорневые каудексовые травянистые многолетники, двулетние и однолетние травы, особи легко выявить по их надземным частям. Слабо вегетативно-подвижные неявнополицентрические травы (рыхлодерновинные и короткокорневищные многолетники) при учетах численного обилия требуют дополнительных усилий, так как выявить отдельные особи удается лишь при условии, что базальные (приземные) участки их побеговых систем подкопаны и освобождены от лугового войлока или лесной подстилки. У вегетативно-подвижных явнополицентрических биоморф, представленных геоксильными длиннокорневищными кустарниками, кустарничками, а также длиннокорневищными, корнеотпрысковыми, наземноползучими и столонообразующими многолетними травами без трудоемких раскопок подземных органов нельзя выявить численное обилие видов. Еще большие трудности возникают при оценках численного обилия у ацентрических биоморф, длинные корневища которых образуют густую подземную (или приземную) сеть, а над землей располагаются недолговечные генеративные побеги и листья (например, у клевера ползучего) или только листья (например, у папоротников орляка и голокучника).

Разрабатывая методику выявления численной плотности ценопопуляций растений, О. В. Смирнова (1976) предложила использовать две категории счетных единиц: 1) морфологическую, основанную на понятии особи как единицы онтогенеза, характеризующуюся морфологической и физиологической целостностью; 2) фитоценотическую, как единицу воздействия на среду фитоценоза, являющуюся элементарным источником напряженности фитогенного поля. Морфологическая счётная единица представляют собой целостные особи семенного или вегетативного происхождения, а фитоценотическая счётная единица – надземные части растений: отдельные побеги (сныть), парциальные кусты (черника) и дерновинки (рыхлокустовые злаки), корневые отпрыски (осот полевой), реже – компактные клоны (безвременник) и даже отдельные листья-вайи (орляк). Иногда, чтобы подчеркнуть различия этих единиц морфологические счётные единицы называют собственно счетными единицами, а фитоценотические счётные единицы – условными счетными единицами.

Фитоценотический подход с использованием фитоценотических счётных единиц к определению численного обилия вида предпочтительнее учета морфологических счётных единиц, поскольку не требует раскопок и ориентируется прежде всего на надземные части растений. Однако возникает вопрос: отражает ли учет фитоценотических счетных единиц структуру

морфологических счётных единиц, в особенности их подземных органов? Иными словами, существуют ли корреляции между числом и строением фитоценологических и морфологических счётных единиц, в особенности структуры их подземных органов. Исследования О. В. Смирновой (1976) показали, что подобные корреляции существуют (табл. 10).

Таким образом, можно примерно рассчитать численную плотность морфологических счётных единиц в популяции и примерно определить по числу фитоценологических счётных единиц их размер, однако, выявить структуру подземных органов морфологических счётных единиц в сущности не удастся (а если удастся, то весьма приблизительно).

Таблица 10

**Число фитоценологических счётных единиц
на 1 морфологическую счётную единицу
у растений разных онтогенетических состояний**

Вид	Онтогенетические состояния морфологической счётной единицы		
	g_1	g_2	g_3
<i>Сныть обыкновенная</i>	3–4	4–5	2–3
<i>Осока волосистая</i>	8–9		–

Современный подход к анализу структуры растений как модульных организмов предполагает выделение у них в качестве основных конструктивных единиц – модулей, то есть закономерно повторяющихся во времени и пространстве частей тела, возникающих в результате одного цикла формообразования (морфогенеза) и образующих непрерывную систему тела растения (Савиных, 1999, 2006). Морфологически модули разнообразны. Они могут быть частями побега (метамерами), целыми побегами (одноосными моноподиально нарастающими, составными или многоосными симподиально нарастающими, моно- и поликарпическими, элементарными, годичными, многолетними скелетными и быстропадающими плодовыми и вегетативными брахибластами), системами побегов (ветвящимися побегами, парциальными кустами, дерновинками, разнообразными партикулами), целыми особями в составе рыхлых и компактных клонов, совокупностями многих особей (плотные клоны-гнезда луковичных и клубнелуковичных растений). Модули включают как надземные, так и подземные части растений, поэтому их анализ позволяет гораздо точнее охарактеризовать подземную сферу растений, чем анализ фитоценологических счётных единиц. Модулями могут быть не только побеги, но и одиночные листья (например, вайи у так называемых шагающих или странствующих папоротников (например, виды *Camptosorus*, *Polystichum*), одиночные розетки вайй (папоротник страусник) или скопления розеток (женский папоротник).

При анализе биоморфа необходимо выделять модули наиболее существенные для габитуса (внешнего облика) растений. Н. П. Савиных

(1999, 2006б) предлагает называть их основными модулями. Они характеризуют жизненные формы взрослых генеративных (у папоротников спороносящих) растений. Так, основной модуль симподиально нарастающих травянистых многолетников – монокарпический побег, то есть побег, большая часть которого отмирает после плодоношения, а в состав многолетних органов растения входит только участок монокарпического побега, несущий почки возобновления. Основные модули динамичны и в процессе своего морфогенеза меняются, последовательно проходя разные морфологические фазы, например, «гипогеогенное корневище – розеточный вегетативный побег – полурозеточный генеративный побег» или «надземный стolon – симподиально нарастающая розетка» и т. п. Следует подчеркнуть, что выражение «монокарпический побег» не вполне корректно. Дело в том, что при его цветении формируется как правило не один цветок, а соцветие, то есть совокупность многих генеративных побегов. Кроме того, на монокарпическом побеге могут появиться боковые силлептические побеги, обычно вегетативно-генеративные, называемые паракладиями. Оценка фитоценологических счётных единиц с позиций модульной организации биоморфы позволяет глубже оценить их структурную организацию, разнообразие и функциональное сходство, проследить динамику их развития как сезонную, так и онтогенетическую.

Попытаемся продемонстрировать преимущество нового подхода к анализу фитоценологических счётных единиц на конкретных примерах вегетативно-подвижных явнополицентрических и ацентрических биоморф.

1. *Ajuga reptans* – живучка ползучая – столонообразующее полурозеточное явнополицентрическое растение (рис. 95). Этот вид повсеместно встречается в средней полосе Европейской части России и его морфология хорошо известна не только профессионалам-ботаникам, но и широкому кругу любителей. Фитоценологические счётные единицы живучки – осенью вегетативные и скрыто генеративные розеточные побеги, весной – розеточные с зачаточными соцветиями, в конце весны – начале лета – полурозеточные столонообразующие генеративные побеги. Основной модуль – монокарпический побег, обычно дициклический, но в зависимости от условий произрастания бывает и моно- и полициклическим. Этот побег в своем развитии проходит три морфологические фазы:

1) удлиненного плагиотропного олиственного побега называемого плетью или столоном, который начинает формироваться в начале лета (обычно в конце мая – в июне) из пазушной почки розеточного листа (начальная вегетативная почка);

2) укореняющийся розеточный побег, формирующийся из верхушечной (промежуточной) почки столона в конце лета – осенью. В почке уже осенью начинают закладываться соцветие тирс, но снаружи оно не видно. Такие

розеточные побеги называют скрыто генеративными. Они зимуют под снегом, столоны к этому времени перегнивают;

3) весной на базе перезимовавшей розетки из ее финальной верхушечной почки вырастает ортотропный участок побега с длинными междоузлиями и соцветием тирсом. Фитоценотическая счётная единица становится полурозеточным генеративным побегом. Он отмирает после обсеменения в середине лета (конец июня – середина июля).

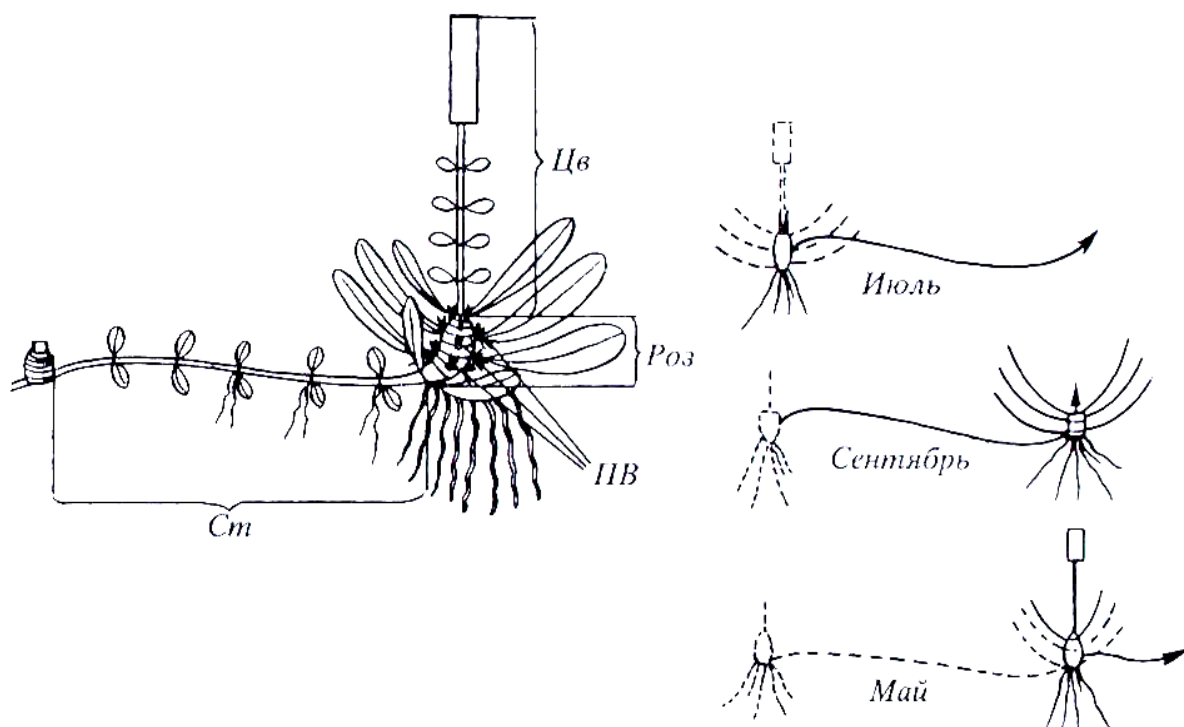


Рис. 95. Основной модуль живучки ползучей (по Т. И. Серебряковой, 2006). Условные обозначения: Ст – стolon-плеть, ПВ – почки возобновления, Роз – розеточный побег, Цв – удлиненный побег с соцветием.

Таким образом, в разные сезоны года меняется биоморфа растения: осенью и зимой это – вегетативно-неподвижные укореняющиеся розеточные растения, весной и в начале лета – полурозеточные с ортотропными генеративными побегами, летом – столонообразующие вегетативно подвижные. Соответственно меняется и фитоценотическая счётная единица, что уже отмечено выше. У живучки, следовательно, мы наблюдаем сезонную смену фенобиоморф, о которых писал А. П. Хохряков (1979, 1981) и которая уже описана в некоторых разделах.

Подземные части розеточных и полурозеточных побегов живучки представлены короткими вертикальными корневищами с мочками придаточных корней (кистекопневная система). На плагитропных столонах

(иногда их называют плетями, поскольку они несут зеленые листья срединной формации) корни либо вообще отсутствуют, либо изредка отрастают в узлах по 1–2 (неявно бахромчатая корневая система). Длина столонов варьирует от 10–15 до 60–80 см и регулирует процесс вегетативного расселения (сарментации), а число столонов на 1 растении (их бывает до 4–5) – эффективность вегетативного размножения и плотность фитоценологических счётных единиц в популяции.

Таким образом, анализ динамики основного модуля живучки ползучей демонстрирует смену его морфологических фаз (столон – вегетативный розеточный побег – полурозеточный вегетативно-генеративный побег) и соответственно сезонную динамику биоморфы растения (фенобиоморфы). Это дает возможность оценить возможности вегетативного расселения и эффективность вегетативного размножения вида. Анализ морфогенеза основного модуля живучки показывает, что этот вид относится к малолетним растениям с быстрой (ежегодной) сменой модулей и их морфологических фаз.

2. *Matteuccia struthiopteris* – страусник обыкновенный. Жизненную форму этого вида обычно описывают как розеточный хамефит с вертикальным мощным корневищем (Гладкова, 1978; Хохряков, 1979, 1981), поскольку верхушечная почка корневища расположена заметно выше поверхности почвы. Правда, в «Биологической флоре Московской области» жизненная форма охарактеризована как «гемикритофит-хамефит с коротким вертикальным стволиком, от подземной части которого отходят корни и столоны» (Нехлюдова, Филин, 1993).

Основной модуль страусника – моноподиально нарастающий побег, который, как и монокарпический побег живучки, в своем морфогенезе проходит 3 морфологические фазы:

1) Гипогеогенное длинное столоновидное горизонтальное корневище (рис. 96, А). В природных популяциях Кавказа и Алтая такие корневища закладываются в базальной части молодых (часто еще подземных, то есть не имеющих развернутых фотосинтезирующих вай) розеток. Внешне эти столоновидные корневища похожи на настоящие столоны по двум признакам: а) они длинные (до 1,5–2 м) и тонкие (0,3–0,6 см в диаметре); б) на них формируются только чешуевидные вайи низовой формации (катафиллы). Однако, имеются и существенные отличия от настоящих столонов: эти корневища многолетние, хотя сравнительно недолговечны – растут в длину под землей до 2–2,5 лет, а перегнивают на 7–9 году жизни, будучи уже коммуникационными, то есть связывающими между собой разновозрастные розетки. Перегнивание ведет к дезинтеграции морфологической счётной единицы и вегетативному размножению страусника.

2) Обычно на втором (реже третьем) году жизни верхушка плагиотропного столоновидного корневища меняет направление роста (становится анизотропной), а междоузлия укорачиваются. Формируется упомянутая выше подземная розетка, состоящая главным образом из катафиллов, хотя на ее верхушке уже могут находиться улитки фотосинтезирующих вай. Любопытно, что наиболее длинные и мощные столоновидные корневища формируются в основаниях этих самых молодых еще подземных розеток. Именно они, будучи геофильными структурами, обеспечивают возобновление новых модулей под землей. Потенциально столоновидные корневища могут сформироваться и выше поверхности почвы, на ортотропных участках коротких корневищ, так называемых «стволиках» (Нехлюдова, Филин, 1993).

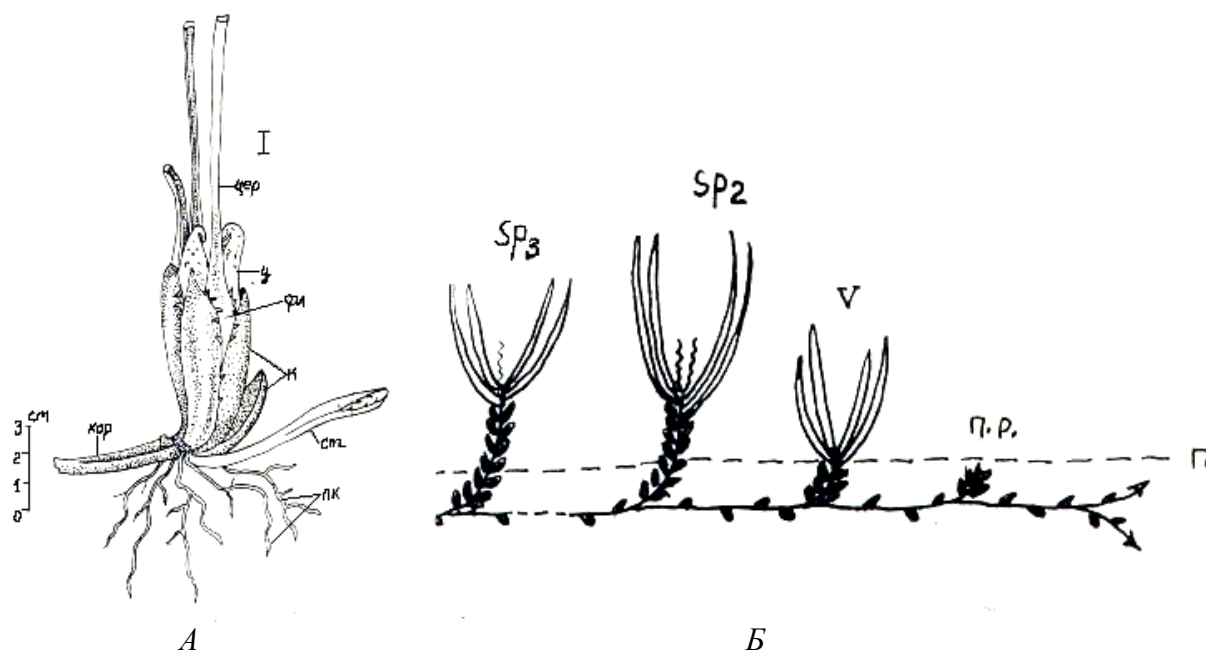


Рис. 96. Страусник обыкновенный. Условные обозначения: А – основание молодой розетки со столоном; Б – система разновозрастных розеточных спорофитов, объединенных коммуникационными корневищами (бывшими столонами). Условные обозначения: кор – коммуникационные корневища, пк – придаточные корни, ст – столон, к – катафиллы, фл – филлоподий, у – улитка, чер – черешок фотосинтезирующей вайи. SP₃ – стареющие спороносящие, SP₂ – средневозрастные спороносящие, V – молодые вегетативные спорофиты.

Однако в природных популяциях подобные зачатки столонов, как правило, нежизнеспособны и быстро отмирают, сохраняясь лишь в особых условиях, в поймах рек, например, при погребении корневища аллювием. В условиях культуры такие столоны обнаруживают положительный геотропизм, изгибаются и растут отвесно вниз, пока не погрузятся в почву (Нехлюдова, Филин, 1993). Понятно, что столоновидные гипогеогенные

корневища, образовавшись на подземных розетках (п.р. на рис. 9б, Б), еще не имеющих собственного фотосинтезирующего аппарата, не могут получить от них необходимые для роста ассимилянты. Этот рост обеспечивают системы разновозрастных розеток, взаимосвязанных коммуникационными корневищами (рис. 9б, Б).

3) На третьей фазе морфогенеза моноподиально нарастающее корневище страусника формирует вертикальное короткое корневище (так называемый «стволик») с воронковидной розеткой изящных перистых листьев-вай, из-за которых страусник и получил свое название. Осевая часть вертикального корневища относительно тонкая (4–6 см в диаметре), основную его массу составляют филлоподии уже отмерших вай, выполняющие запасающие функции и образующие корне-листовой чехол корневища. Взрослые спорофиты страусника обладают тремя формациями вай: низовыми катафиллами, фотосинтезирующими трофофиллами (стерильные вайи) и спороносными (или фертильные). Размеры филлоподиев у этих трех групп вай различны: самые крупные у трофофиллов, у ката- и спорофиллов филлоподии заметно меньше и тоньше. Благодаря различиям в размерах филлоподиев, на вертикальном корневище ежегодно образуются кольцевые перехваты, соответствующие положению ката- и спорофиллов. По числу этих перехватов можно установить условный возраст вертикальных корневищ. Он может достигать 40–50 лет.

Сравнивая морфогенез основных модулей живучки (монокарпический побег) и страусника (моноподиальный побег), мы обнаруживаем у них сходство морфологических фаз. Оба модуля развиваются по алгоритму: плагиотропный удлиненный побег (надземный столон-плеть у живучки и столоновидное гипогоегенное горизонтальное корневище у страусника) – приземный укороченный побег (зимующие розетки живучки, молодые розетки подземные и приземные розетки страусника) – ортотропный побег (полурозеточный генеративный живучки и вертикальное корневище – «стволик» с розеткой вай у страусника).

Первая фаза морфогенеза модулей обеспечивает перемещение растения по площади фитоценоза, вторая и третья фазы – закрепление (укоренение) их в сообществе. Однако временные характеристики этих фаз у исследованных видов принципиально различны. У живучки морфогенез модуля короткий – все три фазы проходят за 1 (реже 2–3) года, причем самые короткие фазы – формирование надземной плети (4–4,5 мес.) и полурозеточного генеративного побега, внепочечная фаза которого длится всего 3–3,5 месяца, а наиболее продолжительна фаза – зимующие розетки (8–9 месяцев). Эти фазы лишь частично перекрываются во времени, и популяции живучки в разные сезоны года представлены разными фазами, то есть разными фенобиоморфами: розеточными вегетативными (осень, зима); полурозеточными генеративными (конец весны – начало лета),

столонообразующими генеративными (середина – конец лета), то есть имеют место сезонные флуктуации онтогенетической структуры ценопопуляции.

У страусника же морфогенез основного модуля длится несколько десятилетий. Первая и вторая фазы его сравнительно короткие: столоновидное корневище растёт под землей, соответственно увеличивает свою длину в течение 2–2,5 лет, а затем существует в качестве коммуникационного ещё 5–7 лет, подземные и молодые надземные розетки существуют всего 2–3 года (это самая короткая фаза), а спорофиты с вертикальными корневищами могут жить, как уже отмечалось, до 40–50 лет. Таким образом продолжительность последней морфологической фазы вполне сопоставима с возрастом деревьев. Структурно спорофиты, находящиеся в третьей фазе, похожи на розеточные деревья, недаром их вертикальные корневища называют «стволиками». Именно такие растения преобладают в популяциях страусника и их жизненная форма считается характерной для вида. Соответственно, фитоценотические счётные единицы страусника – это короткие вертикальные корневища, увенчанные розетками вайй часто диморфных (трофо- и спорофиллы). Эти розеточные спорофиты могут расти поодиночке (в стареющих и старых популяциях), а чаще связаны по несколько друг с другом коммуникационными подземными столоновидными корневищами, образуя морфологические счётные единицы. Столоновидные корневища обеспечивают виду четыре жизненно важные функции: вегетативное расселение, увеличение числа фитоценотических счётных единиц, то есть вегетативное размножение, относительно равномерное размещение фитоценотических счётных единиц в фитоценозе, расположение подземных и приземных розеток с молодыми столоновидными корневищами преимущественно на периферии зарослей страусника, что приводит к их возрастной зональности и кольцевому разрастанию. В целом в популяции страусника создается иллюзия однообразия фитоценотических счётных единиц и их равномерного размещения по площади ценоза.

3. *Pteridium aquilinum* – орляк обыкновенный. Жизненную форму этого вида определяют как ацентрический безрозеточный длиннокорневищный травянистый многолетник, геофит (Шорина, Ершова, 1990). Этот вид часто господствует в травянистом ярусе сосновых лесов, где его клоны – заросли могут занимать площади в десятки гектар и иметь возраст 600–800 (и даже 1200) лет (Oinonen, 1967a, б). Раскопки таких зарослей показывают, что морфологических счётных единиц в них сравнительно немного, но зато каждая из них обладает обширной системой подземных корневищ и множеством фотосинтезирующих вайй. Морфологические счётные единицы орляка были исследованы в 1978 году в молодых 30-летних посадках сосны на второй надпойменной террасе реки Угры вблизи деревни Дворцы Калужской области. С помощью 4 студенток и с участием Н. М. Григорьевой, научного сотрудника проблемной

биологической лаборатории МПГУ, была раскопана площадь в 300 м², на которой были обнаружены 3 крупные морфологические счётные единицы и 4 мелкие (Шорина, 1981). Первые мы назвали жизнеспособными и вторые нежизнеспособными (табл. 11).

Таблица 11

Количественная характеристика жизнеспособных и нежизнеспособных морфологических счётных единиц орляка

Категории морфологической счётной единицы	№	Общая площадь, м ²	Длина скелетных корневищ	Условный возраст	Число живых вай
<i>Жизнеспособные</i>	1	56,9	159,4	54	80
	2	27,0	80,0	41	54
<i>Нежизнеспособные (опад)</i>	3	1,0	2,3	8	–
	4	1,0	0,6	8	–

Как видно из таблицы 11 жизнеспособные морфологические счётные единицы характеризуются большой суммарной длиной корневищ, множеством вай и почек возобновления. Корневища таких особей дифференцированы на длинные скелетные, не формирующие вайи, то есть безлистные (Webster, Steeres, 1958) и короткие олиственные, образующиеся на длинных ежегодно попеременно то справа, то слева. Эти закономерности ветвления позволяют определить условный возраст длинных корневищ. Он может достигать 50–70 лет. Вайи формируются только на специализированных коротких корневищах, но не ежегодно, а с перерывами в два-три года. Максимальная продолжительность жизни коротких корневищ – 14–17 лет, и в годы, когда вайи на них не разворачиваются, они представляют собой биологический аналог спящих почек. Таким образом, вайи разворачиваются на некотором довольно большом удалении от верхушек длинных корневищ и каждый год на новом месте. В целом, система корневищ жизнеспособных морфологических счётных единиц напоминает побеговые системы ветвей деревьев с длинными многолетними скелетными осями и недолговечными специализированными боковыми короткими побегами – плодушками (рис. 97).

У жизнеспособных морфологических счётных единиц можно выделить три зоны, отличающиеся числом, строением корневищ, количеством вай, живых коротких корневищ. В периферической зоне (она же пионерная или зона освоения) сосредоточены дистальные растущие участки скелетных корневищ, здесь находится множество живых коротких корневищ, но относительно мало развернувшихся вай. Следующая зона насыщения (или зрелости), где плотность зеленых развернувшихся вай максимальна, скелетные корневища переплетаются в густую сеть, а живых коротких корневищ все еще довольно много. Еще дальше от периферической зоны располагается зона дряхления (или старения, деградаци), в которой фотосинтезирующие вайи отсутствуют, а под землей множество корневищ,

частично перегнивших, причем преобладающее большинство коротких корневищ уже отмерли. Нежизнеспособные морфологические счётные единицы, представляющие фрагменты системы корневищ с 1–2 вайями (см. табл. 11), встречаются в зоне переходной между зонами зрелости и дряхления.



Рис. 97. Схема морфологической счетной единицы средневозрастного спорофита орляка. Условные обозначения: 1 – длинные лидирующие корневища безлистные, 2 – укороченные живые корневища, 3 – отмершие укороченные корневища, 4 – фотосинтезирующие вайи, 5 – отмершие длинные корневища, 6 – границы возрастных зон особи: а – зона освоения, б – зона насыщения, в – зона дряхления.

Эта картина возрастной зональности морфологических счётных единиц в общих чертах схожа с возрастной зональностью зарослей популяций орляка, описанной А. Watt (1940, 1947, 1976), на пустошах Англии в сукцессионных рядах пастбищных фитоценозов. Таким образом, структурная организация спорофита, то есть морфологической счётной единицы, и популяции, как совокупности многих морфологических счётных единиц, очень похожи, что свидетельствует о размытости границ между особями и

популяциями у ацентрических биоморф, подобных таковой у орляка (Шорина, 1981). Любопытно соотношение размеров трех зон, выделенных у морфологической счётной единицы. Примерно $2/3$ всей площади, занятой морфологической счётной единицей, приходится на зону освоения, где растение представлено в основном подземными органами, менее $1/3$ – на зону зрелости и только $1/8$ – на зону дряхления.

Описанные выше картины возрастной зональности морфологических счётных единиц хорошо выражены в тех случаях, когда корневища орляка располагаются в почве на одной глубине и сравнительно близко к поверхности, то есть в случае одноярусной структуры подземных органов. Если же корневища находятся в почве на разной глубине, образуя многоярусную подземную структуру, возрастная зональность выражена нечетко или вообще отсутствует. Это показали раскопки подземных органов орляка на среднегорных лугах Западного Закавказья (наши данные) и в черневой тайге Салаирского кряжа (данные Н. Н. Лацинского–млад., устные сообщения).

Фитоценотическими счётными единицами у орляка служат вайи. Обычно численное и проективное обилие вида оценивают именно по ним, при этом иногда происходят забавные ошибки из-за непонимания различий между морфологической и фитоценотической счётной единицей у орляка. Так, В. А. Костина (1979) описывает интересную находку орляка на границе его ареала в Ловозерской тундре на Кольском полуострове, указывает, что было обнаружено мало растений, всего 15 экземпляров. Очевидно, что речь здесь идет о вайях (фитоценотических счётных единицах), а не о морфологических счётных единицах.

Естественно, возникает вопрос, отражает ли плотность и структура фитоценотических счётных единиц возрастную зональность зарослей и соответственно строение подземных органов орляка. Как показали исследования, некоторые корреляции намечаются. Так, зоны зрелости (насыщения) характеризуются наиболее крупными и густо растущими вайями (фитоценотическими счётными единицами), а в зоне дряхления вайи обычно мелкие и растут разреженно. Однако, выделять возрастные зоны только по надземным органам нельзя, поскольку корреляции между строением над- и подземных органов нечеткие и их необходимо уточнять, проводя раскопки, если не сплошные (хотя они дают наиболее точные результаты), то точечные, размещенные по заросли случайным образом.

Фитоценотические счётные единицы (вайи) отличаются морфологическим однообразием, что связано с их генетическим единством, так как во многих случаях они принадлежат к одному клону. Это подтверждают клональные анализы зарослей вайи. Как показали исследования Н. А. Поскальнюк (2007), в зарослях орляка, господствующих в травяном ярусе сосновых лесов Западной Сибири, используя признак-

маркер – форму нектариев на рахисах вайи, удастся выделить чаще всего один, реже 2–3 клона.

Хотя фитоценотические счётные единицы орляка биоморфологически мало информативны, однако именно они наиболее удобны при определении плотности, жизненного состояния и возрастной зональности его зарослей. Исследования же морфологических счётных единиц чрезвычайно затруднены из-за их крупных размеров и необходимости обширных тщательных раскопок, хотя именно они и представляют основной модуль биоморфы орляка.

Выводы:

1. Основной модуль биоморф у ряда высших растений – монокарпический побег (цветковые с симподиальным нарастанием побеговых систем) и моноподиальный побег у высших споровых.
2. Ускорение темпов морфогенеза основных модулей – главная причина динамичности биоморф, их сезонной и морфогенетической изменчивости.
3. Длительные циклы формообразования основных модулей (10 лет и более) создают иллюзию биоморфологического однообразия популяций.
4. Наибольшее несоответствие между числом и строением морфологических и фитоценотических счётных единиц обнаружено у ацентрических биоморф.
5. Использование концепции модульной организации растений перспективно для разносторонней оценки разнообразия и динамики биоморф.

6.5. Мониторинговое исследование ценопопуляции *Calypso bulbosa* в Кировской области

Многие виды семейства *Orchidaceae* – это редкие и исчезающие растения, нуждающиеся в охране. Однако вблизи северных границ ареала виды семейства *Orchidaceae* изучены достаточно слабо, особенно на северо-востоке европейской части России, в частности в Кировской области. Это делает актуальным изучение орхидей Волго-Вятского региона в основном для разработки рекомендаций по охране редких видов и сохранению биоразнообразия.

С этой целью на территории Кировской области в 2007–2008 годах было проведено мониторинговое исследование ценопопуляции *Calypso bulbosa*. Изученная ценопопуляция произрастает в окрестностях деревни Сапожнята (Слободской район). Ценопопуляцию изучали методом постоянных площадей, закладки учетных площадок размером 1 м^2 по случайному принципу. В качестве основных параметров для характеристики ценопопуляции определяли численность особей с баллами по оценке численности (Денисова с соавт., 1986), площадь и среднюю плотность растений на 1 м^2 . Для выявления эколого-фитоценотической приуроченности вида проводили геоботаническое описание по общепринятым методикам (Шенников, 1964). Возрастные группы выделяли по общепринятым для

орхидных морфологическим параметрам: по количеству и размерам листьев, числу жилок на них и т. д.

Calypso bulbosa (L.) Oakes – калипсо клубневая – по общему ареалу является северовосточноевропейско-азиатско-североамериканским видом (Цвелев, 2000). И. И. Татаренко (1996) определяет жизненную форму калипсо как короткокорневищноклубнелуковичное зимнезеленое многолетнее травянистое растение. На территории Кировской области вид произрастает в центральных и восточных районах, в различных фитоценологических условиях: тенистых ельниках зеленомошниковых, елово-пихтовых, елово-сосновых лесах, по береговым склонам, поросшим лесом. Цветет в мае-июне, в условиях области – не каждый год. Плодоносит в августе.

Calypso bulbosa является редким видом; она внесена в Красные книги РСФСР (1988) и Кировской области (2001).

Исследованная ценопопуляция *Calypso bulbosa* произрастает в пределах ельника-зеленомошника кислично-черничного. Сомкнутость крон *Picea abies* 0,5; кустарников – 0,4. Кустарниковый ярус представлен *Lonicera xylosteum*, *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Frangula alnus*, *Rosa cinnamomea*, *Rubus idaeus*, *Salix caprea*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 70–80%: *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Fragaria vesca*, *Veronica officinalis*, *Veronica chamaedrys*, *Orthilia secunda*, *Asarum europaeum*, *Luzula pilosa*, *Majanthemum bifolium*, *Viola* sp., *Ajuga reptans*, *Geum rivale*, *Galium mollugo*, *Alchemilla vulgaris* и др. За счетную единицу в популяционных исследованиях был принят надземный побег.

Скопления *Calypso bulbosa* часто формируются вдоль лесных троп, где снижена конкуренция с другими видами и имеются лучшие условия для прорастания семян. На участках с высоким общим проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса скопления этого вида отсутствуют.

Ценопопуляция первого года исследования (ЦП 1) образована 90 особями (3 балл оценки численности), занимает площадь 12 м². Средняя плотность 7,5 особей на 1 м². Возрастной спектр этой ценопопуляции – нормальный, полночленный, правосторонний. Доля ювенильных (j) особей составила 18%, имматурных (im) – 23%, виргинильных (v) – 37%, генеративных (g) – 22%.

Ценопопуляция второго года исследования (ЦП 2) образована 77 особями (3 балл оценки численности), занимает площадь 14 м². Средняя плотность 5,5 особей на 1 м². Общепринятые морфометрические параметры приведены в таблице 12.

Возрастной спектр ценопопуляции второго года исследования оказался нормальным, полночленным, правосторонним. Доля ювенильных особей составила 18,2%, имматурных – 13%, виргинильных – 35%, генеративных – 33,8%.

Морфометрическая характеристика онтогенетических состояний
Calypso bulbosa в пределах ценопопуляции второго года исследования

№ п/п	Параметр	Онтогенетическое состояние*				
		p	j	im	v	g
1	высота цветоноса, см	–	–	–	–	$10,3 \pm 0,5$ 5,5–17,4
2	длина листа, см	–	$3,2 \pm 0,2$ 1,9–5,0	$3,8 \pm 0,4$ 2,3–6,0	$4,8 \pm 0,2$ 2,5–7,5	$5,8 \pm 0,1$ 4,5–7,2
3	ширина листа, см	–	$1,0 \pm 0,0$ 0,5–1,3	$1,4 \pm 0,2$ 1,0–2,6	$2,0 \pm 0,1$ 1,2–3,0	$2,7 \pm 0,1$ 1,7–3,9

* числитель – среднее значение параметра \pm стандартная ошибка; знаменатель – минимальное и максимальное значение параметра

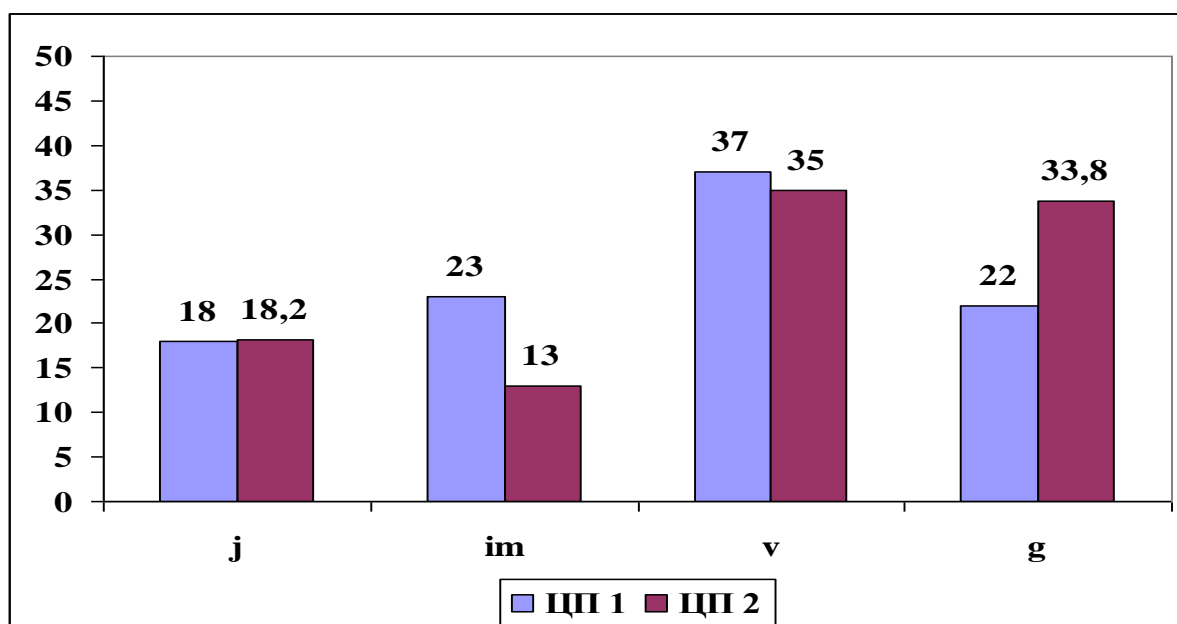


Рис. 98. Возрастные спектры ценопопуляции *Calypso bulbosa* в разные годы.

Сравнивая ценопопуляции первого и второго годов исследования, можно выявить различие в их численности и плотности, а также в возрастном спектре (рис. 98). Данные различия, вероятно, связаны с сукцессионными процессами в фитоценозе и с влиянием антропогенной нагрузки.

В целом, ценопопуляция *Calypso bulbosa* чувствует себя хорошо, существенных изменений в ее структуре не произошло. *C. bulbosa* является малоподвижным видом, и ценопопуляции имеют относительно стабильную пространственную структуру. Лимитирующими факторами для вида являются рубка леса, лесные пожары, мелиоративные работы, так как корневая система растения располагается в слое сильно разложившейся подстилки. Кроме того, из-за декоративности цветки собирают на букеты,

особенно в окрестностях крупных населенных пунктов. При отсутствии чрезмерной рекреации ценопопуляция, вероятно, будет развиваться в том же направлении.

6.6. Поливариантность онтогенеза каудексовых травянистых растений в связи с условиями обитания

Работа проведена в рамках популяционной морфологии растений. Целью этого раздела ботаники, по определению Л. А. Жуковой (2004), является изучение разнообразных жизненных форм, изменчивости биометрических параметров, корневых и побеговых систем на разных этапах онтогенеза, темпов онтогенеза, длительности онтогенетических состояний, частоты встречаемости каждого из этих признаков в пределах одной или разных ценопопуляций одного вида.

Каудексовые растения – короставник полевой (*Knautia arvensis* (L.) Coult.) и цмин песчаный (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.) – изучены в природных сообществах Республик Марий Эл и Чувашия, а также в посадках на агробиологической станции Марийского государственного университета.

Жизненную форму растений характеризовали по особям зрелого генеративного онтогенетического состояния. Онтогенетическое разнообразие описывали на основе концепции дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975), размерную, морфологическую и динамическую поливариантность онтогенеза – по классификации Л. А. Жуковой (1995). Соцветия характеризовали с позиций W. Troll (1964), Т. В. Кузнецовой с соавт. (1992). Сравнение разных типов биоморф и соцветий проводили с использованием точного критерия Фишера по программе Rsecest.

Knautia arvensis и *Helichrysum arenarium* – травянистые многолетние летнезеленые вегетативно-неподвижные многолетники поликарпики, с моно- или дициклическими ортотропными полурозеточными побегами.

Knautia arvensis встречается в лесной зоне довольно часто на сухих злаково-разнотравных лугах, сырых лесных опушках, залежах, сорных местах, по кустарникам; предпочитает плодородные, гумусированные почвы. Это очень распространенный и весьма экологически устойчивый вид. Изучены ценопопуляции: 1 – на опушке хвойно-мелколиственного леса; 2 и 3 – на пойменных разнотравных лугах; 4 и 5 – на суходольных разнотравных лугах.

Helichrysum arenarium предпочитает песчаные почвы в сосновых лесах. На территории Республики Марий Эл расположена северная часть ареала вида. Он занесен в Красную книгу Республики Марий Эл как вид с сокращающейся численностью популяций (Абрамов, 1997). Это связано не только с расположением цмина на границе ареала, но и с использованием его населением в качестве лекарственного сырья и для букетов. Единичные природные местообитания этого вида изучены нами в сосняках лишайниковых.

Монокарпические побеги *Helichrysum arenarium* и *Knautia arvensis* однотипны по наличию структурно-функциональных зон. Геофильная часть побега (в будущем – резид многолетней части особи) может быть оценена как нижняя зона торможения. Выше расположен участок побега с почками возобновления – зона возобновления. В надземной части побега выделяются типичные для многолетних трав (Борисова, Попова, 1990) средняя зона торможения, зона обогащения и терминальное соцветие.

Для монокарпических побегов *Knautia arvensis* характерен листовой полиморфизм. Листья низовой формации чешуевидные; срединной формации – двух видов: продолговато-ланцетные черешковые при основании побега, а расположенные выше – перистораздельные сидячие, с ланцетными долями, из которых верхняя крупнее других; в пазухах ещё более редуцированных листьев верховой формации, расположены боковые соцветия. Самые верхние листья побега – прицветники.

В основе всех типов поливариантности лежит модульная организация растений (Савиных, 2006а). С помощью трех типов модулей: элементарного, универсального, основного можно объяснить все типы поливариантности онтогенеза растений (Савиных, 2007а).

Поливариантность путей онтогенеза обусловлена интенсивностью и типом ветвления монокарпического побега (универсального модуля). В ювенильном онтогенетическом состоянии у *Knautia arvensis* и в имматурном у *Helichrysum arenarium* формируются онтобиоморфы, которые определяют дальнейший ход онтоморфогенеза. Ранее подобная поливариантность онтогенеза каудексовых растений была описана Е. В. Пичугиной (2007) у *Jurinea cyanoides* – наголоватки васильковой на северо-восточной границе ее ареала.

Если особь продолжает нарастать моноподиально – формируется моноподиально нарастающее растение с одноглавым каудексом. Весенние заморозки, засыпание растений почвой, вытаптывание, случайная обрезка повреждают верхушечную почку и стимулируют рост пазушных, что приводит к смене моноподиального нарастания на симподиальное. Если в результате перевершинивания образуется только один побег замещения – формируется симподиально нарастающее растение с одноглавым каудексом. Если образуется два и более побегов замещения, растение имеет вид – симподиально нарастающей стержнекорневой особи с дву- или многоглавым каудексом.

У *Helichrysum arenarium* нами выделено 2 биоморфы – симподиальное полурозеточное растение с одноглавым и многоглавым каудексом. У особей с многоглавым каудексом возможно ярусное расположение удлиненных и укороченных каудикул. Удлиненные части каудикул Е. Л. Нухимовский (1997) назвал ярусом ветвления из оснований новых побегов. Такое ярусное образование из удлиненных и укороченных каудикул может формироваться

при многократном засыпании базальных участков побегов песком. Возможно развитие длинноветвистого каудекса или чередование удлиненных и компактных каудикул. Образование вынужденно удлиненного ветвистого подземного каудекса у *Helichrysum arenarium* отмечено нами на песчаных склонах (рис. 99, 2). Ранее это явление отмечал у цмина Е. Л. Нухимовский (1997) в условиях эрозийно-неустойчивых субстратов. При относительно постоянном уровне поверхности почвы у *H. arenarium* происходит сильное укорочение междоузлий и сближение каудикул, в результате чего образуется компактный каудекс в виде подушки (рис. 99, 3). Такие растения отмечены в сосняках лишайниковых.



Рис. 99. Варианты биоморф *Helichrysum arenarium*. Условные обозначения: 1 – симподиальное полурозеточное растение с одноглавым каудексом, 2 – симподиальное полурозеточное растение с многоглавым вынужденно удлиненным каудексом; 3 – симподиальное полурозеточное растение с сильно укороченными и сближенными каудикулами (компактный каудекс).

У *Knautia arvensis* выделено 4 биоморфы: с одноглавым каудексом при моноподиальном нарастании побегов (эти растения монокарпические и отмирают после первого цветения); с одно-, дву-, многоглавым каудексом при симподиальном нарастании побегов (Илюшечкина, 2007). Во всех онтогенетических состояниях преобладают особи с одноглавым каудексом при симподиальном нарастании побегов. Особи с одноглавым каудексом и моноподиальным нарастанием побегов характерны для прегенеративного и генеративного периода и не обнаружены в субсенильном и сенильном онтогенетическом состояниях. Дву- и многоглавый каудекс при симподиальном нарастании побегов характерен для особей генеративного периода, виргинильных и субсенильных (рис. 100). Во всех изученных природных ценопопуляциях преобладают особи с одноглавым каудексом и

симподиальным нарастанием побегов. В ценопопуляции 1, расположенной на очень бедных азотом почвах (опушка хвойно-мелколиственного леса), особи с одноглавым каудексом и моноподиальным нарастанием отсутствовали (рис. 101). При сравнении (точный критерий Фишера) всех ценопопуляций между собой установлено различие ($P < 0,05$) их по встречаемости разных биоморф.



Рис. 100. Частота встречаемости выделенных типов биоморф *Knautia arvensis* в разных онтогенетических состояниях. Условные обозначения: 1 – с одноглавым каудексом и моноподиальным нарастанием побегов, 2 – с одноглавым каудексом и симподиальным нарастанием побегов, 3 – с двуглавым каудексом и симподиальным нарастанием побегов, 4 – с многоглавым каудексом и симподиальным нарастанием побегов.

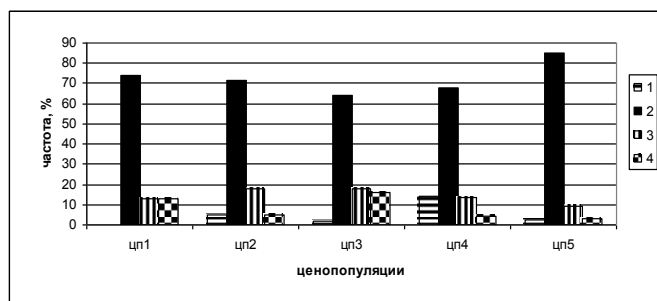


Рис. 101. Частота встречаемости разных типов биоморф *Knautia arvensis* в изученных ценопопуляциях. Условные обозначения: 1 – с одноглавым каудексом и моноподиальным нарастанием побегов, 2 – с одноглавым каудексом и симподиальным нарастанием побегов, 3 – с двуглавым каудексом и симподиальным нарастанием побегов, 4 – с многоглавым каудексом и симподиальным нарастанием побегов.

Морфологическая поливариантность проявляется в многообразии морфологических структур особей, в том числе побеговых систем, и в частности соцветий, смене биоморф – следовательно на уровне элементарных и основных модулей.

Объединенное соцветие *Helychrysum arenarium* – щитковидная метелка из корзинок (Кузнецова с соавт, 1992; Губанов с соавт., 2004). Флоральной единицей может быть как отдельная корзинка, так и щиток из корзинок, где

число их изменяется от 2 до 5. В зрелом и старом генеративном онтогенетическом состояниях возможна редукция терминальной флоральной единицы. У зрелых генеративных особей порядок ветвления соцветия выше, чем у особей остальных онтогенетических состояний.

Соцветие *Knautia arvensis* более вариабельно. Флоральная единица – головка (Кузнецова с соавт., 1992; Губанов с соавт., 2004). По определению И. А. Губанова с соавторами (2004) соцветия *K. arvensis* (головки), очень похожи на корзинки сложноцветных. По-видимому, в действительности флоральные единицы этого растения имеют более сложное строение. Для выяснения этого необходимы детальные исследования. В настоящей работе вслед за вышеупомянутыми авторами мы называем парциальные соцветия короставника головками. В природных ценопопуляциях встречено 22 варианта структуры соцветия *K. arvensis*. В зависимости от степени ветвления и длины междоузлий метамеров синфлоресценции они объединены в четыре группы:

- 1) типичное соцветие: закрытая кисть из головок, при наличии паракладиев – метелка из головок;
- 2) терминальная головка (флоральная единица);
- 3) редукция паракладиев и (или) терминальной флоральной единицы;
- 4) мутовка из трех паракладиев, образующаяся при сильном сближении узлов.

В ценопопуляции 1 на опушке хвойно-мелколиственного леса и ценопопуляции 5 на разнотравном лугу преобладали типичные соцветия *Knautia arvensis*. На пойменных лугах (ценопопуляции 2 и 3) и на разнотравном лугу (ценопопуляция 4) преобладали особи с соцветиями, имеющими только одну терминальную головку. Доля соцветий, имеющих мутовку из трех паракладиев, невелика и они отмечены только на разнотравном лугу (рис. 102).



Рис 102. Частота встречаемости разных типов соцветий в ценопопуляциях *Knautia arvensis*.

Размерная поливариантность как разная жизненность особей одного онтогенетического состояния в пределах ценопопуляции может быть обусловлена изменением числа элементарных модулей, характером и интенсивностью ветвления побегов. У особей *Helychrysum arenarium*,

произрастающих в лесостепных фитоценозах с более богатыми солями почвами, вегетативных, вегетативно-генеративных побегов, корзинок в соцветии (рис. 103) больше, чем у растений из лесных фитоценозов с более бедными почвами (сосняки лишайниковые), особенно на границе своего ареала (Илюшечкина, Петухова, 2004). Регуляция числа элементарных и универсальных модулей позволяет этому виду расширить границы ареала и таким образом «вписаться» в среду с не совсем оптимальными условиями для жизни. Такое «вращание в среду» (по образному выражению Н. Н. Марфенина, 1999) обеспечивает поддержание численности и довольно стабильное существование ценопопуляций на границе ареала. Это демонстрирует и динамика онтогенетических спектров ценопопуляций (рис. 104), когда, не смотря на малую долю особей генеративного периода, доля особей молодой части ценопопуляции довольно высока и поддерживается на протяжении ряда лет (Илюшечкина, 2007). Характерный спектр ценопопуляций этого вида для лесных фитоценозов – двувершинный. Минимальную долю особей генеративного периода можно объяснить либо отмиранием их на более ранних этапах онтогенеза, либо переходом из виргинильного состояния сразу в постгенеративный период (рис. 105). Характерный спектр *H. arenarium* в пределах своего ареала на более богатых почвах трехвершинный, здесь добавляется значительная доля особей зрелого генеративного онтогенетического состояния (рис. 106).

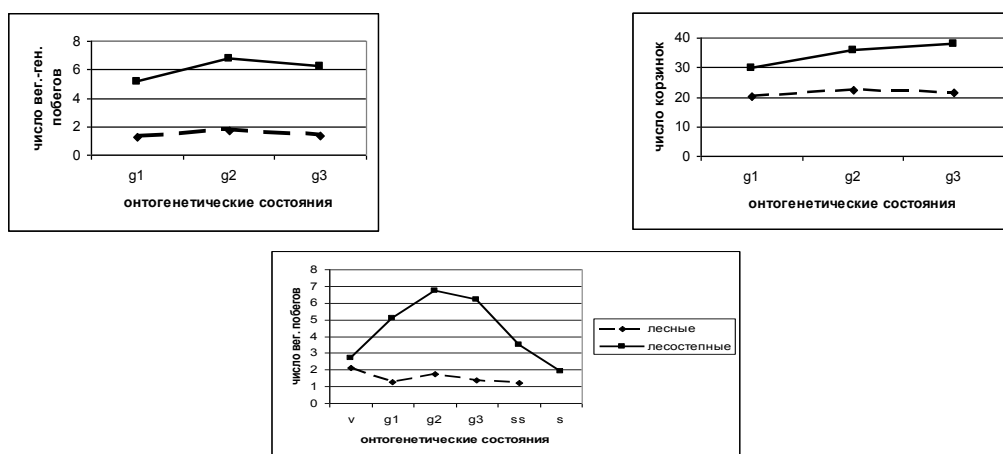
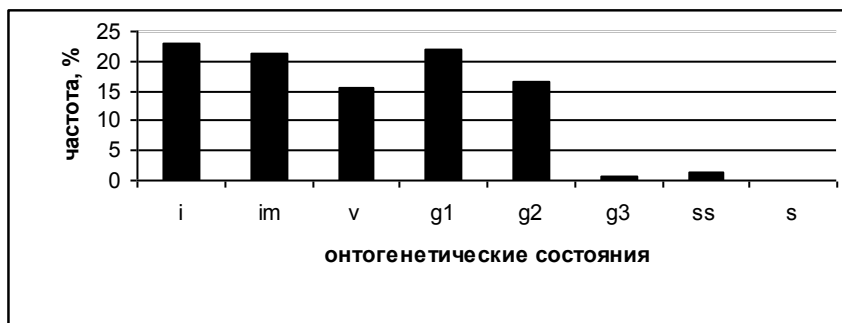


Рис. 103. Изменчивость морфометрических параметров *Helichrysum arenarium* в природных ценопопуляциях: лесные фитоценозы – Республика Марий Эл, лесостепные фитоценозы – Республика Чувашия.

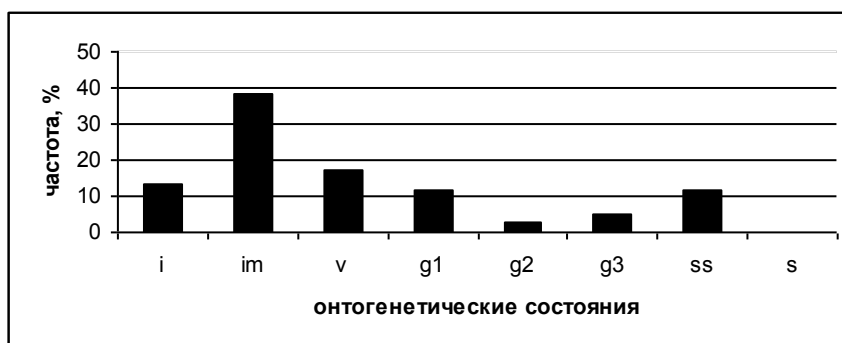
Для *Knautia arvensis* разработаны трёхбалльные шкалы жизненности, на основе которых построены виталитетные спектры ценопопуляций. Оказалось, что они могут быть как равновесными с равной долей особей разных баллов жизненности, так и процветающими с преобладанием особей с максимальным баллом жизненности. Депрессивных ценопопуляций, где преобладают особи с минимальным баллом жизненности, не обнаружено.



2000 год



2001 год



2002 год

Рис. 104. Динамика онтогенетической структуры природных ценопопуляций *Helichrysum arenarium*.

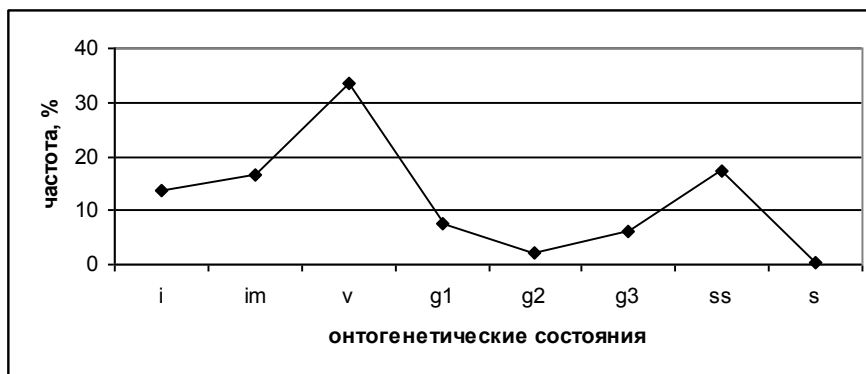


Рис. 105. Характерный онтогенетический спектр *Helichrysum arenarium* в лесных ценопопуляциях Республики Марий Эл.

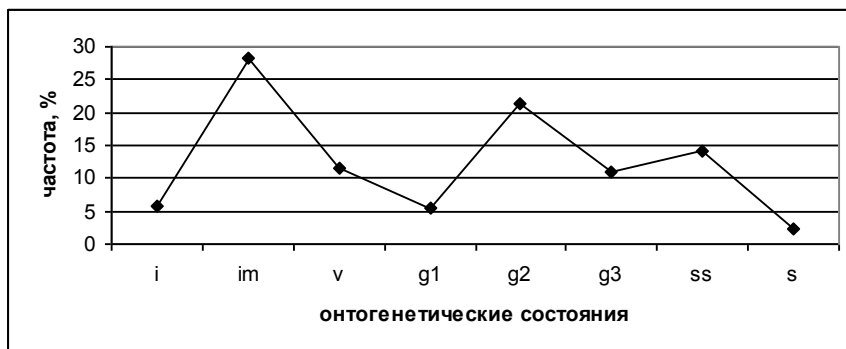


Рис. 106. Характерный онтогенетический спектр *Helichrysum arenarium* в лесостепных ценопопуляциях Республики Чувашия.

Таким образом, устойчивое существование каудексовых многолетних травянистых растений обеспечивает на органном уровне морфологическая поливариантность побегов и побеговых систем; на организменном – поливариантность путей онтогенеза и темпов развития, размерная поливариантность; на популяционно-видовом – особенности онтогенетической и виталитетной структуры их ценопопуляций.

По мере накопления сведений о биоморфологии растений всё чаще к её данным обращаются представители других биологических дисциплин, в первую очередь – специалисты по систематике и популяционной биологии. Не случайно систематики в своих работах стали оценивать внешний вид растений и особенности их строения в разных онтогенетических состояниях, модели побегообразования у близкородственных видов. Стало очевидным, что популяционные исследования наиболее плодотворны на базе биоморфологических данных и в большей степени способны помочь оценить популяционную жизнь растений. По-видимому, эти взаимоотношения со временем станут более тесными и плодотворными и приведут к существенно новым представлениям о жизни растения.

ГЛАВА VII. ДРУГИЕ ВОПРОСЫ БИОМОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Биоморфология растений тесно связана с другими разделами общего блока наук, который можно объединить под названием «теоретическая морфология растений». В смежных разделах биоморфологи часто находят как ключи к пониманию изучаемых ими процессов, так и новые вопросы, разрешаемые силами самой биоморфологии. Некоторые такие смежные вопросы освещены в этой главе. Мы приводим эти материалы без специального заключения, имея в виду, что они лишь основа для последующих биоморфологических исследований.

7.1. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения формирования структуры растения³⁹

По мнению Т. Б. Батыгиной (1987), каллус – гетерогенная интегрированная структура (система), образующаяся в результате пролиферации клеток на поверхности отдельных структур растительного организма; каллус формируется, как правило, из исходно разных клеток генеративных или вегетативных органов; состоит из групп неоднородных клеток, имеющих морфогенетические потенции, которые реализуются различными путями морфогенеза (эмбриоидогенез, органогенез, гистогенез). Морфогенетические потенции клеток каллуса видоспецифичны и могут меняться в процессе развития, что в определенной степени зависит как от различных факторов (температура, влажность, сроки культивирования), так и от характера связей между группами клеток в каллусе, что, в свою очередь, обусловлено их формой и размером (критической массой).

Особый интерес вызывает такой путь морфогенеза *in vitro*, как гемморизогенез – тип органогенеза, состоящий в формировании почки (*gemma*) и корня (*rhizos*) (Батыгина, 1987). Этот тип органогенеза ранее детально изучен в лаборатории генетики и цитологии растений Института биологии Уфимского НЦ РАН в сотрудничестве с лабораторией эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (зав. лабораторией – член-корр. РАН Т. Б. Батыгина) на примере культивируемых *in vitro* андроклинных каллусов яровой мягкой пшеницы. На модельном объекте – гибридной линии Фотос – выявлены цитогистологические и цитофизиологические особенности формирования как каллусов, так и почек и корней в них (Круглова, 2001; Круглова с соавт., 2005; Батыгина с соавт., 2008).

Цель данной работы – проанализировать этапы гемморизогенеза в морфогенных каллусах зародышевого происхождения в динамике культивирования *in vitro*. Исследования проведены на том же объекте –

³⁹ Исследования поддержаны РФФИ-Поволжье (грант 08-04-97405) и программой «Ведущие научные школы РФ» (гранты НШ 4834.2006.4 и НШ 2096.2008.4, лидер школы – Т. Б. Батыгина).

гибридной линии Фотос. Для получения морфогенных каллусов использовали метод культуры *in vitro* незрелых зародышей пшеницы (Суханов, Папазян, 1983) в модификации И. Ф. Шаяхметова (2007). Цитогистологический анализ вели с применением методов световой микроскопии, модифицированных применительно к культивируемым *in vitro* растительным объектам (Круглова с соавт., 2008).

Экспериментальные данные получены совместно с сотрудниками лаборатории генетики и цитологии растений Института биологии Уфимского НЦ РАН канд. биол. наук А. А. Катасоновой и канд. биол. наук О. А. Сельдимировой.

Установлено, что гемморизогенез *in vitro* складывается из двух этапов: сначала в морфогенном каллусе экзогенно формируется почка, затем эндогенно формируется корень. Первоочередное формирование почки по сравнению с корнем при гемморизогенезе *in vitro* отмечено многими авторами на примере каллусов различного происхождения (см. обзор: Круглова, 2008).

Цито-гистологическими исследованиями выявлено, что начальным этапом гемморизогенеза (как и всех других выявленных путей морфогенеза *in vitro* в каллусной культуре незрелых зародышей у объекта исследований) является формирование в морфогенном каллусе групп клеток – морфогенетических очагов. Морфогенетический очаг постепенно разрастается; клетки каллуса, окружающие очаг, постепенно дегенерируют. Под разрушающимися клетками каллуса наблюдается оформление эпидермального слоя морфогенетического очага, параллельно поверхности которого начинается дифференциация меристематической зоны. Морфогенетический очаг постепенно оказывается на поверхности каллуса. Интенсивные деления клеток меристематической зоны ведут как к нарастанию массы каллуса, так и к многочисленным инвагинациям его поверхности. Заложение примордиев первых листьев происходит экзогенно на поверхности морфогенетических очагов. При этом к образованию примордиев ведут активные периклинальные деления клеток субэпидермальных слоев меристематической зоны. Примордии первых листьев постепенно развиваются в первые листья, и формируется почка, сходная с почкой в естественных условиях (Васильев с соавт., 1988; Батыгина, Васильева, 2002; Серебрякова с соавт., 2006). Постепенно формируются и листья второго порядка. Далее при достаточной степени развитости почки в морфогенном каллусе на различном расстоянии и в различной локализации относительно почки наблюдается заложение корней, сходных с корнями в естественных условиях (Васильев с соавт., 1988). По мере развития почек и корней между ними устанавливается связь путем формирования в каллусе элементов сосудистой системы. Такие почки,

объединенные с корнем в единую систему, переносили на питательную среду для регенерации и получали растения-регенеранты.

Таким образом, на основании детального цито-гистологического мониторинга формирования почек и корней в морфогенных каллусах в динамике культивирования *in vitro* показано принципиальное сходство полученных органов с аналогичными органами в естественных условиях. В целом, морфогенные каллусы, в которых экспериментально индуцируется гемморизогенез и развиваются почки и корни, могут быть рекомендованы в качестве модельных систем для изучения формирования структуры растений в строго контролируемых условиях культуры *in vitro*.

7.2. Некоторые варианты заложения придаточных корней

В настоящее время корням и корневым системам в отличие от побеговой системы посвящено немного работ. А ведь корни, корневые системы отличаются большим разнообразием, и часто именно характер корневой системы, продолжительность жизни корней определяют стратегию и тактику растительного организма, его жизненную форму.

Недостаточно исследованы и закономерности заложения адвентивных корней. И. Г. Серебряков (1952) классифицирует кладогенные корни по месту их заложения, выделяя гипокотиллярные, узловые (над- и под-) и междоузлиевые. Известно, что между листом, пазушной почкой и придаточными корнями существует морфо-функциональные корреляционные связи (Казарян, 1969). Однако варианты заложения адвентивных корней чрезвычайно разнообразны. Это обусловлено видовыми особенностями и экологическими условиями произрастания. Видимо существуют и очень тонкие физиолого-биохимические механизмы регуляции развития корней.

Мы попытались выделить некоторые варианты заложения кладогенных корней. В качестве примеров брались растения с хорошо выраженными междоузлиями.

У длиннокорневищных злаков нашей флоры встречаются подузловые корни. Причем число корней в узле зависит от поведения пазушной почки. Чаще всего их два-три, как, например, у мятлика лугового – *Poa pratensis* (рис. 107, А).

Только узловые корни – у клевера ползучего (*Trifolium repens*). Как правило, в узле располагается только по одному корню, хорошо прослеживается две ризостихи (рис. 107, Б). Причем не всегда можно четко определить положение корня относительно узла (над- или подузловой вариант).

У осок, в частности у осоки мохнатой (*Carex hirta*), нет постоянства в заложении корней на корневище (рис. 107, В). Их можно назвать надузловыми. Однако они могут быть на разном удалении от узла, приближены, удалены, иногда доходят до середины междоузлия. Четко заметны три ризостихи, причем, ортостихам они не соответствуют.

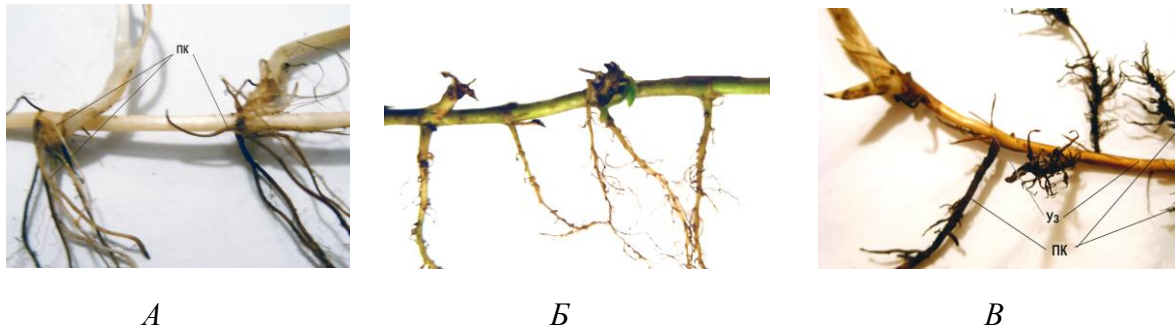


Рис. 107. Внешний вид корневищ мятлика лугового (А), клевера ползучего (Б), осоки мохнатой (В). Условные обозначения: ПК – придаточные корни, Уз – узел.

Интересно проследить заложение придаточных корней у ароидных: аира обыкновенного (*Acorus calamus*), белокрыльника болотного (*Calla palustris*), видов рода диффенбахия (*Diffenbachia*) и видов рода филодендрон (*Philodendron*). И. Г. Серебряков (1952) называет их междуузлевыми. Однако здесь можно выделить несколько вариантов заложения. У диффенбахии сначала закладываются адвентивные корни в середине междуузлия. Затем развитие корней идет вверх к узлу. Завершается корнеобразование формированием корней внизу над предыдущим узлом (рис. 108, А). Сходным образом закладываются корни у неродственного растения кордилины (*Cordylina*) (рис. 108, Б). У филодендрона воздушные корни сначала закладываются как подузловые.

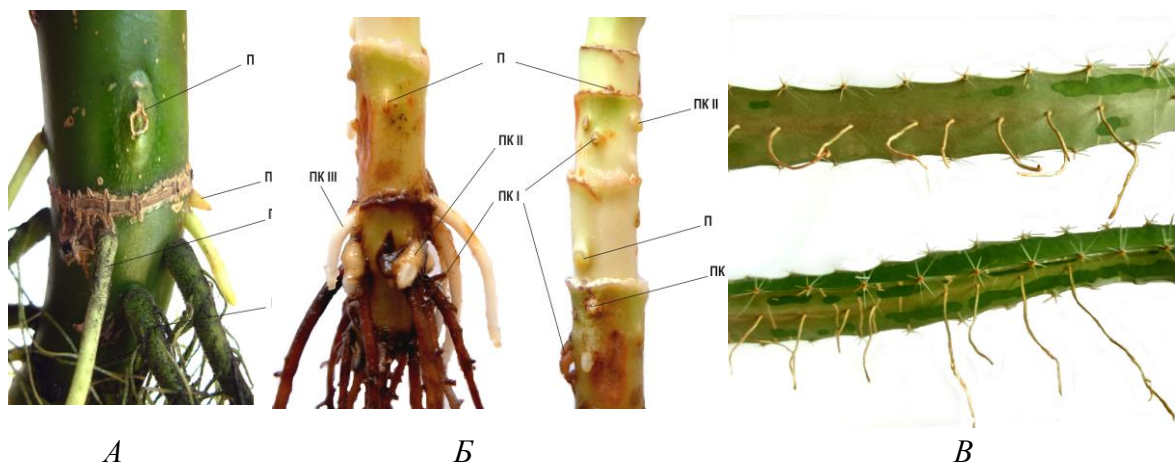


Рис. 108. Внешний вид стеблей диффенбахии (А), кордилины (Б), питтахайи (В). Условные обозначения: П – пазушная почка, ПК I – придаточные корни, заложившиеся первыми, ПК II – придаточные корни, сформировавшиеся вторыми, ПК III – придаточные корни, развивающиеся последними.

На плагиотропных побегах часто выражена анизоризия (корни на нижней стороне либо крупнее, чем на других сторонах, либо вообще

закладываются только на одной (нижней) стороне). Интересно узнать, чем определяется выбор стороны у питахайи (*Pytahaya*), которая имеет трехгранный стебель. При посадке в горшке, где ползучие побеги не могут укорениться в почве, корни формируются на одной из граней (рис. 108, В). Причем в условиях комнатной культуры эта грань может занимать разное положение, в том числе и верхнее. В этом случае интересно выяснить, в каких условиях проявится геотропизм.

Таким образом, можно выделить некоторые варианты заложения придаточных корней:

1. Узловые корни, которые можно подразделить на два подтипа – строго узловые и приближенно узловые.
2. Междоузлиевые корни, которые так же можно подразделить по порядку заложения:
 - от периферии к центру;
 - от центра к периферии.

При этом можно выделить подварианты в зависимости от первоначального направления заложения: вверх и вниз.

7.3. О разнообразии почек функционально близких побеговых структур в кроне *Diospyros lotus*

В семидесятых годах XX века Т. И. Серебрякова (1971) обратила внимание на большую значимость изучения разнообразия почек в пределах особи. Это существенно обогащает представления о развитии различных экобиоморф. Почки разных видов древесных растений хорошо изучены с точки зрения морфологии, ритмики и фенологии (Серебряков, 1952; Артюшенко, Соколов, 1958; Шилова, 1969; и др.). Изучение строения почек с позиции архитектурных моделей дает новый пласт знаний: количество и размеры зачатков органов в почке определяются не только внутривидовыми корреляциями, но согласованы в пределах более крупных побеговых комплексов (Антонова, 1987).

Хурма кавказская (*Diospyros lotus*, *Ebenaceae*) – реликт третичной флоры Кавказа, принадлежащий к группе листопадных видов – наиболее эволюционно молодому направлению развития в пределах тропического семейства эбеновых (Славкина, 1954).

Почки *Diospyros lotus* были собраны в верхней части хорошо сформированных крон 22-х незатененных женских модельных деревьев средней генеративной стадии. Выделение стадий онтогенеза хурмы кавказской проводилось по системе А. А. Чистяковой (1994). Растения естественно произрастают в районе Большого Сочи (Краснодарский край). Исследовано 2779 систем побегов. Сборы материалов для анализа почек проводились в первую-третью декаду февраля в 2003 году. В общей сложности изучены почки с 200 симподиально нарастающих побегов. Почки разобраны под бинокулярной лупой. Определялось количество зачатков

листовых органов и их размеры. Для обработки материалов использовался дисперсионный анализ и статистическая оценка средней разности.

У хурмы кавказской нет явной морфологической дифференциации на удлиненные и укороченные побеги, однако на уровне побеговых систем (Антонова с соавт., 2001) можно выделить «ростовые» и «заполняющие» системы побегов кроны (рис. 109).

«Заполняющие» побеговые системы (рис. 109, Б, В) выполняют в кроне дерева генеративную и пластическую функции. Растение формирует «заполняющие» системы разного размера, что коррелирует с их продолжительностью существования в кроне. Приведенный на рисунке 109, Б тип «заполняющих» побеговых систем функционирует в кроне 3–4 года. На третий год жизни (в отдельных случаях и на четвертый) такая побеговая система формирует боковые «завершающие» побеговые системы, существующие 2 года, которые опадают после созревания на них плодов.

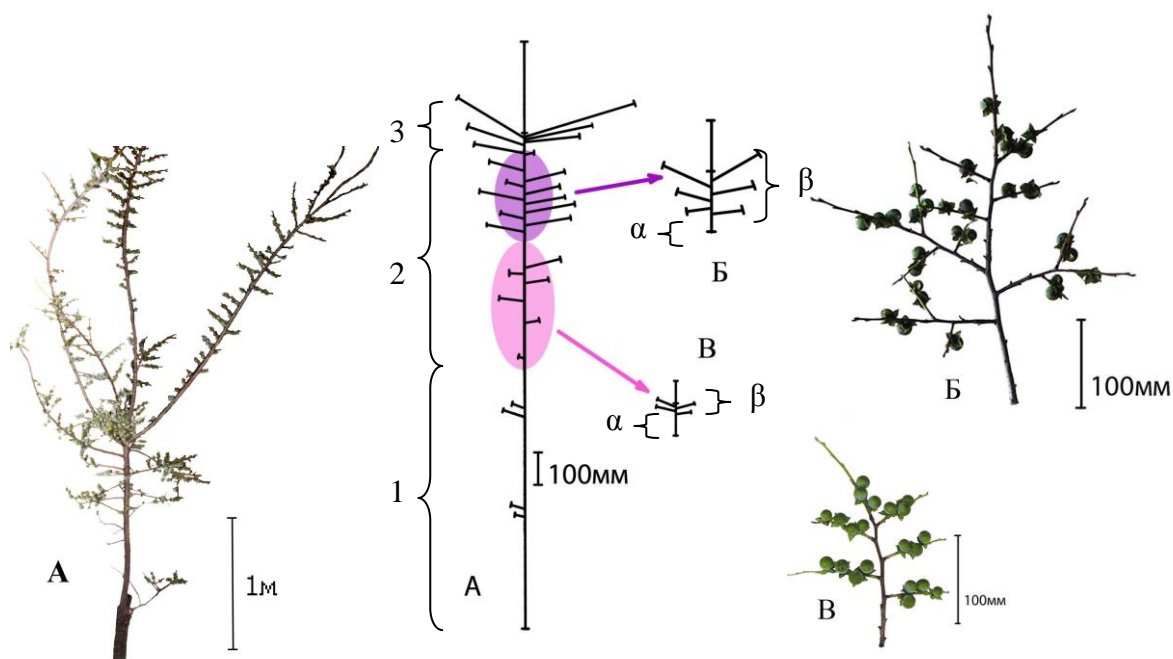


Рис. 109. Схема основных типов побеговых систем хурмы кавказской на средней генеративной стадии. Условные обозначения: А – ростовая побеговая система. Б, В – системы побегов заполнения кроны: Б – «заполняющая» система (инициальный побег имеет длину 25–60 см, 14–23 листа, 6–10 боковых побегов, генеративные почки – менее трети от общего количества); В – «завершающая» система (инициальный побег имеет длину 5–20 см, 7–14 листьев, 2–5 боковых побега, половина и более пазушных почек (иногда – все) – генеративные). 1 – часть ростового побега, в которой развиваются эфемерные боковые побеги; 2 – часть, в которой формируются инициальные побеги «заполняющих» (Б) и «завершающих» (В) систем побегов кроны; 3 – часть ростового побега, где появляются длительно существующие, в том числе ростовые побеги, α – генеративная зона побегов заполнения кроны; β – вегетативная зона побегов.

Ранней весной в почке хурмы кавказской присутствуют только зачатки вегетативных органов. Генеративные почки закладываются в пазухах нижних листовых зачатков в конце весны (Славкина, 1954). Цветение и плодоношение происходит в год разворачивания листьев данной почки. Это говорит о высокой скорости развития генеративных органов и характерно для растений субтропического и тропического климата, закладывающих генеративные органы в период открытого роста. Плоды *Diospyros lotus* мелкие многосемянные, содержат много сахаров, органических кислот и витаминов. После завершения плодоношения пазухи материнских листьев свободны от почек.

Для вегетативных почек были выделены три типа положения в описанных системах побегов: группа 1 – почки из нижней части побегов второго года жизни «заполняющих» структур; группа 2 – почки из верхней части побегов второго года жизни «заполняющих» структур; группа 3 – почки с побегов второго года жизни «завершающих» структур. Типы положения почек в побеговых системах заполнения кроны представлены на рисунке 110.

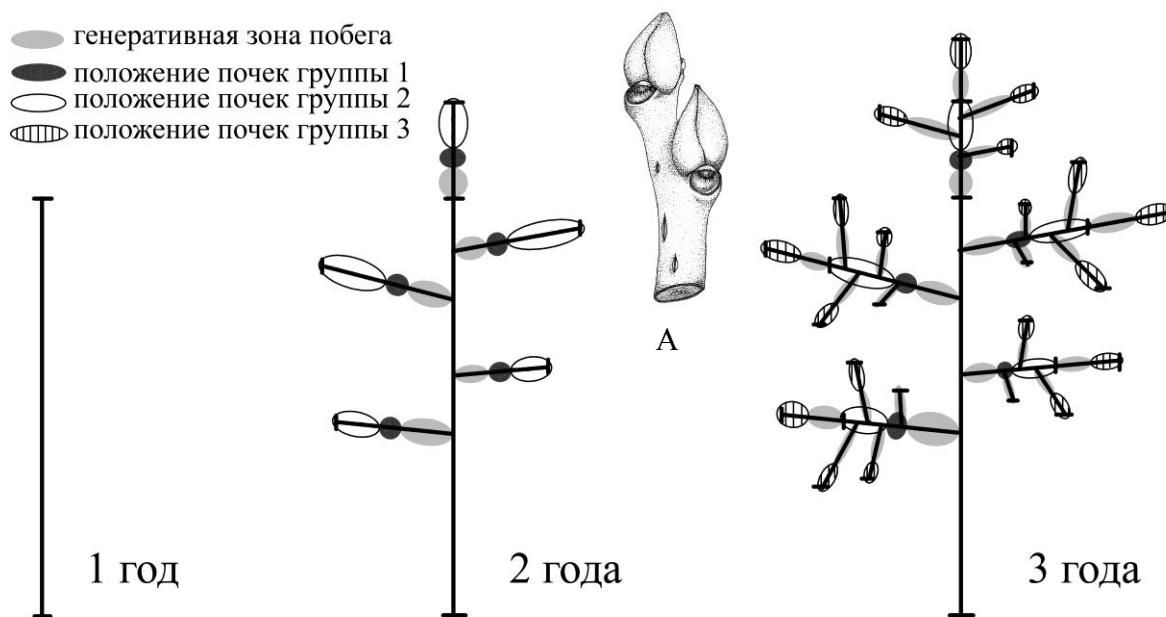


Рис. 110. Схема развития побеговых систем заполнения кроны. Условные обозначения: А – внешний вид верхушки побега второго года жизни «завершающей» структуры хурмы кавказской.

Внешний вид боковой почки хурмы кавказской представлен на рисунке 110, А. Внешние защитные органы почки – пара одревесневающих почечных чешуй. Под ними расположены сильно опушенные катафиллы и неопушенные зачатки листьев треугольной формы.

Установлено, что количество и размеры зачатков органов в почках на побегах второго года жизни «завершающих» структур варьируют очень слабо. У этих почек отсутствуют морфологические аномалии и дегенеративные процессы, препятствующие их дальнейшему развитию. Тем не менее, они отмирают без разворачивания вместе с несущими их побегами. Выявленное для этой группы почек однообразие строения - отчетливый признак отмирания побеговой структуры. Для «заполняющих» побеговых систем выделено две группы почек, различающихся по мощности. Показана разница в количестве и размере зачатков у почек разных группы (рис. 111).

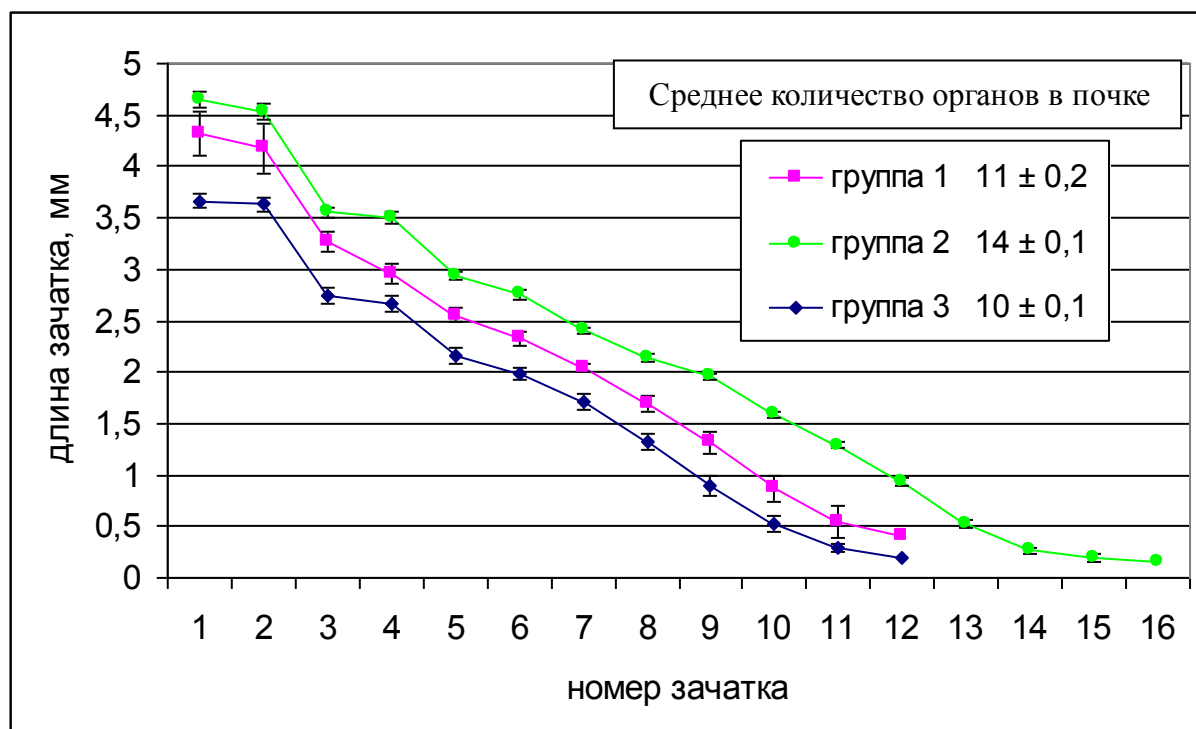


Рис. 111. Средние размеры зачатков органов разных групп почек. На графике показана ошибка среднего.

Можно предполагать, что появление дифференциации типов систем побегов заполнения кроны является признаком эволюционной продвинутости вида в пределах семейства.

У хурмы кавказской формируется два типа функционально близких побеговых структур, последовательно выполняющих пластическую и генеративную функции. Они различаются по продолжительности жизни, количеству генеративных и вегетативных органов и размерам. «Заполняющие» системы побегов характеризуются дифференциацией вегетативных почек по количеству и размеру зачатков на побегах второго года жизни системы, в то время как «завершающие» системы характеризуются однообразием строения почек. Почки с «заполняющих» побеговых систем превосходят почки с «завершающих» систем по

количеству и размерам зачатков. Разнообразие функционально близких типов побеговых систем позволяет дереву наиболее полно использовать падающий на крону солнечный свет и регулярно обильно плодоносить, что увеличивают приспособляемость вида. Разнообразие таких побеговых систем у *Diospyros lotus* – механизм, способствующий проявлению свойств пионерной жизненной стратегии.

7.4. Модульная теория строения листьев цветковых растений как методологическая основа популяционно-феногенетических исследований

Переход от эмпирических классификаций, выполняющих задачу инвентаризации наблюдаемого разнообразия в морфологическом строении побеговых систем, к построению теоретических моделей, отражающих закономерности формирования структуры побеговых систем в онтогенезе растений различной систематической принадлежности, представляется важным этапом в развитии теории морфологии растений. Этот теоретический подход, на наш взгляд, успешно реализуется в предложенной Н. П. Савиных (см., например, раздел 1.4 этой монографии – *Прим. ред. (ЮА)*) концепции иерархически подчиненных категорий (элементарный модуль – универсальный модуль – основной модуль), которая применима не только для описания визуально различимых частей растений, но и для сравнительно-морфологического исследования видоспецифичных программ развития побеговых систем, программ становления жизненных форм, как это продемонстрировано в некоторых работах, публикуемых в настоящем издании.

Теория модульного строения листьев цветковых растений, основные положения которой сформулированы в трудах В. В. Короны и его последователей (Корона, 1987; Корона, Васильев, 2000, 2007), так же лежит в русле представлений о программированном характере морфогенеза растений. Суть данного подхода состоит в том, что процесс морфогенеза рассматривается как реализация генетически обусловленной программы развития в конкретных условиях среды. Соответственно предметом изучения являются не отдельные морфологические признаки, а алгоритмы программ развития растений и их органов.

Поскольку формирование гомологичных (гомотопных, гомодинамных) частей растения происходит при реализации одного класса генетических программ, морфология метамеров отражает, с одной стороны, феногенетические закономерности морфогенеза, с другой стороны, стохастический характер остановки в реализации генетической программы на том или ином шаге. Метамеры понимаются в широком смысле, как «последовательно повторно онтогенетически заложенные однозначные органы или оформленные их отчленения» (Кренке, 1933–1935, с. 18).

Методология изучения морфогенеза в рамках модульной теории строения листьев растений базируется на применении общенаучного системного подхода в виде последовательности процедур:

1. Выделение первичного множества объектов, в которых можно предполагать наличие единой структуры, в данном случае листа и его частей.
2. Расчленение листа как системы на элементарные фрагменты, между которыми наблюдаются типичные, повторяющиеся отношения.
3. Расположение объектов в порядке возрастания структурной сложности.
4. Раскрытие отношений преобразования между элементами, последовательности усложнения пространственной структуры.

На примере феногенетической изменчивости метамеров малины обыкновенной проведен анализ изменения метамерных органов на протяжении побега, так называемой «побеговой онтогенетической серии» (Корона, Васильев, 2000, с. 74). Изучаемые признаки характеризуют изменение размера одноименных органов, происходящее последовательно от одного метамера к другому в ходе морфогенеза побега. В качестве структурного элемента строения листа принимаются отдельные листочки и относящиеся к ним черешочки, а также черешок соответствующей листовой пластинки.

Материал собран на Южном Урале в местообитаниях № I, II, III, IV, V, VI, расположенных на высотном экологическом профиле от 740 до 1400 метров над уровнем моря, краткая характеристика местообитаний приведена в таблице 13.

В каждом местообитании в трех генетах отобрано по одному зрелому генеративному парциальному кусту. От каждого куста для исследования взят побег возобновления первого года жизни. На побеге измеряли с точностью 1 мм длину всех междоузлий, черешка, листочков и черешочков сложного листа, ширину листочков. Вычисляли коэффициент размера листочков – произведение длины и ширины. Нумерация признаков приведена в таблице 2. Выборка составила 18 побегов и 221 лист.

Во всех местообитаниях преобладает пятилисточковый вариант расчлененности листа, что согласуется с данными С. А. Мамаева и Н. М. Чуйко (1981) о преобладании пятилисточковых листовых пластинок у малины обыкновенной. Трехлисточковые листовые пластинки наблюдаются, как правило, в базальной части побега. Наиболее расчлененные листовые пластинки с 7 листочками располагаются в центральной части побега, с точки зрения концепции программированного морфогенеза, они представляют собой варианты дальнейшего развития пространственной структуры по сравнению с пятилисточковыми. Листовые пластинки с 4 листочками располагаются на соседних ярусах с трех-пяти листочковыми, а листовые пластинки с 6 листочками на соседних ярусах с пяти-семи

листочковыми, и являются, таким образом, промежуточными вариантами развития пространственной структуры листовой пластинки.

Таблица 13

Номера ярусов, для которых отмечены метамеры максимальных для каждого из исследованных побегов размеров

№	Характер местообитания	№ побега	Общее количество ярусов	№ признака, характеризующего размер метамера								
				1	2	3	4	15	16	17	18	19
I	Курумы на вершине (1400 метров над уровнем моря)	1	13	3	5	7	8	6	8	7	8	6
		2	11	3	7	7	7	7	7	7	7	7
		3	12	4	6	8	8	6	8	8	8	8
II	Горные луга в верхней части склона (1250 метров над уровнем моря)	1	12	7	6	7	8	7	7	7	7	6
		2	14	3	6	8	8	9	7	8	9	9
		3	16	7	8	7	10	9	8	10	9	9
III	Подгольцовые редколесья на верхней границе леса (1050 метров над уровнем моря)	1	13	4	8	7	9	8	9	8	9	7
		2	12	2	6	8	8	8	8	6	8	8
		3	10	3	7	6	8	6	7	7	8	7
IV	Ельник крупнотравный на склоне (880 метров над уровнем моря)	1	18	4	10	11	12	10	8	9	8	9
		2	20	3	10	13	13	11	10	13	12	11
		3	22	3	10	10	12	13	12	11	13	10
V	Заболоченный ельник на седловине (770 метров над уровнем моря)	1	17	4	8	10	12	12	12	13	10	10
		2	21	2	10	10	12	13	11	12	10	10
		3	24	2	8	9	12	17	14	17	15	11
VI	Ельник поручейный (сомкнутость полога 50%) у подножия (730 метров над уровнем моря)	1	12	3	6	8	9	8	8	6	8	8
		2	16	3	7	8	12	10	12	8	7	10
		3	20	4	10	12	11	12	12	12	12	12

Изучение структурных аспектов морфогенеза с позиций модульной теории подробно изложено в работах В. В. Короны и А. Г. Васильева (2000, 2007), поэтому остановимся подробнее на исследовании размерных аспектов морфогенеза на листьях одинаковой степени расчлененности. Объектом исследования фенотипической изменчивости размеров послужили листья только с пятью листочками, асимметрично расчлененные листовые пластинки, лопастные и рассеченные листочки из рассмотрения исключены. Изменение размеров всех метамеров вдоль побега выражается одновершинной кривой, что отмечено ранее и для малины обыкновенной

(Соколова, Мاستинская, 1972), и для многих других видов растений (Кренке, 1933–1935; Бельская, 1949; Кондратьева-Мельвиль, 1980; Магомедмирзаев, 1990; Козий, Берко, 1993; Корона, Васильев, 2000, 2007).

Таблица 14

Описание исследованных признаков побега и листа

№	Описание признака
1	Длина междоузлия, расположенного ниже изучаемого листа
2	Длина черешка
3	Длина участка рахиса от апикального конца черешка до точки прикрепления ближайшего выше расположенного листочка
4	Длина участка рахиса от верхнего конца, указанного для признака №3, до точки прикрепления ближайшего выше расположенного листочка
5	Длина верхнего листочка
6	Ширина верхнего листочка
7	Длина левого листочка из верхней пары листочков, имеющих черешочки
8	Ширина левого листочка из верхней пары листочков, имеющих черешочки
9	Длина правого листочка из верхней пары листочков, имеющих черешочки
10	Ширина правого листочка из верхней пары листочков, имеющих черешочки
11	Длина левого листочка из ниже (чем указанная для признака №10) расположенной пары листочков
12	Ширина левого листочка из ниже (чем указанная для признака №10) расположенной пары листочков
13	Длина правого листочка из ниже (чем указанная для признака №10) расположенной пары листочков
14	Ширина правого листочка из ниже (чем указанная для признака №10) расположенной пары листочков
15	Коэффициент величины верхнего листочка (произведение значений признаков №5 и №6)
16	Коэффициент величины левого листочка из верхней пары листочков, имеющих черешочки (произведение значений признаков №7 и №8)
17	Коэффициент величины правого листочка из верхней пары листочков, имеющих черешочки (произведение значений признаков №9 и №10)
18	Коэффициент величины левого листочка из ниже (чем указанная для признака №10) расположенной пары листочков (произведение значений признаков №11 и №12)
19	Коэффициент величины правого листочка из ниже (чем указанная для признака №10) расположенной пары листочков (произведение значений признаков №13 и №14)

Кривые зависимости размера метамеров от яруса положения на побеге можно охарактеризовать точкой максимума, то есть номером яруса, на котором метамер обладает максимальными для данного побега размерами. Поскольку разные признаки, характеризующие размер листа и его частей, имеют максимальное выражение на разных ярусах побега, совокупность признаков отражает не только размеры метамеров, но и особенности темпов роста разных частей листа относительно друг друга, то есть особенности фенотипической изменчивости размеров гомологичных метамеров. В

таблице 13 представлены номера ярусов, для которых отмечены метамеры максимальных для каждого из исследованных побегов размеров, точки максимума отличаются как для разноименных метамеров одного побега, так и для одноименных метамеров побегов из разных местообитаний.

Чтобы оценить характер влияния на феногенетическую изменчивость метамеров положения ценопопуляции в высотном градиенте местообитаний, проведен дискриминантный анализ точек максимума (табл. 13). Статистически значимы ($P < 0,05$) первые две дискриминантные канонические функции, на которые в совокупности приходится 80,63% объясненной межгрупповой дисперсии. Классификация данных дискриминантными функциями проведена с точностью 100%.

В таблице 15 представлены расстояния между группами побегов из разных местообитаний высотного профиля в плоскости дискриминантных осей.

Таблица 15

**Обобщенные квадраты расстояния Махалобиса (D^2)
между номером яруса максимума признаков,
характеризующих размеры метамеров из разных местообитаний
(треугольная матрица над диагональю)
и их статистическая значимость (треугольная матрица под диагональю)**

№ местообитания	I	II	III	IV	V	VI
<i>I</i>	0	126,07	123,52	727,19	405,20	291,94
<i>II</i>	0,187	0	67,25	372,40	199,69	105,02
<i>III</i>	0,192	0,367	0	289,11	139,22	56,14
<i>IV</i>	0,018	0,046	0,065	0	107,65	130,26
<i>V</i>	0,041	0,106	0,166	0,225	0	70,75
<i>VI</i>	0,064	0,231	0,434	0,180	0,350	0

Статистически значимы ($P < 0,05$) различия между побегами из ельника крупнотравного (№ IV) и побегами из горно-тундрового пояса (№ I) и высокогорных лугов (№ II). Также статистически значимы различия между побегами из заболоченного ельника (№ V) и горно-тундрового пояса (№ I). Различия между побегами из горно-тундрового пояса (№ I) и побегами из ельника поручейного (№ VI), а также различия между побегами из ельника крупнотравного (№ IV) и побегами из подгольцового редколесья (№ III) статистически не значимы, однако довольно значительны, в 1,5–5 раз превышают дистанцию между побегами из остальных местообитаний (табл. 15). Дистанции между побегами из горно-таежных местообитаний (№ IV, V, VI) невелики и не превышают 130,26. Дистанции между побегами из выше расположенных местообитаний (№ I, II, III) также невелики и не превышают 126,07 (табл. 15).

На рисунке 112 побеги из разных местообитаний высотного профиля расположены в плоскости первой и второй дискриминантных осей. По

нашему мнению, не наблюдается оснований для экологической интерпретации дискриминации побегов по второй дискриминантной оси. Побег из ценопопуляций расположенных выше границы леса (№ I, II, III) размещаются на графике в области положительных значений первой дискриминантной функции, а побег из ниже расположенных ценопопуляций (№ IV, V, VI) размещаются на графике в области отрицательных значений первой дискриминантной функции. Зоны расположения этих двух групп побегов не перекрываются. Причиной этого может быть резкое различие в ходе морфогенеза листьев в условиях горно-таежного и подгольцово-тундрового высотных поясов.

На основании полученных данных (табл. 15, рис. 112), можно прийти к заключению, что верхняя граница леса представляет собой значительный природный рубеж, обуславливающий разделение исследованных растений малины обыкновенной на два морфотипа, которые отличаются феногенетической структурой признаков, характеризующих размер листа и его частей: «низкогорно-равнинный» (ценопопуляции № IV, V, VI) и «высокогорный» (ценопопуляции № I, II, III).

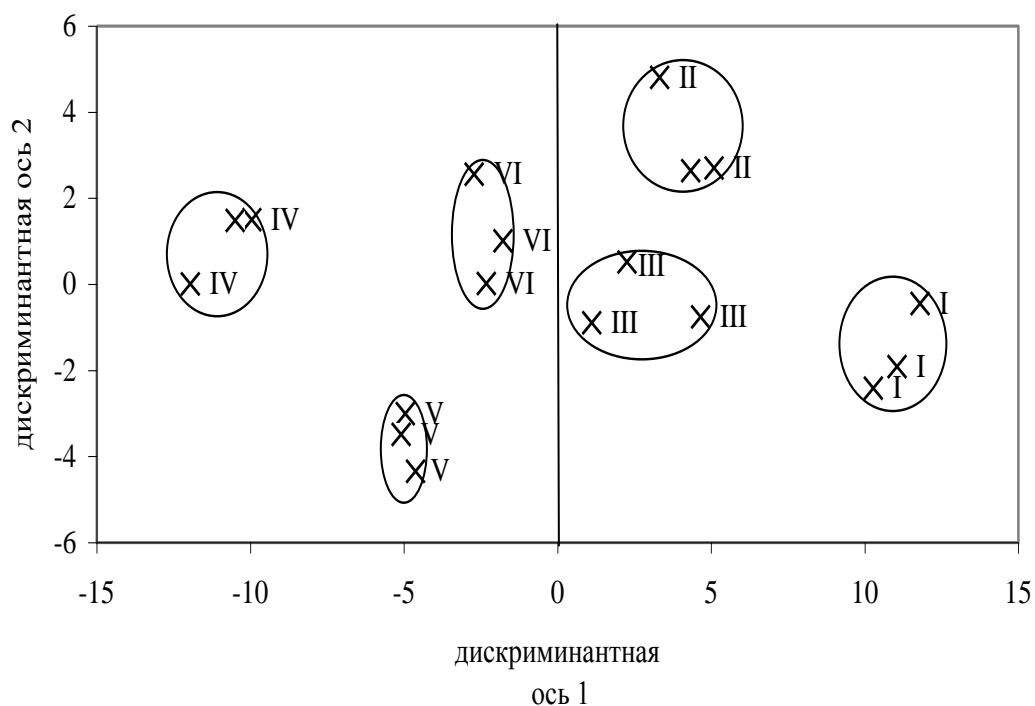


Рис. 112. Положение максимумов морфогенетических кривых побегов из разных местообитаний в дискриминантных осях 1 и 2.

Таким образом, феногенетический анализ популяций растений на основе модульной теории позволяет выявить закономерности их морфоструктуры в различных условиях произрастания.

7.5. Особенности цветения некоторых сортов *Trifolium pratense* и *T. hybridum*

Клевера играют важную роль в современном сельском хозяйстве. Их используют как высокоурожайные многолетние кормовые культуры, характеризующиеся экологической пластичностью в агроэкосистемах. К одним из резервов повышения эффективности клеверосеяния, относятся сортовые посевы. Но, к сожалению, на сегодняшний день имеется мало сортов, обладающих стабильной урожайностью кормовой массы, семян, устойчивых к неблагоприятным условиям среды. Одним из основных факторов, лимитирующих распространение высокоурожайных по кормовой массе сортов – популяций, является их пониженная семенная продуктивность. Сорты клевера представляют собой сложные популяции, имеющие большой потенциал биотипической изменчивости в пределах единой генетической системы. Урожайность сена многолетних трав в среднем по стране составляет 2,6 *т/га*, на сортоучастках 5,0–6,0 *т/га*, урожай семян 0,2–0,6 *т/га*, что составляет всего 25–30% от потенциальной возможности сортов (Новоселова, 1991). Проблема повышения семенной продуктивности клеверов и устойчивости сортов к биотическим и абиотическим стрессам не может решаться без комплексных исследований репродуктивного процесса.

Цель нашей работы – изучить цветение и фертильность семязачатков и пыльцевых зерен у некоторых сортов клевера лугового и гибридного разного возраста.

Наблюдения и сбор материала для эмбриологических исследований проводили на опытных полях учхоза «Липовая гора» Пермской государственной сельскохозяйственной академии в мае–августе 2004–2006 годов. Почва под участками дерново-мелкоподзолистая тяжелосуглинистая. В исследования были взяты растения 1–3 года жизни. Фенологические наблюдения проводили с учетом работы А. Н. Пономарева (1960). Для характеристики потенциала плодообразования определяли долю цветущих растений, долю генеративных побегов, среднее число соцветий на генеративный побег, среднее число цветков на соцветие (Ахундова, 2003). Соцветия с 50 растений, произрастающих на одинаковом агрофоне, отбирали путем рендомизации с каждого участка и фиксировали в спирт-уксусной кислоте. Далее исследовали фертильность семязачатков по йодной методике (Орел с соавт., 1986). Фертильность зрелых пыльцевых зерен исследовали на временных препаратах окрашенных ацетокармином (Паушева, 1988). Просмотр вели в 10 полях зрения, с помощью микроскопа «Микмед» при увеличении 15x20. Изготовлено и проанализировано 1000 временных препаратов.

Массовая бутонизация растений сортов Пермский местный (одноукосный) и Трио (двуукосный) клевера лугового летом 2005 года

наблюдалась 10 июня, начало распускания цветков – 20 июня, массовое цветение зарегистрировано с 29 июня по 26 июля, конец цветения отмечен 16 августа. В целом длительность цветения варьировала от 35 до 50 дней, сорт Трио следует отнести к компактному типу цветения, а сорт Пермский местный – к растянутому.

Таблица 16

**Размеры семязачатков, зародышевых мешков и пыльцевых зёрен
некоторых сортов клевера лугового и гибридного**

Сорт	Год посева	Порядок	Семязачатки				Зародышевые мешки				Пыльцевые зёрна	
			Длина, М±m, мм	V, %	Ширин а, М±m, мм	V, %	Длина, М±m, мм	V, %	Ширин а, М±m, мм	V, %	d, М±m, мкм	V, %
Пермский местный	2003	1	0,46±0,01	10	0,33±0,01	16	0,36±0,01	15	0,17±0,01	20	32,4±2,0	14
		2	0,34±0,01	12	0,27±0,01	18	0,26±0,01	13	0,14±0,01	22	31,8±2,0	14
	2002	1	0,58±0,02	19	0,34±0,02	18	0,50±0,02	17	0,25±0,01	15	30,7±1,9	14
		2	0,44±0,01	10	0,32±0,01	11	0,34±0,01	13	0,18±0,01	13	32,3±2,0	17
Трио	2003	1	0,48±0,01	9	0,37±0,01	12	0,38±0,01	13	0,19±0,01	15	33,2±2,0	15
		2	0,44±0,01	16	0,32±0,01	18	0,35±0,01	19	0,17±0,01	24	32,5±2,0	17
	2002	1	0,42±0,01	15	0,31±0,01	15	0,33±0,01	14	0,17±0,00	25	32,4±2,0	0
		2	0,40±0,01	15	0,30±0,01	19	0,33±0,01	15	0,15±0,01	22	31,8±2,0	17
Первенец	2003	1	0,30±0,01	17	0,25±0,01	17	0,21±0,01	20	0,13±0,01	32	32,4±2,0	14
		2	0,24±0,02	32	0,19±0,02	39	0,18±0,01	21	0,09±0,01	27	29,7±2,0	4
	2002	1	0,42±0,01	11	0,34±0,01	15	0,34±0,01	14	0,18±0,01	17	29,9±2,0	35
		2	0,37±0,01	15	0,29±0,01	18	0,30±0,01	18	0,17±0,01	31	31,5±1,9	20
		13	0,23±0,01	11	0,16±0,01	16	0,17±0,01	19	0,08±0,00	22	27,4±2,0	10

Массовая бутонизация растений сорта Первенец клевера гибридного в 2005 году наблюдалась 19 мая, начало распускания цветков – 5 июля, массовое цветение было зарегистрировано с 10 по 24 июля, конец цветения отмечен 3 августа. Продолжительность цветения цветка 4–7 дней, головки – 6–10 дней, растения – 30–37, популяции – 24–44 дня. Таким образом,

цветение начинается с середины июня и продолжается в течение июля, исследованные виды клеверов относятся к среднелетней фенологической группе.

Наблюдения за суточной ритмикой цветения сортов клевера лугового и клевера гибридного в 2006 году показали, что при солнечной безветренной погоде цветки разных сортов обоих видов открывались с 11 часов. Максимальное число раскрывшихся цветков приходится на 14 часов, что, по-видимому, совпадает с пиком активности насекомых-опылителей. Среди опылителей наиболее обычными были медоносные пчелы, жуки, мухи. В непогоду при понижении температуры воздуха до $+10^{\circ}\text{C}$ и ночью цветки клевера не открывались. Температура и связанная с ней влажность воздуха являются ведущими факторами, регулирующими ход распускания цветков.

В головках клевера первыми распускаются цветки, обращенные к югу и расположенные в нижней и средней части соцветия, затем цветение распространяется вниз и вверх по оси соцветия, последними распускаются самые верхние цветки. Цветение растений всегда начинается с верхушечных соцветий основных стеблей. Через неделю вступают в цветение соцветия ветвей 1 порядка, через 2–3 недели – соцветия ветвей 2 порядка. Число цветков в соцветии зависит от вида клевера и его сорта. У клевера лугового закладывается больше цветков (в среднем $79,34 \pm 0,46$), чем у клевера гибридного ($61,54 \pm 1,68$). В целом количество цветков в головке 1 порядка больше, чем в соцветии 2 порядка на 10–20 цветков.

Изучение временных препаратов показало, что пыльники клевера четырёхгнездные. Стенка зрелого пыльника состоит из двух слоев: эпидермиса и эндотеция с фиброзными тяжами. Зрелая пыльца двуклеточная, трёхбороздно-поровая, округлая. Средний диаметр пыльцевых зерен составил $32,4 \pm 2$ мкм (табл. 16). Фертильность пыльцы всех исследованных образцов, независимо от возраста растений, оказалась высокой и составила в среднем 90,68–98,20%.

У клевера гибридного в завязи закладывается в среднем $4,2 \pm 0,10$ семязачатка, а у клевера лугового меньше – $2,0 \pm 0,03$. Фертильность семязачатков у разных сортов обоих видов была высока, варьировала от 77,52 до 99,98% и не зависела от возраста, выявлено незначительное снижение фертильности семязачатков в цветках соцветий 2 и 3 порядка (табл. 17).

Анализ реальной семенной продуктивности исследованных видов и сортов клевера показывает, что она значительно отличается от потенциальной продуктивности. Коэффициент семенификации варьировал от 29 до 42% у разных образцов. Несмотря на высокие показания фертильности, семенная продуктивность осталась низкой.

**Фертильность пыльцевых зерен и семязачатков
некоторых сортов клевера лугового и гибридного**

Вид	Сорт	Год посева	Порядок	Фертильность пыльц. зерен, %	V, %	Фертильность семязачатков, %	V, %
Клевер луговой	Пермский местный	2004	1	93,83	8	99,96	12
			2	92,69	9	88,03	30
		2003	1	95,91	3	99,98	24
			2	94,71	6	82,92	21
	Трио	2004	1	96,97	2	98,00	12
			2	96,39	5	86,64	19
		2003	1	95,20	3	98,36	11
			2	90,68	8	81,64	16
Клевер гибридный	Перевенец	2004	1	98,20	2	92,22	21
			2	95,60	4	85,42	21
		2003	1	97,29	2	89,34	19
			2	96,10	3	81,42	25
			3	95,24	3	77,52	22

Таким образом, у исследованных сортов клевера лугового и гибридного не обнаружено существенных отклонений от нормы в развитии мужской и женской генеративных сфер. Количество фертильной пыльцы у них достаточное для оплодотворения семязачатков, а незначительное количество стерильных пыльцевых зерен, не может являться решающим фактором снижения семенной продуктивности. По-видимому, причиной низкой семенной продуктивности явилась нехватка опылителей и неблагоприятные погодные условия на момент цветения исследованных клеверов.

7.6. Зависимость фертильности пыльцевых зёрен и семязачатков бобовых от положения в завязи и соцветии

В исследование были взяты соцветия *Medicago sativa*, *Trifolium medium*, *Melilotus officinalis*, *Vicia cracca*, *V. tenuifolia*. Сбор материала проводили в 1999–2002 годах на учебно-научной базе Пермского государственного университета «Предуралье» (Пермская область).

Фертильность пыльцы определяли на временных препаратах окрашиванием пыльцевых зерен ацетокармином (Паушева, 1975) и по М. Р. Александру (Alexander, 1969). По каждому исследованному растению готовили 10 микропрепаратов, подсчеты вели в 10 полях зрения с помощью микроскопа при увеличении 15х20.

Для видов, у которых развитие семян возможно только после двойного оплодотворения, высокое качество пыльцы имеет огромное значение. Давление отбора против низкофертильных особей сводит частоту

встречаемости дефектных пыльцевых зерен к минимуму. Однако и у них в результате случайных разнонаправленных нарушений в процессе развития пыльников неизбежно проявляется некоторое количество стерильных пыльцевых зерен. Их доля невелика.

Фертильность пыльцевых зерен у исследованных видов варьировала в достаточно широких пределах от 27% (*Vicia cracca*) до 99% (*Melilotus officinalis*). Наибольшая амплитуда колебания фертильности выявлена у *V. cracca*, наименьшая у *Trifolium medium*.

Поскольку изученные нами виды характеризуются многоцветковыми соцветиями, был проведен сравнительный анализ фертильности пыльцы в зависимости от местоположения цветка в соцветии (табл. 18).

Максимальная фертильность пыльцы наблюдалась в средней части соцветий. Выявлено закономерное снижение фертильности пыльцевых зерен в верхушечных цветках соцветия. Это указывает на то, что в конце фазы цветения-опыления оплодотворяющая способность мужского гаметофита существенно снижена и не следует ожидать значительной прибавки семенной продуктивности.

Фертильность семязачатков *Medicago sativa* изучали с помощью люминесцентной и йодной методик (Экспресс-методы... , 1988). Семязачатки препарировали из цветков, готовых к оплодотворению, когда лодочка и весла полностью отделились от паруса. В стерильных семязачатках каллоза, имеющаяся в нуклеусе, при взаимодействии с красителем анилиновым синим в ультрафиолетовом свете дает желтовато-зеленое свечение. Фертильные семязачатки не светятся.

Таблица 18

Фертильность пыльцевых зерен и семязачатков некоторых видов семейства *Fabaceae* в зависимости от положения в соцветии

Название вида	Год	Фертильность, %					
		Нижняя часть соцветия		Середина соцветия		Верхняя часть соцветия	
		пыль-цы	семяза-чатков	пыль-цы	семяза-чатков	пыль-цы	семяза-чатков
<i>Trifolium medium</i>	2000	92	95	90	90	87	80
	2001	91	96	91	93	74	84
<i>Melilotus officinalis</i>	2000	95	96	94	95	72	82
	2001	96	97	93	93	81	83
<i>Vicia cracca</i>	2001	67	95	73	99	49	91
<i>V. tenuifolia</i>	2001	94	98	96	98	67	89

Существуют различные мнения о причинах дегенерации семязачатков у люцерны посевной. D. C. Cooper, R. A. Brink (1940) считают, что дегенерируют нижние семязачатки, так как пыльцевые трубки не дорастают до них. Исследованиями Л. Г. Марковой (1959) показано, что дегенерация семязачатков происходит во всех частях завязи, причина в условиях

дальнейшего развития, а не в отсутствии оплодотворения. В. В. Светозарова (1967) объединяет эти 2 точки зрения: сначала дегенерируют семязачатки нижней части завязи, так как они остаются неоплодотворенными, а на поздних стадиях вызревания боба – в верхней части из-за недостатка питательных веществ.

Нами обнаружено, что стерилизация семязачатков до оплодотворения не зависит от их положения в завязи. Дегенерация оплодотворенных семязачатков незначительно нарастала от рыльца к основанию завязи, но в среднем не зависела от их местоположения. Также выявлено возрастание числа аномалий в строении и развитии семязачатков в верхушечных цветках соцветия. По-видимому, это связано с оттоком питательных веществ на сформировавшиеся ранее нижние цветки соцветия. Но в сравнении с мужским (снижение фертильности на 24%), стерилизация женского гаметофита (снижение фертильности на 10%) незначительна, и некоторая часть бобов может сформироваться в более поздние сроки растянутого периода плодоношения.

Таким образом, одной из существенных причин низкой семенной продуктивности многолетних бобовых кормовых трав являются нарушения в развитии репродуктивных органов, гибель семязачатков происходит на всех стадиях развития завязи и семязачатков, начиная с заложения спорогенной ткани – археспориальных клеток – до момента созревания семян. Существует генетически закрепленная частичная гибель женского гаметофита у многоцветковых видов, с достаточно большим числом семязачатков в завязи. Аномалии в строении семязачатков разнообразны, происходят на разных этапах развития, и частота встречаемости их варьирует как у разных растений одного вида, так и между видами и родами.

Растянutosть фаз цветения-опыления-плодоношения может обеспечить некоторую поддержку и возобновление популяции дикорастущих растений в неблагоприятный год, но в условиях культуры не даст существенного повышения семенной продуктивности.

Существенное значение имеет учет критических этапов в ходе формирования репродуктивных органов.

7.7. Морфология пыльцевых зёрен ив (род *Salix*) из подрода *Chamaetia*⁴⁰

В современной систематике высших растений изучение признаков пыльцевых зерен важно для установления надвидовых связей и уточнения границ между секциями и подродами. Признаки строения пыльцевых зерен весьма консервативны, поэтому они имеют особое значение для систематики семенных растений.

Строению пыльцевых зерен некоторых видов ив посвящен ряд

⁴⁰ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-00877а

публикаций (Куприянова, 1965; Мячина, 1971; Афонин, 1999). В них приведены описания пыльцевых зерен для некоторых видов из подродов *Salix*, *Vetrix* и *Chamaetia*. Пыльцевые зерна у рода *Salix* – трёхбороздные или трёхбороздно-поровые, широкоэллипсоидальные или эллипсоидальные, в очертании с полюса глубоко трёхлопастные, с экватора широкоэллиптические или эллиптические, на полюсах округленные или часто слегка притупленные. Борозды длинные, глубоко погруженные, с заостренными концами, почти достигающими полюсов. Мембрана борозд с зернистой скульптурой, иногда почти гладкая, некоторые зернышки на мембране достигают значительной величины; у некоторых видов в бороздах имеются заметные более или менее округлые поры. Число борозд у одного вида может варьировать от 2 до 6 (изменение числа борозд связано, возможно, с гибридизацией или полиплоидией). Экзина с выраженной сетчатой скульптурой. Сетка бывает равноячейистой и разноячейистой, толстостенной и тонкостенной. Стенки ячей сетки бывают узкие или широкие, извилистые или прямые. Сетка иногда заметно мельчает по направлению к краям борозд, переходя в бугорчатую поверхность.

По мнению Л. А. Куприяновой (1965), пыльцевые зерна довольно крупных размеров, с простой, равноячейистой, тонкотегиллятной сеткой, не имеющие заметных пор в бороздах и отклонений в числе борозд, являются наиболее архаичными. Пыльцевые зерна очень крупные или, наоборот, мелкие с толстотегиллятной разноячейистой сеткой, имеющие заметные поры в бороздах или отклонения в числе борозд, являются производными.

Нами с помощью сканирующего электронного микроскопа изучены пыльцевые зёрна 25 видов рода *Salix* во флоре Азиатской России. Ниже представлены их описания.

Секция 1. *Glaucae*

1. *Salix alata* (Казахстан, Джунгарский Алатау, река Карагайза).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 20 мкм длиной, 13 мкм шириной, трёхборозднопоровые, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, равноячейистая, ячеи многоугольно-округлые, 0,7 мкм диаметром, толщина стенок 0,3 мкм, стенки складчато-извилистые, поверхность стенок остробугорчатая. Поры около 7 мкм длиной, 2 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

2. *Salix arctica* s. str. (Камчатка, Авачинская сопка, река Сухая).

Пыльцевые зёрна узкоэллиптические, около 26 мкм длиной, 14 мкм шириной, трёхборозднопоровые, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячейистая, ячеи округлые, 0,8 и 1,6 мкм диаметром, толщина стенок 0,6 мкм, поверхность стенок островато-бугорчатая. Поры около 8 мкм длиной, 1,6 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

3. *Salix reptans* (Камчатская область, юго-восток полуострова Камчатка, Вилючинская сопка).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 23 мкм длиной, 16 мкм шириной, трехборозднопоровые, с островато-округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, многоугольно-округлые, 0,3; 0,7 и 0,9 мкм диаметром, толщина стенок 0,4 мкм, поверхность стенок островато-бугорчатая. Поры около 4,3 мкм длиной, 1,6 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

4. *Salix crassijulis* (Камчатская область, Корякия, остров Верхотурова).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 21 мкм длиной, 17 мкм шириной, трехборозднопоровые, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, многоугольно-округлые, 0,5 и 0,8 мкм диаметром, толщина стенок 0,35 мкм, поверхность стенок островато-бугорчатая. Поры около 7,8 мкм длиной, 2,1 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

5. *Salix glauca* (Красноярский край, Кузнецкий Алатау, гора Каным).

Пыльцевые зёрна эллиптические, около 28 мкм длиной, 16 мкм шириной, трехборозднопоровые, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, 0,3 и 1 и 2 мкм диаметром, толщина стенок 0,5 мкм, поверхность стенок слегка бугорчатая. Поры около 8,75 мкм длиной, 1,25 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

6. *Salix sphaenophylla* (Становое нагорье, хребет Верхне-Ангарский, река Анамакит).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 20 мкм длиной, 11 мкм шириной, трехбороздные, с округлым и слегка усеченным полюсом. Экзина сетчатая, равноячеистая, ячеи округлые, 0,6 и 1 мкм диаметром, толщина стенок 0,4 мкм, поверхность стенок бугорчатая. Поры около 7,8 мкм длиной, 2,1 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

Секция 2. *Chamaetia*

7. *Salix reticulata* (Восточный Саян, Китоийские Альпы, река Саган-Сайр).

Пыльцевые зёрна эллиптические, около 23 мкм длиной, 13 мкм шириной, трехбороздные, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, 2–3 мкм диаметром, толщина стенок 0,4 мкм, стенки ровные, поверхность стенок слегка бугорчатая.

8. *Salix vestita* (Баргузинский хребет, верхнее течение реки Томпуды).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 18 мкм длиной, 13 мкм шириной, трехборозднопоровые, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, равноячеистая, ячеи округлые, 0,8–1 мкм диаметром, толщина стенок 0,4 мкм, стенки неровные, поверхность стенок бугорчатая. Поры около 5,6 мкм длиной, 2,4 мкм шириной, поверхность пор не ровная, бугорчатая.

Секция 3. *Myrtosalix*

9. *Salix berberifolia* (Становое нагорье, хребет Удокан, верховье реки Килвгарис).

Пыльцевые зёрна эллиптические, около 25 мкм длиной, 17 мкм шириной, трехбороздные, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, многоугольно-округлые, 1,3 и 0,5 мкм диаметром, толщина стенок 0,6 мкм, стенки извилистые, поверхность стенок слегка бугорчатая.

10. *Salix kamtschatica* (Камчатская область, Харгинский хребет).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 18 мкм длиной, 14 мкм шириной, трехборозднопоровые, с округлым полюсом. Сетка экзины сетчато-извилистая, толщина стенок 0,75 мкм, поверхность стенок островато-бугорчатая. Поры около 4,5 мкм длиной, 2,5 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

11. *Salix fimbriata* (Становое нагорье, Баргузинский хребет, река Светлая).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 18 мкм длиной, 12 мкм шириной, трехборозднопоровые, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые или продолговатые, 1 и 2 мкм диаметром, толщина стенок 0,7–0,5 мкм, стенки неровные, поверхность стенок бугорчатая. Поры около 3 мкм длиной, 1,5 мкм шириной, поверхность пор ровная.

12. *Salix erythrocarpa* (Камчатская область, Корякский национальный округ, перевал Ватына).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 21 мкм длиной, 17 мкм шириной, трехборозднопоровые, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, многоугольно-округлые, 0,6 и 1 мкм диаметром, толщина стенок 0,5 мкм, поверхность стенок бугорчатая. Поры около 7,8 мкм длиной, 2,1 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

13. *Salix saxatilis* (Путорана, озеро Някшингда).

Пыльцевые зёрна узкоэллиптические, около 33 мкм длиной, 17 мкм шириной, трехбороздные, с широким, округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, 1 и 2 мкм диаметром, толщина стенок 0,6 мкм, поверхность стенок слегка бугорчатая.

14. *Salix rectijulis* (Западный Саян, истоки реки Большой Он).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 23 мкм длиной, 15 мкм шириной, трехбороздные, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, 0,6 и 0,9 мкм диаметром, толщина стенок 0,5 мкм, поверхность стенок слегка бугорчатая.

15. *Salix chamissonis* (Камчатка, Кроноцкий заповедник, гора Кроноцкая).

Пыльцевые зёрна узкоэллиптические, около 28 мкм длиной, 15 мкм шириной, трехбороздные, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, многоугольноокруглые, 0,6 и 2 мкм диаметром, толщина стенок 0,6 мкм, поверхность стенок островато-бугорчатая.

16. *Salix khokhrjakovii* (Магаданская область, Онсукчонский район).

Пыльцевые зёрна узкоэллиптические, около 19 мкм длиной, 10 мкм шириной, трехбороздные, с широким, округлым, слегка усеченным полюсом. Экзина сетчатая, равноячеистая, ячеи продолговато-округлые, около 0,8 мкм диаметром, толщина стенок 0,45 мкм, поверхность стенок слабобугорчатая.

Секция 4. *Myrtilloides*

17. *Salix alexii-skvortzovii* (Становое нагорье, хребет Удокан, г. Скользский).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 26 мкм длиной, 18 мкм шириной, трехборозднопоровые, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, многоугольно-продолговатые, 1 и 2 мкм диаметром, толщина стенок 0,4 мкм, поверхность стенок ровная. Поры около 15 мкм длиной, 2,4 мкм шириной, поверхность пор бугорчатая.

18. *Salix myrtilloides* s.str. (озеро Байкал, Чивыркуйский залив).

Пыльцевые зёрна эллиптические, около 25 мкм длиной, 17 мкм шириной, трехбороздные, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, равноячеистая, ячеи округлые, 1,4 мкм диаметром, толщина стенок 0,4 мкм, поверхность стенок немного бугорчатая.

19. *Salix fuscescens* (Камчатка, Петропавловск-Камчатский).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 17 мкм длиной, 11 мкм шириной, трехбороздные, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, многоугольные, 0,6 и 1 мкм диаметром, толщина стенок около 0,3 мкм, поверхность стенок остробугорчатая.

Секция 5. *Retusae*

20. *Salix turczaninowii* (Западный Саян, водораздел рек Ак-Сук и Она).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 19 мкм длиной, 12 мкм шириной, трехбороздные, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, равноячеистая, ячеи округлые, 2 мкм диаметром, толщина стенок 0,7 мкм, поверхность стенок остробугорчатая.

21. *Salix nasarovii* (Восточный Саян, Китайские Альпы, перевал Оспинский).

Пыльцевые зёрна широкоэллиптические, около 20 мкм длиной, 12 мкм шириной, трехбороздные, с округлым полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, 2 и 1 мкм диаметром, толщина стенок 0,6 мкм, поверхность стенок слегка бугорчатая.

22. *Salix phlebophylla* (Еврейская автономная область, Провиденский район, озеро Истихед).

Пыльцевые зёрна узкоэллиптические, около 34 мкм длиной, 15 мкм шириной, трехбороздные, с усеченным полюсом. Экзина сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые, 0,6 и 1 мкм диаметром, толщина стенок 0,4 мкм, поверхность стенок слегка бугорчатая.

23. *Salix nummularia* (Таймырский автономный округ, река Сындаско).

Пыльцевые зёрна эллиптические, около 19 мкм длиной, 13 мкм шириной, трехборозднопоровые, с округлым и слегка усеченным полюсом.

Экзина сетчатая, равноячеистая, ячеи округлые, 0,7 мкм диаметром, толщина стенок 0,6 мкм, поверхность стенок бугорчатая. Поры около 5 мкм длиной, 2 мкм шириной, поверхность пор ровная.

24. *Salix polaris* (Красноярский край, озеро Дарима).

Пыльцевые зёрна эллиптические, около 22 мкм длиной, 15 мкм шириной, трехборзднопоровые, с округлым и слегка усеченным полюсом. Экзина сетчатая, разнаячеистая, ячеи округлые, многоугольно-округлые, 0,5 и 1 мкм диаметром, толщина стенок 0,5 мкм, поверхность стенок островато-бугорчатая. Поверхность пор бугорчатая.

25. *Salix rotundifolia* (Магаданская область, Колымское нагорье, верховье реки Ямы).

Пыльцевые зёрна эллиптические, около 24 мкм длиной, 17 мкм шириной, трехборздные, с усеченно-округлым полюсом. Экзина сетчатая, разнаячеистая, ячеи округлые, 0,3 и 0,7 мкм диаметром, толщина стенок 0,4–0,7 мкм, поверхность стенок островато-бугорчатая.

Согласно полученным данным, анализируемый подрод оказался достаточно разнородным по строению пыльцевых зёрен. Выявлены следующие состояния морфологических признаков, важные для диагностики видов и установления филогенетических связей: *форма пыльцевого зерна* широкоэллиптическая, эллиптическая, узкоэллиптическая; *полюсы* заостренные, усеченные или округлые; *поверхность экзины* гладкосетчатая, гладкосетчато-бугорчатая; *сетка экзины* от равноячеистой до разнаячеистой, толсто- или тонкостенная с различным диаметром ячей. Также в материале много деформированных пыльцевых зёрен, что связано с гибридизацией и полиплоидией.

7.8. Морфологические особенности плодов осок из секции *Praelongae* рода *Carex*⁴¹

Секция *Praelongae* (Kük.) Nelmes входит в подрод *Kreczetoviczia* Egor. рода *Carex* и охватывает 25 видов, распространенных преимущественно в Западных Гималаях, на острове Шри-Ланка, в Юго-Восточной и Восточной Азии, на Мадагаскаре, в тропической и Южной Африке. Эта довольно древняя секция (Егорова, 1999) представлена во флоре Азиатской России четырьмя видами: *Carex maximowiczii* Miq., *C. suifunensis* Kom., *C. incisa* Boott, *C. shimidzensis* Franch. Её представители характеризуются многоцветковыми, очень длинными пестичными колосками на длинных ножках, жилками на мешочках, наличием в соцветии единственного тычиночного колоска, присутствием у некоторых видов гинеандрических (пестично-тычиночных) колосков. У *C. incisa* и *C. shimidzensis* соцветие почти щитковидное вследствие того, что верхушки всех колосков расположены почти на одном уровне. Верхушки колосков *C. maximowiczii* и

⁴¹ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07–04–00877а.

C. suifunensis расположены на разных уровнях. По мнению Т. В. Егоровой (1999), морфологическая эволюция видов секции шла по пути уменьшения длины пестичных колосков и их ножек, редукции ости кроющих чешуй.

Целью нашей работы стало изучение внешнего строения (форма и размеры) и ультраскульптуры поверхности плодов видов секции *Praelongae* во флоре Азиатской России для поиска новых диагностических признаков и уточнения систематики данной группы.

Возможность использования признаков строения ультраскульптуры поверхности плодов в качестве диагностических на видовом уровне в роде *Carex* была установлена в ряде зарубежных работ (Toivonen, Timonen, 1976; Standley, 1985; и др.). Перспективность использования этих признаков для различения близких видов из подрода *Kreczetoviczia* во флоре Азиатской России была показана нами ранее (Маклакова, 2007). Были выявлены и описаны различия видов по форме и размерам клеток эпидермы, строению периклиальной и антиклиальной стенок, наличию или отсутствию кремнеземных тел, их форме и числу и др.

Плод представителей подрода *Kreczetoviczia* – односемянной, нераскрывающийся, с твердым околоплодником, в поперечном сечении слабо двояковыпуклый, заключенный в мешочек.

Представления о морфологическом типе плода осок неоднозначны. Т. В. Егорова и С. Н. Трифонова (1986), изучив анатомическое строение перикарпия осок, установили, что по характеру околоплодника, главной особенностью которого является одревеснение мезокарпия, плод осок представляет собой орех особого типа, негомологичный ореху других растений (например, граба и лещины). Он развивается из верхней завязи, генетический тип его неясен и определяется как лизикарпный или паракарпный. Более полно этот вопрос освещен в работе Т. В. Егоровой (1999). Здесь же мы воздержимся от использования какого-либо термина для обозначения плода осок.

Материалом для исследования послужили зрелые плоды *Carex* из коллекций Гербариев Биолого-почвенного института (VLA), Томского государственного университета (ТК), Московского государственного университета (MW), Главного ботанического сада РАН (МНА), Ботанического института (LE).

Признаки кутикулы и внешних стенок клеток эпидермы плодов традиционно не привлекаются для диагностики видов осок. Скульптурные элементы – кремнеземные тела находятся на внутренних периклиальных стенках клеток эпидермы. Чтобы очертания клеток и кремнеземные образования можно было выявить и описать, необходимо удалить наружную периклиальную стенку эпидермальных клеток. Для этого, согласно существующей методике, плоды выдерживались в растворе уксусного

ангидрида и серной кислоты (9:1) в течение 24 часов, затем промывались в дистиллированной воде и высушивались.

Изучение ультраструктуры поверхности плодов проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа Multiscan 200 GS, LEO 420 при увеличении $\times 1000$, $\times 2000$, в отдельных случаях до $\times 5000$.

Приводим описание плодов исследованных растений.

Carex suifunensis (рис. 113, А, В, Д). Плоды выпукло-дисковидные, 2–2,3 мм длиной, 1,7–2,1 мм шириной, основание носика 0,4 мм длиной. Клетки эпидермы почти правильной формы, полигональные, преимущественно шестигранные, 32,3–44,6 мкм длиной, 23–46,1 мкм шириной. Внутренняя переклиная стенка вогнутая в направлении к центру, вдоль антиклинальных стенок приподнятая (образует валик). Антиклинальные стенки прямые (не извилистые), погруженные. Кремнеземное тело присутствует во всех клетках в количестве 1 или 2, ширококонической формы, 10–12 мкм высотой, 7–10 мкм шириной.

Carex taximowiczii (рис. 113, Б, Г, Е). Плоды выпукло-дисковидные, 1,8–2,3 мм длиной, 1,8–2,2 мм шириной, основание носика 0,1 мм длиной. Клетки эпидермы неправильной формы, полигональные. Внутренняя переклиная стенка плоская. Антиклинальные стенки извилистые, неравномерно утолщенные, приподнятые. Кремнеземное тело одно, в разных клетках может присутствовать или отсутствовать, полусферической формы, небольшое, около 5 мкм высотой, 5–7 мкм шириной.

Carex incisa (рис. 114, А, В, Д). Плоды широкоэллипсоидные, 1,5–1,8(2) мм длиной, 1,2–1,3 мм шириной. Клетки эпидермы неправильной формы, чаще 4–5-гранные, реже округлые. Внутренняя переклиная стенка вогнутая. Антиклинальные стенки извилистые, равномерно утолщенные. Кремнеземное тело (0–1) может присутствовать в одной клетке и отсутствовать в другой, ширококонической формы, 10 мкм высотой, 15,4–17,7 мкм шириной.

Carex shimidzensis (рис. 114, Б, Г, Е). Плоды широкоэллипсоидные, 1,5–1,6 мм длиной, 1,1–1,2 мм шириной. Клетки эпидермы почти правильной формы, обычно 5-гранные. Внутренняя переклиная стенка вогнутая в направлении к центру клетки, вдоль антиклинальной стенки слегка приподнятая. Антиклинальные стенки извилистые, погруженные. Кремнеземное тело 1, имеется или отсутствует, полусферической формы, 4,6–5,4(6,2) мкм высотой, 8,5–10(11,5) мкм шириной.

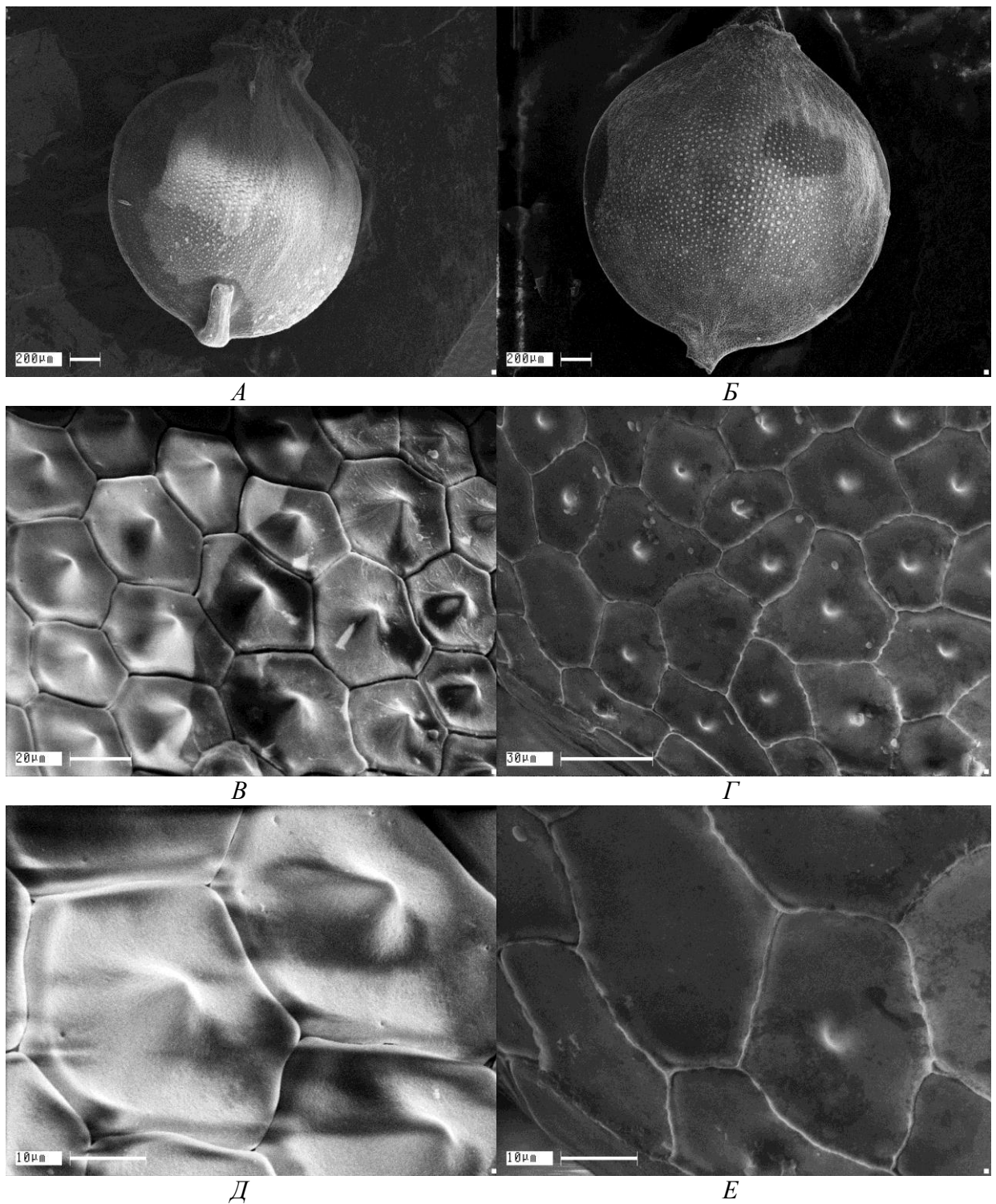
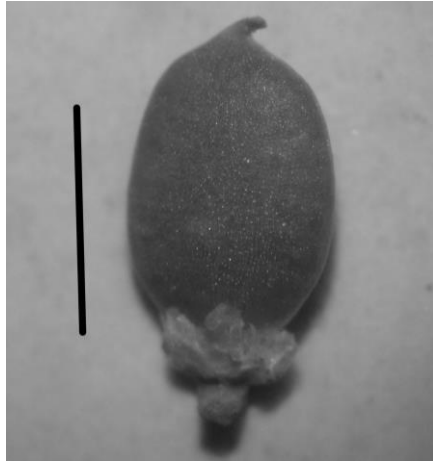
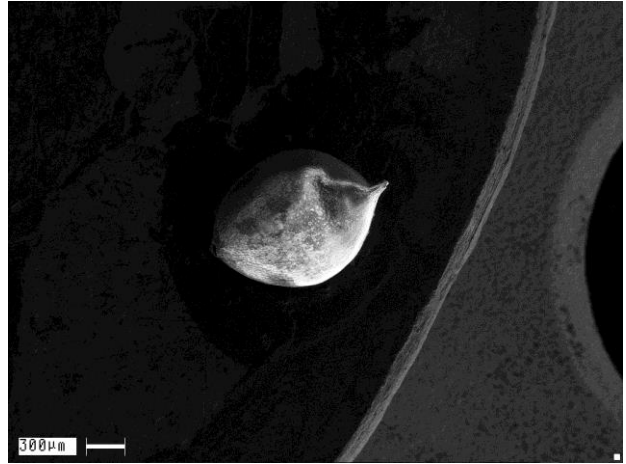


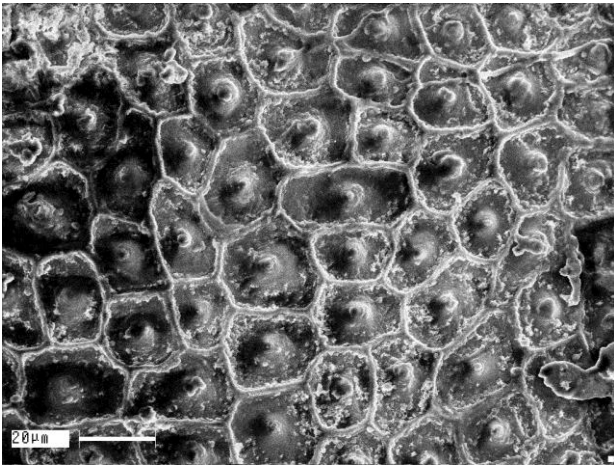
Рис. 113. Плоды *Carex suifunensis* (А, В, Д) и *C. maximowiczii* (Б, Г, Д). Пояснения в тексте.



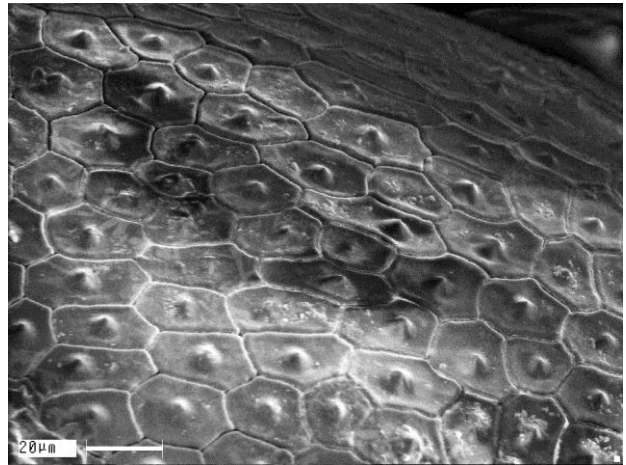
A



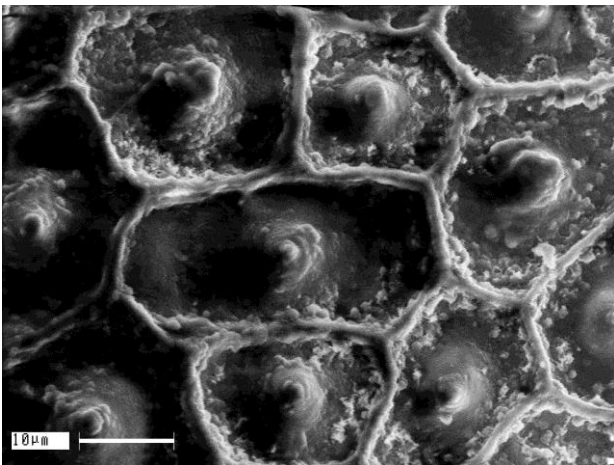
B



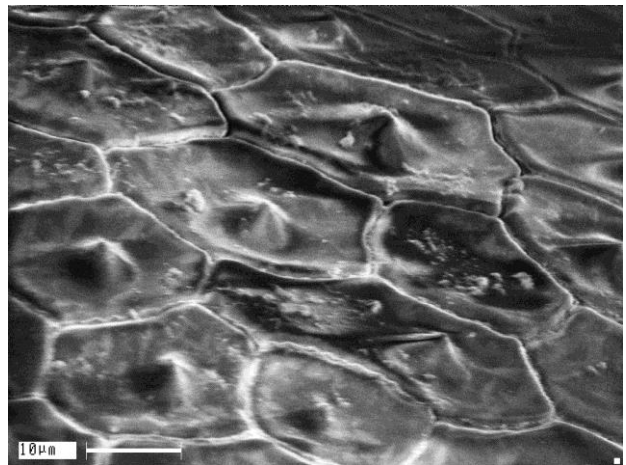
C



D



E



F

Рис. 114. Плоды *Carex incisa* (A, B, Д) и *C. shmidzensis* (Б, Г, Е). Пояснения в тексте.

В результате установлено, что для большинства изученных видов секции *Praelongae* во флоре Азиатской России (*Carex maximowiczii*, *C. incisa*, *C. shimidzensis*) центральное кремнеземное тело имеется или отсутствует, реже (*C. suifunensis*) 1–2 кремнеземных тела присутствуют в каждой клетке. Форма кремнеземного тела ширококоническая или полусферическая. Клетки полигональные. Внутренняя переклиная стенка вогнутая, антиклинальные стенки утолщенные приподнятые или же погруженные. Комбинация этих признаков видоспецифична, следовательно, ее можно использовать в систематике и филогении осок в качестве дополнительных диагностических признаков.

7.9. О «точном морфологическом методе» Сильвестра-Алексеева-Гордана в связи с задачами морфологии растений⁴²

Да не войдет тот, кто не владеет геометрией

Со времени выхода в свет «Натурфилософии растительной формы» (Arber, 1950) интерес к вопросам формальной морфологии растений постепенно ослабевает. Мы связываем это обстоятельство с появлением «динамической морфологии» Р. Саттлера, истолковавшего под сильнейшим влиянием теории и практики даосизма (Sattler, 2008) постулируемое А. Арбер (1950) принципиальное тождество листа и побега в смысле континуального перехода первого во второй, и тем обьявившего вопрос о «природе органа» метафизикой в порицательном смысле этого слова; а также с доминирующим среди современных биологов наивным представлением о том, что специфика органа может быть оценена исходя из анализа экспрессии генов, влияющих на морфогенез. Отражением последнего взгляда является, например, ABC теория цветка (Coen, Meyerowitz, 1991). Неудивительно, однако, что новейшие исследования в русле ABC модели свидетельствуют против последней – ибо оказывается, что “... ABC model ... does not directly apply to basal angiosperms” (Soltis et al., 2006, p. 494), и даже в пределах собственно двудольных (*Aizoaceae*, *Caryophyllales*) особенности генетической экспрессии в различных частях развивающегося цветка принципиально не соответствуют предсказаниям ABC модели (Frohlich et al., 2007). Крах ABC-теории кажется нам знаковым событием – ибо показывает всю актуальность чисто формальных подходов в морфологии.

Рискуя оказаться в научном меньшинстве, мы, однако, безбоязненно высказываем убеждение в том, что морфология растений не сводима к генетике или эмбриологии, но совпадает с некоторой математической теорией, которую следует распознать. Первым кандидатом на искомое смысловое тождество оказывается классическая теория инвариантов. Если

⁴² Материалы данного раздела публикуются в порядке дискуссии; авторский стиль, обозначения и выделения максимально сохранены – Прим. ред. (ЮА)

сказать определеннее, то именно фитонизм является, по нашему мнению, частным случаем классической теории инвариантов.

Интересно, что в конце XIX – начале XX веков уже была показана принципиально значимая для нас аналогия между классической теорией инвариантов и структурной («формальной») химией (Sylvester, 1878; Gordan, Alexejeff, 1900; Olver, Shakiban, 1989; Parshall, 1997; Olver, 1999; Алексеев, 1901а, б). В чем же смысл этой аналогии?

Аналогия между классической теорией инвариантов и формальной химией

Символической бинарной формой \mathbf{b}_x^i (ниже – **формой**) называют выражение вида $(\mathbf{b}_1x_1 + \mathbf{b}_2x_2)^i$ где $\mathbf{b}_{1,2}$ – действительные коэффициенты формы, $x_{1,2}$ – ее переменные, а i – степень. Инвариантом формы (или системы форм) является функция коэффициентов, которая при преобразовании подстановкой $\mathbf{x}_1 = \mathbf{A}u_1 + \mathbf{B}u_2$; $\mathbf{x}_2 = \mathbf{C}u_1 + \mathbf{D}u_2$ не изменяется, если не считать множителя $(\mathbf{AD} - \mathbf{BC})^i$. Например, детерминант 2×2 , составленный из коэффициентов двух форм (то есть выражение $\mathbf{b}_1\mathbf{c}_2 - \mathbf{b}_2\mathbf{c}_1$) – это инвариант форм \mathbf{c}_x^2 и \mathbf{b}_x^2 . Ковариантом называется функция коэффициентов и переменных формы (или системы форм), обладающая тем же свойством. Простейший ковариант – форма \mathbf{b}_x . Выражение вида $(\mathbf{bc}) = \mathbf{b}_1\mathbf{c}_2 - \mathbf{b}_2\mathbf{c}_1$ называют «скобочным фактором», а выражение вида \mathbf{b}_x – «фактором первого рода».

Суть обсуждаемого подхода состоит в том, что атому валентности i сопоставляется форма той же степени i . Если инвариант (ковариант) построен, говорят, что формы сцеплены («сфальтованы»), или, что то же, что символическое произведение определено, так что если $\mathbf{f} = \mathbf{a}_x^l$, $\mathbf{g} = \mathbf{b}_x^i$, то $(\mathbf{f}, \mathbf{g})_k = (\mathbf{ab})^k \mathbf{a}^{l-k} \mathbf{b}_x^{i-k} (\mathbf{I})$.

Так, атом водорода будет представлен линейной формой \mathbf{h}_x , атом кислорода – квадратичной формой \mathbf{o}_x^2 . Дважды «сцепив» согласно (I) два атома \mathbf{o}_x^2 , получим: $(\mathbf{o}_{1x}^2, \mathbf{o}_{2x}^2)_2 = (\mathbf{o}_1\mathbf{o}_2)^2 \mathbf{o}_{1x}^{2-2} \mathbf{o}_{2x}^{2-2} = (\mathbf{o}_1\mathbf{o}_2)^2 \mathbf{o}_{1x}^0 \mathbf{o}_{2x}^0 = (\mathbf{o}_1\mathbf{o}_2)^2$.

Формула (I) связывает формы с одинаковыми переменными, но при помощи поляризации формы \mathbf{b}_x^i любой \mathbf{b}_x меняют на \mathbf{b}_y , \mathbf{b}_z etc. с образованием поляр $\mathbf{b}_x^{i-1}\mathbf{b}_y$, $\mathbf{b}_x^{i-2}\mathbf{b}_y\mathbf{b}_z$ etc., которые могут быть связаны посредством (I) с \mathbf{a}_y^l , \mathbf{c}_z^k etc. соответственно.

Если степень i формы аналогична валентности атома, то порядок j формы в инварианте аналогичен числу атомов в молекуле. Например, порядок формы \mathbf{o}_x^2 в инварианте $(\mathbf{o}_1\mathbf{o}_2)^2$ будет равен двум. Всякий инвариант относится к типу $[\mathbf{w}: i, j; i', j'; \text{etc.}]$, где вес $\mathbf{w} = 0.5\sum ij$. Например, инвариант $(\mathbf{o}_1\mathbf{o}_2)^2$ типа $[\mathbf{2}: 2, 2]$. Вес инварианта аналогичен числу связей между атомами в молекуле.

Коварианты аналогичны радикалам. Так, радикал гидроксил (ОН) окажется линейным ковариантом $(oh)o_x$ форм o_x^2 и h_x . Если $\acute{\epsilon}$ – число свободных связей, то $\acute{\epsilon} = \sum ij - 2w$, значит **вес коварианта** $w = 0.5 (\sum ij - \acute{\epsilon})$ (II).

Очевидно, что **вес коварианта соответствует числу скобочных факторов в коварианте.**

j форм степени i могут быть заменены i формами степени j так что инвариант (ковариант) типа $[w: i, j]$ называется **образом** инварианта типа $[w: j, i]$ (III).

Инвариант (ковариант) может быть редуцируемым, то есть выразимым через элементарные (или **базисные**) инварианты (коварианты), которых всегда конечное число, или же нередуцируемым.

Общий характер рассмотренного метода стал парадоксальным поводом для критики (Study, 1901), в ответ на которую В. Алексеев назвал метод «**точным морфологическим**» (Alexejeff, 1901, p. 742–743; см. также Алексеев, 1901б, p. 10). Интересно, что Д. Сильвестр в близком контексте именуется алгебру инвариантов бинарных форм “**Analytical Morphology in its absolute sense**” (Sylvester, 1869, p. 7).

Классическая теория инвариантов и морфология растений

Согласно классическому определению А. Arber (1930, p. 309), “for the leaf bearing region of the plant two alternative unit categories, which do not postulate morphological distinction between stem and leaf, have been suggested at different times: (a.) phyton (phytomer); (b.) the individual shoot (primary or lateral)”. **Таким отдельным категориям мы предлагаем сопоставить формы вида b_x^i .** Так, сводимость органов растений к метаморфозам «листа» (фитомера) означает возможность описания любого органа посредством коварианта какого-то числа форм третьей степени, точнее, посредством их базиса. Иными словами, поскольку каждый фитомер «сцеплен» с двумя другими и несет пазушную почку (= связан с фитомером следующего порядка), он будет представлен формой вида f_x^3 . Фитомер без почки обозначается полярной $f_x^2 f_y$ формы f_x^3 . Связь между двумя фитомерами будет описываться инвариантом $(f_1 f_2)$, а сами связанные фитомеры ковариантом $(f_1 f_2) f_{1x}^2 f_{2x}^2$ форм f_{1x}^3 и f_{2x}^3 . Тогда побегу С из m фитомеров вида f_x^3 соответствует ковариант: $(f_1 f_2)(f_2 f_3) \dots (f_{m-1} f_m) f_{1x}^2 f_{2x} f_{3x} \dots f_{mx}^2$ (IV)

Положив $a_y^3 = C$, находим, что «побегом» оказывается «лист» (a_y^3). Принципиальное тождество фитонизма и представления о листе как неполном побеге (Arber, 1950) уясняется и в силу соотношения (III), так что, по аналогии, первая теория может быть названа **образом** второй, а вторая, таким образом, логически избыточна.

В зависимости от конкретных значений m , ковариант (IV) оказывается редуцируемым или нет. Редуцируемость коварианта (инварианта) является, скорее, логико-математической характеристикой, и биологически стабильной

структуре может соответствовать математически редуцируемый ковариант (инвариант). Базисные коварианты (инварианты) символизируют неделимые комбинации фитомеров, то есть, близки к “articles“ Л. Челяковского (см. обзор: White, 1979). Смысл описуемости органа посредством **базиса** инвариантов одной или нескольких бинарных форм состоит в том, что морфологическая структура может быть составленной не только из отдельных члеников-фитомеров, но и из их неразложимых сочетаний различного вида. Последнее обстоятельство кажется нам ключевым при обсуждении природы органов растений с «нетипичной» структурой (скажем, *Utricularia*, *Streptocarpus* etc.).

Впрочем, бинарные формы вида \mathbf{b}_x^i могут обозначать разные морфологические единицы, включая и филломорфы. Иными словами, для даваемого «в первом приближении» математического описания вегетативного тела *Streptocarpus*, не нужно решать вопроса о конкретной комбинации фитомеров, образовавших филломорф, достаточно сопоставить последнему форму вида \mathbf{b}_x^i . Иными словами, понятие «структурный элемент» контекстно-зависимо, почему мы уверены, что «точный морфологический метод» будет широко использоваться морфологами. Скажем, аппарат теории инвариантов применим для описания «формул монокарпических побегов» *Carex* (Алексеев, 1996) и прочих однодольных, «модулей» и «архитектурных моделей» деревьев и других биоморф (Hallé, 1986) или же соцветий, трактуемых в духе типологии Тролля (Kuznetzova, 1988).

Простота морфологического описания и ее формализация в терминах классической теории инвариантов

Итак, всякая форма, состоящая из ряда метамеров, принципиально представима в виде коварианта (инварианта) или символического произведения скобочных факторов и факторов первого рода. Мы видели, что каждому такому коварианту (инварианту) можно сопоставить некоторое натуральное число, вес, оно же – число скобочных факторов коварианта. Вес коварианта (инварианта) соответствует числу связей между элементами. **Мы полагаем, что если одна и та же структура (например, побег, зародыш, цветок) может быть описана несколькими альтернативными способами, то правильным окажется ее простейшее описание или описание, предполагающее наименьшее число элементов и связей между ними. Таким образом, критерием простоты описания может быть вес соответствующего коварианта (инварианта).**

Так, согласно представлению о трех основных органах растения, побег *C* будет представлен ковариантом формы \mathbf{c}_k^{2m+2} («стебель») и m форм \mathbf{f}_z («листья»). Для его построения форму \mathbf{f}_z следует заменить ее полярной $\mathbf{f}_k \mathbf{f}_z^{1-1} = \mathbf{f}_k$

Вид коварианта: $(\mathbf{f}_1 \mathbf{c})(\mathbf{f}_2 \mathbf{c}) \dots (\mathbf{f}_m \mathbf{c}) \mathbf{c}_k^{m+2} = \mathbf{c}_k^{m+2} \Pi(\mathbf{f}_m \mathbf{c})$. Согласно (II), его вес будет m , тогда его тип $[\mathbf{m}: 2m+2, 1; 1, m]$. Аналогично, ковариант (IV),

описывающий побег, составленный из m фитомеров, будет ковариантом типа $[m-1: 3, m]$, его вес $m-1$. Так как $m-1 < m$ при любых $m > 0$, «фитонистическое» описание побега C проще, чем то, которое предполагает побег состоящим из стебля и листьев.

***Принцип простоты и ответ на вопрос
о природе частей зародыша злаков***

Вопрос о природе частей зародыша злаков принципиально сводим к вопросу о том, чем именно является колеоптиле – листом, предлистом или же частью семядоли. В последнем обзоре Н.-J. Tillich (2007), претендующим, как кажется, на решение этой классической задачи морфологии растений, защищается изящное мнение о том, что колеоптиле – это часть семядоли. Впрочем, поставить точку явно не получается: Н.-J. Tillich (2007) игнорирует старые и прекрасно документированные данные J. R. Reeder (1953) о структуре колеоптиле *Streptochaeta*, которые могут быть истолкованы как в пользу того, что колеоптиле – это первый настоящий лист (мнение самого J. R. Reeder (1953)), так и в пользу того, что колеоптиле – предлист боковой почки.

Если колеоптиле – это лист, значит, зародыш злаков состоит из трех частей: главного корня (обозначим его формой f_{1x}), первого фитомера (гипокотиль + щиток = семядоля), и второго, «истинного» фитомера, осевая часть которого представлена сильно укороченным эпикотилем, а аппендикулярная – колеоптиле. Обозначим первый и второй фитомеры зародыша полярами $f_{2x}^2 f_{2y}$ и $f_{3x}^2 f_{3y}$ форм f_{2x}^3 и f_{3x}^3 соответственно. Если же колеоптиле – это часть семядоли, то частей зародыша две: главный корень (f_{1x}) плюс первый фитомер, несущий семядолю, состоящую из щитка и другой ее части – колеоптиле ($f_{2x}^2 f_{2y}$). Таким образом, если колеоптиле – лист, то структура зародыша будет описана ковариантом $(f_1 f_2)(f_2 f_3) f_{2y} f_{3y} f_{3x}$. Его вес равен двум. Если же колеоптиле – это часть семядоли, то вид коварианта: $(f_1 f_2) f_{2y} f_{2x}$. Его вес равен единице. Таким образом, второе описание (колеоптиле – часть семядоли) действительно проще первого.

Можно ли представить еще более простое описание зародыша? Можно, если считать зародыш единственным фитомером f_x^3 (Цвелев, 1997). В этом случае, колеоптиле будет предлистом боковой почки, а корень – придаточным (например, Смирнов, 1953). Зародыш злаков оказывается геронтоморфным образованием, попросту побегом, редуцированным до единственного фитомера, а зародышевые органы – не гомологичными таковым других *Poales* (Мавродиев, 2001), если конечно, зародыши прочих *Poales* (исключая, очевидно *Streptochaeta*) построены по единому плану, как доказывает Н.-J. Tillich (2007).

Еще раз о смысловом совпадении морфологии и классической теории инвариантов

Смысловое совпадение теории инвариантов и морфологии растений в ее фитонистическом варианте предполагает решение вопроса о минимальном числе форм, базис которых окажется достаточным для описания морфологического разнообразия в той или иной группе. Хрестоматийное представление В. Н. Беклемишева (1964) о гомономной и гетерономной метамериях (и конкретных видах последней, распознаваемых в группе), является иной формулировкой той же задачи.

Совпадение двух теорий указывает на необходимость биологической интерпретации трех фундаментальных **сизигий** или соотношений между инвариантами (ковариантами) базиса одной (нескольких) бинарных форм (см. обзор: Olver, Shakiban, 1989; Olver, 1999). Каждая из сизигий оказывается одной из фундаментальных симметрий, которые следует распознать. Речь идет именно об общебиологической интерпретации, поскольку отмеченная смысловая аналогия простирается, как кажется, весьма далеко за пределы собственно ботанического фитонизма. Вопрос о составе головы различных *Arthropoda*, защита сегментной теории черепа позвоночных, вот лишь некоторые классические проблемы, которые могут быть однозначно решены в свете изложенного подхода. **Принципиальное же решение состоит в том, что во всех случаях, когда метамерному описанию противоположно иное, последнее всегда оказывается сложнее, как более сложным оказывается описание, предполагающее в структуре число метамеров более минимально необходимого.**

Метамерное строение живых организмов (от раковины *Foraminifera* до скелета *Homo sapiens*) оказывается некоторым фундаментальным свойством, принципиально не выводимым из факта органической эволюции – метамерия независимо возникает не только в самых разных группах живых организмов, в том числе и на основе принципиально разных планов строения в традиционном смысле этого слова, но и на различных уровнях собственно структурной организации.

Если излагаемые здесь соображения хотя бы отчасти соответствуют положению вещей, то приходится признать, что теория, призванная описать основы геометрии живых организмов, не получила своего должного развития в плане конкретных морфологических приложений. Будучи самой популярной математической теорией на рубеже XIX и XX веков, классическая теория инвариантов постепенно теряет интерес в глазах математиков после доказательства Давидом Гильбертом главной теоремы этой теории – теоремы о конечном числе инвариантов базиса. Насколько мы можем судить, Д. Гильберт никогда не обращался к аналогии Сильвестра. В математическом смысле «неконструктивные» доказательства чистого существования, возможность и сила которых как раз и были впервые

продемонстрированы Д. Гильбертом на примере доказательства теоремы о конечном числе инвариантов базиса, глубоко повлияли на математику XX столетия, способствовали здесь небывалому прогрессу, как принято считать. Но не оказался ли этот небывалый прогресс в каком-то смысле роковым? Не оказалась ли в итоге теория, как будто бы специально созданная для формализации геометрии жизни, постепенно теряющей интерес иллюстрацией мира мертвой абстракции, вполне понятной лишь горстке посвященных?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Монография, заключительный раздел которой Вы сейчас читаете, – это лишь первый шаг в осмыслении сделанного в биоморфологии растений к настоящему моменту, первая попытка собрать воедино частные подходы отдельных исследователей и научных коллективов к описанию структуры растения. На этом сложном пути придётся пройти ещё немало, но первый – самый трудный шаг – уже сделан, начало пути положено.

Какие же основные задачи стоят перед биоморфологией растений на современном этапе её развития? В каких направлениях должна она развиваться? Ответы на эти вопросы отчасти сформулированы в итоговой резолюции прошедшего семинара.

Первое, что крайне необходимо сделать, – это продолжить попытки унификации и универсализации применяемой при морфологических исследованиях терминологии. Необходимо стремиться к тому, чтобы под одним термином-«этикеткой» – все (*разрядка наша – НС, ЮА*) исследователи понимали бы одно и то же; при этом желательно постепенно избавляться от терминов, трактуемых и в узком, и в широком смысле, нелогичных и т. д.

Закономерным следствием реализации работы в данном направлении должен стать выпуск словаря используемой терминологии, словаря, подготовленного самими биоморфологами, на основе их взглядов на объём и содержание терминов. Форма такого словаря, по-видимому, должна быть двойственной – как печатной, так и электронной, размещённой в сети Интернет и периодически обновляемой. Кроме собственно информационных статей такой электронный ресурс должен содержать и ссылки на конкретные биоморфологические работы, выполненные с использованием того или иного термина.

Необходима и пропаганда современной биоморфологической терминологии среди специалистов других областей ботаники в частности и биологии вообще. Это можно осуществить и через публикацию данных исследований в центральных изданиях, и через проведение школ, обучающих семинаров, курсов и т. д. в академических учреждениях и высших учебных заведениях с обязательным привлечением возможно большего числа специалистов (в том числе преподавателей) и, особенно, аспирантов и студентов старших курсов.

Второе важное направление дальнейшей обобщающей работы – это формирование базы данных по проведённым к настоящему времени биоморфологическим исследованиям. Учитывая скорость поступления новых материалов и, особенно, огромные просторы нашей страны, часто не позволяющие обмениваться информацией лично, этот свод данных может быть только электронным, размещённым в сети Интернет. По-видимому, он должен быть создан на базе какого-то академического научного учреждения,

но в редакторский коллектив необходимо включить представителей достаточно широкого круга не только академических, но и образовательных учреждений. Разделом этого ресурса вполне может стать электронный биоморфологический словарь.

Выполнение этих двух первоочередных мер позволит плодотворно проводить новые исследования, которые, безусловно, невозможны без опоры, как на терминологию, так и на богатейший нажитый прошлыми исследованиями капитал.

Таким образом, третий шаг – это определение круга таксонов и экологических групп, в которых биоморфологические исследования крайне необходимы в ближайшее время. Безусловно, у каждого исследователя есть собственное мнение о ближайшем круге, интересных с той или иной точки зрения группах организмов, которыми он бы хотел заняться, однако существуют и такие, которые практически не охвачены прежними исследованиями.

Нам представляется, что в первую очередь необходимо изучение биоморфологии следующих растений: 1) внутриводных и прибрежно-водных растений; 2) нецветковых растений; 3) растений с уклоняющимся типом питания.

Внутри- и прибрежно-водные растения изучены, в основном, в центральной части России. Назрела необходимость включения в круг исследуемых объектов видов из других регионов (хотя бы, сибирских и дальневосточных), а также расширение работ за счёт включения в неё водных споровых и, может быть, водорослей. Крайне необходима и публикация монографической обработки полученных к настоящему времени данных.

Вне отдела Цветковые растения более или менее хорошо изучена биоморфология только папоротников; отдельные работы существуют по голосеменным растениям и мхам, и в тоже время нет подобных данных ни по хвощам, ни по плаунам. Определённая работа проведена и по использованию подходов, методов и методик биоморфологического анализа, разработанных для растений, при изучении грибов и лишайников, однако очевидно, что эта работа требует критического осмысления и продолжения на современном уровне.

Ещё одна сборная группа, выделенная по физиологическому критерию, – «растения с уклоняющимся типом питания» – также требует к себе усиленного внимания. Распадаясь на три подгруппы – насекомоядных, собственно паразитных и микопаразитных растений, – она, по-видимому, нуждается и в трёх различных подходах к её изучению. Общим при изучении таких растений, по-видимому, следует считать необходимость привлечения анатомических, физиологических и биохимических данных, а также данных по особенностям поведения этих растений. При этом под поведением данных

видов следует понимать, видимо, активность или пассивность в поиске источника питания, как в ходе онтогенеза, так и в цикле сезонного развития.

Выделение трёх приоритетных направлений биоморфологических исследований не подразумевает остановки работы по остальным. По-прежнему необходимы изучения конкретных таксонов, где данные биоморфологии могут помочь в понимании жизни особей, популяционной жизни растений, их адаптаций к условиям среды, установлении родственных связей между отдельными видами, а также хода эволюционного процесса вообще.

Обобщая итоги прошедшего семинара и этой монографии, очевидно, что в биоморфологии растений с момента её возникновения многое сделано, многое исследовано, многое разработано; в тоже время, ещё большее сделать предстоит. Хочется верить, что биоморфологический подход в изучении растений станет всё более действенным в работах систематиков, будет использован при мониторинге. В результате многие общебиологические исследования станут более конкретными, доказуемыми и очевидными. Мы желаем и Вам, наш уважаемый читатель, и себе успехов на этом сложном, но интересном пути.

Помните:

Путь в тысячу шагов начинается с первого шага.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов Н. В. Красная Книга республики Марий Эл: Редкие и нуждающиеся в охране растения марийской флоры. Йошкар-Ола., 1997. 126 с.
- Аксенова Н. А. Крушина ломкая // Биологическая флора Московской области. М., 1987. С. 32–54.
- Акшенцев Е. В. Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 18 с.
- Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев, 1986, 424 с.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с.
- Алексеев В. Г. О совпадении методов формальной химии и символической теории инвариантов. СПб., 1901а. 37 с. (припл. к Журн. Рус. физ.-хим. общ., 1901. Т. 33).
- Алексеев В. Г. Основы символической теории инвариантов (для химиков). Юрьев, 1901б. 55 с.
- Алексеев Ю. Е. Осоки: Морфология, биология, онтогенез, эволюция. М., 1996. 251 с.
- Алехин В. В. География растений. М., 1944. 455 с.
- Алисов Б. П. Курс климатологии. Л., 1951.
- Андриенко Т. Л., Прядко Е. И. Экология, ценология и запас фитомассы вероники лекарственной на Украине // Растительные ресурсы. 1975. Т. 2. Вып. 3. С. 406–409.
- Антонова И. С. Структура ветвей и побегов *Tilia cordata* Mill. на разных фазах развития в разных экологических условиях: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 22 с.
- Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 10–28.
- Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 49–59.
- Антонова И. С., Николаева Н. В. Особенности структуры кроны *Frangula alnus* (*Rhamnaceae*) // Бот. журн. Т. 87. № 10. 2002. С. 42–48.
- Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Ю. В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестник СПбГУ. 2001. Сер. 3. Вып. 2. № 11. С. 67–78.
- Арискина Н. П. Развитие сплавины в процессах заболачивания: Дисс. ... канд. биол. наук. Казань, 1946.
- Арискина Н. П. К характеристике важнейших ценозообразователей сплавины // Учен. зап. Казанск. гос. ун-та. Т. 110. 1950. Кн. 4. С. 77–105.
- Арискина Н. П. Озёрные сплавины в окрестностях Казани // Учен. зап. КазГУ. Т. 116. 1956. Кн. 14. С. 65–82.

Артюшенко З. Т., Соколов С. Я. Формирование почек и развитие годовичных побегов у некоторых древесных и кустарниковых пород: Сообщение 2 // Труды БИНа. Сер. 6. Вып. 6. 1958. С. 72–81.

Афонин А. А. Межвидовая и внутривидовая изменчивость пыльцы (длины пыльцевых зерен) массовых видов ив Брянского Лесного массива. Брянск, 1999.

Ахундова В. А. Потенциальная и реальная продуктивность однолетних видов бобовых растений // Вестн. Моск. ун-та. 2003. Сер. 16. Биол. № 4. С. 40–43.

Байкова Е. В. Опыт построения жизненных форм рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 6. С. 856–870.

Байкова Е. В. Род Шалфей: Морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск, 2006б. 248 с.

Байкова Е. В., Фершалова Т. Д. Архитектурные модели представителей рода *Begonia* L. при интродукции в закрытом грунте в условиях Центрального сибирского ботанического сада // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее: Материалы Всероссийской конференции, посвящённой 60-летию Центрального сибирского ботанического сада. Новосибирск, 2006. С. 35–38.

Байкова Е. В., Фершалова Т. Д. Архитектурные модели и жизненные формы представителей рода *Begonia* (*Begoniaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 8. С. 1113–1128.

Барыкина Р. П. Морфолого-анатомические закономерности соматической эволюции в семействе Лютиковых (*Ranunculaceae* Juss) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 3. С. 44–67.

Барыкина Р. П. Полиморфизм корней и корневых систем в семействе *Ranunculaceae* // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1999. Т. 104. Вып. 3. С. 26–31.

Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 84. Вып. 4. С. 114–124.

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Морфолого-анатомическое изучение княжика и его систематическое положение // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 6. 1983. С. 62–73.

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Онтогенез княжика красивого, или сибирского (*Atragene speciosa* Weinm.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. Т. IV (продолжающееся издание). Йошкар-Ола, 2004. С. 49–52.

Баталов А. Е. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1998. 16 с.

Батыгина Т. Б. Хлебное зерно. Л., 1987. 103 с.

Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Размножение растений. СПб., 2002. 232 с.

Батыгина Т. Б., Круглова Н. Н., Горбунова В. Ю., Егорова О. В., Титова Г. Е., Сельдимирова О. А. От микроспоры к сорту. М., 2008. (в печати)

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964. Т. 1. Проморфология. 432 с. Т. 2. Органология. 447 с.

Белостоков Г. П. Морфогенез кустовидного подростка липы сердцевидной // Лесоведение. 1980. № 6. С. 53–59.

Бельская Т. Н. Методика изучения возрастных изменений у растений по морфологическим признакам. М.;Л., 1949. 120 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества М., 1989. Т. 1. 667 с.

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Блинова И. В. Особенности морфологического строения и побегообразования ряда орхидных на северном пределе их распространения // Бюлл. МОИП. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 69–80.

Блинова И. В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Бот. журн. 1998. Т. 83(1). С. 85–94.

Бобров Ю. А. Биоморфология некоторых видов семейства *Pyrolaceae*: Дисс. ... канд. биол. наук. Киров, 2004. 198 с.

Бологова В. Л. Некоторые аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 6. С. 55–70.

Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Т. 4. М.;Л. 1972. С. 5–94.

Борисова И. В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1360–1367.

Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 420–426.

Ботаника / Под ред. чл.-корр. РАН, проф. Р. В. Камелина. СПб., 2001. 680 с.

Валуйских О. Е. О вегетативном размножении *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) // Вестн. ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2007. Вып. 6(22). С. 129–134.

Валуйских О. Е. Побегообразование *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. на северной границе ареала // Материалы докладов I Всероссийской

молодежной научной конференции «Молодежь и наука на Севере». В 3 т. Т. III. Сыктывкар, 2008. С. 34–36.

Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И., Шорина Н. И. Ботаника: Морфология и анатомия растений. М., 1988. 480 с.

Вахрамеева М. Г., Виноградова И. О., Татаренко И. В., Цепляева О. В. Кокушник комарниковый // Биологическая флора Московской области. Вып. 9. Ч. 1. М., 1993. 112 с.

Вернадский В. И. Биосфера. М., 1967. 374 с.

Волков И. В. К пространственному подходу в изучении жизненных форм растений // Krylovia. 2000. Т. 3. № 2. С. 7–13.

Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. № 4. С. 555–562.

Воскресенская О. Л. Специфика клеточного дыхания на начальных этапах онтогенеза растений в условиях избытка цинка // Физиология растений: становление, развитие, перспективы: Материалы Всероссийской конференции, посвященной 75-летию кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского госуниверситет. Казань, 2007. С. 146–152.

Воскресенская О. Л., Сарбаева Е. В. Эколого-физиологические адаптации туи западной (*Thuja occidentalis* L.) в городских условиях. Йошкар-Ола, 2006. 130 с.

Воскресенская О. Л., Алябьшева Е. А., Половникова М. Г. Большой практикум по биоэкологии. Йошкар-Ола, 2006. Ч. 1 108 с.

Воскресенская О. Л., Скочилова Е. А., Копылова Т. И., Алябьшева Е. А., Сарбаева Е. В. Организм и среда: Факториальная экология. Йошкар-Ола, 2005. 175 с.

Восточно-Европейские леса: История в голоцене и современность. М., 2004. В 2 т. Т. 1. С. 240–242, 251–253.

Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 362 с.

Гаврилова М. Н. Экологический мониторинг двух видов кустарников для оценки состояния окружающей среды // Материалы Международного конгресса ELPIT-2007. Тольятти, 2007. С. 124–130

Гатцук Л. Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1970. 21 с.

Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.

Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 55–130.

Гатицук Л. Е. Черты сходства побеговых и корневых систем // Тезисы докладов VI делегатского съезда ВБО. М., 1978.

Гатицук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 18–19.

Гатицук Л. Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 1–4.

Гатицук Л. Е. Роль структурно-биологического метода И. Г. Серебрякова в становлении биоморфологии как науки // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Владивосток, 2007. С. 3–6.

Гатицук Л. Е., Дервиз-Соколова Т. Г., Иванова И. В., Шафранова Л. М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений. М., 1974. С. 16–36.

Гетманец И. А. Метамерная организация побегового тела растений на примере ив секции *Insubaseae* Kerner. // Труды 6-ой международной конференции по морфологии растений памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 1999. С. 64–65.

Гладкова В. Н. Семейство Кочедыжниковые // Жизнь растений. В 6 т. Т. 4. М., 1978. С. 229–231.

Головко Т. К. Дыхание растений: Физиологические аспекты. СПб., 1999. 204 с.

Голубев В. Н. К онтогенезу седмичника (*T. europaea*) и о некоторых закономерностях развития корневищ травянистых растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61. Вып. 1. С. 73–76.

Горовой П. Г., Кетриц Л. М., Гриф В. П. Таксономическое и кариологическое изучение *Vupleurum komarowianum* Lincz., *Vupleurum scorzonerifolium* Willd. (*Apiaceae*) из Приморья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 42–46.

Грошева Н. П., Воскресенская О. Л. Физиологические аспекты изучения популяций растений // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. С. 212–214.

Грубов В. И. Монографический обзор рода *Rhamnus* L. s. l. // Труды БИН АН СССР. 1949. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. Вып. 8. С. 116–119.

Грубов В. И. Семейство Крушиновые // Деревья и кустарники СССР. М.;Л., 1958. С. 526–607.

Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.

Грудзинская И. А. Семейство аронниковые (*Araceae*) // Жизнь растений. В 6 т. Т. 6. М., 1982. С. 466–493.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. В 3 т. Т. 3: Покрытосеменные: Двудольные: Раздельнолепестные. Москва, 2004. 520 с.

Данилова М. Ф. О природе фасциации у растений // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 10. С. 1343–1350.

Даровских Е. А. Побегообразование рдеста блестящего // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов десятой молодежной научной конференции. Сыктывкар, 2003. С. 70–72.

Денисова Л. В. и др. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». М., 1986.

Денисов Н. И. Деревянистые лианы российского Дальнего Востока: Биология, интродукция, использование, охрана: Дисс. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2004. 376 с.

Дервиз-Соколова Т. Г. Об определении жизненной формы растений // Биологические науки. 1981. № 12. С. 62–68.

Дервиз-Соколова Т. Г. Морфология ив северо-востока СССР в связи с проблемами жизненной формы покрытосеменных растений: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 1982. 52 с.

Дидух Н. Я. *Niphar lutea* (L.) Smith в структуре фитобиоты бореальной Евразии // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике фитобиоты России. Рыбинск, 2006. С. 79–90.

Дорохина Л. Н. Объединенные соцветия (синфлоресценции), модели побегообразования и жизненные формы полыней // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. Прометей, 1995. С. 110–115.

Дубына Д. В., Сытник С. М., Тасенкевич Л. А. и др. Макрофиты – индикаторы изменения природной среды. Киев, 1993. 435 с.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Егорова Т. В., Трифонова С. Н. Анатомическое строение перикарпия у видов рода *Carex* (*Superaceae*) в связи с систематикой и филогенией рода // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1594–1605.

Ермакова И. М. Метод многобалльной оценки жизненности особей и его применение для характеристики ценопопуляций: Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. М., 1987. С. 24–36.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Подходы к определению жизненных форм луговых растений при составлении спектра жизненных форм // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола, 2006. С. 31–32.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Тарасенко Т. Э., Скворцова Е. С. Влияние хозяйственного использования на структуру травостоя и урожай

пойменного луга // Труды международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А. А. Уранова. М., 2001. С. 60–62.

Ершов И. Ю. Генезис фитоценосистем водоемов Русской равнины // Современные проблемы биологической эволюции к 100-летию Государственного Дарвиновского музея: Материалы конференции. М., 2007. С. 119–120.

Ефремов А. П., Алексеев Ю. Е. Белокрыльник болотный // Биологическая флора Московской области. М., 1983. Вып. 7. С. 67–82.

Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов, 2005. 304 с.

Житков В. С. Величина основания листа как критерий для классификации форм филлотаксиса и характера метамерности побега цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 8. С. 802–821.

Житков В. С. Способ листорасположения как отражение организации побега // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тезисы докладов VIII съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 331.

Жмылев П. Ю. Эволюция жизненных форм растений: суждения и предположения // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65. № 3. С. 232–249.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. Изд. 2-е, испр. и доп. М., 2005. 256 с.

Жукова Л. А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 525–540.

Жукова Л. А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 104–114.

Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9–19.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Жукова Л. А. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2002. Т. 3. С. 7–17.

Жукова Л. А. Биоразнообразие растений и популяционная морфология // Конструкционные единицы в морфологии растений: Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 45–52.

Жукова Л. А. История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. С. 7–32.

Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 4. С. 450–461.

Жукова Л. А., Комаров А. С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биол. науки. 1991. № 8. С. 51–66.

Жукова Л. А., Османова Г. О. Морфологическая пластичность подземных органов у особей *Plantago lanceolata* (*Plantaginaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 80–86.

Жукова Л. А., Шейнак О. А. Влияние гербицидов на возрастной состав ценопопуляций подорожника большого // Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях. М., 1985. С. 3–25.

Жукова Л. А., Шестакова Э. В. Морфологическая поливариантность *Plantago major* L. в искусственных посадках // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 3. С. 95–101.

Жукова Л. А., Воскресенская О. Л., Грошева Н. П. Морфологические и физиолого-биохимические особенности онтогенеза календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) в посевах разной плотности // Экология. 1996. № 2. С. 104–110.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М., 1988. С. 24–59.

Злобин Ю. А. Ценотические популяции растений. Владивосток, 1984. 51 с.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989а. 146 с.

Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 6. С. 769–784.

Зозулин Г. М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Труды Центр.-чернозем. гос. заповедника им. В. А. Алехина. 1959. Вып. 5.

Иванова И. В. Переход от кустарников к травам в одной из эволюционных линий рода ежевика (*Rubus* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 3. С. 63–77.

Ившин Н. В. Морфологическая изменчивость двух подвидов *Plantago major* L. // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. 76 с.

Израильсон В. Ф. Эколого-морфологические особенности некоторых сибирских видов володушки (*Vipleurum* L.) // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск, 1970. С. 101–115.

Ильинский А. П. Эколого-морфологические этюды // Журнал русского ботанического общества при Академии Наук. Петроград, 1923. Т. 6. С. 28–32.

Илюшечкина Н. В. Онтогенез *Knautia arvensis* Coult. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. V (продолжающееся издание). Йошкар-Ола, 2007. С. 133–138.

Илюшечкина Н. В. Поливариантность онтогенеза *Knautia arvensis* Coult. // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола; Пушкино, 2008. С. 64–65.

Илюшечкина Н. В., Петухова Л. И. Особенности онтогенеза цмина песчаного *Helichrysum arenarium* (L.) Moench в лесных и лесостепных фитоценозах // Труды VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 108.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Истомина И. И. Эколого-демографическая характеристика синузии кустарников // Восточно-европейские широколиственные леса. М., 1994. С. 144–171.

Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969. 314 с.

Келлер Б. А. Основы эволюции растений. М.;Л., 1948. 207 с.

Козий Б. И., Берко И. Н. Методика гармонического анализа морфологических параметров метамерного строения монокарпических побегов растений // Жизненные формы: Онтогенез и структура. Межвузовский сборник научных трудов. М., 1993. 230 с.

Козо-Полянский Б. М. Исчисление русских видов рода *Vupleurum* L. // Труды Императорского Ботанического сада Петра Великого. СПб., 1915. Т. 30. Вып. 2. С. 45–80.

Кокин К. А. Экология высших водных растений. М., 1982. 158 с.

Коломейцева Г. Л. Морфологические типы орхидных // Бюлл. ГБС. 2003. Вып. 185. С. 112–137.

Коломейцева Г. Л. Архитектурная модель с детерминированными и недетерминированными побегами в подсемействе *Epidendroideae* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) // Бюлл. ГБС. 2005. Вып. 189. С. 151–187.

Коломейцева Г. Л. Морфо-экологические особенности адаптации тропических орхидных при интродукции: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 36 с.

Комарова Т. А. Внутрипочечное и внепочечное развитие побега как единый процесс: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.

Кондорская В. Р. О соцветиях рода *Chenopodium* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 78–87.

Кондратьева-Мельвиль Е. А. Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1113–1119.

Коровкин О. А. Закономерности онтогенеза клонов столонообразующих растений. М., 2005. 354 с.

Корона В. В. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск, 1987. 272 с.

Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург, 2000. 224 с.

Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург, 2007. 280 с.

Костина В. А. О местонахождении *Pteridium aquilinum* на Кольском полуострове // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 386–389.

Костина М. В. Строение и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения // Бюлл. ГБС. 2005. Вып. 189. С. 110–121.

Костина М. В. Строение и динамика развития генеративных побегов в роде *Ulmus* (*Ulmaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 7. С. 1044–1057.

Костина М. В. Роль генеративных побегов в построении кроны у представителей рода *Acer* L. // Бюлл. ГБС. 2008. Вып. 193. С. 87–106.

Красная книга Кировской области. Екатеринбург, 2001. 277 с.

Красная книга РСФСР: Растения / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. М., 1988.

Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск, 1999. 200 с.

Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость // Труды Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева. Т. 1. М., 1933–1935. 755 с.

Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М., 1940. 136 с.

Круглова Н. Н. Морфогенез в культуре пыльников пшеницы: эмбриологический подход. Уфа, 2001. 203 с.

Круглова Н. Н. Морфогенез в андроклиных каллусах злаков: Цитогистологические особенности // Успехи современной биологии. 2008. (в печати).

Круглова Н. Н., Батыгина Т. Б., Горбунова В. Ю., Титова Г. Е., Сельдимирова О. А. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. М., 2005. 99 с.

Круглова Н. Н., Егорова О. В., Сельдимирова О. А., Катасонова А. А., Зайцев Д. Ю., Круглова А. Е. Световой микроскоп как инструмент в биотехнологии растений. Уфа, 2008. 95 с.

Кузнецова С. Б. Биоморфология княжика сибирского – *Atragene sibirica* L. (сем. *Ranunculaceae*): Дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 192 с.

Кузнецова С. Б., Жданова С. О. Типы побегов у княжика сибирского // Конструкционные единицы в морфологии растений: Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 186–189.

Кузнецова С. Б., Савиных Н. П. Система побега ветвления княжика сибирского // Вест. Саратовского госагроуниверситета им. Н. И. Вавилова. 2007. № 1. С. 38–42.

Кузнецова Т. В. Морфология соцветий, современное состояние // Итоги науки и техники. Серия «Ботаника». № 12. М., 1991. С. 51–174.

Кузнецова Т. В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 1–11.

Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия: Морфологическая классификация. СПб., 1992. 125 с.

Кузьмичев А. И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб., 1992. 215 с.

Культиасов М. В. Проблема становления жизненных форм у растений // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. М.;Л. С. 250–263.

Куприянова Л. А. Палинология сережкоцветных. М.;Л., 1965.

Курс низших растений / Пол ред. М. В. Горленко. М., 1981. 504 с.

Курченко Е. И. Род *Agrostis* L. в России и сопредельных странах: Морфология, систематика, эволюционные отношения: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2002. 44 с.

Курченко Е. И. К вопросу о классификации жизненных форм злаков: I. Классификация жизненных форм злаков по признакам вегетативных органов в связи с систематикой (на примере рода *Agrostis* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2006а. Т. 111. Вып. 1. С. 57–62.

Курченко Е. И. К вопросу о классификации жизненных форм злаков: II. Физиономическая классификация жизненных форм *Agrostis* L. (*Poaceae*) в связи с систематикой // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2006б. Т. 111. Вып. 4. С. 32–40.

Курченко Е. И., Седых И. Б. Морфология соцветий полевиц и ее связь с систематикой рода // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 3. С. 54–67.

Лавренко Е. М., Свешникова В. М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журн. общ. биол. 1965. Т. 23. № 3 С. 12–37.

Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоёмов // Материалы Школы по гидрботанике: Гидрботаника: материалы, методы. Рыбинск, 2003. С. 5–22.

Лапиров А. Г. Строение некоторых представителей семейства *Alismataceae* (на примере *Alisma plantago-aquatica* и *Alisma gramineum*) с позиции модульной организации // Конструкционные единицы в морфологии растений: Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 60–61.

Лапиров А. Г. Гидрботаническая терминология на пути её унификации // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». Рыбинск, 2006. С. 5–15.

Лащенко А. Н., Улле З. Г. К изучению флоры и растительности Среднего Тимана и их охране // Флора и растительность Тимано-Печорского региона: Труды Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1978. С. 51–60.

Лебедева О. А., Лапиров А. Г. Особенности онтогенеза *Batrachium trichophyllum* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 1744–1752.

Лебедева О. А., Лапиров А. Г. Формирование побеговой системы, цветорасположение и модульная организация *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника-2005». Рыбинск, 2006. С. 294–298.

Лебедева Т. И. Условия проявления фасциаций // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 59.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Лейсле Ф. Ф. Влияние внешних условий (длины дня) на изменчивость растений и вопрос о природе цветка // Бот. журн. 1962. Т. 42. № 3. С. 1742–1760.

Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: Дисс. ... канд. биол. наук. Киров, 2006. 189 с.

Линчевский И. А. Володушка – *Vupleurum* L. // Флора СССР. Т. 16. М.;Л., 1950. С. 275–349.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артёменко В. И. Флора водоёмов Волжского бассейна: Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 220 с.

Лодкина М. М. Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблемы гомологии с точки зрения генетики развития // Бот. журн. 1977. Т. 63. № 12. С. 1731–1741.

Любарский Е. Л. О биоморфологической границе между длиннокорневищными и короткокорневищными растениями // Экология. 1973. № 2. С. 94–95.

Мавродиев Е. В. Морфологическая природа щитка, эпибласта, колеоптиля и колеоризы злаков по данным их относительного положения в целом зародыше // Гомологии в ботанике: Опыт и рефлексия: Труды IX школы по теоретической морфологии растений. СПб., 2001. С. 283–285.

Магомедмирзаев М. М. Введение в количественную морфогенетику. М., 1990. 232 с.

Мазина Е. В., Савиных Н. П. О строении монокарпических побегов наумбургии кистецветной в разных местообитаниях // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. В 2 ч. Ч. 2. Киров, 2007. С. 79–83.

Мазур Т. П., Дидух Н. Я. Филогения и экологическая эволюция *Nyctraeaceae* Salisb. // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике фитобиоты России. Рыбинск, 2006. С. 70–78.

Мазуренко М. Т. Формы роста жимолости камчатской // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973а. С. 244–250.

Мазуренко М. Т. Циклы развития побеговых систем у кустарников на примере жимолостных: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1973б. 25 с.

Мазуренко М. Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 53–59.

Мазуренко М. Т. Онтогенез рододендрона Фори в Сихотэ-Альинском заповеднике // Бот. журн. № 2. 1980.

Мазуренко М. Т. Рододендроны Дальнего Востока: Структура и морфогенез. М., 1980. 232 с.

Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям крайнего Севера. М., 1986. 209 с.

Мазуренко М. Т., Джобавва Д. Б. Этапы морфогенеза *Castanea sativa* (Fagaceae) в горах Аджарии // Бот. журн. Т. 77. № 8. 1992. С. 43–54.

Мазуренко М. Т., Москалюк Т. А. Онтогенез *Chosenia arbutifolia* (Salicaceae) в Магаданской области // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 601–612.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 158 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 3. С. 409–421.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Модульная организация дерева // Конструкционные единицы в морфологии растений: Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 62–72.

Маклакова И. Н. Перспективы изучения систематики осок (род *Carex*) из подрода с помощью сканирующего электронного микроскопа // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы I(III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске. Новосибирск, 2007. С. 271–273.

Малиновский К. А., Царик И. В., Коржинский Я. В. и др. Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногорье. Киев, 1984. 208 с.

Мамедова Э. Т. Структура цветоносных побегов в сем. Геснериевых (*Gesneriaceae*): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1985. 16 с.

Марков М. В. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 35 с.

Маркова Л. Г. К биологии цветения и плодообразования люцерны // Изв. Томск. отд. ВБО. 1959. Т. 4. С. 91–103.

Мартыненко В. А. Сем. *Araceae* // Флора Северо-Востока Европейской части СССР / под. ред. А. И. Толмачева. Т. II. Л., 1976. С. 86.

Мартыненко В. А. Сем. *Menyanthaceae* // Флора Северо-Востока Европейской части СССР / под. ред. А. И. Толмачева. В 4 т. Т. IV. Л., 1977. С. 63–64.

Марфенин Н. Н. Феномен колониальности. М., 1993. 237 с.

Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 6–17.

Матвеев А. Р. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяции тимофеевки луговой и тимофеевки степной равнины: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1975. 25 с.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 402 с.

Мейер К. И. Происхождение наземной растительности. М., 1946. 142 с.

Михайлова Т. Д. Побегообразование и жизненные формы *Astragalus macropodium* // Биологические науки. 1972. № 6. С. 7–14.

Михайловская М. С. Корни и корневые системы растений. М., 1981. 137 с.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.;Л., 1928. 368 с.

Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 123–132.

Мусина Л. С. Эколого-морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекорневых жизненных форм трав в некоторых группах сложноцветных: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1977. 14 с.

Мячина А. И. Атлас спор и пыльцы некоторых современных растений Дальнего Востока. Хабаровск, 1971. С. 24–27.

Нехлюдова М. В., Филин В. Р. Страусник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 9. Ч. 1. Москва, 1993. С. 4–28.

Ниценко А. А. К вопросу о генезисе типов растительного покрова // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 10. С. 1444–1464.

Новоселова А. С. Результаты и задачи селекции клевера на современном этапе // Науч.-техн. бюлл. Вып. 211. Л., 1991. С. 3–7.

Нотов А. А. Структура системы побегов в связи с систематикой подтрибы *Alchemillinae* Rothm. (*Rosaceae-Rosoideae*): Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. М., 1993. 18 с.

Нотов А. А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. 1999. С. 60–80.

Нухимовский Е. Л. О термине и понятии «каудекс»: Сообщение №2: Современное состояние вопроса // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биология, почвоведение. 1969а. № 1. С. 55–62.

Нухимовский Е. Л. О термине и понятии «каудекс»: Сообщение №3: Многообразие каудексов и отличие от других структурных образований // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биология, почвоведение. 1969б. № 2. С. 71–77.

Нухимовский Е. Л. Структурная организация и морфогенез некоторых семенных растений: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1970. 15 с.

Нухимовский Е. Л. Осевая и побеговая система семенных растений // Известия ТСХА. 1971. Вып. 1. С. 54–66.

Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 5. С. 107–120.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: Теория организации биоморф. Т. 1. М., 1997. 630 с.

Ожегов С. И. Словарь русского языка. М., 1987. 796 с.

Онипченко В. Г., Комаров А. С. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов северо-западного Кавказа // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 6. С. 64–75.

Османова Г. О. Структура и динамика ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. в Республике Марий Эл: Дисс. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2000. 219 с.

Орел Л. И., Константинова Л. Н., Огородникова В. Ф., Дзюбенко Н. И. Фертильность семяпочек люцерны и методы ее оценки // Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции Т. 99. Л., 1986. С. 10–17.

Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. 1985. № 6. С. 8–13.

Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 214 с.

Папченков В. Г. О классификации растений водоемов и водотоков // Материалы Школы по гидрботанике «Гидрботаника: материалы, методы». Рыбинск, 2003. С. 23–26.

Папченков В. Г., Соловьева В. В. Флора прудов Среднего Поволжья // Самарская лука: Бюллетень. 1993. № 4. С. 172–190.

Папченков В. Г., Соловьева В. В. Анализ флоры прудов Среднего Поволжья // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 59–67.

Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // Материалы Школы по гидрботанике «Гидрботаника: материалы, методы». Рыбинск, 2003. С. 27–38.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1988. 255 с.

Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 168 с.

Петров А. Что считать основным структурным элементом кроны древесных растений // Докл. Болгарской АН. 1963. Т. 16. № 5. С. 541–544.

Петухова Д. Ю. Морфофизиология зимующих почек водокраса лягушачего (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола, 2006. С. 38–39.

Петухова Д. Ю., Савиных Н. П. Строение генеративных особей *Hydrocharis morsus-ranae* L. (*Hydrocharitaceae* Juss) // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидророботаника-2005». Рыбинск, 2006. С. 334–336.

Петухова Д. Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: Дисс. ... канд. биол. наук. Киров, 2008. 207 с.

Пигулевская Т. К., Князева И. В., Глушкова Е. В. Фракционный состав белка вегетативных и генеративных органов *Plantago major* ssp. *major* и *Plantago major* ssp. *pleo-sperma* // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. С. 285–287.

Пименов М. Г., Сдобнина Л. И. Среднеазиатские виды рода *Vipuleurum* L. (*Umbelliferae* – *Apioidae*) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 105–117.

Пичугина Е. В. Биоморфология и структура ценопопуляций *Jurinea cyanooides* (L.) Reichenb. и *Dianthus arenarius* L. на северо-востоке европейской России в связи с их охраной: Дисс. ... канд. биол. наук. Киров, 2007. 261 с.

Покровская Т. М. Онторморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых клеверов // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 156–166.

Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов ив *Salix* L. (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1700–1711.

Полянская Т. А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка «Марий Чодра». Йошкар-Ола, 2006. 156 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.;Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 133 с.

Попов М. Г. Филогения. Флорогенетика. Флорография. Систематика. Избранные труды. В 2 ч. Ч. I. Киев, 1983а. 280 с.

Попов М. Г. Филогения. Флорогенетика. Флорография. Систематика. Избранные труды. В 2 ч. Ч. II. Киев, 1983б. С. 281–479.

Поскальнюк Н. А. Фитоценотическая приуроченность, экология и изменчивость орляка в Западной Сибири: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М, 2007. 21 с.

Правдин Ф. Н. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 3–8.

Проханов Я. И. Возникновение двудольных многолетних трав // Труды МОИП. 1965. Т. 13. С. 111–123.

Проханов Я. И. Класс однодольных, его таксономическая обоснованность и положение в системе сосудистых растений // Проблемы филогении высших растений. М., 1974. С. 75–103.

Пчелинцев А. Е. Тератологические изменения в некоторых родах семейства Первоцветных (*Primulaceae*): Дипломная работа. Йошкар-Ола: МарГУ, 1993. 56 с.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып. 1. 1950. С. 465–483.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 141–149.

Работнов Т. А. Луговоеведение. М., 1974. 382 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 180 с.

Родман Л. С. Образование кустарниковой формы у *Rosa spinosissima* L. в условиях кустарниковых степей западных предгорий Алтая // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62. № 1.

Ростовцев С. И. Биолого-морфологический очерк рясок. М., 1905. 108 с.

Рытова Н. Г. Пазушная меристема и ее производные у видов рода *Cleistogenes* (*Poaceae*) по данным СЭМ (колониальный и организменный уровни организации тела растения) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 170–179.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1963. 196 с.

Савиных Н. П. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 43. С. 123–133.

Савиных Н. П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979а. Т. 84. Вып. 3. С. 92–105.

Савиных Н. П. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica*: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1979б. 16 с.

Савиных Н. П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 5. С. 89–98.

Савиных Н. П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 86. Вып. 5. С. 89–98.

Савиных Н. П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 3. С. 34–41.

Савиных Н. П. О модульной организации *Veronica* L. // Материалы X Московского совещания по филогении растений. М., 1999. С. 144–147.

Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с.

Савиных Н. П. Ресурсы продуцентов, природопользование и охрана природы // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ. Киров, 2002а. С. 89–91.

Савиных Н. П. Модули у растений // Тезисы докладов II Международной конференции по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002б. С. 95–96.

Савиных Н. П. О соотношении понятий «архитектурная модель» и «модель побегообразования» у трав // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда РБО. Барнаул, 2003. В 3 т. Т. 2. С. 99–100.

Савиных Н. П. О жизненных формах водных растений // Гидророботаника: методология, методы: Материалы школы по гидророботанике Рыбинск, 2003. С. 39–48.

Савиных Н. П. О системе модулей у растений // Труды VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 221–222.

Савиных Н. П. Экологический и эволюционный аспект модульной организации растений // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспекты. Материалы Всероссийской научной школы. Вып. 3. Киров, 2005. С. 15–21.

Савиных Н. П. Поливариантность развития растений как следствие модульной организации // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006а. С. 43–51.

Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006б. 324 с.

Савиных Н. П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. V (продолжающееся издание). Йошкар-Ола, 2007а. С. 15–34.

Савиных Н. П. О модульной организации и исходной жизненной форме цветковых растений // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения К. Линнея. М., 2007. С. 209–211.

Савиных Н. П., Лелекова Е. В. Цветорасположение у водных и прибрежно-водных растений // Материалы VI Всероссийской школы-

конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». Рыбинск, 2006. С. 97–105.

Савиных Н. П., Прокопьева Л. В. Структура полицентрических особей брусники // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола, 2006. С. 275–277.

Светозарова В. В. Фертильность люцерны тяньшанской при введении ее в культуру // Люцерна тяньшанская и опыт ее интродукции. М., 1967. С. 221–258.

Свириденко Б. Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 687–698.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.

Северцов А. Н. Модусы филэмбриогенеза // Зоол. журн. 1935. Т. 14. № 1. С. 1–16.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.;Л., 1939. 610 с.

Сенянинова-Корчагина М. В. К вопросу о классификации жизненных форм // Учен. зап. ЛГУ. Сер. геогр. 1949. Вып. 5. № 104. С. 54–151.

Серебряков И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1947а. Вып. 6. С. 75–108.

Серебряков И. Г. Фенологические наблюдения в лесах Подмосквья // Труды ГБС АН СССР. М., 1947б. Вып. 6. С. 75–108.

Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений: Ч. 1 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53. Вып. 2. С. 49–66.

Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений: Ч. 2 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54. Вып. 2. С. 47–62.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.

Серебряков И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Доклады совещания по стационарным геоботаническим исследованиям. Л., 1954. С. 145–159.

Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм семенных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 71–91.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 3–37.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.;Л., 1964. Т. 3. С. 146–208.

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67–81.

Серебряков И. Г., Чернышева М. В. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae* // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 2. С. 65–77.

Серебрякова Т. И. Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. М., 1972. С. 84–169.

Серебрякова Т. И. К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений // Бюлл. МОИП. 1973. Отд. биол. Т. 78. Вып. 3. С. 76–88.

Серебрякова Т. И. Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков // Научн. докл. высш. шк. «Биол. Науки». 1976. № 2. С. 61–73.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 112–128.

Серебрякова Т. И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 97–109.

Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 75–86.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179.

Серебрякова Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 5. С. 579–593.

Серебрякова Т. И. Почка как этап развития побега // Тезисы докладов VII делегатского съезда ВБО. Л., 1983. С. 232–233.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритмы развития высших растений: Межвузовский сборник научных трудов. М., 1987. С. 1–19.

Серебрякова Т. И. Некоторые направления современной морфологии растений // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988. С. 337.

Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Батыгина Т. Б., Шорина Н. И., Савиных Н. П. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М., 2006. 543 с.

Скворцов А. К. Ивы СССР: Систематический и географический обзор. М., 1968. 262 с.

Скочилова Е. А., Пигулевская Т. К., Жукова Л. А. Морфологическая и физиологическая оценка онтогенеза *Chelidonium majus* L. // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 55–61.

Славкина Т. И. Материалы к биологии хурмы (*Diospyros lotus* L., *D. virginiana* L., *D. kaki* L.). Ташкент, 1954. 104 с.

Смагин В. А. Смены растительности при зарастании мелких озёр под влиянием антропогенных факторов // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 827–833.

Смирнов П. А. О некоторых видах *Agrostis* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1938. Т. 47. Вып. 2. С. 245–250.

Смирнов П. А. Морфологические исследования злаков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 58. Вып. 6. С. 71–75.

Смирнова Е. С. Морфологическая классификация побеговых систем орхидных // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 4. С. 505–519.

Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 72–80.

Смирнова О. В. Динамика ценопопуляций на протяжении интервалов времени разного порядка на примере сныти // Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. М., 1977. С. 57–74.

Смирнова О. В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов. М., 1987. 206 с.

Смирнова О. В., Черемушкина В. А. Род хохлатка // Биологическая флора Московской области. 1975. Вып. 2. С. 48–72.

Смирнова О. В., Чистякова А. А., Истомина И. И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 2. С. 216–225.

Смольянинова Л. А. Род 1121: Турча – *Hottonia* L. // Флора СССР. В 30 т. Т. XVIII / под ред. Б. К. Шишкина, Е. Г. Боброва. М., 1952. С. 251–253.

Снаговская М. С. Возрастные состояния желтой люцерны // Уч. записки МГПИ им. В. И. Ленина. № 212. М., 1965. С. 46–57.

Соколова Н. П. Эволюционные взаимоотношения жизненных форм в роде *Rubus* // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 1. С. 84–100.

Соколова Н. П., Мастинская Р. А. Особенности структур вегетативных органов малины и ежевики в связи с положением их в биологическом ряду кустарников // Доклады ТСХА. 1972. Вып. 180. Ч. 2. С. 229–234.

Соловьев А. Н. Реки // Энциклопедия земли Вятской: Природа. Киров, 1997. Т. 7. С. 200–222.

Солоневич Н. Г. Эколого-биологические особенности основных компонентов травяно-кустарничкового яруса болотных растительных сообществ: Дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 407 с.

Старостенкова М. М., Гуленкова М. А., Шафранова Л. М., Шорина Н. И. Учебно-полевая практика по ботанике. М., 1990. 191 с.

Сукачев В. Н. Избранные труды: Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. Л., 1973. Т. 3. 352 с.

Суханов В. М., Папазян Н. Д. Условия получения каллуса и регенерантов в культуре незрелых зародышей пшеницы // Апомиксис и цитозембриология растений. №. 5. Саратов, 1983. С. 124–128.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 206 с.

Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (*Orchidaceae* Juss.) России и Японии: Дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 440 с.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных растений. М., 1948. 300 с.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.

Тахтаджян А. Л. Систематика и филогения цветковых растений. М.;Л., 1966. 610 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 147 с.

Тахтаджян А. Л. Система Магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Терёхин Э. С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л., 1977. 218 с.

Терёхин Э. С., Никитичева З. И. Постепенное развитие паразитных Angiospermae: 1: Метаморфоз // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 39–57.

Тетерюк Л. В. Особенности онтогенеза и возрастной структуры ценопопуляций *Asarum europaeum* L. (*Aristolochiaceae*) на северной границе ареала // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского Северо-востока. Сыктывкар, 2001. С. 180–191.

Тимонин А. К. Высшие растения. М., 2007. 352 с.

Ткаченко М. Е. Общее лесоводство М., 1952. 599 с.

Труш И. А. Развитие моноподиального побега (*Rhamnaceae*) // Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 38–45.

Турмухаметова Н. В. Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth. и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 19 с.

Турмухаметова Н. В. Адаптация березы повислой к условиям урбанизации // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола, 2006. С. 336–338.

Тутаюк В. Х. Тератология цветка. Баку, 1969. 112 с.

Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 77–92.

Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.;Л., 1965. С. 251–254.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии растений. М.;Л., 1962. 352 с.

Федорова С. В. Структура и организация популяций наземно-ползучих растений в разных эколого-фитоценологических условиях: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Казань, 2008. 22 с.

Федорова Т. А. Морфология соцветий. М., 2006. 98 с.

Фершалова Т. Д. Жизненные формы *Begonia dregei* в условиях интродукции // Материалы международной конференции «Биологическое разнообразие в современной ботанике». Владивосток, 2007. С. 434–438.

Философский словарь. М., 1986. 598 с.

Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975а. 200 с.

Хохряков А. П. Соматическая эволюция однодольных. М., 1975б. 195 с.

Хохряков А. П. Циклы развития побегов в связи с проблемой «травянистости» // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 141–155.

Хохряков А. П. Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251–264.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

Хохряков А. П. Иерархия признаков жизненных форм растений // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988. С. 7.

Хохряков А. П. Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. 1994. № 6. С. 36–41.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Типы побегов и их эволюция у жимолостных // Бюлл. ГБС. 1968. Вып. 70. С. 64–69.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Бластоид – элементарный блок побеговых растений // Жизненные формы: Онтогенез и структура. М., 1993. С. 117–121.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Генеративизация как один из путей эволюции высших растений // Московское совещание по филогении высших растений. М., 1996. С. 148–151.

Цвелев Н. Н. Фитомеры и профиллы как составные части побегов сосудистых растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 5. С. 54–57.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России: Ленинградская, Псковская и Новгородская области. СПб., 2000. 781 с.

Цельникер Ю. Л., Корзухин М. Д., Зейде Б. Б. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев. М., 2000. 96 с.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура / Отв. ред. А. А. Уранов и Т. И. Серебрякова. М., 1976. 214 с.

Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М., 1988. 184 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 197 с.

Чеботарёв А. И. Гидрологический словарь. Л., 1978. 308 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Чиркова Н. Ю. Эколого-биологическая и ресурсная характеристика ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях южнотаёжных лесов Кировской области: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Пермь, 2008. 19 с.

Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 129–138.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1.

Чистякова А. А. Реконструкция возрастной пространственной структуры популяций деревьев // Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. С. 132–144.

Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 437–447.

Шафранова Л. М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 179–212.

Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 72–88.

Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки: Межвузовский сборник научных трудов. М., 1994. С. 6–7.

Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е., Шорина Н. И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. Рукопись. 37 с.

Шаяхметов И. Ф. Основы биотехнологии растений. Уфа, 2007. 134 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964.

Шивцова И. В. Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.) // Биоразнообразие растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра». Ч. 2. Йошкар-Ола, 2005. С. 126–132.

Шивцова И. В. Эколого-морфологические особенности и организация популяций *Fragaria vesca* L.: Дисс. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2008. 181 с.

Шилова Н. В. Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Crataegus* // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1169–1185.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 493 с.

Шорина Н. И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: Структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 213–232.

Шорина Н. И., Ершова Э. А. Орляк обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М., 1990. С. 6–20.

Шулькина Т. В. Архитектурные модели в семействе *Campanulaceae* s. str., их география и возможные пути преобразования // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 3–16.

Шулькина Т. В. Параллелизм в строении архитектурных моделей травянистых и древесных растений // Жизненные формы: Онтогенез и структура. М., 1993. С. 163–168.

Щербаков А. В. Флора водоемов Московской области: Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1991. 481 с.

Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоёмов бассейна Волги. Л., 1990.

Экспресс-методы определения фертильности зародышевых мешков люцерны. Л., 1988. 27 с.

Эсау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. 558 с.

Юдин Ю. П. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М.;Л., 1963. С. 493–571.

Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений // Труды МОИП. Т. 42. М., 1976. С. 9–44.

Alexander M. R. Differential staining of aborted and nonaborted pollen // Stain Technol. 1969. Vol. 44. № 3. P. 117–122.

Alexejeff W. Ueber die Bedeutung der symbolischen Invariantentheorie für die Chemie // Zeitsch. für phys. Chem. 1901. Bd. 38. S. 741–743.

Arber A. Water plants: A study of aquatic angiosperms. N. Y., 1920. 436 p.

Arber A. Root and shoot in the Angiosperms: a study of morphological categories // New Phytologist. 1930. Vol. 29. № 5. P. 297–315.

Arber A. The natural philosophy of plant form // Cambridge University Press, 1950. 246 p.

Ashton P. S. Botanic Gardens and Experimental Grounds // Current concepts in plant taxonomy. Reading, 1984. P. 39–46.

Barabé D., Labrecque M. Vascularisation de la fleur de *Calla palustris* (Araceae) // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. № 6. P. 1718–1726.

Barthelemy D. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants // *Acta Biotheor.* 1991. Vol. 39. P. 309–323.

Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Annals of botany.* 2007. Vol. 99. P. 375–407.

Barthelemy D., Edelin C., Hallé F. Architectural concepts for tropical trees // *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity.* London, 1989. P. 89–100.

Box E. C. Ant life forms and Mediterranean environments // *Annual di Botanica.* V. XLV(2). 1987. P. 7–42.

Chambers P. A., Lacoul P., Murphy K. J., Thomaz S. M. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater // *Hydrobiologia.* 2008. Vol. 595. P. 9–26.

Coen H. S., Meyerowitz E. M. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development // *Nature.* 1991. Vol. 353. P. 31–37.

Cook C. D. K., Gut B. J., Rix E. M., Schneller J., Seitz M. Water plants of the world: A manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes. Hague, 1974. 561 p.

Cooper D. C., Brink R. A. Partial self-incompatibility and the collapse of fertile ovules as factors affecting seed formation in alfalfa // *J. Agricultural.* 1940. Vol. 60. № 7. P. 453–472.

Costes E. Winter bud content according to position in 3-year-old branching system of Granny Smith Apple // *Ann. of botany.* 2003. Vol. 93. P. 581–588.

Darwin E. *Phytologie; or the Philosophy of Agriculture and Gardening.* London, 1800. 612 p.

Devades C., Beck C. B. Development and morphology of stellar components in the stems of some members of the *Leguminosae* and *Rosaceae* // *American Journ. Bot.* 1971. Vol. 58. № 2. P. 432–446.

Downie S. R., Plunkett G. M., Watson M. F., Spalik K., Katz-Downie D. S., Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Troitsky A. V., Lee B.-Y., Lahham J., El-Oqlah A. Tribes and clades within *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: the contribution of molecular data // *Edinburgh J. Bot.* 2001. Vol. 58. P. 301–330.

Dressler R. L. *The Orchids: Natural history and classification.* Cambridge, 1981. 332 p.

Edelin C. Strategie de reiteration et edification de la cime chez les conifers // *Colloque International “l’Arbre”.* Montpellier, 1986. P. 139–158.

Eltén G. What is a herb? (with examples from the «Savanna» of Brasil and the humid temperate zone of Poland) // *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich,* 1991. H. 106. P. 288–304.

Fisher J. B. Tree architecture: relationships between structure and function // *Contemporary problems in plant anatomy.* Orlando, 1984. P. 541–589.

Frohlich M., Brockington S. F., Soltis P. S., Soltis D. E., Rudall P. J. Differing patterns of MADS-box gene expression associated with shifts in

petaloidy within *Aizoaceae* (*Caryophyllales*) // Botany and Plant Biology. 2007. Annual Conference of AFS, ASPB, ASPT, and BSA. Abstracts. <http://www.2007.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=2058>

Gatsuk L. E. Hierarchic system of shoot body units in seed plants // XII Международный ботанический конгресс: Тезисы докладов. 1975. С. 214.

Godwin H. *Rhamnaceae* // J. of ecology. Vol. 31. № 1. Cambridge, 1943. P. 68–70.

Gordan P., Alexejeff W. Uebereinstimmung der Formeln der Chemie und der Invariantentheorie // Zeitsch. fur phys. Chem. 1900. Bd. 35. S. 610–633.

Grebner P. Uber oberirdische bei *Trientalis europaea* L. // Verhandlungen des Botanischen Verenis der Provins Branderburg. Vol. 34. Berlin, 1893. S. 46.

Guedon Y., Heuret P., Costes E. Comparisons methods for branching and axillary flowering sequences // Journal of theoretical biology. 2003. Vol. 225. P. 301–325.

Hackel E. Monographia Festucarum europearum. Kassel-Berlin, 1882. 216 p.

Hallé F. Concept of architectural models in vascular plants // XII Международный ботанический конгресс: Тезисы докладов. Л., 1975. Т. 1.

Hallé F. Modular growth in seed plants // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1986. Vol. 313. № 1159. P. 77–87.

Hallé F., Martin L. Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Mull. – Arg. Euphorbiacees. – Crotonoidees) // Adansonia. 1968. Vol. 8. Fasc. 4. P. 475–503.

Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 210 p.

Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. Berlin, 1978. 441 p.

Harper J. L. Population biology of plants. L., N. Y., 1977. 892 p.

Harper J. L., Bell A. D. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction // Population Dynamics, the 20th Symposium of the British Ecological Society. Oxford, 1979. P. 29–52.

Harper J. L., White J. The demography of plants // Ann. Rev. Ecol. Syst., 1974. Vol. 5. № 3. P. 419–463.

Harper J. L., Rosen B. R., White J. Preface // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1986. B. Vol. 313. № 1159. P. 3–5.

Holltum R. E. Growth habits of monocotyledons: variation on a theme // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. P. 399–413.

Holm T. The root-structure of North American terrestrial *Orchideae* // Amer. J. of Sci. Ser. 4. 1904. Vol. 18. P. 197–213.

Humboldt A. Ideen zur einer Physionomik der Gewächse. Tübingen, 1806. 28 s. (Русский перевод: Гумбольдт А. Идеи о физиономичности растений. М., 1936. 28 с.)

Kuznetzova T. V. Angiosperm inflorescences and different types of their structural organization // *Flora*. 1988. Bd. 181. Hf. 1. S. 1–17.

Law R. The dynamics of a colonizing population of *Poa annua* // *Ecology*. 1981. Vol. 62. № 5. P. 1267–1277.

Linnaeus C. *Philosophia botanica*. Stokholmiae, 1751. 362 p. (Русский перевод: Линней К. Философия ботаники. М., 1989. 451 с.)

Mabberley D. J. *The plant-book: A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge, 1987. 707 p.

Maillette L. Structural dynamics at silver birch: I: The fates of buds // *J. of appl. ecol.* 1982. Vol. 19. № 1. P. 203–218.

Majundar G. P. Growth unit or the phyton in dicotyledons with special reference to *Heracleum* // *Bull. Bot. Soc. Bengal*. 1947. № 1. P. 61–66.

Medveska-Kornas A. Observation on the variability of *Trientalis europaea* L. in Finland, Norway, Poland // *Veroff. Geobot. Ins. ETH*. 1963. № 34. P. 28–36.

Metsävainio K. Untersuchungen über des Wurzelsystem der Moorpflanzen // *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo*. 1931. T. 1. № 1.

Meunsher W. C. *Aquatic plants of the United States*. NY, 1944. 374 p.

Meusel H. Die Bedeutung der Wuchsformen für die Entwicklung des sturlichen System der Pflanzen // *Feddes Report*. 1951. Bd. 61. H. 1. S. 41–59.

Neves S. S., Watson M. F. Phylogenetic Relationship in *Bupleurum* (*Apiaceae*) based on Nuclear ribosomal DNA ITS Sequence Data // *Annals of Botany*. 2004. Vol. 93. P. 379–398.

Notov A. A., Kusnetzova T. V. Architectural units axially and their taxonomic implications in Alchemillinae // *Wulfenia*, 2004. Vol. 11. P. 85–130.

Novoplansky A. “Shrub-trees”: an example for a plastic architectural strategy // *Troisieme Colloque International “l’Arbre”*. Montpellier, 1995. P. 31.

Oinonen E. Sporal regeneration of bracken (*Pteridium aquilinum*) in Finland in the Dimensions and the age of its clonus // *Acta Forest Fenn.* 1967a. H. 83. T. 1. S. 1–97.

Oinonen E. The correlation the size of Finnish bracken clones and certain periods of his history // *Acta Forest Fenn.* 1967b. H. 83. T. 2. S. 1–51.

Oldeman R. A. A. L’architecture de la foret guyanaise // *Mem. O.R.S.T.O.M.* 1974. № 73. P. 1–204.

Olver P. J. *Classical invariant theory*. London Math. Soc. Cambridge Press., Cambridge, 1999. 280 p.

Olver P. J., Shakiban C. Graph theory and classical invariant theory // *Advances in Math.* 1989. Vol. 75. P. 212–245.

Orshan G. Approaches to The Definition of Mediterranean Growth Forms // Mediterranean – Type Ecosystems. Berlin; NY, 1983. P. 86–100.

Parkin I. The evolution of the inflorescence // J. Linn. Soc. 1914. Bot. Vol. 42. № 287. P. 511–563.

Parshall H. K. Chemistry through Invariant Theory? James Joseph Sylvester's Mathematization of the Atomic Theory // Experiencing Nature. Kluwer; Dordrecht, 1997. P. 81–111.

Piggot C. D., Huntley J. P. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* Mill. at the Northern limit of its geographical range // New Phytologist. 1980. Vol. 84. № 2. P. 145–164.

Prevost M. F. Architecture de quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr., 1967. Vol. 114. P. 23–36.

Prevost M. F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 223–321.

Priestley J. H., Scott L. I., Gillett E. C. The development of the shoot in *Alstroemeria* and the unit of shoot growth in monocotyledons // Ann. Bot. 1935. Vol. 49. P. 161–179.

Puntieri J. G., Souza M. S., Brion C., Mazzini C., Barthelemi D. Axis differentiation in two South American *Notofagus* species (*Notofagaceae*) // Annals of Botany. 2003. Vol. 94. P. 589–598.

Raunkiaer C. De Danske Blomsterplanter Naturhistorie. I. B. Enkimbladede. Kjøbenhavn, 1895–1899.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Reeder J. R. The embryo of *Streptochaeta* and its bearing on the homology of the coleoptile // Amer. J. Bot. Vol. 40. 1953. P. 77–80.

Remphrey W. R., Davidson C. G. Crown shape variation in *Fraxinus pennsylvanica* (Vahl) Fern.: its relation to architectural parameters including the effect of shoot-tip abortion // L'arbre biologie et developpement. Actes du 2 Colloq I international fur Farbre. Montpellier, 1991. P. 169–180.

Remy W., Hass H. Gametophyten und Sporophyten im Unterdevon – Fakten und Spekulationen // Argumenta Palaeobotanica, 1991. Vol. 8. P. 193–223.

Remy W., Remy R. *Lyonophyton rhyniensis* nov.gen. et nov.sp., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland) // Argumenta Palaeobotanica, 1980. Vol. 6. P. 37–72.

Sattler R. Wilber's AQAL Map and Beyond. 2008. 117 p. <http://www.beyondwilber.ca/AQALmap/bookdwl/files/WAQALMAB080324.pdf>

Savinykh N. P. Biomorphology of Veronicas of Russia and neighbouring states // Wulfenia. Mitteilungen des Kärntner Botanizentrums Klagenfurt. 10. 2003. S. 73–102.

Scribailo R. W., Tomlinson P. B. Soot and floral development in *Calla palustris* (*Araceae-Calloideae*) // Int. J. Plant. Sci. 1992. Vol. 153. № 1. P. 1–13.

- Smith B., Wasshausen C., Golding J., Karegeannes E. Begoniaceae. Washington, 1986. Part I. 247 p.
- Soltis P. S., Soltis D. E., Kim S., Chanderbali A., Buzgo M. Expressions of floral regulators in Basal Angiosperms and the origin and evolution of ABC-function // *Advances in Bot. Research*. 2006. Vol. 44. P. 483–506.
- Souza M. S., Puntieri J. G., Barthelemi D., Brion C. Bud structure and its relation to shoot size and structure in *Notofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (*Notofagaceae*) // *Annals of Botany*. 2000. Vol. 85. P. 547–555.
- Standley L. A. Systematics of the Acutae group of *Carex* (*Cyperaceae*) in the Pacific Northwest // *Syst. Bot. Monogr.* 1985. Vol. 7. P. 1–106.
- Steconni M., Puntieri J., Barthelemy D. Annual shoot growth in *Notofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (*Notofagaceae*) from Northern Patagonia // *Trees – Structure and Function*. 2000. Vol. 14. P. 289–296.
- Study E. Die angebliche Bedeutung der Invariantentheorie für die Chemie // *Zeitsch. für phys. Chem.* 1901. Bd. 37. S. 546–550.
- Sylvester J. J. Presidential address to section A of a British Association // *Exeter British Association Report*. 1869. P. 1–9.
- Sylvester J. J. On an application of the new atomic theory to the graphical representation of the invariants and covariants of binary quantics... // *Amer. J. Math.* 1878. Vol. 1. P. 64–125.
- Tillich H.-J. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons) // *Annals of Botany*. 2007. Vol. 100. P. 1413–1429.
- Toepffer A. *Salicaceae* // Kirchner O., Loew E., Schroter C. *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*. Stuttgart. 1925. Bd. 2. P. 292–455.
- Toivonen H., Timonen T. Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* subg. *Vignea* (*Cyperaceae*), studied by scanning electron microscopy // *Ann. Bot. Fenn.* 1976. Vol. 3. P. 49–59.
- Tomlinson P. B. Chance and design in the construction of plants // *Axioms and principles of plant construction*. Hague, 1982. P. 162–183.
- Tomlinson P. B., Zimmerman M. H. (eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge, 1978. 675 p.
- Troll W. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin, 1937. Bd. 995 s.
- Troll W. *Die Infloreszenzen*. Jena, 1964. Bd. 1. 615 s.
- Troll W. *Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Bd. II. T. 1. Jena, 1969. 630 s.
- Warming E. Über perenne Gewächse // *Bot. Zentralbl.* 1884. Bd. 18. № 6.
- Warming E. Om Jørdudløbene. Kgl. Danske vid. selskab. Biol. Skr. Ser. 8. II. № 6. Kjøbenhavn, 1918.

Watt A. S. Contributions to Ecology of Bracken: 1: The Rhizome // New Phytol. 1940. T. 39. P. 401–424.

Watt A. S. Pattern and process of the community // New Phytol. 1947. T. 35. P. 20–35.

Watt A. S. The ecological status of bracken // Bot. J. Lin. Soc. 1976. T. 73. P. 217–239.

Webster B. D., Steeves T. A. Morphogenesis in Pteridium: General Morphologie and Growth Habit // Phytomorphology. 1958. Vol. 30. P. 30–41.

White J. The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. № 1. P. 109–145.

White J. Plant metamerism // Perspectives on plant population ecology. Sunerland; Massachusetts, 1984. P. 5–47.

Wimmer F. Salices Europaeae. Vratislaviae, 1866. 114 p.

Wolff H. Umbelliferae-Apioideae: Bupleurum, Trinia et reliquae Ammineae heteroclitae // Das Pflanzenreich Regnis Vegetabilis Conspectus. Leipzig, 1910. T. IV. Bd. 228. S. 36–173.

Zimmerman W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930. 454 s.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава I. Общие вопросы биоморфологии растений	7
1.1. Модулярность в теломной теории В. Циммермана	7
1.2. Фенобиоморфологическая классификация жизненных форм и специализация репродуктивного цикла высших растений	14
1.3. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц	26
1.4. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения	47
1.5. Использование концепции «архитектурная модель» при описании структуры растений	69
Глава II. Биоморфология древесных растений	83
2.1. К характеристике модулей древесных растений	83
2.2. О единицах морфологической структуры кроны древесных растений умеренной зоны	94
2.3. Влияние условий среды на количественные характеристики побегов и осей разных порядков ветвления древовидных особей <i>Frangula alnus</i>	98
2.4. Развитие парциальных образований <i>Tilia cordata</i> в одноствольное дерево	102
2.5. Подходы к анализу биоморф видов рода <i>Salix</i> (на примере ив Южного Урала)	106
2.6. Формирование парциальных кустов <i>Vaccinium vitis-idaea</i> на начальных этапах	115
2.7. Поливариантность побеговых систем <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	120
2.8. Развитие парциальных образований у зрелых генеративных особей <i>Atragene sibirica</i> при наличии опоры	125
2.9. Значение генеративных побегов в выделении архитектурных моделей у древесных растений умеренной зоны	129

Глава III. Биоморфология наземных автотрофных травянистых растений	137
3.1. Побегово-корневые комплексы у орхидных	137
3.2. Побегообразование и модульная организация <i>Gymnadenia conopsea</i> на северной границе ареала	139
3.3. Побегообразование <i>Fragaria vesca</i> с позиций модульной организации	144
3.4. Онтогенез <i>Lysimachia nummularia</i>	151
Глава IV. Биоморфология водных и прибрежно-водных растений	155
4.1. О гидрофильной линии эволюции жизненных форм	155
4.2. Биоморфология некоторых водных и прибрежно-водных семенных растений Северо-Востока Европейской России	167
4.3. Биоморфология <i>Calla palustris</i>	173
4.4. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гелофитов	185
4.5. Побегообразование видов рода <i>Hottonia</i>	190
4.6. Структурно-морфологические адаптации столонно-розеточных гидрофитов	193
Глава V. Биоморфология растений с уклоняющимся типом питания	203
5.1. Биоморфологические особенности растений с уклоняющимся типом питания на примере некоторых вересковых	203
5.2. Анатомические особенности структуры осевых органов некоторых вересковых	215
Глава VI. Биоморфология в системе биологических наук	234
6.1. Связь биоморфологии с систематикой злаков: современный подход к изучению структуры растений	234
6.2. Структура монокарпических побегов многолетних травянистых растений из рода <i>Vupleurum</i> в связи с их систематикой	237
6.3. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы	240

6.4. Фитоценоотические счётные единицы с позиций модульной организации растений -----	260
6.5. Мониторинговое исследование ценопопуляции <i>Calypso bulbosa</i> в Кировской области -----	272
6.6. Поливариантность онтогенеза каудексовых травянистых растений в связи с условиями обитания -----	275
Глава VII. Другие вопросы биоморфологии растений -----	283
7.1. Каллус <i>in vitro</i> как модельная система для изучения формирования структуры растения -----	283
7.2. Некоторые варианты заложения придаточных корней -----	285
7.3. О разнообразии почек функционально близких побеговых структур в кроне <i>Diospyros lotus</i> -----	287
7.4. Модульная теория строения листьев некоторых цветковых растений как методологическая основа популяционно-феногенетических исследований -----	291
7.5. Особенности цветения некоторых сортов <i>Trifolium pratense</i> и <i>T. hybridum</i> -----	297
7.6. Зависимость фертильности пыльцевых зёрен и семязачатков бобовых от положения в завязи и соцветии -----	300
7.7. Морфология пыльцевых зёрен ив (род <i>Salix</i>) из подрода <i>Chamaetia</i> -----	302
7.8. Морфологические особенности плодов осок из секции <i>Prolongae</i> рода <i>Carex</i> -----	307
7.9. О «точном морфологическом методе» Сильвестра–Алексеева–Гордана в связи с задачами морфологии растений -----	312
Заключение -----	319
Список литературы -----	322