

полагает широкое применение химических и физических методов исследования.

Одной из основных проблем изучения растительных сообществ остается познание взаимоотношений между компонентами последних как в популяциях, так и между популяциями разных видов, автотрофных и гетеротрофных, высших и низших растений, входящих в состав сообществ. Это изучение невозможно без широких исследований биологии и экологии соответствующих видов растений (с широким применением не только морфологических, но и физиологических и биохимических методов), имея в виду, что входящие в состав фитоценозов растения являются адаптивными системами, существующими в той среде, которая формируется в сообществах. С этой точки зрения последние являются сложными системами, в свою очередь состоящими из живых адаптивных систем.

В этом случае чисто фитоценологические исследования переплетаются с аутоэкологическими.

Все эти работы нужны не только для решения теоретических задач, но они являются необходимым основанием для всех мероприятий по целенаправленному преобразованию растительного покрова, одного из важнейших условий жизни человека на нашей планете — Земле.

Таков весьма значительный объем работ, выполненных советскими ботаниками за истекшее полувековье.

Как следует из вышеизложенного, современное положение ботанической науки в СССР совершенно несравнимо с тем, что было до 1917 г.: чрезвычайно сильно увеличилась сеть научных ботанических учреждений по всей нашей стране, весьма сильно выросла численность научных кадров, основан целый ряд специализированных научных журналов по различным разделам ботаники, число научных публикаций по всестороннему изучению растительного мира возросло необычайно. Успехи по отдельным разделам ботанической науки в нашей стране велики; помощь, оказываемая ею народному хозяйству, значительна.

Нельзя также не отметить весьма существенную тенденцию в развитии нашей науки: наравне с продолжающейся дифференциацией последней, т. е. с дальнейшим углублением аналитического подхода к объектам исследования, возрастает стремление к синтезу, к широким обобщениям. В связи с этим растет понимание многоступенчатой организации растительного мира на нашей планете (организм—вид, как система популяций,—фитоценоз—фитострома или растительный покров в целом) и необходимости его изучения на всех этих уровнях.

В нашей стране созданы все условия для дальнейшего весьма успешного развития ботанической науки.

М. Ф. Данилова, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко, М. С. Яковлев.

УДК 581.4 + 581.5(47)

И. Г. Серебряков и Т. И. Серебрякова

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ В СССР

С 2 рисунками

G. S E R E B R I A K O V AND T. I. S E R E B R I A K O V A. ECOLOGICAL MORPHOLOGY OF HIGHER PLANTS IN THE U.S.S.R.

1. Определение экологической морфологии растений как науки; ее методы исследования

Экологическая морфология растений — это наука о процессах морфогенеза растительных организмов и их отдельных органов в зависимости от факторов внешней среды. Изучение процессов формирования организмов и органов растений ведется в их онтогенезе, с точным учетом климатических, почвенных и ценологических условий местообитания; так выявляются закономерности онтоморфогенеза растений. При изучении процессов онтоморфогенеза экологическая морфология опирается на данные физиологии развития растений и экспериментальной морфологии.

Сравнительное изучение морфогенеза у близкородственных видов с выявленными филогенетическими отношениями позволяет судить о закономерностях филоморфогенеза в пределах изученной таксономической группы. При изучении филоморфогенеза экологическая морфология опирается на данные филогенетической систематики, ботанической географии и флорогенетики. Данные экологической морфологии и филогенетической систематики взаимно дополняют и контролируют друг друга.

Среди методов исследования экологической морфологии растений можно отметить 3 основных.

а) Сравнительно-эколого-статистический метод. Он заключается в изучении количественного распределения видов растений различного эколого-морфологического типа (например, разных жизненных форм, или растений с разными типами побегов, корневых систем и т. д.) в различных климатических, почвенных и ценологических условиях. Примерами применения этого метода могут служить исследования Раункиера по распространению растений различных жизненных форм от экваториальных до арктических областей, а в отечественной ботанике — исследования А. Е. Жадовского (1920), М. В. Сенининой-Корчагиной (1949), И. Г. Серебрякова (1954в), В. Н. Голубева (1962) и других. Этот метод позволяет выявить результаты исторического процесса флорогенеза и ценогенеза, т. е. проявление закономерностей надорганизменного, преимущественно популяционно-видового и биоценологического уровней (Лавренко, 1964).

б) Сравнительно-онтоморфогенетический метод. Он заключается в сравнительном изучении онтоморфогенеза растений одного и того же вида в разных климатических, почвенных и ценологических условиях или родственных видов в их естественных природных местообитаниях. Изучая онтоморфогенез у одного и того же вида

в разных условиях произрастания, мы как бы подводим итог экспериментов, поставленных самой природой, выявляем эколого-морфологическую реакцию растений и их изменчивость при изменении различных факторов внешней среды. Особый интерес здесь представляют данные о развитии и морфогенезе растений в крайних условиях произрастания: у границ ареалов, у пределов вертикального распространения данного вида в горах и т. д. Таким путем выясняется не только амплитуда эколого-морфологической изменчивости вида, но и накапливается информация о направлениях эволюции жизненных форм и факторах, ее вызывающих (Серебряков, 1962, Крылова, 1964). Сравнивая онтоморфогенез у родственных видов, мы имеем возможность представить себе ход филломорфогенеза в пределах определенного таксона. Этот метод выявляет закономерности онтоморфогенетического характера, т. е. организменного уровня, и позволяет судить о возможных путях популяционно-видовых преобразований таксонов.

в) Экспериментально-онтоморфогенетический метод. Он заключается в сравнительном изучении развития и онтоморфогенеза одного и того же вида в условиях культуры и в природных местообитаниях. Перенос в условия культуры растений одного и того же вида из разных условий произрастания позволяет установить природу изменчивости вида в естественных условиях, выявить модификации или экотипы (Turesson; Поплавская, 1948; Синская, 1948). В свою очередь перенос растений в условия культуры обычно более или менее резко меняет развитие и морфогенез вида по сравнению с природными условиями и особенно резко при переносе растений в другие климатические области, когда интродукция растений сопровождается их акклиматизацией (Русанов, 1950; Аврорин, 1956; Райкова и Бородин, 1963; Базилевская, 1964; Райкова, 1956). Следует подчеркнуть, что именно этот путь введения растений в культуру оказался наиболее радикальным и эффективным методом искусственного преобразования морфологической структуры и создания новых форм растений, например преобразование в культуре древесных многолетних форм хлопчатника в травянистые однолетники, то же с клецелиной, изменение развития ряда кустарников в ботаническом саду в сторону возникновения полукустарниковой формы (Козо-Полянский, 1945), преобразование многолетней полыни *Artemisia pauciflora* в культуру в однолетнюю форму в опытах Б. А. Келлера (1948) и т. д. Применение этого метода в ближайшем будущем с глубоким комплексным изучением эколого-морфологических, физиологических и популяционно-генетических особенностей интродуцированных растений представляется весьма интересным и перспективным.

Пытаясь в этой статье набросать общую картину развития эколого-морфологических исследований высших растений в СССР за 50 лет, авторы не претендуют на исчерпывающую полноту изложения относящихся сюда материалов, да это и вряд ли возможно в пределах одной журнальной статьи. Далее намечаются лишь основные этапы развития нашей области науки и упоминаются далеко не все работы, выполненные в этом плане.

2. У истоков развития экологической морфологии в СССР

Экологическая морфология растений в СССР ведет свое начало от ряда исследований отечественных ботаников, проведенных до 1917 г. К числу таких работ, оказавших непосредственное влияние на развитие экологической морфологии в советское время, относятся работы Г. Н. Высоцкого (1915), И. К. Пачоского (1914), Д. Е. Янишевского (1912), А. Н. Краснова (1899) и др. Г. Н. Высоцким много сделано для изучения подземных органов растений наших степей, вегетативного возобновления и размножения степных растений; им была разработана оригинальная система жизненных форм. Классические работы Высоцкого легли в основу последующих исследований подземных органов и классификации жизненных форм растений Л. И. Казакевича (1922), Е. М. Лавренко (1935), И. Г. Сереб-

рякова (1954в, 1962) и др. Пачоский удачно модифицировал систему жизненных форм Раункиера и изучил подземные органы ряда травянистых растений на юге России. Очерки по биологии некоторых видов степных растений Янишевского послужили примером такого рода исследований, продолженных им самим (1934) и другими ботаниками в советские годы. Концепции Краснова послужили основой для разработки представлений об эволюции жизненных форм покрытосеменных от деревьев к травам у ряда советских авторов.

3. Эколого-морфологические исследования в 20-х годах

В 20-е годы Г. Н. Высоцкий опубликовал ряд интересных эколого-морфологических работ. Не будучи специалистом-ботаником (по его собственным словам), он тем не менее в процессе своих исследований в области лесоводства, почвоведения, гидрологии и т. д. накопил и классифицировал большой и интересный материал о формах возобновления и размножения древесных и травянистых растений, преимущественно степных. В 1922—1923, 1926, 1928 гг. появляется несколько очень интересных небольших работ Высоцкого — «О моноподиально-корневищных травах», «О некоторых формах корнеотпрыскового возобновления и нарастания», «О симподиально-корневищных латочниках», где он показывает различные способы нарастания многолетних растений, переходы и взаимные связи между этими способами. Среди корнеотпрысковых «латочников» он различает растения, образующие отпрыски только при повреждении, и растения, у которых образование отпрысков — нормальный естественный процесс; характеризует длительность жизни корневых отпрысков и участков корневищ с надземными побегами (многолетних и малолетних), отложение запасов, кущение и т. д. Работы Высоцкого в этом направлении были продолжены Л. И. Казакевичем.

Взяв за основу классификацию травянистых многолетников Высоцкого (1915), Казакевич (1922) выделяет в растительном покрове юго-востока России 5 групп растений: 1) Стержнекорневые — вегетативное размножение отсутствует; 2) Дерновые — вегетативное размножение слабо выражено; 3) Луковичные и клубнелуковичные — вегетативное размножение слабо выражено; 4) Корневищные (включая стелющиеся и укореняющиеся) — с сильно выраженным вегетативным размножением; 5) Корнеотпрысковые — вегетативное размножение интенсивное.

Как и Высоцкий, Казакевич отмечает переходные формы в природе; количество их увеличивается под влиянием внешних условий, воздействующих на общий габитус растения и способность к вегетативному размножению. Каждая из групп, по Казакевичу, может подразделяться далее, в зависимости от длительности жизни побегов, длительности сохранения подземных частей. Быстрое и полное отмирание побегов после завершения их развития приводит к появлению «вегетативных малолетников» (термин Высоцкого).

Казакевич статистически изучил распределение выделенных им биологических групп в разных семействах флоры Саратовской губернии и в разных типах растительности той же территории, от сухо-степных формаций и меловых обнажений до лесов. Им выявлен ряд закономерностей — уменьшение процента стержнекорневых растений по мере перехода от меловых участков к лесным, увеличение в том же направлении процента корневищных растений и т. д. В разных семействах флоры одной и той же территории жизненные формы также распределяются неравномерно. В одних семействах преобладают стержнекорневые формы, в других — кистекопые, в третьих чаще встречаются корневищные и т. п. Подобные же факты неодинакового распространения лиановидных растений в разных семействах были отмечены еще Шенком. Явление различной приуроченности жизненных форм к разным семействам и другим таксонам до сих пор не подвергнуто глубокому систематико-филогенетическому и историко-флористическому анализу. А между тем это направление исследований представляется весьма интересным и перспективным.

В 20-е годы В. Р. Вильямсом (1922) была предложена классификация луговых злаков, среди которых автор выделяет корневищные, рыхло-

кустовые и плотнокустовые формы, тесно связанные с особенностями почв, на которых они произрастают. Система Вильямса получила впоследствии широкое применение и обсуждение в трудах советских ботаников.

Е. И. Лапшина (1928) опубликовала итоги семилетних наблюдений над перезимовыванием луговых, лесных и сорных трав в окрестностях Петергофа. За основу ею была принята система жизненных форм Раункиера. Детальные описания зимующих растений Лапшиной остаются наиболее обстоятельными и до настоящего времени. Интересный очерк по биологии травянистых растений еловых лесов опубликован О. В. Саркисовой-Федоровой (1929), ее рисунки до сих пор воспроизводятся во многих морфологических работах.

4. Эколого-морфологические исследования в 30-х годах

В связи с социалистической реконструкцией и развитием сельского хозяйства, организацией совхозов и колхозов, освоением новых территорий в 30-е годы широкое развитие получили исследования по биологии и экологической морфологии растений пустынь Казахстана и Средней Азии, горных районов Памира, Памиро-Алая и других областей. Мощным научным центром по исследованию растительного покрова и биологии растений Средней Азии и Казахстана стал Среднеазиатский университет (Ташкент), в «Трудах» которого (Труды САГУ) была опубликована в эти годы серия блестящих и содержательных статей эколого-морфологического характера.

В работе Б. С. Закржевского и Е. П. Коровина (1935) дается перечень и подробная характеристика основных жизненных форм растений глинистых пустынь Бет-Пак-Дала. В статье приводятся очерки онтогенетического развития и становления жизненной формы кустарника и полукустарника у некоторых важнейших растений Бет-Пак-Дала.

В том же 1935 г. в Трудах САГУ публикуется очень содержательная статья О. Н. Радкевич и Л. Н. Шубиной «Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бет-Пак-Дала». Проследивая партикуляцию у разных жизненных форм, Радкевич и Шубина отметили, что у травянистых многолетников отмирание веточных следов и расщепление корня — обязательные звенья в биологическом развитии данного вида, вне прямой зависимости от колебаний среды. Решающим фактором партикуляции трав является возраст, как это установили еще Иост и Высоцкий. Иначе обстоит дело у полукустарников и кустарников пустыни. Партикуляция корня и срок ее наступления являются у этих жизненных форм экологическим индикатором, а не возрастным этапом, как у трав. Чем континентальнее климат и резче климатические контрасты между влажным весенним периодом и летней засухой, тем раньше у данного вида начинается партикуляция и тем интенсивнее она происходит. С этой точки зрения, заключают авторы, партикуляцию и степень ее развития можно рассматривать как приспособление, дающее возможность растению сохранить жизнь, несмотря на патологически высокий процент мертвых тканей.

Изучение биологических типов растений пустынь послужило основой для создания новых систем жизненных форм растений. М. П. Петров (1935) несколько изменяет и дополняет систему Раункиера — Гамса применительно к флоре Репетекского заповедника.

А. В. Прозоровский (1936, 1940) предложил оригинальную систему жизненных форм растений, положив в основу классификации форму накопления растением живого вещества. Среди цветковых растений автор выделяет 5 основных типов жизненных форм:

I тип. Древесные растения. Все стеблевые побеги многолетние и древеснеющие. Подтипы — 1) деревья, 2) кустарники, 3) кустарнички.

II тип. Полу древесные растения. Часть стеблевых побегов однолетняя, ежегодно опадающая, другая часть многолетняя древеснеющая. Подтипы — 1) полудеревья, 2) полукустарники, 3) полукустарнички.

III тип. Полутравянистые растения. С однолетними древеснеющими надземными побегами и многолетними травянистыми подземными.

IV тип. Травянистые растения (многолетние). С однолетними травянистыми надземными побегами и многолетними травянистыми подземными.

V тип. Эфемерные растения. Однолетники.

Базируясь на классических ризологических работах Г. Н. Высоцкого (1915 и другие работы), Е. М. Лавренко (1935) привел оригинальную классификацию ризотипов нижнеднепровских псаммофитов, он выделяет:

А. Однолетники. 1) Стержнекорневые, 2) Кистекокорневые.

Б. Двулетники. 1) Стержнекорневые, 2) Кистекокорневые.

В. Травянистые и полукустарниковые многолетники. 1) Стержнекорневые: а) короткостержнекорневые, б) длинностержнекорневые; 2) Кистекокорневые; 3) Дернинные: а) рыхлодернинные, б) плотнодернинные; 4) Луковичные; 5) Корневищные: а) короткокорневищные, б) длиннокорневищные, в) надземнокорневищные; 6) Корнеотпрысковые.

Г. Древесно-кустарниковые многолетники. 1) Вынужденно-корневищные, образующие при засыпании песком придаточные корни, 2) Корнеотпрысковые.

Особый интерес среди выделенных Лавренко типов представляют вынужденно-корневищные и короткостержнекорневые, экологически лабильные растения, промежуточные между другими типами.

Кроме обобщающих работ с созданием систем жизненных форм, в 30-е годы были собраны весьма ценные данные по эколого-морфологической характеристике отдельных групп растений. Среди работ по пустынным ксерофитам отметим работы по изучению саксаула. Еще в 1928 г. В. М. Арциховский публикует работу, содержащую интересные данные о росте, ветвлении и анатомии стеблей саксаула. О. Н. Радкевич и В. К. Василевская (1933) показали, что в кроне черного и белого саксаула есть четко выраженная дифференциация побегов, соответствующая климату Средней Азии. Одни побеги саксаула тонкие, мягкие, зеленые, сочные, однолетние. Они названы Радкевич и Василевской «ассимиляционными веточками». Другие побеги более толстые и жесткие, серые или коричневые, долголетние; они образуют скелет кроны и были названы позже И. Г. Серебряковым (1962) «ростовыми побегами». Ассимиляционные веточки в отличие от ростовых до опадения сохраняют фазу первичного строения стебля.

Изучение ксерофитов Казахстана и Средней Азии включало как необходимый раздел изучение корневых систем. Кроме уже упомянутых работ Закржевского и Коровина, Радкевич и Шубиной, существенные данные о развитии корневых систем и их распространении в почве у псаммофитов в юго-восточных Каракумах имеются в обстоятельной работе М. П. Петрова (1936). Ризологические исследования ксерофитов получили позже широкое развитие в основательных исследованиях В. М. Свешниковой (1952), В. И. Запрягаевой (1951, 1952, 1954, 1964) и др.

В 30-е годы публикуется ряд значительных работ по биологии и экологической морфологии древесных растений Таджикистана. В работе Ф. Л. Запрягаева (1937) содержится много интересного в этом плане. В группе формаций ксерофилизованной древесной растительности — основы ландшафтов горного пояса Таджикистана — автор отмечает подавленность семенного возобновления деревьев из-за длительной летней засухи и иссушения почвы.

Большая часть деревьев, как-то клены (*Acer turkestanicum*, *A. pubescens*), яблоня, орех и др., по Запрягаеву, почти полностью потеряли здесь способность к семенному возобновлению. Сеянцы их в конце лета высыхают и гибнут. Возобновление этих деревьев семенами наблюдается лишь по берегам ручьев и днищам ущелий, где проходит близко грунтовая вода. Зато многие деревья (клёны, каркас, яблоня и др.) размножаются вегетативным путем. Способы вегетативного размножения у разных деревьев разнообразны. Запрягаев дает простую и стройную схему главных типов вегетативного размножения деревьев, иллюстрируемую рисунком (рис. 1). Наиболее широко распространены, по Запрягаеву, такие способы: 1) порослевое возобновление от пня — спящие почки пробуждаются после спиливания дерева и дают новые стволы — пневую поросль; 2) порослевое от основания дерева — пробуждение спящих почек у корневой

шейки наступает еще во время жизни материнского дерева; 3) отводками (этот способ широко распространен у кленов) — появляется молодая поросль от основания ствола и под влиянием угнетения кроной материнского дерева порослевые побеги отклоняются в стороны и стелются по земле, приподнимаясь только верхушкой. При соприкосновении с землей угнетенные порослевые стволы во влажное время года укореняются. По мере укоренения они крепнут, начинают быстрее расти и постепенно достигают высоты материнского ствола, а когда последний от старости отмирает, то дочерние продолжают самостоятельно расти и размножаться. Так образуется характерная кустообразная форма дерева. В условиях сухих склонов этот способ возобновления и размножения является почти единственным.

Запрыгаев полагает, что утрата семенного и переход на вегетативное возобновление говорит о том, что эти деревья давно пережили свой климатический оптимум и в настоящее время являются реликтами.

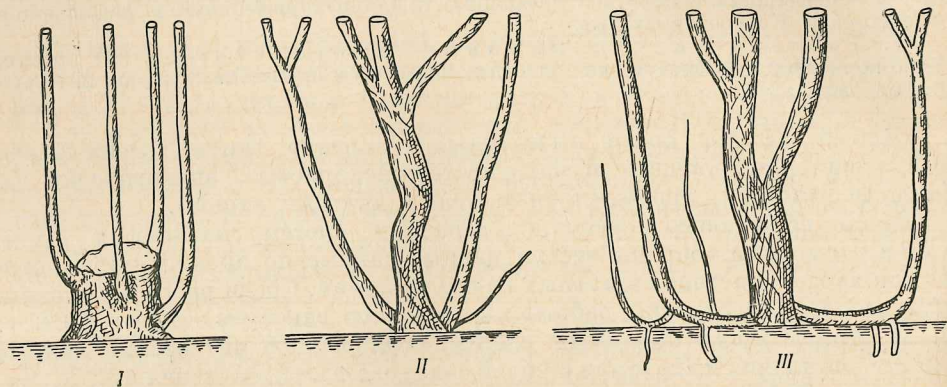


Рис. 1. Способы вегетативного размножения деревьев (схема). (По Запрыгаеву, 1937).
I — порослевое от пня; II — порослевое от основания дерева; III — отводками.

Это — показатель крайности природных условий, вызванной континентальностью климата.

Запрыгаев отмечает способность некоторых древесных растений (например, *Amygdalus bucharica*) образовывать то форму дерева, то кустарника, в зависимости от условий увлажнения.

Позже эколого-морфологические исследования древесных растений Таджикистана были продолжены рядом таджикских ботаников, в частности В. И. Запрыгаевой с сотрудниками. В настоящее время эти работы завершились выходом в свет капитальной монографии «Дикорастущие плодовые Таджикистана» (Запрыгаева, 1964).

В 30-е годы была актуальной проблема поисков природных каучуконосов. Советские ботаники выполнили ряд важных работ по изучению флоры СССР в этом плане. В аспекте нашей статьи большой интерес представляет монография о тау-сагызе М. В. Культясова (1938). Культясов обстоятельно описывает биолого-морфологические особенности тау-сагыза, им хорошо показано изменение жизненной формы этого растения в онтогенезе.

В связи с проблемой борьбы с сорняками в 30-е годы интенсивно ведется изучение биолого-морфологических особенностей сорняков полей и огородов. В обобщенной форме эти материалы собраны в монографии А. И. Мальцева (1936).

В эти же годы активно обсуждаются общетеоретические вопросы трактовки жизненных форм растений, принципов их изучения и т. д. С рядом «установочных» статей выступил Б. А. Келлер (1933а, 1933б, 1938), призывая к сочетанию экологического и историко-филогенетического анализа жизненных форм. Оригинальная концепция жизненных форм у растений развита Е. П. Коровиным (1934) в его известной монографии «Растительность Средней Азии и Южного Казахстана». В. В. Алехин (1936 и другие работы) дал емкое и меткое определение жизненной формы у растений, разработал систему жизненных форм растений степей,

провел блестящий биолого-морфологический анализ растений «перекати-поле».

И все же в 30-е годы эколого-морфологические исследования были еще малочисленны и не заняли заметного места среди других отраслей ботаники. Это видно хотя бы из того, что в ежегодно публиковавшихся в журнале «Советская ботаника» списках ботанических работ, выходящих в СССР, раздел «Биология. Экология» появляется только в 1935 г. и включает еще очень немногие и разнородные исследования, главным образом физиологические. Это видно и из обзорной статьи Н. А. Буша (1937) «Успехи ботаники за двадцать лет Советской власти», где интересующий нас раздел науки полностью отсутствует. Тем не менее потребность в таком роде исследованиях возрастает, особенно среди геоботаников. Об этом свидетельствуют и упомянутые выше работы В. В. Алехина, Б. А. Келлера, Е. П. Коровина и др., и дискуссия, поднятая на страницах «Советской ботаники» И. В. Лариным в 1933 г., о недостатках в определителях растений и флорах, где, по мнению ряда ботаников, явно не хватает данных о долговечности растений, их биологических типах, жизненных формах, по Раункиеру, и т. д.

5. Эколого-морфологические исследования в 40-х годах

Развитие социалистического животноводства и растениеводческое освоение пустынь потребовали детального изучения флоры и растительности Памира. Работы Памирской экспедиции САГУ под руководством П. А. Баранова вскоре приняли характер стационарных, и это привело к организации в 1938 г. Памирской биологической станции. Труды Памирской экспедиции, ее стационаров и Памирской биостанции позволили вскрыть ряд общеэкологических закономерностей (Баранов, 1940), выявить особенности роста, развития и формообразования у растений холодных пустынь Памира (работы И. А. Райковой, В. К. Василевской, О. В. Заленского, В. М. Свешниковой, А. П. Степенко и других авторов).

В. К. Василевская (1941) провела структурно-экологическое сравнение и выявила ряд существенных отличий в интенсивности, ритме и направлении роста надземных побегов, анатомической структуре листьев и в других признаках между растениями жарких пустынь Средней Азии (Каракумов, Бет-Пак-Дала и др.) и растениями холодных пустынь высокогорий Памира. В дальнейшем Василевская продолжила исследования морфологии и анатомии пустынных ксерофитов, преимущественно в онтогенетическом плане (1954, 1955), прослеживая пути приспособительных изменений листьев с самых первых этапов их заложения. В итоговой работе «Структурные приспособления растений пустынь Средней Азии» (1965) она связывает многообразие форм и степень ксерофитизации растений пустынь с различием их систематического положения и с историей формирования вида. Это направление исследований несомненно очень интересно и перспективно.

Изучение растительного покрова Восточного Памира позволило К. В. Станюковичу (1949) разработать новую систему жизненных форм растений изученного района, основанную на системе Раункиера. Гемикриптофиты, в частности, он делит на 6 групп, среди которых особый интерес представляют обитатели осыпей щебня и «подземные кустарнички».

Обобщая данные по биологии растений Восточного Памира, Станюкович отмечает: 1) ничтожное развитие фанерофитов, представленных крайне ограниченным числом видов; 2) господство хамефитов — полукустарничков и подушек; 3) значительное развитие гемикриптофитов; 4) небольшую роль криптофитов; 5) ничтожную роль терофитов. Общими чертами для большинства растений Восточного Памира являются: 1) низкорослость как следствие холода и сухости, прижатость к земле и стремление к росту вдоль поверхности почвы (отсюда подушковидность); 2) развитие защитных приспособлений против сухости и холода (опушение, защита зимующих почек и т. д.); 3) мощное развитие корневых систем

со стремлением к росту вдоль поверхности почвы, а не в глубину; 4) огромное преобладание вегетативного размножения, а у некоторых и деградация генеративной сферы (это явление было проанализировано П. Н. Овчинниковым, 1941); 5) значительная пластичность растений, дающих в различных условиях неодинаковые формы роста.

На базе Памирской биостанции в 40-х годах создалась исследовательская группа под руководством О. В. Заленского в составе М. Г. Зайцевой, Е. Г. Кирилловой, Р. М. Рейнус, В. М. Свешниковой, О. А. Семихатовой, А. П. Стешенко, М. М. Тюриной. Заленскому и его сотрудникам удалось осуществить серию блестящих исследований, имеющих большой эколого-морфологический интерес. В этих исследованиях гармонично сочетались физиологические, экологические и морфологические методы. Особенно интересны в этой серии исследования полкустарничков, подушковидных растений и интродуцированных на биостанции культурных растений.

О. В. Заленский (1948), анализируя распространение подушковидных растений, приходит к выводу, что экологически очень разнообразные местообитания растений-подушек объединяет общий фактор — свободный доступ света, и этим фактором, вероятно, и объясняются многие особенности морфогенеза подушек. В то же время, все местообитания подушек (особенно в местах их массового развития) характеризуются крайне неблагоприятными условиями для роста надземных органов (низкие температуры воздуха и почвы, или крайняя сухость почвы и низкая влажность воздуха, или холодные штормовые ветры и т. д.). Как и многие исследователи, Заленский справедливо рассматривает подушковидные растения как конечное звено в приспособительном ряду, направленном по пути редукции ростовых процессов, а самую подушковидную форму считает ярко выраженной приспособительной формой крайних условий существования. Редукция роста побегов у растений-подушек, по М. Г. Зайцевой (1949), связана с задержкой перехода меристемы побега к фазе растяжения и дифференциации. Ветвление подушек, по Зайцевой, не отличается высокой интенсивностью, и компактное расположение побегов в подушке зависит не от усиленного ветвления, а от ничтожности прироста побегов, занимающих ограниченное пространство.

В. М. Свешникова (1952) провела исследование строения, развития и распространения корневых систем растений холодных пустынь высокогорий Памира в связи с водно-температурным режимом почв.

Почвы, эти, по Свешниковой, чрезвычайно бедны водой. Содержание доступной для растений воды в почве часто приближается к величинам, равным «мертвому запасу». Периоды накопления влаги в толще 0—100 см кратковременны и непостоянны. Период с благоприятными тепловыми условиями в холодных почвах Памира в общем очень короток. И тем не менее растения Памира отличаются мощным развитием подземных частей при ничтожном размере надземных органов. Глубина корневых систем превышает высоту надземных побегов в 25—45 раз. Это говорит о том, что почвенная среда, несмотря на суровость водно-температурных условий, все же более благоприятна для роста, чем припочвенные слои воздуха. Автор отмечает большую пластичность корневых систем, особенно у стержнекорневых растений.

Обширные исследования корневых систем многочисленных видов луговых, степных и пустынных растений в природных условиях были проведены М. С. Шалытом с сотрудниками. Эти работы были обобщены и опубликованы в форме богато иллюстрированной монографии (Шалыт, 1950, 1952), где дается описание подземных органов и особенно подробно — распространения корней в почве. В корневой системе многих видов отмечается дифференциация корней по направлению роста, диаметру, интенсивности ветвления и расположению в почве. Позже Шалытом написана интересная статья об эфемерных корнях у двудольных, служащих приспособлением для всасывания влаги даже небольших осадков (1960а).

Корневые системы ряда древесных растений Киргизии были изучены П. К. Красильниковым (1949 и другие работы). Позже он дал обобщающую классификацию корневых систем древесных растений (Красильников, 1962).

Обширные исследования корневых систем плодовых растений в связи с задачами плодоводства были проведены В. А. Колесниковым. Обобщение этих работ дано в весьма интересной монографии «Корневая система плодовых и ягодных растений и методы ее изучения» (1962). Работа Колесникова отличается широким охватом проблем роста, формирования и функциональной деятельности корней плодовых растений. Интересны данные о годовой периодичности роста корней, соотношении роста корней и надземных органов, распределении в почве корневых систем. Исследование корневых систем плодовых в том же направлении продолжает Е. В. Колесников (1960).

Запросы луговедения и луговодства вызвали к жизни многочисленные исследования побегообразования и вегетативного возобновления у луговых трав, которые подытожил в своей капитальной монографии «Биологические основы луговодства» (1947) С. П. Смелов. В этой книге, как обобщение работ автора с сотрудниками и литературных данных, выявлены закономерности цикла развития побегов у многолетних луговых трав, выделены типы побегов, прослежены закономерности кущения, формирования и функционирования корневой системы, установлена зависимость этих процессов от внутренних и внешних условий. Монография стимулировала развитие подобных исследований в других типах растительности нашей страны.

Многолетние тщательные исследования онтогенеза луговых травянистых многолетников, проводившиеся Т. А. Работновым (1946а, 1946б, 1950а и другие работы), были подытожены в его монографии «Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах» (1950б). В жизненном цикле изученных растений Работнов выделяет ряд основных периодов: 1) период первичного покоя (латентный), 2) девственный (виргинильный) период, 3) генеративный период, 4) старческий (сенильный) период. В пределах виргинильного периода Работнов различает состояние всходов, юношеских или ювенильных растений и взрослых виргинильных.

Онтогенетическая схема Работнова — крупное биологическое обобщение. Отдельные частные работы по онтогенезу многолетних трав велись и ранее (например, Пошкурлат, 1941, и др.), но после выхода монографии Работнова такие исследования получили четкую теоретическую основу. В дальнейшем многие исследования других авторов показали, что схема Работнова применима не только к луговым, но и к степным и пустынным травам, полкустарничкам и т. д. Некоторые авторы, применяя схему Работнова, подразделяют генеративный период на более узкие подпериоды (Трулевич, 1960; Снаговская, 1965, и др.).

Исторически схема Т. А. Работнова является дальнейшим развитием концепций советских биологов. И. В. Мичурин (1939—1941) в онтогенезе плодовых деревьев различал следующие жизненные фазы: 1) эмбриональная — с момента образования зиготы до прорастания семени; 2) молодая (фаза молодости) — от прорастания семени до первого цветения сеянца; 3) фаза постепенного возмужания, соответствующая первым 3—5 годам плодоношения сеянца; 4) фаза взрослого состояния (полная зрелость) — соответствует наибольшему вегетативному и репродуктивному расцвету дерева; 5) фаза старения и дряхления, в течение которой прирост ослабляется и репродукция (плодоношение) падает. Близкую к Мичурину периодизацию онтогенеза плодовых деревьев и кустарников предложил П. Г. Шитт (1948 г.). Он выделил 3 основных возрастных периода: период роста, период плодоношения и период усыхания, которые затем более подробно подразделил на 8 периодов (Шитт, 1952).

В 1949 г. Б. А. Тихомиров опубликовал содержательную монографию о кедровом стланике. Автор показал становление стелющейся формы у этого феноменального растения, его приспособительные особенности, эколого-морфологическую изменчивость в разных условиях произрастания и т. д. Как видно из данных В. Н. Вехова (1958), кедровый стланик

сохраняет стелющуюся форму и в культуре в условиях лесостепи европейской части СССР.

В 1949 г. была опубликована принципиально важная статья М. В. Сеняниновой-Корчагиной «К вопросу о классификации жизненных форм», в которой выдвигается ряд существенных теоретических положений. Сенянинова-Корчагина тщательно анализирует различия древесных и травянистых жизненных форм и приходит к заключению, что одним из важнейших критериев для их разграничения может служить способность растений к образованию перидермы на надземных побегах. Древесные растения (деревья, кустарники и кустарнички) имеют стволы и ветви, от основания до концов одетые перидермой; полукустарники и полукустарнички отличаются тем, что у них лишь нижняя часть ветвей покрыта перидермой, верхняя же покрыта только эпидермой, а потому травяниста. У трав перидерма образуется только на подземных частях стеблей (это так называемые полутравы), а надземные стебли, и зимующие и отмирающие, травянисты и лишены перидермы. Собственно травы, по Сеняниновой, развивают стебли, на всем протяжении покрытые только эпидермой. В ряду жизненных форм деревьев — кустарники — кустарнички — полукустарники и полукустарнички — травы (этот ряд рассматривается как эволюционный) наблюдается постоянное уменьшение количества древесины в стеблях и редукция в образовании перидермы под влиянием ухудшения климата в течение исторического развития покрытосеменных.

В описываемый период рядом советских ботаников разрабатываются крупные теоретические проблемы, имеющие прямое отношение к экологической морфологии. Речь идет об эволюционно-экологических принципах анализа жизненных форм, рассматриваемых как результат исторического развития растений в определенных условиях среды. В 1948 г. выходит монография А. Л. Тахтаджяна «Морфологическая эволюция покрытосеменных», где обсуждаются вопросы эволюции жизненных форм цветковых. Эту проблему Тахтаджян продолжает разрабатывать и в дальнейшем (1954 г., 1964, 1966 г.). Он принимает за основное направление эволюции жизненных форм ряд от деревьев к травам, вплоть до однолетних. Биологическая прогрессивность этого ряда проявляется в ускорении темпов онтогенетического и филогенетического развития, повышении интенсивности жизненных процессов, в частности семенного размножения, в освоении новых экологических ниш, экономии материала в процессе продуцирования семян и т. д. Направление эволюционной изменчивости жизненных форм от деревьев к травам связывается с изменением климата в течение третичного и четвертичного периодов главным образом в сторону похолодания и аридизации. Тахтаджян анализирует изменения анатомической структуры стебля, сопровождавшие переход от древесных к травянистым формам, и выдвигает оригинальную концепцию «механизма» этого перехода посредством неотении.

Явления неотении тщательно изучались и классифицировались И. Т. Васильченко (1937 г., 1947 г., 1948 г. и другие работы). В итоговой монографии «Неотенические изменения у растений» (1965) Васильченко также подчеркивает, что неотения служит оригинальным способом эволюции в растительном мире, и именно таким путем могло идти преобразование жизненных форм от древесных к травянистым.

Глубоко и аргументированно разрабатывал проблему эволюционных преобразований жизненных форм от деревьев к травам М. Г. Попов, видя в этом историко-филогенетическом ряду проявление соматической редукции покрытосеменных. Особая весомость вклада Попова в разработку этой проблемы заключается в том, что он не только предложил общетеоретическую концепцию соматической редукции покрытосеменных в филогенезе (1950, 1963), но и в отдельных монографиях показал конкретное ее проявление в эволюции отдельных родов цветковых (*Coccoloba* — 1929; *Eremostachys* — 1940). В настоящее время теория соматической редукции покрытосеменных в духе М. Г. Попова разрабатывается и обогащается новыми данными В. Г. Хржановским с сотрудниками (1958, 1964).

6. Эколого-морфологические исследования в 50-х и 60-х годах

В 50-е годы количество работ по экологической морфологии растений резко возрастает.

В 1950 г. вышла обобщающая статья М. В. Кульгасова, в которой дается определение жизненной формы и развиваются идеи эколого-исторического подхода к становлению жизненных форм у растений.

Как обобщение работ автора с сотрудниками и итог чтения специального курса на кафедре геоботаники МГУ, руководимой проф. В. В. Алехиным, вышла в свет монография И. Г. Серебрякова «Морфология вегетативных органов высших растений» (1952); в ней в эколого-биологическом плане рассмотрен морфогенез вегетативных органов, наиболее подробно исследовано побегообразование. В последующие годы выходит серия статей того же автора с сотрудниками по морфогенезу жизненных форм дерева, кустарника, кустарничка, стланика (Серебряков, 1954а, 1954б, 1955; Серебряков, Доманская и Родман, 1954; Серебряков и Чернышова, 1955). Одновременно велось изучение распространения жизненных форм в разных зонах нашей страны от тундр до пустынь и в ряде горных районов (Серебряков, 1954в). Итогом этих работ явилась вторая монография — «Экологическая морфология растений» (Серебряков, 1962) и статья в III томе «Полевой геоботаники» (1964). В монографии дается новая система жизненных форм, развивающая системы Высоцкого, Казакевича, Вильямса, Лавренко; разрабатываются вопросы эволюционных отношений разных типов жизненных форм.

В 50-е годы во многих ботанических центрах широко развернулись исследования морфогенеза вегетативных органов растений различных жизненных форм, преимущественно в эколого-онтогенетическом плане.

Под руководством И. Г. Серебрякова были выполнены работы по побегообразованию и возрастно-морфологическим изменениям у плотнокустовых злаков (Белостоков, 1957; Персикова, 1959а, 1959б, 1959в), у видов клевера (Покровская, 1959, 1960а, 1960б), у ряда растений песчаных пустынь (Ротов, 1959, 1964). Формирование корневых систем в онтогенезе и в разных экологических условиях было изучено у ряда полупустынных растений (Белостоков, 1959) и у древесных пород: черешчатого дуба в степях (Доманская, 1958), видов березы в Хибиных и в Московской области (Воробьева, 1959), европейской ели в таежной зоне и на южной границе ее ареала (Вещикова, 1964, 1966).

В этот же период ведется углубленное исследование полукустарничков. Н. А. Козлова (1953) изучила биологию и структуру полукустарничков Восточного Крыма. Ею выделяются 2 типа полукустарничков — древесный и травянистый, отличающихся по строению побегов и соотношению побегов разных форм. Автор полагает, что полукустарнички — гетерогенная группа, возникшая в разных таксонах то от древесных, то от травянистых форм предков.

В 1956 г. вышла в свет обстоятельная монография А. П. Степенко «Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира». В ней хорошо прослежен морфогенез терескена — *Eurotia ceratoides*, описан годичный цикл развития побегов, формирование куста в онтогенезе, длительность жизни растения и т. д. Позже Степенко публикует ряд работ по биологии высокогорных растений Памира (1962, 1963, 1965), разрабатывает методы определения длительности жизни пустынных полукустарничков (1960).

Е. И. Рачковская (1957) детально проследила формирование ряда типичных пустынных полукустарничков в подгорной равнине Копет-Дага. Изучение показало, что многолетняя основа куста у полукустарничков формируется на ранних этапах морфогенеза, когда растение находится в вегетативной фазе и отличается моноподиальным нарастанием побегов. С переходом в генеративную фазу и к симподиальному нарастанию происходит ежегодное отмирание генеративной части системы годичного побега, а сохраняется лишь вегетативная часть побегов с почками возобновления

и обычно укороченными междоузлиями. В зависимости от интенсивности и длительности роста вегетативных побегов и соотношения отмирающей и сохраняющейся части генеративных многолетних основа куста во взрослом состоянии приближается то к форме кустарников, то травянистых многолетников.

Автор выделяет среди полукустарничков 4 группы: 1) Истинные полукустарнички. Рост первичного побега подавлен и главный ствол отсутствует. Многолетняя основа не выше 20 см. Генеративные побеги отмирают не менее чем на 2/3 своих размеров. Сюда относятся растения наиболее сухих плакорных местообитаний — виды *Artemisia* подрода *Seriphidium*, *Salsola gemmascens*, *Atriplex cana*, *Anabasis salsa*. 2) Полукустарнички древесного типа, с более интенсивным нарастанием в первые годы жизни, нередко с главным стволиком. Годичные побеги взрослого растения отмирают чуть более чем на половину своей длины. Многие виды этой группы связаны с песками (*Salsola arbuscula*, *S. subaphylla*, *Reaumuria oxiana* и др.), с солончаками (*Kalidium caspicum*, *Halocnemum strobilaceum*). 3) Полукустарнички с подземным каудексом. Рано переходят в генеративную фазу. Почка возобновления сосредоточена в самом основании побега, поэтому отмирает почти весь побег. Каудекс образован одревесневшими основаниями стеблей. Часто связаны с меловым субстратом (*Salsola dendroides*, виды *Anabasis*, *Oxytropis*, *Astragalus*). 4) Прimitивные полукустарнички. Близки к многолетним травам. Многолетняя часть побегов с почками возобновления от 5 до 10 см над уровнем почвы. Главным образом в степях на каменистых местообитаниях (виды *Artemisia*, *Euphorbia*, *Dianthus*, *Linum* и др.).

Очерк по биологии *Artemisia pauciflora* опубликован Т. К. Гордеевой (1957). Ряд работ по полукустарничкам принадлежит З. Г. Беспаловой (1956, 1959, 1960). В обобщающей статье (1965) Беспалова, характеризуя полукустарнички как жизненную форму, выясняет их положение в ряду жизненных форм от кустарников до травянистых многолетников и иллюстрирует это интересной схемой (рис. 2).

Серия весьма содержательных и тщательно выполненных очерков по биологии и экологической морфологии двудольных травянистых растений степей и полупустынь Казахстана с большим числом оригинальных иллюстраций опубликована И. В. Борисовой (1956 г., 1959 г., 1960, 1961, 1962). Борисова проследила в онтогенезе растений от проростка до взрослого состояния формирование жизненных форм у различных видов стержнекорневых, кистекорневых, корневищных, подушковидных и других многолетников. Ею разработана оригинальная классификация жизненных форм травянистых многолетников степей Северного Казахстана. Большой научный интерес представляют данные Борисовой о закономерностях распространения различных групп жизненных форм трав в степях различных зональных типов — от луговых степей до пустынных степей.

В работе Т. А. Поцовой (1965) дается подробная морфолого-биологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Исследован онтогенез, ритм формирования луковиц и корневищ, структура парциальных кустов и другие морфолого-экологические признаки. Попова предлагает вариант классификации жизненных форм лилиецветных.

В монографии А. А. Горшковой (1966) подытожены многолетние наблюдения над биологическими особенностями многолетних степных растений Забайкалья. В книге описаны основные жизненные формы растений исследованного района, выявлены соотношения видов с побегами разных циклов развития, возрастные группы растений в разных степных ассоциациях и другие биолого-морфологические вопросы.

В монографии А. А. Юнатов «Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики» (1950) имеется много интересных данных по биологии и экологической морфологии растений степей, полупустынь и пустынь Монголии, о ритме годичного развития, составе жизненных форм, изменении жизненной формы одного и того же вида в разных зонах этой страны и т. д.

Среди работ по изучению экологии, морфологии и онтогенеза растений пустынь следует отметить исследования Н. Т. Нечаевой с сотрудниками, проводимые в течение ряда лет в Каракумах главным образом

в связи с созданием и рациональным использованием пастбищ (Нечаева, 1945 г., 1957 г., 1958, 1961; Нечаева и Башкатова, 1956; Нечаева и Приходько, 1952, 1953, 1956, 1963, 1966 и другие работы). В этих работах, в частности, трактуется онтогенез и биология ряда кормовых пустынных видов растений и видов, вводимых в культуру.

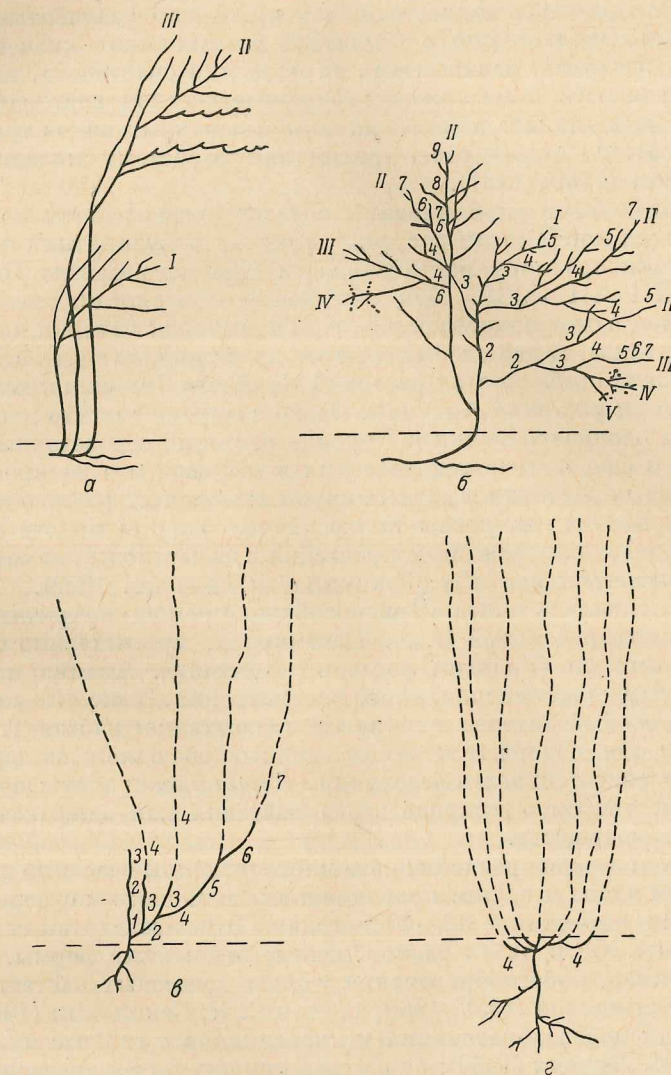


Рис. 2. Схема формирования куста у различных жизненных форм (по Беспаловой, 1965).

а — кустарник; б — кустарничек; в — полукустарничек; г — многолетняя трава. Точками и прерывистыми линиями обозначены отмирающие части побегов. Римские цифры — основные структурные оси; арабские — годичные приросты.

В сводной работе В. В. Никитина «Сорная растительность Туркмении» (1957) дается подразделение сорняков на жизненные формы на основе классификации Высоцкого—Казакевича, но особое внимание уделяется экологии изучаемых растений в условиях пустынь, в частности — природе пустынных эфемеров. Пути эфемеризации растений изучались и экспериментально (Никитин и Полковниченко, 1962).

Большую серию статей по экологической морфологии травянистых растений различных жизненных форм лесной и лесостепной зоны опубликовал В. Н. Голубев (1956, 1957, 1958, 1960, 1961). Эта серия работ завер-

пила к настоящему времени выходом в свет двух обширных монографий (Голубев, 1962, 1965). В работах Голубева, богато иллюстрированных оригинальными рисунками, автором с большой убедительностью показаны изменения жизненной формы растений в их онтогенезе, от проростков до взрослого состояния. На большом числе видов Голубев показал, что эти изменения часто идут от стержнекорневых к другим типам жизненных форм — кистекоорневым, корневищным и др. Автор разрабатывает сложнейшие вопросы эволюционных отношений разных типов жизненных форм травянистых растений, основываясь на изучении онтогенеза, на экологической изменчивости и материалах филогенетической систематики.

На основании анализа подземных частей основных видов травянистых растений лесостепи строит свою оригинальную систему жизненных форм Г. М. Зозулин (1959, 1961).

В 60-х годах были опубликованы обстоятельные работы по биологии и экологической морфологии растений Арктики и Субарктики коллектива сотрудников Лаборатории растительности Крайнего Севера Отдела геоботаники БИН АН СССР. Как обобщение многолетних исследований в 1963 г. вышла в свет монография Б. А. Тихомирова «Очерки по биологии растений Арктики». В ней особый интерес представляет глава о некоторых морфологических особенностях растений Крайнего Севера и краткий обзор жизненных форм растений Арктики. Особо следует отметить данные о количественном распространении в Арктике растений с розеточными, полурозеточными и безрозеточными побегами и материалы о распространении стержнекорневых растений и разных групп жизненных форм со вторичным окоренением. Весьма интересны также данные о длительности жизни некоторых арктических травянистых растений и, в частности, замечательный очерк о *Novosieversia glacialis* (Тихомиров и Галазий, 1952).

В 1966 г. появилась книга «Приспособление растений Арктики к условиям среды» под редакцией Б. А. Тихомирова, преемственно связанная с его «Очерками по биологии растений Арктики». Анализ материалов этой книги заслуживает специального рассмотрения. В эколого-морфологическом плане особый интерес в сборнике представляет работа Т. Г. Полозовой (1966), где содержатся новые данные об одном из важнейших эдификаторов растительности лесотундры *Betula nana* и обсуждается общебиологический вопрос о природе растения как эдификатора ряда растительных сообществ.

Мы не можем здесь перечислить все многочисленные частные исследования отдельных видов и групп, проводившиеся в эколого-морфологическом плане разными авторами в 50—60-х годах. Эти исследования захватывают все зоны СССР и очень разнообразные жизненные формы.

Так, например, побегообразование у ряда древесных растений изучалось И. А. Грудзинской (1959, 1960, 1962) и С. Я. Соколовым (1963, 1964); закономерности побегообразования у кустарников в связи с их обрезкой выявлены З. И. Лучник (1960); биологией спящих почек древесных растений занималась Н. И. Ляшенко (1964); вегетативным размножением деревьев и кустарников — М. Л. Рева (1965). Из обобщающих работ по древесным растениям следует назвать интересную и важную монографию С. Я. Соколова и О. А. Связовой «Хорология древесных растений СССР» (1965), где авторы на основании статистического анализа выявляют и объясняют экологически распространение на территории СССР жизненных форм деревьев, кустарников, кустарничков и полукустарников, отмечая своеобразную зональность этого распространения. Приспособительные особенности лиан изучались Г. П. Сумневич (1947), И. С. Михайловской (1953). Морфогенез и особенности роста ряда кустарничков и шпалерных кустарников в Арктике описаны в работах И. В. Жуйковой (1958, 1959, 1962 и др.) и Т. Г. Дервиз-Соколовой (1966). Биология полукустарников, полукустарничков и многолетних трав в условиях меловых обнажений в степях изучена А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1954). Очень многочисленны работы по отдельным видам и группам травянистых растений. Следует отметить чрезвычайно важную закономерность, выявленную

П. А. Смирновым (1958) у длиннокорневищных злаков и имеющую общеморфологическое значение, — правило центробежного развития диагеотропных подземных побегов. Е. М. Лавренко и В. М. Свешникова (1965) выступили с очень интересной работой о синтетическом изучении жизненной формы степных дерновинных злаков, выполненной в плане идей об изучении эдификаторов растительного покрова (Лавренко, 1947). Некоторые закономерности перехода от многолетних к однолетним формам у злаков изучены В. В. Скрипчинским (1958, 1961). Ряд особенностей жизненных форм трав обсуждается в книге В. Н. Ворошилова (1960). Количество примеров можно было бы увеличивать и далее.

Экологическая морфология растений в своих концепциях базируется, с одной стороны, на данных флористики и филогенетической систематики, с другой стороны, — на данных физиологии развития растений. В этой связи большой интерес вызвало появление монографии В. О. Казаряна «Физиологические основы онтогенеза растений» (1959). Одна из глав этой монографии — «Биологические особенности онтогенеза главнейших жизненных форм» — имеет непосредственное отношение к экологической морфологии. Особенно интересны оригинальные исследования и сводные данные Казаряна о природе монокарпичности растений: они дают материал для построения концепций об эволюции жизненных форм трав от поликарпических к монокарпическим, от многолетних к однолетним.

При обзоре методов исследования экологической морфологии давалась высокая оценка экспериментальным методам, основанным на пересадках растений из природных местообитаний в условия культуры. В СССР эти методы получили широкое распространение в первую очередь в системе ботанических садов в связи с решением проблемы интродукции полезных растений. В этом направлении выявился ряд научных центров, уже имеющих существенные научные результаты.

С начала 30-х годов под руководством И. А. Райковой началась большая серия работ по переносу растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Памира в Ташкентский ботанический сад. Эти работы, ведущиеся и в настоящее время, показали существенные изменения ритма годичного развития интродуцированных растений в Ташкенте, а у высокогорных растений Памира (*Eurotia ceratoides*, *Clinelymus nutans* и др.) изменение, кроме того, и общего цикла развития, продолжительности жизни, побегообразования и жизненной формы (Райкова и Бородин, 1963; Бородин, 1965, 1966; Райкова, 1965). Это изменение обычно идет в направлении сокращения длительности жизни, виргинильного периода, цикла развития побегов (от полициклических к моноциклическим) и т. д. Большую серию интродукционных работ в Ташкентском ботаническом саду провел Ф. Н. Русанов с сотрудниками. Русановым (1950) успешно разрабатываются новые методы интродукции растений — интродукция «филогенетическими комплексами», метод использования эдификаторов растительного покрова. Работы Русанова в ряде случаев привели к положительным результатам интродукции.

Громадную работу по интродукции растений в условиях Полярно-Альпийского ботанического сада в Хибинах провел коллектив исследователей, сотрудников этого сада, под руководством Н. А. Аврорина. Было испытано свыше 3000 видов растений различных зон, включая субтропическую и тропическую. Итоги работы опубликованы в ряде статей и в капитальной монографии (Аврорин, 1947, 1956 и другие работы). В Полярно-Альпийском ботаническом саду, как и в Ташкентском, выявились резкие изменения ритма развития, а во многих случаях и морфологии (включая изменение жизненных форм) у интродуцентов. Обнаружены определенные закономерности успешности интродукции в зависимости от типа жизненных форм, ареала интродуцентов и т. д. Б. Н. Головкин (1966) выявил изменения в ритме развития и морфогенезе побегов у ряда луковичных, культивируемых в Полярно-Альпийском саду. Опубликованы и другие материалы сотрудниками этого сада (Шавров, 1961; Корчагина, 1964, и др.).

В Главном ботаническом саду АН СССР в Москве М. В. Культиасовым (1958, 1963) разработан перспективный эколого-исторический метод интродукции, позволяющий сознательно подходить к выбору интродуцентов и прогнозировать направление изменчивости интродуцируемых растений в новых условиях. На базе этого метода, под руководством М. В. Культиасова, О. В. Даева (1959, 1963) провела интересную работу по интродукции среднеазиатских видов лука (разных секций рода *Allium* с различной флорогенетической историей) в условиях Главного ботанического сада. Ею выявлен ряд существенных изменений ритма развития, а у некоторых видов — и морфологических признаков, которые совпадают с ожидавшимися, исходя из теории эколого-исторического метода.

В Ереванском ботаническом саду АН Армянской ССР проведена большая работа по изучению изменений развития и морфологии растений различных жизненных форм из разных горных поясов Армении. А. А. Ахвердовым (1955) детально изучен жизненный цикл и морфогенез у луковичных и клубнелуковичных геофитов, культивируемых в этом саду, и выявлен ряд признаков, являющихся у них приспособлением к условиям средиземноморского климата. В работе А. А. Ахвердова и Н. В. Мирзоевой (1962) приводятся данные о том, как в ксерофитных условиях ботанического сада у культивируемых травянистых растений, полкустарничков и кустарничков сокращается жизненный цикл, сдвигаются фенологические фазы, укорачивается виргинильный период.

Вообще в связи с интродукцией в ботанических садах особенно часто изучались геофиты, в том числе луковичные.

Г. Е. Капинос (1963), изучавшая дикорастущие и культивируемые в районе Баку виды и сорта луковичных и клубнелуковичных растений, находит в их структуре, морфогенезе и сезонном ритме ряд интересных приспособительных черт.

В работах В. В. и Вл. В. Скрипчинских (1960, 1965) описываются годовые циклы морфогенеза некоторых луковичных и корневищных лилейных в Ставрополе. Эксперименты этих авторов показывают, что влияние пониженных температур необходимо в разных группах изученных растений для различных морфогенетических процессов: у одних — для начала заложения соцветий, у других — для завершения формирования и развертывания цветков, у третьих — для формирования листьев и т. д.

Интересны работы З. М. Силиной (1953) по роду *Tulipa* в Ленинграде, Вл. В. Скрипчинского (1960), А. П. Хохрякова (1962), В. В. Светозаровой (1963) по роду *Eretinus* в культуре, З. Н. Филимоновой (1959) по роду *Allium* и другие работы по луковичным и корневищным геофитам.

Беглый обзор некоторых данных в работах, опубликованных ботаническими садами, еще раз показывает, что пересадка растений из природных местообитаний в условия культуры с изменением климатических, почвенных и ценологических условий оказывает мощным фактором изменения роста, развития и формирования растений. Дальнейшая работа в этом направлении с тщательным анализом итогов, постановка долговременных наблюдений за пересаженными растениями, комплексное изучение поведения растений в условиях культуры с участием специалистов эколого-морфологического профиля, физиологов развития и специалистов популяционно-генетического направления является весьма перспективной для экологической морфологии.

За последние годы появился ряд интересных монографий отдельных таксонов, которые построены не только на данных традиционной систематики, но и на глубоком изучении онтогенеза, формирования вегетативных органов и становления жизненных форм изучаемых видов.

В монографии И. В. Грушвицкого «Женьшень» (1961) дается подробная сводка сведений о биологии этого древнего реликтового растения, об онтогенезе его в естественных условиях и в культуре, о возрастных и сезонных изменениях почек, надземных побегов, корневищ и корней. На основании экспериментальных данных выявляются возможности изменения характера роста и развития женьшеня в культуре.

Монография З. П. Бочанцевой «Тюльпаны» (1962) содержит, помимо детального описания многочисленных видов и сортов тюльпанов и карioso-систематических данных, подробное исследование онтогенеза растения, хода формирования столонов, луковиц, цветоносных стеблей, сезонного ритма заложения и роста всех органов. Все это теснейшим образом связано с экологией рода и различных по происхождению видов, с возможностями размножения и получения новых форм в культуре.

Монография Г. И. Родионенко «Род Ирис — *Iris* L.» (1961) включает подробное описание онтогенеза, строения и биологии проростков, корневищ, луковиц и клубнелуковиц, листьев и корневых систем многочисленных видов рода *Iris* и близких родов. Обширный фактический материал по морфогенезу вегетативных органов позволяет автору сделать интересные выводы о ходе приспособительной эволюции в пределах исследуемой группы таксонов. Считая геофилию основной приспособительной чертой ирисов, Родионенко рисует картину эволюции этого признака, проявляющегося уже в состоянии проростка у видов, обитающих в засушливых условиях, и отсутствующего у видов, связанных с достаточно или избыточно увлажненным субстратом. Автор намечает несколько линий эволюции в роде *Iris* и смежных родах, подчеркивая первичность мезофильных корневищных форм и вторичность луковичных, показывая эволюционные изменения в строении корневищ, корней (возникновение контрактильности, гетероризии и т. д.), листьев, возникновение специализации побегов и изменение ритма развития в процессе ксерофилизации. На основании полученных им данных Родионенко предлагает новую систему рода.

В только что появившемся автореферате докторской диссертации З. Т. Артюшенко «Амариллисовые СССР» (1967) мы видим подобный же подход к построению новой системы таксона и выявлению филогенетических отношений между родами и видами. Изучение онтогенеза, морфологии и цикла развития подземных органов и всесторонний анализ экологического приспособительного значения этих признаков в сочетании с данными систематики и филогении дали возможность автору установить относительную древность или продвинутость изученных вегетативных признаков и дать схему эволюционных рядов жизненных форм, включающих корневищные, луковичные и клубнелуковичные растения амариллисовых и смежных семейств. Артюшенко предлагает в своей работе оригинальную классификацию жизненных форм травянистых поликарпиков.

Нам представляется чрезвычайно плодотворным такое направление исследований, когда эколого-морфологическому анализу подвергается определенный таксон (секция, род, семейство), и эти данные в совокупности с данными филогенетической систематики, географии, цитологии и т. д. позволяют строить морфогенетические ряды, иллюстрирующие возможный конкретный ход эволюции жизненных форм внутри данного таксона, в тесной связи с изменениями среды обитания. При этом, имея детальную картину большого жизненного цикла видов и цикла развития их монокарпических побегов, можно судить и о «механизме» морфологических перестроек, имевших место в ходе эволюции.

Именно в таком эволюционно-морфогенетическом направлении и ведутся сейчас многочисленные исследования. Так, например, под руководством В. К. Василевской изучался морфогенез побегов в сем. *Pyrolaceae* (Василевская и Шилова, 1960; Шилова, 1960) и в подсем. *Andromedsideae* (Шилова, 1962) с интерпретацией этих данных в плане эволюции жизненных форм. Исследования морфогенеза некоторых видов *Cousinia* и *Arctium* (Пайзиева, 1962) позволяют судить о возможных модусах взаимных переходов монокарпических и поликарпических форм травянистых растений среди сложноцветных. И. М. Культиасовым проводится эколого-исторический анализ процессов формообразования и происхождения жизненных форм в роде эспарцет (1961, 1962 и другие работы), А. П. Хохряковым (1962, 1963) рассмотрены биолого-морфологические особенности рода эремурус в связи с его происхождением и эволюцией. В работе В. П. Зоси-

мовича (1965) прослеживается эволюция жизненных форм в роде *Beta*, сем. Маревых и порядке Центросеменных. Под руководством И. Г. Серебрякова ведутся исследования жизненных форм в родах *Potentilla* (Шафранова, 1964, 1967), *Hedysarum* (Гатцук, 1967а, 1967б) и в других таксонах, выявляющих разнообразные пути перехода от древесных форм к многолетним травам. В работах Т. И. Серебряковой (1965а, 1965б, 1967) освещаются некоторые вопросы эволюции побегообразования и жизненных форм в сем. Злаков. В. Г. Хржановским и Т. Л. Богдановой ведется эволюционно-морфогенетическое исследование ряда систематических групп (род *Polygonum* — Хржановский и Богданова, 1965; Богданова, 1966, и др.). Работы Н. П. Соколовой-Доманской (1964 и др.) посвящены некоторым родам розоцветных (*Rubus*, *Potentilla*).

Обзор эколого-морфологических работ, выполненных в нашей стране, приведенный в этой статье, с несомненностью выявил резкое расширение фронта исследований с начала 50-х годов. Это было вызвано необходимостью более глубокого познания растительного покрова страны при переходе на стационарные методы его исследования и потребностями интродукции полезных растений. Из статьи также видно, что эти исследования, вначале носившие преимущественно зонально-региональный характер, позже обогатились работами эволюционно-морфогенетического направления. Нам представляется, что и в ближайшем будущем объем эколого-морфологических исследований не только сохранится, но и расширится в связи с необходимостью монографического изучения отдельных семейств, родов и других таксонов флоры СССР в соответствии с потребностями развития внутривидовой систематики и дальнейшей работой по интродукции полезных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1947). Географическая закономерность интродукции растений в Полярном ботаническом саду. ДАН СССР, 55, 5. — Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на полярный север. (Эколого-географический анализ). — Алехин В. В. (1936). Растительность СССР в ее основных зонах. В кн.: Г. Вальтер и В. Алехин. Основы ботанической географии. — Артюшенко З. Т. (1967). Амариллисовые СССР. Автореф. докт. диссерт., Л. — Арциховский В. М. (1928). Рост саксаула и анатомическое исследование его ствола. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XIX. — Ахвердов А. А. (1955). Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении. Бюлл. Бот. сада АН АрмССР, 15. — Ахвердов А. А. и Н. В. Мирзоева. (1962). Длительность девственного периода, время первого цветения и сроки прорастания дикорастущих видов флоры Армении в культуре. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 13. — Базилевская Н. А. (1964). Теории и методы интродукции растений. — Баранов П. А. (1940). Проблема крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий. Растение и среда, I. — Белостоков Г. П. (1957). К побегообразованию плотнокустовых злаков. Бот. журн., 8. — Белостоков Г. П. (1959). Материалы к изучению корневых систем растений полупустыни. Изв. АН КазССР, сер. бот. и почвовед., I (4). — Беспалова З. Г. (1956). К биологии размножения полыней *Artemisia salina* Kell. s. l., *A. taurica* Willd. и кермека *Limonium meyeri* (Boiss.) Ktze. в Ногайской степи. Бот. журн., 41. — Беспалова З. Г. (1959). К биологии *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. V. Бот. журн., 1. — Беспалова З. Г. (1960). К биологии полукустарничков — эдификаторов фитоценозов Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана. Бот. журн., 40. — Беспалова З. Г. (1965). О жизненной форме «полукустарничек». Пробл. соврем. ботаники, II. — Богданова Т. Л. (1966). Онтогенетический морфогенез надземных вегетативных органов горцов рода *Elatae*. Докл. ТСХА, 113. — Борисова И. В. (1960). Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Сев. Казахстана. Бот. журн., 1. — Борисова И. В. (1961). Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Тр. БИН, сер. 3, 13. — Борисова И. В. (1962). Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана. Проблемы ботаники, VI. — Бородин Е. С. (1965). Сдвиги в онтогенезе у растений высокогорий Памира в условиях Ташкента. Проблемы ботаники, VII. — Бородин Е. С. (1966). Морфобиологические особенности высокогорных растений аридной зоны при интродукции в условия равнины. — Бочанцева З. П. (1962). Тюльпаны. (Морфология, цитология и биология). — Буш Н. А. (1937). Успехи ботаники за двадцать лет Советской власти. Природа, 10. — Василевская В. К. (1941). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. записки ЛГУ, сер. биолог., 14. — Василевская В. К. (1954). Формирование

листа засухоустойчивых растений. — Василевская В. К. (1955). Особенности строения афиллурных ксерофитов. Изв. АН ТуркмССР, 3. — Василевская В. К. (1965). Структурные приспособления растений пустынь Средней Азии. Пробл. соврем. ботаники, II. — Василевская В. К. и Н. В. Шилова. (1960). Особенности строения листовых органов *Pyrolaceae* Lindl. и их значение для побегообразования. Вестн. ЛГУ, 3. — Васильченко И. Т. (1965). Неотенические изменения у растений. — Вехов В. Д. (1958). Поведение кедрового стланца *Pinus pumila* (Pall.) Rgl. в условиях лесостепи. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 4. — Вещикова Т. В. (1964). Сезонный рост и формирование корневой системы ели европейской в таежной зоне европейской части СССР. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 69, 1. — Вещикова Т. В. (1966). Некоторые данные по формированию корневой системы ели европейской. Тр. Унив. дружбы народов им. Лумумбы, 14, 1, с.-х. науки. — Вильямс В. Р. (1922). Естественно-научные основы луговодства или луговедение. В кн.: Общее земледелие, 2. — Вихирева-Василькова В. В. (1966). Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. В сб.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Воробьева Т. И. (1959). Некоторые данные по формированию корневой системы березы пушистой, березы бородавчатой, березы извилистой и березы карликовой в процессе индивидуального развития. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64, 3. — Ворошилов В. Н. (1960). Ритм развития у растений. — Высоккий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. по прикл. бот., V. — Высоккий Г. Н. (1922—1923). О монопоидально-корневищных травах. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XIII, 3. — Высоккий Г. Н. (1926). О некоторых формах корнеотпрыскового возобновления и разрастания. — Высоккий Г. Н. (1928). О симподиально-корневищных латочниках. Зап. Одесск. общ. естествоиспыт., 44. — Гаврилюк В. А. (1966). К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. В сб.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Гатцук Л. Е. (1967а). Морфогенез колючника кустарникового *Hedysarum fruticosum* Pall. при постоянном уровне песчаного субстрата. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Гатцук Л. Е. (1967б). Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 72, 2. — Головкин Б. Н. (1964). Способы заглубления лукович у птицемлечника Шмальгаузена. Бюлл. ГБС АН СССР, 55. — Головкин Б. Н. (1965). О продолжительности жизни луковичных растений. Бот. журн., 41. — Головкин Б. Н. (1966). Об интродукции на север различных жизненных форм травянистых растений. Бюлл. ГБС АН СССР, 62. — Голубев В. Н. (1956). О биологическом значении геофиллии у травянистых растений. Бот. журн., 2. — Голубев В. Н. (1957). Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений. Бот. журн., 7. — Голубев В. Н. (1958). О короткокорневищных растениях. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 63, 3. — Голубев В. Н. (1960). К морфолого-генетической характеристике клубневых растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 65, 5. — Голубев В. Н. (1961). К морфолого-генетической характеристике ползучих растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 66, 4. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Тр. Центр.-Черноз. гос. запов., 7. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Гордеева Т. К. (1957). К биологии полыни черной *Artemisia pauciflora* Web. Тр. БИН, сер. 3, 11. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Грудзинская И. А. (1956). Корневые системы древесных пород в Деркульских лесных насаждениях. Тр. Ин-ст. леса АН СССР, 30. — Грудзинская И. А. (1959). О периодичности развития (побегообразование у дуба). В сб.: Итоги и перспективы исследования развития растений. — Грудзинская И. А. (1960). Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. Бот. журн., 7. — Грудзинская И. А. (1962). Особенности монопоидального и симподиального ветвления у древесных пород (на примере дуба и вяза). Пробл. ботаники, VI. — Грушевицкий И. В. (1961). Женьшень. (Вопросы биологии). — Даева О. В. (1959). Биоморфологические типы лука Средней Азии. Бюлл. ГБС АН СССР, 33. — Даева О. В. (1963). Биологические особенности развития среднеазиатских видов лука в Главном ботаническом саду. Тр. ГБС АН СССР, 9. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1966). Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *S. phlebophylla* Anderss. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 71, 2. — Доманская Н. П. (1958). Формирование корневой системы черешчатого дуба. ДАН СССР, 119, 6. — Доманская Н. П. (1948). К экологии видов *Adonis*. 1 и 2. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 53, 2 и 3. — Жадовский А. Е. (1920). Экологический спектр Костромской флоры. Тр. Костромск. научн. общ. изуч. местного края, XVI. — Жуйкова И. В. (1958). Морфогенез шпалерного кустарника — альпийской толокнянки *Arctous alpina* (L.) Nied. в условиях Хибинских гор. Бот. журн., 9. — Жуйкова И. В. (1959). О некоторых особенностях роста и развития видов *Vaccinium* в условиях Хибинских гор. Бот. журн., 3. — Жуйкова И. В. (1962). Биолого-морфологические особенности роста и развития сибальдии распростертой *Sibbaldia procumbens* L. и лапчатки Кранца *Potentilla crantzii* (Cr.) Beck. в условиях Хибинских гор. В кн.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской обл. — Зайцева М. Г. (1949). О развитии формы у растений-подушек. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 17. — Закржевский Б. С. и Е. П. Коровин. (1935). Экологические особенности главнейших растений Бетпак-Дала. Тр. САГУ, серия VIII-b, ботаника, 23. — Заленский О. В. (1948). О температурном и водном режиме растений-подушек.

Бот. журн., 6. — Заленский О. В. (1949). Краткие итоги ботанических исследований Памира. Бот. журн., 4. — Запругаев Ф. Л. (1937). Древесная и кустарниковая растительность Таджикистана. Сов. ботаника, 6. — Запругаева В. И. (1951). Корневая система туркестанского клена. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 31. — Запругаева В. И. (1952). Корневые системы некоторых дикорастущих плодовых Таджикистана. Бюлл. МОИП, отд. биол., 57, 3. — Запругаева В. И. (1954). Биологические особенности фишташки в связи с ее культурой в Таджикистане. Бот. журн., 3. — Запругаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана. — Зозулин Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров среднеазиатской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центр.-Черноз. гос. зап., 5. — Зозулин Г. М. (1961). Система жизненных форм высших растений. Бот. журн., 1. — Зосимович В. П. (1965). Жизненные формы, полиплоидия и эволюция видов семейств центроземных. Цитология и генетика. Республ. межведомств. сборник. Киев. — Казакевич Л. И. (1922). Материалы к биологии растений юго-востока России. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. станц., 3, 2—3. — Казарян В. О. (1959). Физиологические основы онтогенеза растений. — Капинос Г. Е. (1963). Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. — Келлер Б. А. (1933а). Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях. Сов. ботаника, 2. — Келлер Б. А. с сотрудниками. (1933б). Очерки по экологии растений. Сов. ботаника, 2. — Келлер Б. А. (1938). Растение и среда. Экологические типы и жизненные формы. Растительность СССР, 1. — Келлер Б. А. (1948). Основы эволюции растений. — Козлова Н. А. (1953). Анатомо-морфологическая характеристика полукустарников Крыма. Бот. журн., 4. — Козо-Полянский Б. М. (1945). Случай превращения биоморф культурных растений и их значение. Тр. Воронежск. ун-в. — Колесников В. А. (1962). Корневая система плодовых и ягодных растений и методы ее изучения. — Колесников Е. В. (1960). Изучение роста корневой системы плодовых деревьев с применением метода адсорбции. Изв. ТСХА, 4. — Коровин Е. П. (1934 и 1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, изд. 1-е и 2-е. — Коровин Е. П. (1940). Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula* L. В кн.: Растение и среда, 1. — Корчагина Н. И. (1964). Биолого-морфологические изменения интродуцированных в Хибины среднеазиатских эфемеров. Бот. журн., 7. — Красильников П. К. (1949). Корневые системы грецкого ореха, яблони киргизов, клена туркестанского и согдийской алычи. В кн.: Плодовые леса Южной Киргизии и их использование. Тр. Южно-Киргизск. Экспед. СОПС. — Красильников П. К. (1962). К вопросу о классификации подземных органов деревьев и кустарников. Проблемы ботаники, VI. — Краснов А. Н. (1899). География растений. — Крылова И. Л. (1964). О закономерностях распространения некоторых жизненных форм. Бот. журн., 9. — Кultziasov И. М. (1961). Эколого-исторический анализ процессов формообразования в пределах рода эспарцет. Бот. журн., 12. — Кultziasov И. М. (1962). Эколого-морфологические особенности подушковидных эспарцетов Средней Азии. Бот. журн., 5. — Кultziasov М. В. (1938). Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру. — Кultziasov М. В. (1950). Проблема становления жизненных форм у растений. Проблемы ботаники, 1. — Кultziasov М. В. (1958). Эколого-исторический метод и его значение в теории и практике интродукции растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 3. — Кultziasov М. В. (1963). Экологические основы интродукции растений природной флоры. Тр. ГБС АН СССР, IX. — Лавренко Е. М. (1935). Некоторые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов нижнеднепровских песков. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, 3. — Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова СССР. Сов. ботаника, 1. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения растительного мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Лавренко Е. М. и В. М. Свешникова. (1965). О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков. Журн. общ. биол., 26, 3. — Лапшина Е. И. (1928). О перезимовывании высших растений по наблюдениям в окрестностях Петергофа. Тр. Петергофск. естеств.-научн. инст., 5. — Лучник З. И. (1960). Обрезка кустарников. — Ляшенко Н. И. (1964). Биология спящих почек. — Мальцев А. И. (1936). Сорная растительность СССР и меры борьбы с нею. — Михайловская И. С. (1953). Особенности приспособительной эволюции лимонника китайского. Уч. зап. Московск. пед. инст. им. В. И. Ленина, 73. — Мичурин И. В. (1939—1941). Сочинения, I—IV. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий. — Нечаева Н. Т. (1961). Материалы к экологии пустынных осок подрода *Vigna* в юго-восточной Туркмении. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 4. — Нечаева Н. Т. и А. Н. Башкатова. (1956). Динамика развития илака в Кара-Кумах. Изв. АН Туркм. ССР, 1. — Нечаева Н. Т. и С. Я. Приходько. (1956). Биология полыни бадхызской и результаты введения ее в культуру. Бот. журн., 6. — Нечаева Н. Т. и С. Я. Приходько. (1963). Биология и культура ферул и дорем в Туркменистане. — Нечаева Н. Т. и С. Я. Приходько. (1966). Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии. — Никитин В. В. (1957). Сорная растительность Туркмении. — Никитин В. В. и А. Я. Полковниченко. (1962). Материалы по биологии эфемеров. Тр. Туркм.

с.-х. инст., 11. — Овчинников П. Н. (1941). *Sibbaldia tetrandra* Vge. и вопрос о происхождении криптофильной растительности Средней Азии. Сов. ботаника, 1—2. — Пайзиева С. А. (1962). О продолжительности жизни некоторых видов *Cousinia* Cass. и *Arctium* L. Бот. журн., 10. — Пачоский И. К. (1914). Биологическая особенность осота *Cirsium arvense*. Тр. бюро по прикл. бот., IX, 1. — Персикова З. И. (1959а). Формирование и жизненный цикл некоторых дерновинных злаков. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Персикова З. И. (1959б). Формирование дерновины и жизненный цикл белоуса торчащего. Бюлл. МОИП, отд. биол., 64, 5. — Персикова З. И. (1959в). Большой жизненный цикл щучки. Вопросы биологии растений. Уч. зап. Московск. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 100, каф. ботаники, 5. — Петров М. П. (1935). Экологический очерк растительности Репетекского песчано-пустынного заповедника в юго-восточных Кара-Кумах. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, 4. — Петров М. П. (1936). Об экологии солончакового и песчаного саксаулов. Вопросы экологии и биоценологии, 3. — Покровская Т. М. (1959). Этапы формирования куста лугового клевера в условиях Московской области. ДАН СССР, 124, 5. — Покровская Т. М. (1960а). Возрастно-морфологические этапы формирования куста шведского клевера *Trifolium hybridum* L. в условиях Московской области. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 2. — Покровская Т. М. (1960б). Некоторые возрастно-морфологические особенности ползучего клевера *Trifolium repens* L. Вопросы биологии растений. Уч. зап. Московск. пед. инст. им. В. А. Потемкина, 57, каф. ботаники, 4. — Попова Т. Г. (1966). К биологии и экологии карликовой березки *Betula nana* L. в восточноевропейской лесотундре. В сб.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Попова Т. Г. (1948). Экология растений. — Попов М. Г. (1928—1929). Род *Cicer* и его виды. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 21, 1. — Попов М. Г. (1940). Опыт монографии рода *Eremostachys*. Нов. мемуары МОИП, 19. — Попов М. Г. (1950). О применении ботанико-географического метода в систематике растений. Проблемы ботаники, 1. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Попова Т. А. (1965). Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Тр. БИН, сер. 3, 17. — Пошкунурлат А. П. (1941). Строение и развитие дерновины чия. Уч. зап. Московск. пед. инст. им. В. И. Ленина, 30, каф. ботаники, 1. — Прозоровский А. В. (1936). О биологических типах растений пустыни. Бот. журн., 5. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. Растительность СССР, II. — Работнов Т. А. (1946а). Длительность виргинильного периода жизни травянистых растений в естественных ценозах. Бюлл. МОИП, отд. биол., 51, 2. — Работнов Т. А. (1946б). Опыт определения возраста у травянистых растений. Бот. журн., 5. — Работнов Т. А. (1950а). Новые данные о длительности жизни и о возрастном составе популяций полукустарников и многолетних трав. Усп. соврем. биол., 29, 1. — Работнов Т. А. (1950б). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН, сер. 3, 6. — Радкевич О. Н. и В. К. Васильевская. (1933). Анатомическое строение побегов первого года у деревьев и кустарников пустыни Кара-Кумы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. I, 1. — Радкевич О. Н. и Л. Н. Шубина. (1935). Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-Дала. Тр. САГУ, сер. VIII, ботаника, 25. — Райкова И. А. (1965). Морфобиологические особенности растений Памира при их культуре в Ташкенте. Проблемы соврем. ботаники, II. — Райкова И. А. и Е. С. Бородина. (1963). Памирские растения в условиях Ташкента. Тр. Памирск. биол. станц., 1. — Рачковская Е. И. (1957). К биологии пустынных полукустарничков. Тр. БИН, сер. 3, 11. — Рева М. Л. (1965). Вегетативное размножения дерновинных травянистых растений в природных условиях. — Родионенко Г. И. (1961). Род *Iris* L. (Вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики). — Ротов Р. А. (1959). Биолого-морфологические особенности древесно-кустарниковых жизненных форм растений песчаной пустыни Кара-Кум. Вопросы биологии растений. Уч. зап. Московск. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 100, каф. ботаники, 5. — Ротов Р. А. (1964). Изменение состава жизненных форм растений в процессе естественного зарастания барханных песков. Бюлл. ГБС АН СССР, 52. — Русанов Ф. Н. (1950). Новые методы интродукции растений. Бюлл. ГБС АН СССР, 5. — Саркисова-Федорова О. В. (1929). К биологии травяного покрова еловых лесов. В кн.: Очерки по фитоценологии и фитогеографии. — Светозарова В. В. (1963). Морфолого-анатомическое строение и особенности развития некоторых видов рода *Eremurus* в культуре. Труды ГБС АН СССР, IX. — Свешникова В. М. (1952). Корневые системы растений Памира. Тр. АН ТаджССР, 4. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1954). Биология растений и динамика растительности меловых обнажений по р. Деркул. Тр. БИН, сер. 3, 9. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1949). К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, сер. геогр. наук, 5. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1954а). О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород европейской части СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., 59, 1. — Серебряков И. Г. (1954б). О морфогенезе жизненной формы сланца у туркестанского и казахского можжевельников. Бюлл. МОИП, отд. биол., 59, 5. — Серебряков И. Г. (1954в). Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Уч. зап. Московск. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 37, каф. ботаники, 2. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции

жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Серебряков И. Г. (1964). Жизненные формы высших растений и их изучение. Полевая геоботаника, III. — Серебряков И. Г., Н. П. Доманская и Л. С. Родман А. Н. (1954). О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере орешника. Бюлл. МОИП, отд. биол., 59, 2. — Серебряков И. Г. и М. Б. Чернышова. (1955). О морфогенезе жизненной формы кустарника у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae*. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 2. — Серебрякова Т. И. (1965а). Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов *Poa* L. в связи с их эволюцией. Бот. журн., 41. — Серебрякова Т. И. (1965б). Жизненные формы лесных и луговых рыхлокустовых злаков и возможные пути их эволюции. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 6. — Серебрякова Т. И. (1967). Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. Научн. докл. высш. шк., Биол. науки, 2. — Силина З. М. (1953). Культура тюльпанов в Ленинградской области. Тр. БИН, сер. 6, 3. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Скрипчинский В. В. (1956). Основные проблемы онтогенеза растений в свете учения И. В. Мичурина. Бюлл. МОИП, отд. биол., 61, 4. — Скрипчинский В. В. (1958). Некоторые закономерности формирования куста у многолетних рыхлокустовых злаков в первый и последующие годы жизни в сравнении с родственными им однолетними злаками. ДАН СССР, 118, 4. — Скрипчинский В. В. (1961). Биологические основы многолетности кустовых злаков в связи с отдаленной гибридной. Бюлл. ГБС АН СССР, 43. — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1960). Годичные циклы развития некоторых луковичных и корневищных видов растений ставропольской флоры. Матер. по изуч. Ставроп. края, 10. — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1965). Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополя и их значение для теории онтогенеза. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 1. — Скрипчинский Вл. В. (1960). Эремурус мощный *Eremurus robustus* Rgl. в Ставрополе. Матер. по изуч. Ставроп. края, 10. — Смелов С. П. (1947). Биологические основы лугового хозяйства. — Смирнов П. А. (1958). О *Hierochloa odorata* авторов среднерусской флоры. Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, 5. — Снаговская М. С. (1965). Возрастные состояния желтой люцерны. Уч. зап. Московск. пед. инст. им. В. И. Ленина, 212 (химия ботаника, зоология и гистология). — Соколов С. Я. (1963, 1964). Рост и развитие разветвленного годичного побега у серой ольхи. Бот. журн., 12 (1963), 6 (1964). — Соколов С. Я. и О. А. Связева. (1965). Хорология древесных растений СССР. Комаровские чтения, 17. — Соколова Доманская Н. П. (1964). Онтогенез и формообразование у ежевик в связи с эволюцией рода. 2-е Московск. совещ. по филологии растений. Тез. докл., МОИП. — Станюкович К. В. (1949). Растительный покров Восточного Памира. — Стещенко А. П. (1956). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Тр. АН ТаджССР, 50. — Стещенко А. П. (1960). О методах определения возраста и длительности жизни пустынных полукустарничков. Полевая геоботаника, II. — Стещенко А. П. (1962). О биологии и жизненном цикле первоцветов *Primula* L. Памира в связи с их возрастом. Тр. Бот. инст. АН ТаджССР, 18. — Стещенко А. П. (1963). Морфология и некоторые данные о возрасте и длительности жизни многолетних травянистых растений лугов Памира. Тр. Памирск. биол. станц., 1. — Стещенко А. П. (1965). Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира. Проблемы ботаники, VII. — Сумневич Г. П. (1947). Розы-лианы ореховых лесов Ферганы. Бюлл. МОИП, отд. биол., 52, 3. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Тихомиров Б. А. (1949). Кедровый стланик, его биология и использование. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Тихомиров Б. А. и Г. И. Галазий. (1952). Определение возраста сиверсии ледяной *Sieversia glacialis* R. Вг. и некоторые вопросы продолжительности жизни растений. Бот. журн., 3. — Трулевич Н. В. (1960). Строение куста и состав популяции полыни тьяншанской в ряду пастбищной дигрессии. Уч. зап. факульт. естествозн. Московск. пед. инст. им. В. И. Ленина, 4. — Филимонова З. Н. (1959). Морфология луковички видов рода *Allium* L. Узб. бот. журн., 4. — Хохряков А. П. (1962). Материалы к познанию рода *Eremurus*. Бюлл. ГБС АН СССР, 47. — Хохряков А. П. (1963). Биолого-морфологические особенности рода эремурус в связи с его происхождением и эволюцией. Бот. журн., 7. — Хржановский В. Г. (1958). Розы. Филология и систематика. — Хржановский В. Г. (1964). К проблеме эволюционного морфогенеза и видообразования. Изв. ТСХА, 6. — Хржановский В. Г. и Т. Л. Богданова. (1965). Основные жизненные формы рода *Polygonum* и их дислокация во флорах мира. Докл. ТСХА, 102. — Шавров Л. А. (1961). Эколого-географическая закономерность структурной изменчивости интродуцируемых растений. Бот. журн., 3. — Шалыт М. С. (1950, 1952). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов, Тр. БИН, сер. 3, 6, 8. — Шалыт М. С. (1960а). Эфемерные корни и их значение. Тр. I научн. конфер. препод. биол., с. х. и химич. дисциплин пединститута УССР. — Шалыт М. С. (1960б). Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения. Полевая геоботаника, II. — Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В сб.: Приспособление растений Арктики к условиям

среды. — Шафранова Л. М. (1964). Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* L. в различных условиях произрастания. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 4. — Шафранова Л. М. (1967). Морфогенез и жизненная форма лапчатки мелколистной *Potentilla parvifolia* Fisch. в связи с переходом от кустарников к травам у лапчаток *Potentilla* L. s. l. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Шилова Н. В. (1960). Побегообразование и особенности жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* Lindl. Бот. журн., 6. — Шилова Н. В. (1962). Темп и ритм формирования элементов вегетативной почки у некоторых *Andromedoideae* (Drude) E. Busch. Вестн. ЛГУ, 21. — Шитт П. Г. (1952). Биологические основы агротехники плодородства. — Шулкина Т. В. (1965). Изменение жизненной формы у *Aster alpinus* L. при выращивании ее в Ленинграде. Проблемы соврем. ботаники, II. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комиссии АН СССР, 39. — Янишевский Д. Е. (1912). К биологии *Poa bulbosa* L. и *Colpodium humile* Griseb. Изв. имп. Николаевск. унив., 2. — Янишевский Д. Е. (1934). Из жизни тюльпанов на Нижней Волге. Сов. ботаника, 3.

Государственный педагогический институт
им. В. И. Ленина,
Москва.

(Получено 25 V 1967).

SUMMARY

The article comprises a survey of the main directions and results of ecologo-morphological investigations of higher plants in the U. S. S. R. during the past 50 years. A definition of ecological plant morphology, as a science studying the onto- and philogenesis of plants in their intimate relationships with environmental conditions, is proposed by the authors; its main tasks and methods are characterized and the chronological annals of its development in the U. S. S. R. are given both with respect to the investigations devoted to separate plant groups and with respect to generalizing works. A considerable progress of ecologo-morphological investigation during the fifties and the sixties is pointed out. This progress does not amount to the mere increase in the number of ecologo-morphological works; it is also notable for the increasing diversity of the objects and methods of investigation and for the appearance of the philomorphogenetic direction, investigating the relationships between the principles of morphogenesis and of the establishment of life forms with the evolution of species within the limits of definite taxa.

Ecologo-morphological investigations are closely associated with plant Physiology, with Geobotany and with the introduction of useful plants.