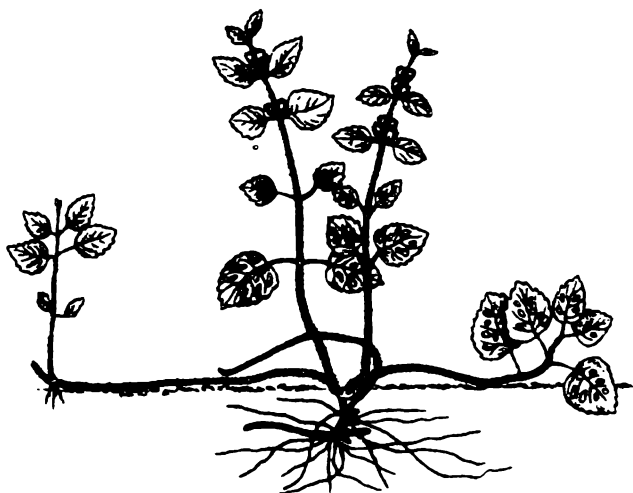


Л.М.Шафранова, Л.Е.Гатцук, Н.И.Шорина

БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА РАЗВИТИЕ ЭКОЛОГИИ



Москва 2009

Министерство образования и науки Российской Федерации
Московский педагогический государственный университет

Л.М.Шафранова, Л.Е.Гатцук, Н.И.Шорина

**БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ
И ЕЕ ВЛИЯНИЕ
НА РАЗВИТИЕ ЭКОЛОГИИ**

**Москва
2009**

Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И.

Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии - М. МПГУ, 2009. - 86с.

В работе отражены успехи биоморфологии - учения о жизненных формах растений, созданного школой проф. И.Г.Серебрякова во второй половине XX века. Цель работы – ознакомить читателя с основными положениями биоморфологии и продемонстрировать ее влияние на смежные биологические науки. Изложенные в настоящей работе идеи и методики биоморфологии могут быть использованы в научных исследованиях по различным тематикам (морфологическим, экологическим, фитоценотическим и др.); а также в школьном и вузовском преподавании, студентами при выполнении курсовых, дипломных и выпускных квалификационных работ, аспирантами, докторантами в работах над их диссертациями. Приведенный здесь список литературы включает более 400 названий и может служить полезным библиографическим справочником.

Предисловие авторов

Предлагаемая вниманию читателей работа вначале планировалась как статья в серии обзоров, отражающих успехи отечественной экологии на рубеже двух тысячелетий. Эта серия под предполагаемым названием «Фундаментальные проблемы экологии: современные концепции и перспективы развития в России» Научный Совет по проблемам биологических наук РАН наметил опубликовать в 1996-1997 гг. по инициативе института Экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Серия должна была состоять из четырех томов. Позже (в 1998 году) название было изменено и серию стали называть «Экология в России на рубеже XXI века: наземные экосистемы», число томов сократили до трех. Том I «Экология в России в XXI веке: экотоксикология» (авторы Головки А.И., Куценко С.А., Ивнин Ю.Ю.) был переведен на английский язык и вышел в свет в 1999 году в издательстве «Мир науки», СПб.-М., 428 с. Второй и третий тома планировалось посвятить популяционной экологии животных и растений, однако, судьба этих томов оказалась трудной. Хотя они были подготовлены к печати и поступили в редакцию, из-за финансовых затруднений они не были ни переведены на английский язык, ни опубликованы по-русски.

Первоначальным замыслом авторов настоящей работы было изложение истории возникновения, становления и развития в XX веке нового направления – учения о жизненных формах (биоморфологии). Во время создания рукописи перед нами стояла задача познакомить зарубежных ученых с состоянием биоморфологии в России; именно поэтому главное внимание мы уделяли литературе на русском языке.

В нашей стране деятельность И.Г.Серебрякова (1914-1969) занимает особое место в становлении и развитии биоморфологии как науки; по этой причине наиболее подробно мы рассмотрели его работы. Их актуальность до сих пор сохраняется. Последователей И.Г.Серебрякова с 70-х годов стали называть «серебряковской школой». Жизненные формы (ЖФ) также стали изучать у животных.

Проблемы биоморфологии смыкаются с проблемами давно существующих наук. Примеры таких проблем в общей биологии – принципы организации любого живого существа; осознание организма как сложнейшей системы (см., например, Гамалей, 2004); альтернативные способы организации живых существ – унитарных и модульных (см., например, Марфенин, 1993); особенности гомологии у модульных организмов, таких как покрытосеменные растения (см., например, Шафранова, 2001); проблема особи у модульных живых существ и др. К проблемам биоморфологии тоже тесно примыкают проблемы общей экологии, например, познание ценоза, как сложной пространственно-временной системы (Одум, 1975) и др.

С 1976 года кафедра ботаники МПГУ через каждые 5 лет проводит научные конференции памяти И.Г. Серебрякова (с 1980 года – памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых). В 2009 г. проходит очередная VIII Международная

Серебряковская конференция. Эти конференции привлекают большое число участников – до 200 человек из разных городов России, стран ближнего и дальнего зарубежья. Лекции, доклады и постеры, представляемые на этих конференциях, наглядно демонстрируют живой интерес научной общественности к проблемам биоморфологии. Преподаватели вузов и школ, сотрудники академических институтов, ботанических садов, региональных НИИ, заповедников, заказников и др. обсуждают заслушанные сообщения: участники обмениваются опытом научных исследований, новыми методиками сборов полевых материалов и их камеральной обработки, современными методологиями анализа структуры растений, популяций и фитоценозов, разработок экологических классификаций, обсуждают содержание и лучшие способы преподавания биологии и экологии. В процессе этих дискуссий коллеги часто обращались к авторам настоящей публикации с просьбой познакомить с ее содержанием и неоднократно высказывали желание опубликовать его в качестве учебного пособия, что, по их мнению, будет весьма полезно для практики научно-исследовательской работы и преподавания. С такими же просьбами обращались студенты при подготовке дипломных работ; абитуриенты, которым предстояли приемные экзамены в аспирантуру; соискатели степени кандидата и доктора наук, и другие. Список литературы к нашему пособию может служить библиографическим справочником. Хотя он включает около 400 названий, он далеко не полон: многие из приведенных работ лишь примеры разных направлений исследований; мы просим извинения у тех авторов, кого не упомянули по случайности, недосмотру, недостатку места или времени. Актуальность научного содержания предлагаемой работы подтверждает удачный опыт издания в МГУ иллюстрированного словаря-справочника «Биоморфология растений» (Жмылев и др., 2002, 2005), а также коллективной монографии «Современные подходы к описанию структуры растений» (Киров, 2008), в которой представлены основные доклады на одноименном семинаре, проходившем в Кирове 5-8 мая 2008 года.

Проблемы биоморфологии растений, как правило, отражены в программах многих разнообразных научных конференций, симпозиумов, семинаров. Интерес к этой тематике проявляют участники Школ по теоретической морфологии растений, традиция проведения которых заложена в 1977 году группой отечественных ботаников-морфологов, в том числе Т.И. Серебряковой (1922-1986). Две последние Школы перекликались с биоморфологической тематикой (X школа «Конструкционные единицы в морфологии растений», Киров, 2-8 мая, 2004 года; XI Международная школа «Меристемы, модули, побеги в разных царствах живых организмов», Тверь, 10-16 ноября, 2008 года).

Мы смогли добавить в основной текст упоминания лишь о малой части публикаций в области биоморфологии, появившихся в первом десятилетии XXI века уже после того, как данная работа была написана. Поэтому авторы считают своим долгом перед читателем назвать в настоящем предисловии труды, требующие подробного обсуждения. К таким публикациям мы отнесли

монографии О.А. Коровкина (2005), В.А. Черемушкиной (2005), Н.П. Савиных (2006), Е.В. Байковой (2006), С.Б. Гончаровой (2006), И.В. Татаренко (2007), написанные по материалам успешно защищенных ими докторских диссертаций, книги И.В. Волкова (2006, 2007) и С.Н. Кирпотина (2005), все они творчески развивают общую экологию и фитоценологию, используя принципы и подходы биоморфологии. Кроме того, упомянем авторефераты докторских диссертаций П.Ю. Жмылева (2005) и Н.М. Державиной (2006), поскольку их материалы, как мы надеемся, тоже будут опубликованы в форме монографий в ближайшие годы. К сожалению, мы не имеем возможности дать хотя бы краткие комментарии к вышеупомянутым работам, так как это сильно увеличило бы объем пособия и существенно задержало бы его опубликование; список этих работ приводим.

- Байкова Е.В. Род Шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск, 2006, 248 с.
- Волков И.В. Подушковидные растения юго-восточного Алтая. Томск, изд. ТГПУ, 2003, 199 с.
- Волков И.В. Биоморфологические адаптации высокогорных растений. Томск, изд. ТГПУ, 2007, 412 с.
- Гончарова С.Б. Очитковые (*Sedoideae*, *Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток. Дальнаука. 2006, 226 с.
- Державина Н.М. Биоморфы и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптогенезом. Автореф. дисс. д.б.н. М., МПГУ, 2006, 48 с.
- Жмылев П.Ю. Род *Saxifraga* (*Saxifragaceae*): биоморфология, систематика, эволюция жизненных форм. Автореф. дис... д.б.н. М. МГУ. 2004. 42 с.
- Кирпотин С.Н. Морфогометрический подход к изучению структуры природных тел: от организма до ландшафта. Томск. Изд. ТГУ, 2005, 248 с.
- Коровкин О.А. Закономерности онтогенеза клонов столонообразующих растений. М. Изд. МСХА. 2005. 354 с.
- Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, ВГГУ, 2006, 324 с.
- Татаренко И.В. Биоморфология орхидных России и Японии. Автореф. дис... д.б.н. М. МПГУ. 2007, 48 с.
- Черемушкина В.А. Биоморфология видов рода *Allium* в Евразии и структура их ценопопуляций. Новосибирск, 2004. 240 с.

Разделы I и II в основном написаны Л.М. Шафрановой, раздел III - Л.Е. Гатиук. Автор IV раздела - Н.И. Шорина.

Когда авторы писали эту работу, их вдохновляла память об И.Г. и Т.И. Серебряковых.

Благодарим А.А. Оскольского за советы, Е.И. Курченко, К.В. Макарова, И.Б. Морозову, Н.А. Поскальнюк за помощь в подготовке публикации.

Введение

Одно из фундаментальных свойств многообразия живой материи - многообразие и неповторимость ее форм, обеспечивающие разнообразие и устойчивость экосистем разного уровня. Упорядочением этого многообразия занимается в первую очередь систематика (применительно к растительному миру - систематика растений). Однако, есть и другие аспекты многообразия организмов - онтогенетическое, возрастное, половое, разнообразие по жизненному или фенологическому состоянию, по характеру экологических требований (экологические группы), по габитусу - внешнему облику (жизненные формы растений). При этом особенности жизненной формы имеют не только самостоятельное значение в обеспечении многообразия, но и лежат в его основе по ряду других показателей - например, многообразие онтогенетического, возрастного и др. Жизненную форму стали считать одним из узловых объектов ботаники (Юрцев, 1976).

Внешняя форма организма - это интегральная характеристика всей совокупности внутренних свойств и внешнее выражение жизненных процессов, протекающих на разных уровнях - от молекулярного до организменного. У растительного организма взаимосвязь с внешней средой осуществляется через наружную поверхность, через нее поступают питательные вещества и энергия; соотношение объема и поверхности, положение органов по отношению к источникам вещества и энергии скоррелировано с внешней формой. Именно поэтому внешняя форма имеет особое значение для растительных организмов. Каждое растение и его части перемещаются в пространстве в значительной степени в результате ростовых процессов, т.е. за счет изменения формы. Не удивительно, что именно на растительном материале было первоначально осмыслено значение внешней формы, внешнего облика, габитуса как характеристики образа жизни, способа существования. Это выразилось в самом термине "жизненная форма", или "биоморфа". Сейчас это понятие стало общебиологическим и используется применительно и к другим группам организмов (животным, грибам).¹

Для большинства современных отечественных биоморфологов жизненная форма (ЖФ) - это внешний облик (габитус) растения, который определяется характером системы его вегетативных (и отчасти генеративных) органов. Эта система формируется в онтогенезе в ходе роста под воздействием эколого-фитоценологических условий. В то же время морфологические и морфогенетические особенности растения, проявляющиеся в характере ЖФ, есть результат исторического процесса, протекающего в изменяющихся условиях внешней среды.²

¹ Авторы, пишущие на немецком и английском языках, говоря о жизненных формах, обычно употребляют термины "Wuchsform", "growth-form", "growth habit" ("форма роста"). Термины "life form" (англ.) и "type biologique" (франц.) используются преимущественно для обозначения жизненных форм в понимании Рувильера (Серебрякова, 1980). Термин «биоморфа» впервые употребил Б.М. Козо-Поланский (1945).

² Некоторые другие аспекты понятия ЖФ будут рассмотрены ниже.

Авторы настоящей публикации, говоря о ЖФ растений, под словом “растение” понимают растительный организм, морфологически непрерывный, все части которого пространственно и физиологически связаны между собой и обособлены от других организмов (Шафранова, 2001; Гатцук, 2008а). Кажущиеся изолированными надземные побеги или их системы могут быть соединены корневищами или другими коммуникационными органами и, следовательно, представлять собой единый организм. Если растение, выросшее из семени, впоследствии распадается на части или размножается вегетативно каким-либо иным способом, то все его вегетативно возникшие потомки, отделившиеся друг от друга, составляют клон.

Учение о ЖФ (биоморфах) получило название биоморфологии (Хохряков, 1975в, 1978, 1981; Юрцев, 1976). В настоящее время она интенсивно разрабатывается в разных направлениях и оказывает немалое влияние на развитие современной экологии.

I. Исторические корни учения о жизненных формах

Учение о ЖФ (биоморфология) как самостоятельная область знания, имеющая свои задачи, объекты, уровень и методы исследования, сложилось сравнительно недавно - в середине XX в. Это стало возможным в результате объединения и синтеза идей, представлений, подходов и методов разных естественных наук - собственно ботаники (морфологии, анатомии, систематики), а также экологии, ботанической географии, эволюционного учения, которые рассматривали жизнь живого растения в ее “эпиморфологических” проявлениях, отражающихся в его внешнем облике, габитусе. Современные взгляды на содержание самого понятия “ЖФ” (биоморфа) складывались на протяжении двух столетий. Предыстория появления биоморфологии как науки и понятия “ЖФ” в его современном понимании неоднократно освещалась (Drude, 1913; Gams, 1918; Du Rietz, 1931; Серебряков, 1962а; Алеев, 1986). Остановимся вкратце на моментах, наиболее важных с нашей точки зрения. Работы европейских авторов мы будем упоминать бегло, чтобы показать развитие основных идей и направлений ботаники, имеющих отношение к ЖФ. Подробнее мы остановимся на работах русских авторов, мало известных или совсем неизвестных на Западе.

Основными источниками, “корнями” учения о ЖФ, как нам кажется, можно считать: 1) возникновение и развитие ряда основополагающих научных идей, как общебиологических, так и относящихся непосредственно к фитоморфологии; 2) развитие представлений о группах растений, сходных по внешнему облику; 3) исследование “частной жизни” (т.е. онто- и морфогенеза) растений разных видов, выражающейся через их внешнее строение и его перестройку в процессе жизнедеятельности. Разумеется, эти направления исследований в рамках конкретных наук были тесно взаимосвязаны.

Возникновение общебиологических идей, сыгравших важную роль в становлении биоморфологии, относится к концу XVIII - началу XIX в. Одной из таких идей было представление о растении как о колонии индивидуумов (Е.

Darwin, 1800; A. Braun, 1853 и мн. др.). Эта концепция отражала, как бы мы сейчас сказали, модульную³ организацию растений, но, по существу, с самого начала несла и онтогенетическую нагрузку. В дальнейшем идея колониальности отчасти преобразовалась в концепцию фитонизма, ведущую начало от работ Ш. Годишо (Gaudichaud, 1841 и мн. др.). О становлении этих понятий можно прочесть в статье Л.Е. Гатцук (20086). Концепция фитонизма отразилась, например, в сводке Й.Веленовского (Velenovský, 1905, 1907). В XX в. фитонизм был осмыслен как “теоретическая форма, в которую формальная морфология облекла периодичность формообразования на конусе нарастания” (Schuerp, 1938, перевод Т.И.Серебряковой, 1971а, с. 102). Таким образом, фитомеры, а затем и более крупные структурные единицы (побеги и др.) стали восприниматься и как единицы формообразования. Такая трактовка уже имеет прямое отношение к пониманию ЖФ современными биоморфологами.

В конце XVIII - начале XIX в. творил и И.В.Гете (Goethe, 1790, см. Гёте, 1957) - основоположник морфологии растений, многие идеи которого были восприняты и получили развитие только в XX в. (например, в работах В.Тролля - Troll, 1937, 1939, 1954). Гете, выражаясь современным языком, первым осознал структуру как морфопроект.

В начале XIX в. была сформулирована концепция трех основных вегетативных органов растения - корня, стебля и листа (Dodoens, 1816, цит. по Первухиной, 1970; A.P. de Candolle, 1827). Ее разделял и А.Браун (A.Braun, 1851), а впоследствии и многие другие морфологи вплоть до В.Тролля (Troll, 1937, 1939). Благодаря появлению этой концепции (а также работам И.В.Гете) морфологическая мысль получила возможность осознать многообразие растительных форм как проявление единства и выработать методические подходы к познанию и осмыслению этого многообразия. Это относится, как мы увидим ниже, и к внешнему облику растений.

К выдающимся умам конца XVIII - начала XIX в. принадлежал А.Гумбольдт - ученый, мыслящий в биосферном масштабе, многие идеи которого также значительно опередили свое время. Его считают одним из основателей учения о ЖФ. А.Гумбольдт считал, что облик ландшафта определяется характером растительного покрова. Он выделил 16 (а затем 19) “основных форм” растений, сочетание которых определяет физиономию растительного покрова (Humboldt, 1806). Для их характеристики он использовал разнообразные признаки, в том числе морфологические. А.Гумбольдт связывает характер растительности, в том числе и сочетание “основных форм”, с физико-географическими условиями и прямо говорит о приуроченности тех или иных растительных форм к определенным вариантам климата. Изучение этих взаимосвязей он считает одной из задач основанной им науки - географии растений. Наконец, А.Гумбольдт предсказывает появление “науки о физиономии растений” (которую мы сейчас называем

³ Термины *module*, *modular* применительно к растениям представляются не слишком удачными, поскольку они, как нам кажется, по своему смыслу отражают скорее конструкцию, чем развитие, скорее статику, но не динамику растительных организмов, в то время как динамичность формы - одна из важнейших особенностей растительной формы жизни.

биоморфологией) за 150 лет до ее фактического оформления в качестве самостоятельной дисциплины. Таким образом, А.Гумбольдт наметил совершенно новые и, как показала жизнь, чрезвычайно перспективные пути изучения растений: выделение групп растений, сходных по внешнему облику (прообраз ЖФ), использование их сочетаний для характеристики растительного покрова и ландшафтов и, наконец, связь "основных форм" с экологическими условиями, в первую очередь климатическими.

Идеи А.Гумбольдта послужили основой для дальнейшего изучения ЖФ. На развитие этих исследований оказало решающее воздействие учение Ч.Дарвина. Его эволюционные идеи дали возможность воспринимать растительные формы как результат приспособления растительных организмов к внешней среде, возникающего в ходе естественного отбора.

В последарвиновское время было проведено большое количество исследований ЖФ, предложены разнообразные классификационные системы их на основе разных принципов и с использованием разных признаков. Проанализировав эти системы, И.Г.Серебряков (1962а) выделил два направления в классификации ЖФ: эколого-физиономическое и морфолого-биологическое. Для первого из них познание внешней формы растения - не самоцель, а лишь средство для характеристики территорий, природных зон, типов растительности, экологических факторов (в первую очередь климатических). В рамках этого направления был предложен ряд систем (Kerner, 1863; Grisebach, 1872 и др.). Впоследствии было показано (Серебряков, 1962а), что признаки, используемые при подобной классификации, не всегда отражают связь с экологическими условиями (это относится, например, к системе Гризебаха). Важную роль в развитии этого направления и изучении ЖФ вообще сыграла идея К.Нэгели (Nägeli, 1884) о признаках организационных (не зависящих от внешней среды) и приспособительных (последние могут изменяться в ходе развития, обеспечивая приспособление организма к внешним условиям). Использование этого принципа О.Друде (O.Drude, 1913) и другими авторами показало, что характер приспособления растительного организма к внешней среде определяется не только ее воздействием, но и особенностями наследственной организации. В одних и тех же условиях растения разного систематического положения могут образовывать разные ЖФ, хотя наблюдаются и параллелизмы. В то же время разделение признаков на приспособительные и организационные нередко бывает субъективным. В результате многие исследователи возвращаются к физиономическим признакам как наиболее объективно отражающим взаимосвязь между ЖФ и средой (например, Du Rietz, 1931). Этот же автор приходит к выводу, что системы ЖФ могут быть разными в зависимости от целей исследования и используемых признаков. В соответствии с этим утверждением Дю Ри наряду с физиономической системой "основных ЖФ" предлагает и систему "форм роста", основанную на особенностях структуры побегов. В последующие годы появилось немало разнообразных классификаций ЖФ, основанных на разных принципах. Как нам представляется, привлечение наряду с физиономическими

морфобиологических признаков делает любую систему ЖФ более содержательной и информативной, даже если она создается для использования в прикладных целях.

Другое направление в систематизации ЖФ И.Г.Серебряков (1962а) назвал морфолого-биологическим; строя системы ЖФ, учёные использовали ряд биологических особенностей растений (продолжительность жизни растения и его частей, ритм развития, способ питания, особенности вегетативного размножения и т.д.). Все эти признаки так или иначе проявляются во внешней форме организмов, из-за чего классификации тоже оказываются отчасти физиономическими; однако на них сильнее отразилось развитие морфологии растений, чем на чисто физиономических классификациях. Первая система такого типа была предложена О.П. де-Кандолем (de Candolle, 1818).

Большое влияние на развитие морфобиологического направления в изучении ЖФ оказали работы Т.Ирмиша (Irmisch, 1847, 1860, 1861 и др.), который детально анализировал “историю развития” (мы бы сейчас сказали - побегообразование) ряда видов травянистых растений Средней Европы. Эти исследования показали, что изучение жизни конкретного растения может представлять самостоятельный интерес для науки и помогает наглядно (а не на уровне общих рассуждений) представить взаимосвязь растительного организма и его жизнедеятельности со средой обитания. Работы Ирмиша и его коллег сыграли существенную роль, поскольку они разрабатывали способы анализа вегетативного тела растения в его динамике. Эти исследования оказали большое влияние на становление научных интересов И.Г.Серебрякова (см. раздел II).

Эпоху в развитии биоморфологии составили работы Е.Варминга, который ввел в науку понятие и термин “жизненная форма” (life-form, Livsformе, Lebensformе - Warming, 1884a). Предлагаемое Вармингом определение этого понятия подробно рассмотрено в следующем разделе настоящей статьи. Варминг рассматривает ЖФ как выражение приспособленности растений к экологическим условиям. Важнейшая задача будущих исследований, по Вармингу - выявить конкретное приспособительное значение разных ЖФ, привлекая, помимо морфологических, данные анатомии и физиологии и используя ряд биологических особенностей – продолжительность жизни растения и его частей, листопадность и т.п. (Варминг, 1901). При этом автор констатирует, что ЖФ растения определяет не только воздействие внешних условий, но и наследственные особенности организма. Таким образом, Е.Варминг намечает цели дальнейших исследований ЖФ и общее направление их реализации. Анализируя ЖФ, он использует разнообразные биоморфологические признаки, которые, по его мнению, отражают приспособленность растений к среде обитания. При этом он вводит в научный обиход ряд терминов, которые широко используются и в настоящее время. На основе большого числа биоморфологических признаков автор предлагает детально разработанную систему ЖФ, которая тем не менее оказывается скорее морфологической, чем биологической и в силу этого не решает поставленных

автором задач. И.Г.Серебряков (1962а) отмечает также, что в ней отсутствует принцип классификации и не аргументирован ранг используемых признаков.

В начале XX в. появляется серия работ К.Раункиера, определившая развитие учения о ЖФ на несколько десятилетий вперед (Raunkiaer, 1904, 1905, 1907, 1934 и др.). В основе предложенной им системы ЖФ лежит главный признак - положение почек возобновления по отношению к поверхности почвы. Признак этот - синтетический: с одной стороны, он отражает эколого-биологические особенности растения (способ перенесения неблагоприятного времени года) и поэтому имеет существенное приспособительное значение. С другой стороны, он определяет важные структурные признаки побегов и побеговых систем (размеры, длительность жизни, отчасти длину междоузлий). В результате система Раункиера оказывается как эколого-физиономической, так и морфобиологической. Опираясь на нее, Раункиер сумел реально осуществить идею своих предшественников - использовать ЖФ как индикатор климата. Для этого он предложил понятие "биологический спектр", отражающий количественное соотношение разных ЖФ во флоре исследуемой территории. Полученные результаты оказывались, таким образом, более объективными и достоверными, чем у его предшественников. Метод Раункиера, несмотря на ряд критических замечаний, получил широкое распространение и до сих пор (хотя и с некоторыми изменениями) применяется в ботанико-географических, геоботанических и экологических исследованиях.

Работы Варминга и Раункиера оказали большое влияние на дальнейшее развитие биоморфологических исследований, и том числе в России. В последующие годы было создано большое количество разнообразных классификаций ЖФ, авторы которых ставили перед собой разные цели и задачи (Gams, 1918; Du Rietz, 1931 и мн. др.). Это свидетельствует о возможности использования биоморфологических данных в разных областях и направлениях исследования живой природы.

В конце XIX - начале XX в. возникает новое направление ботанических исследований, имеющих отношение к ЖФ. Оно связано с проникновением в ботанику эволюционных идей и осмыслением ботанического материала в эволюционном аспекте, причем в этот процесс включаются такие традиционные области ботаники, как анатомия, систематика, география растений. Так, еще в 90х годах XIX в. выдающийся российский ботанико-географ А.Н.Краснов на основе собственных впечатлений, полученных в горах тропиков, писал о возможности преобразования ("вырождения") древесных форм тропиков в кустарники и более низкорослые (вплоть до травянистых) формы умеренной и тундровой зоны путем естественного отбора и воздействия внешних условий, в первую очередь климатических. Эволюционные изменения растительных форм он рассматривал как составную часть процесса развития Земли, ее поверхности и климатов (Краснов, 1894, 1899). Следует отметить, что восприятие А.Н.Красновым жизненных форм было чисто физиономическим. В области систематики в это время идет построение макросистем разных групп растений, основанное на филогенетических принципах. При этом в основании систем покрытосеменных, независимо от взглядов их авторов, оказались

группы, представленные древесными формами (Hallier, 1905; Веттштейн, 1912), в большинстве же продвинутых семейств преобладают травянистые формы. Это навело систематиков на мысль о первичности древесных и производности травянистых ЖФ (Hallier, 1905). К таким же выводам пришли анатомы, изучающие развитие тканевой структуры как деревянистых, так и травянистых растений в онтогенезе (Jeffrey, 1899, 1917, 1930; Eames, 1911; Bailey a. Sinnott, 1914; Sinnott a. Bailey, 1914; Sinnott, 1916 и др.). В обобщающей статье 1914 г. Синнот и Бейли обосновывают происхождение у покрытосеменных травянистых форм от древесных. Они рассматривают возможные пути преобразования древесного стебля в травянистый и экологические факторы, которые могли обусловить этот переход, а также ботанико-географические данные, подтверждающие это положение. К подобным же выводам приходят многие исследователи, занимающиеся систематикой таксонов низкого ранга (см., например, Wolf, 1908 и др.).

Таким образом, в первой половине XX в. ЖФ стали восприниматься как предмет и результат эволюционных преобразований. К обсуждению эволюционных проблем перешли и некоторые специалисты, непосредственно занимающиеся ЖФ. Так, Раункьер (Raunkiaer, 1907) ставит вопрос о первичной ЖФ (по его мнению, это были фанерофиты) и направлениях ее дальнейших перестроек в зависимости от разнообразных климатических условий. Идея об эволюции от деревянистых ЖФ к травянистым как магистральном пути преобразования ЖФ широко распространилась среди ботаников разных специальностей.

К началу 50-х годов относятся первые работы, посвященные изучению ЖФ в конкретных таксонах (Meusel, 1951, 1952). Подобные исследования были подготовлены общим развитием морфологии растений (Velenovský, 1905, 1907; Goebel, 1928) и в особенности работами В.Тролля и его школы (Troll, 1937, 1939; Rauh, 1938, 1939a, 1939b). Перспективность таких исследований высоко оценил Р.Шарфеттер, который в своей книге (Scharfetter, 1953) подвел итог накопившимся к этому времени данным об эволюционных преобразованиях в вегетативной сфере растений и наметил возможные пути дальнейших исследований в этом направлении.

В России ботанические исследования, имеющие отношение к ЖФ, проводились с первых десятилетий XX в. Сюда относятся в первую очередь многочисленные классификационные системы ЖФ. Анализ и классификация ЖФ во многих случаях были составной частью широкомасштабных работ, связанных с изучением растительного покрова бывшего СССР. Ко всей его равнинной части отнес свою подробную классификацию В.В.Алехин (1938). Однако, подавляющее большинство классификаций ЖФ имеет региональный или зональный характер. Объектами были, например, тасжная зона и, в частности, еловые леса (Сукачев, 1928; Сенянинова-Корчагина, 1949); степная зона (Высоцкий, 1915; Казакевич, 1922; Келлер, 1923, 1926; Алехин, 1936; Шалыт, 1955); пустыни (Келлер, 1923, 1926; Петров, 1935; Закржевский и Коровин, 1935; Прозоровский, 1936); высокогорья Восточного Памира (Станюкович, 1949) и др. Некоторые системы отражают характер ЖФ

отдельных типов растительности или биологических групп (луговые растения - Вильямс, 1922; Раменский, 1938; сорняки - Мальцев, 1931; псаммофиты нижнеднепровских песков - Лавренко, 1935). Большинство классификаций вполне оригинальны. Лишь некоторые авторы (М.П.Петров, М.В.Сенянинова-Корчагина, К.В.Станюкович и некоторые другие) основываются на системе Раункиера, но значительно видоизменяют и дополняют ее.

Задачи, которые ставят перед собой авторы классификаций, различны. Это биологическая характеристика тех или иных типов растительности (большая часть систем); анализ фитолимата определенного региона (Сенянинова-Корчагина, 1949); роль растений разных ЖФ в ходе эндогенных смен растительных сообществ (Вильямс, 1922); разработка биологических основ борьбы с сорняками (Мальцев, 1931) и т.д. Но, пожалуй, во всех случаях авторы разрабатывают сформулированную еще Е.Вармингом проблему путей и способов приспособления растений к конкретному комплексу эколого-фитоценологических условий, будь то темнохвойная тайга, глинистые или песчаные пустыни, степи или памирские высокогорья. Эти обстоятельства обуславливают выбор признаков, используемых при построении классификационных систем. Такие признаки оказываются чаще всего биоморфологическими; они отражают и обеспечивают жизнедеятельность растений в конкретной природной обстановке. Сюда относятся форма роста, структура надземных и подземных органов, соотношение отмирающих и сохраняющихся частей побеговой системы (этот признак весьма продуктивно применяется в системах Пачоского, 1916 и Прозоровского, 1936), а также длительность жизни, ритм сезонного развития, способ питания и т.д. Некоторые классификации имеют отчетливо выраженную фитоценологическую направленность, т.е. отражают место и поведение растений в сообществе. Примером может служить система Г.Н.Высоцкого (1915), где ведущие признаки - степень вегетативной подвижности и способы вегетативного размножения. Таким образом, классификации ЖФ, созданные русскими ботаниками в первой половине XX в., несмотря на разнообразие поставленных целей, имеют четко выраженную эколого-биологическую направленность. Это отражает традиционный интерес русских ботаников к жизни растения в конкретной экологической и фитоценологической обстановке, к непосредственным проявлениям и механизмам взаимосвязи растения с внешней средой.

Остановимся кратко на некоторых других направлениях российской ботаники, которые имеют отношение к ЖФ. Сюда относятся прежде всего работы, посвященные изучению таксонов низкого ранга (главным образом родов) в систематико-филогенетическом и флорогенетическом плане (Попов, 1928-1929, 1940, 1948; Коровин, 1928, 1940). Помимо традиционного (для систематиков) набора анализируемых признаков, в поле зрения исследователей попадали некоторые особенности побеговой и корневой систем и ЖФ в целом. Это давало возможность высказывать предположения об эволюционной перестройке ЖФ в данном таксоне в соответствии с филогенетическими концепциями авторов.

Еще одно направление ботанических исследований, вошедших как составная часть в базис современной биоморфологии - изучение анатомического строения (преимущественно побегов) в динамике. Российские анатомы продолжали исследования, начатые представителями американской анатомической школы (Jeffrey, Eames, Sinnott, Bailey и другими - см. выше). Были выявлены разнообразные способы формирования анатомической структуры стебля в онтогенезе (Костычев, 1917, 1920, Kostytschew, 1922, 1923; Александров и Александрова, 1928, 1929, 1932 и др.). Изучено анатомическое строение нескольких сотен видов растений, относящихся к различным ЖФ из разных природных зон (в том числе пустынь и высокогорий) в разнообразных экологических условиях (Радкевич, 1928; Радкевич, Василевская, 1933; Сенянинова-Корчагина, 1949; Козлова, 1953; Шубина, 1958 и др.). С позиций биоморфологии особенно важны работы, в которых выявлялись анатомические различия между деревянистыми и травянистыми стеблями и соответственно между деревянистыми растениями и травами. Широко обсуждается "анатомический критерий травянистости", ход и результаты этого обсуждения детально проанализированы и обобщены Л.Е.Гатцук (1976). В ряде работ рассматриваются механизмы анатомической перестройки стеблей. Показано, что "древесная" или "травянистая" структура стебля в немалой степени обусловлена интенсивностью и продолжительностью деятельности камбия. Это, в свою очередь, связано с комплексом эколого-физиологических причин - от воздействия климатических факторов до перехода к цветению и положения почек возобновления. Весь этот сложный комплекс взаимодействующих факторов в конечном результате отражается не только на внутреннем строении, но и на характере ЖФ (Александров и Александрова, 1928, 1929; Кондратьева, 1951; Кондратьева-Мельвиль, 1956; Козлова, 1953; Стешенко, 1955; Рачковская, 1957; Шубина, 1958; Пайзиева, 1962 а, б; Василевская, Борисовская, 1968 и др.). Таким образом, анатомические исследования 20-х - 60-х г.г. в России способствовали восприятию растения в динамике и во взаимосвязи внешнего и внутреннего строения, во взаимодействии разнообразных факторов, как внешних, так и внутренних. Итог этого взаимодействия в конечном результате определяет характер ЖФ. Анатомические данные могут быть интерпретированы и в эволюционном плане.

К середине XX в. в русской ботанической литературе накопилось также немалое количество сведений о биологии (включая морфологические особенности) разнообразных видов растений, в том числе культурных. Большое внимание уделялось растениям крайних условий местообитания - пустынь, высокогорий, Арктики. Однако, эти работы преследовали разнообразные цели, освещали разные стороны жизни растений и с разных позиций. Это затрудняет и во многих случаях делает практически невозможным их сравнительный анализ.

Итак, к середине XX в. в России и за рубежом благодаря развитию как теоретических идей, так и практических исследований в разных областях ботаники (и некоторых других естественных наук) были достигнуты разнообразные результаты, имеющие отношение к изучению ЖФ. Введено в

научный обиход само понятие ЖФ. Уяснено, что ЖФ - это внешнее выражение реакции организма на воздействие всей совокупности внешних условий: эта реакция определяется как характером воздействия, так и наследственными свойствами организма. Исследовано разнообразие ЖФ, выявлены и проанализированы признаки, которые могут быть при этом использованы. Построены многочисленные классификационные системы, рассматривающие ЖФ с разных сторон и в разных аспектах. Разработаны некоторые методы, позволяющие использовать ЖФ для объективной оценки климата и характеристики растительных сообществ. Осознано, что ЖФ - результат эволюционного процесса; сложилось представление, что основное направление эволюции ЖФ покрытосеменных - от древесных форм к травянистым.

В морфологии растений были сформулированы базисные идеи, взаимно дополняющие друг друга, и разработаны методы анализа частей растения разного уровня. Одним из таких методов является морфогенетический, рассматривающий процессы перестройки структур во времени. К нему независимо друг от друга пришли специалисты разных областей ботаники - морфологи, анатомы, цитологи (а позднее - молекулярные биологи и биохимики). Морфогенетические исследования, проводимые на разных уровнях, привели ученых к пониманию динамичности живого растения. Так была конкретизирована идея, в общем виде сформулированная Гете - *Bildung und Umbildung* ("образование и преобразование").

Однако, все эти работы проводились отдельными учеными в рамках разных научных направлений и не были в достаточной степени взаимосвязаны. Многие важные положения (например, историзм ЖФ, влияние среды на организм) нередко имели более или менее общий характер, не конкретизируясь в реальных исследованиях. Так, например, не были раскрыты механизмы конкретного воздействия среды на ЖФ организма - задача, поставленная еще Е.Вармингом. Логика развития науки требовала объединения, синтеза всех научных достижений, связанных с ЖФ. Осознание динамичности растительного организма подвело к необходимости использовать морфогенетический принцип и в исследованиях ЖФ; для этого были нужны новые методы анализа ЖФ, которые могли бы привести к решению накопившихся вопросов и получению сравнимых и количественно обоснованных данных. Выдающуюся роль в решении этих проблем сыграла деятельность И.Г.Серебрякова. Как будет видно из дальнейшего, в результате ЖФ оказалась одним из узловых объектов ботаники, областью перекреста разных ее разделов (Серебрякова, 1972, Юрцев, 1976), а учение о ЖФ - биоморфология - превратилось в самостоятельную дисциплину, находящуюся на стыке наук.

II. И.Г.Серебряков и его роль в становлении биоморфологии как науки

1. И.Г.Серебряков как человек и ученый (краткая научная биография)

Появление биоморфологии как науки в России связано с именем Ивана Григорьевича Серебрякова (1914 – 1969). Это был типичный самородок, каких во все времена обильно рождала Россия. Сын сельского кузнеца из рязанской глубинки, он обладал глубоким и ясным умом и свежим, творческим восприятием как знакомого с детства мира живой природы, так и достижений научной мысли и культурных богатств, которые открылись ему благодаря учебе в Московском университете и жизни и работе в среде московской научной интеллигенции. К сожалению, смертельная болезнь, настигшая его в расцвете сил, и ранняя – для ученого – смерть не позволили ему полностью реализовать свой талант.

И.Г. закончил университет по двум специальностям – геоботанике и физиологии растений. Его учителями и руководителями были крупные ученые – В.В.Алехин (основатель кафедры геоботаники МГУ) и выдающийся физиолог растений Д.А.Сабинин, а также заведующий кафедрой высших растений МГУ К.И.Мейер. Выбор специальности отражал исходную широту подхода И.Г. к растению как к живому организму. Как можно понять, И.Г. считал своей сверхзадачей объяснение морфологических особенностей растения через взаимодействие его физиологических процессов с эколого-фитоценотическими факторами в конкретной ботанико-географической обстановке. Это видно уже в его студенческой работе, послужившей основой для кандидатской диссертации. Она была посвящена тяньшаньской ели (Серебряков, 1945). Многие из ранних работ И.Г.Серебрякова лежат на стыке морфологии, анатомии и физиологии; интересно, что физиологические проблемы в них решаются морфологическими методами, причем объектом служит живое растение в природной среде.

Дальнейшей реализацией этих интересов И.Г.Серебрякова стало изучение ритма сезонного развития растений в основных природных зонах бывшего СССР (см. раздел II, 6). Разработанная им программа наблюдений далеко выходила за рамки традиционной фенологии и предусматривала детальную характеристику всех вегетативных и генеративных органов растения с учетом их динамики. Это поставило И.Г.Серебрякова перед необходимостью углубленного морфологического анализа растений. Результатом явилась программная работа “Структура и ритм в жизни цветковых растений” (1948-1949а), во многом определившая направления дальнейшей деятельности И.Г.Серебрякова. Таким образом, наряду с изучением сезонного ритма основной областью его работы становится морфологический анализ вегетативного тела растений (преимущественно органов и их систем), рассматриваемого в динамике. Этому способствовало как глубокое знание классической морфологической литературы, в первую очередь немецкой (от Гете и Ирмиша до Тролля – см. раздел I), так и обобщение огромного фактического материала,

собранного И.Г. в разнообразных природных условиях. Все это послужило основой капитальной монографии "Морфология вегетативных органов высших растений" (1952), которая в последующие годы стала наиболее часто цитируемой книгой в отечественных работах по морфологии и биологии растений. Книга необычайно богата фактическим материалом (в тексте упоминается свыше 800 названий растений), что делает ее своего рода энциклопедией. Кроме того, она представляет собой обобщение фундаментальных положений классической сравнительной, экспериментальной и типологической морфологии и ставит целый ряд новых теоретических вопросов, которые стали затем разрабатываться самим И.Г.Серебряковым, его учениками и последователями. Так, например, растение осмысливается И.Г. как система взаимосвязанных структурно-биологических единиц, повторяющихся в пространстве и во времени на протяжении жизни растительного организма. Он описывает и вводит в научный обиход новые структурно-биологические единицы - такие, как "монокарпический побег", "скелетная ось" и "парциальный куст". В результате в руках И.Г. оказался инструмент, который дает возможность анализировать уже не только отдельные части растения, но и растение в целом, его ЖФ и онтогенез.

С начала 50-х годов изучение ЖФ становится ведущим в деятельности И.Г.Серебрякова. Разработанные им подходы и методические приемы позволили И.Г. охватить многообразие ЖФ и предложить их морфобиологическую классификацию, а также поставить вопрос об эволюции ЖФ и наметить пути его решения. Это было сделано в программных статьях (Серебряков, 1954а, 1955а), а поставленные задачи частично решены в монографии "Экологическая морфология. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных" (1962а). Эта монография, написанная И.Г. уже во время тяжелой болезни, подводит первые итоги углубленного изучения ЖФ, выполненного как самим И.Г., так и другими исследователями под его руководством. В ней собран и обобщен большой фактический материал по ЖФ деревянистых растений, причем онтогенез каждого вида изучен во всем спектре эколого-фитоценологических условий. В этом отразился экологический подход к изучению морфогенеза, который позволил И.Г. уточнить и конкретизировать представления о формообразующей роли среды. В монографии И.Г. предлагает оригинальную классификацию ЖФ, отражающую их эволюционные отношения, и дает широкое обобщение хода исторического развития ЖФ в крупных систематических группах (см. раздел II, 4,5).

Планы дальнейших исследований ЖФ, намеченные в монографии, ему уже не пришлось осуществить. В последние годы жизни И.Г. опубликовал несколько статей, где подведены некоторые итоги его исследований. Часть этих работ написана в соавторстве с Т.И.Серебряковой - женой, другом и продолжательницей его дела.

И.Г.Серебряков был не только крупным ученым, но прекрасным педагогом и обаятельным человеком. Все это помогло ему создать большую научную школу. Он увлекал окружающих, особенно молодежь, любовью и научным интересом к природе и к живому растению как ее составной части.

Его лекции, занятия в лаборатории и на полевой практике, экскурсии в природу были захватывающе интересными и чрезвычайно содержательными. Он умел показать любой, самый привычный объект с новой, неожиданной стороны, четко сформулировать общую проблему и наметить конкретные пути ее решения. Тем самым он вовлекал молодых людей в научные исследования, заставлял их поверить в свои силы и относился к ним как к коллегам, выполняющим наравне с ним одно общее дело. При этом И.Г. всегда был для всех примером трудолюбия, добросовестности, самоотдачи, научной и человеческой порядочности. Влияние его на окружающих было очень велико. Его учениками считали себя не только непосредственно его студенты и аспиранты, но и все, кто слушал его лекции, участвовал в экскурсиях, пользовался его консультациями и добрыми советами. Сейчас в России и других государствах бывшего СССР работают уже ученики его учеников.

2. Жизненная форма в понимании И.Г.Серебрякова

Как уже упоминалось, к середине XX в. ЖФ становится узловым объектом ботаники. Осмысление этого объекта выходит на современный уровень в значительной степени благодаря И.Г.Серебрякову. Он дает несколько определений ЖФ, в которых сумел охватить и осветить разные стороны этого сложного явления. Наиболее краткое, почти афористическое определение, сформулированное им уже в конце жизни, было опубликовано Т.И.Серебряковой (1972, с. 86): “ЖФ растения - это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды”. Основные принципы подхода к проблеме выражены в словах И.Г.: “В настоящее время достаточно полное определение жизненных форм должно неминуемо включить описание предмета исследования, отразить его связи с внешней средой и его историзм” (Серебряков, 1962а, с. 61. Разрядка моя - Л.Ш).

Говоря о предмете исследования, И.Г. отчетливо создавал и констатировал (Серебряков, 1962а, с.55), что понятие “ЖФ” имеет двоякий смысл - как совокупность определенных свойств любого конкретного организма в каждый момент его жизни (согласно определению Е.Варминга - см. ниже) и как единица классификационной системы (в понимании многих авторов, начиная с А.Гумбольдта - см. раздел I). Соответственно можно говорить об “индивидуальном” и “классификационном” подходе к ЖФ (Серебряков, 1962а, Серебрякова, 1980). Объекты исследования при каждом из этих подходов будут различаться.

Для основателя “индивидуального подхода” Е.Варминга ЖФ - это “форма, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания” (Warming, 1884a). В этом, по мнению Т.И.Серебряковой (1980), необычайно емком и глубоком определении содержатся несколько важных положений, сформулированных Е.Вармингом весьма кратко и сжато. В работах И.Г. эти положения были развернуты, углублены и дополнены. Так, для И.Г. “общий облик или габитус растения есть итог и внешнее

выражение процессов его жизнедеятельности в определенных условиях среды” (Серебряков, 1962а, с.57; разрядка Л.Ш.). Он считал, что понять специфику воздействия внешних условий на организм можно, изучая морфологические признаки вегетативных органов и вегетативного тела в целом. По его мнению, “среда действует на форму через изменение жизнедеятельности организма и особенно через изменение интенсивности и направления роста, а также длительности жизни его вегетативных органов” (Серебряков, 1962а, с.71). Как можно видеть, И.Г. разделяет мнение Варминга о ведущем значении признаков вегетативного тела для ЖФ, но, в отличие от Варминга, вскрывает “морфологические механизмы” (выражение И.Г.Серебрякова, 1962) воздействия внешних условий на ЖФ. Изучая онтогенез растений разных ЖФ в разнообразных эколого-фитоценологических условиях, И.Г. конкретно выясняет, какие именно факторы внешней среды и каким образом влияют на ростовые процессы, обуславливающие характер ЖФ. Таким образом, он сделал важнейший шаг в решении задачи, поставленной Вармингом перед будущими исследователями – “оикологическое объяснение различных жизненных форм” (Варминг, 1901, с. 8).

Следует еще раз подчеркнуть, что И.Г. всегда воспринимал растение и его ЖФ как результат эволюционного развития. Он пытался выявить возможные направления и механизмы изменений жизнедеятельности растений и перестроек их ЖФ в процессе эволюции под воздействием изменяющихся условий внешней среды (см. ниже - раздел II, 4). Е.Варминг несомненно считал ЖФ результатом приспособительной эволюции, но в его определении ЖФ это не отразилось. Таким образом, И.Г.Серебряков и в этом отношении идет дальше Варминга, не только признавая историчность ЖФ, но и пытаясь проникнуть в механизмы эволюционных процессов, обуславливающих характер ЖФ.

Из определения Варминга следует также, что важнейшей характеристикой ЖФ растения является ее динамичность (Серебрякова, 1980), в частности, способность изменяться на протяжении жизни растения, в ходе его онтогенеза. Насколько можно понять, эта мысль Варминга осталась незамеченной исследователями на протяжении нескольких десятилетий: хотя изменение внешнего облика любого растения, например, от проростка до взрослого состояния - явление общеизвестное, но это не воспринималось как изменение ЖФ! Для И.Г.Серебрякова ЖФ всегда была явлением динамическим - это отразилось в первую очередь на методах ее изучения (см. раздел II, 3). Детальное изучение онтогенеза разных видов привело И.Г. к утверждению, что “каждое растение в онтогенезе меняет свою жизненную форму” (Серебряков, 1962а, с. 70). Он показал это на целом ряде конкретных примеров. Для обозначения таких онтогенетических изменений ЖФ использовали термин “фазы морфогенеза” (Шафранова, 1967 и мн. др.). И лишь позднее было четко обосновано, что в онтогенезе одного и того же растения р а з н ы е ЖФ могут неоднократно сменять друг друга (Хохряков, 1975а, 1978, 1981; Серебрякова, 1980; см. рис.1). Для них был предложен термин “онтобиоморфа” (Мазуренко, 1986).

Итак, рассматривая ЖФ в "индивидуальном" аспекте, И.Г. воспринимает ее как морфологический результат морфогенетических процессов разного масштаба, протекающих во времени, т.е. как явление динамическое (это перекликается с идеями Гете и Гофмейстера - см. раздел I). Подчеркивая влияние внешних условий на ЖФ растения, И.Г. вскрывает его механизм: оно осуществляется посредством воздействия экологических факторов на процессы роста. Наконец, ЖФ в понимании И.Г. представляет собой результат эволюционного процесса, протекающего в конкретных экологических условиях (историзм ЖФ в трактовке некоторых более ранних исследователей подразумевался, но не был выражен достаточно четко и конкретно).



Рис. 1. Смена ЖФ в онтогенезе травянистого многолетника *Asperula odorata* (по О.В.Смирновой, 1987). Условные обозначения: p, j, im - стержнекорневая ЖФ; v - длиннокорневищно-стержнекорневая ЖФ; g, ss - длиннокорневищная ЖФ; s - короткокорневищная ЖФ.

При другом подходе черты внешнего облика растений рассматриваются как характеристика классификационной группы, что практиковалось многими исследователями начиная с Гумбольдта (см. раздел I). Оба подхода - индивидуальный и классификационный (групповой) - тесно взаимосвязаны, поскольку любая группа состоит из особей, а признаки ЖФ, характеризующие группу, выделяются на организменном уровне. Традиционные названия ЖФ, часто совпадающие с обиходными - дерево, кустарник, лиана, суккулент, длиннокорневищная трава и т.п. отражают классификационный подход. При этом в каждую такую группу могут входить растения сходного внешнего облика, но различающиеся по систематическому положению (конвергентное сходство).

Наиболее развернутые и детальные определения ЖФ, предлагаемые И.Г.Серебряковым (1955а; 1962а, с.69) отражают классификационный подход. Это связано с разработкой И.Г. системы ЖФ, которая будет рассмотрена ниже (раздел II,5).

Приведенные выше определения ЖФ, сформулированные И.Г.Серебряковым, являются эколого-морфологическими. Но, по его мнению (Серебряков, 1962а), ЖФ можно воспринимать и как явление эколого-фитоценоотическое. Как будет показано в дальнейшем, особенности ЖФ и их

онтогенетические изменения отражают различные формы поведения⁴ растений в фитоценозе: обеспечивают перемещение их в пространстве, взаимодействие с другими организмами, поддержание численности и т.п. и таким образом обуславливают участие данного вида в жизни фитоценоза. Эколого-фитоценотический подход к ЖФ получил дальнейшее развитие в работах школы А.А.Уранова (Ценопопуляции растений, 1976, 1988 и др. - см. раздел IV).

3. Методы изучения жизненных форм, разработанные И.Г.Серебряковым

Итак, одна из основных задач, поставленных И.Г.Серебряковым - "осмыслить многообразие ЖФ как следствие исторического развития в определенных условиях внешней среды" (1962а, с. 58). Для выполнения этой задачи было необходимо разработать единые принципы и методы анализа ЖФ, которые бы дали возможность получать сравнимый материал и анализировать его в интересующих автора аспектах. Как видно из выше изложенного, ЖФ в понимании И.Г. есть явление структурно-динамическое; он говорил о "хронологической метамерности структуры" высших растений (Серебряков, 1962а, с.71). Отсюда видно, что главный принцип анализа ЖФ, разработанный И.Г. - выделение в теле растения повторяющихся структурно-биологических единиц, выявление их взаимосвязи и размещение их на шкале биологического времени. Фактически он применил в своей работе системный анализ объектов исследования, хотя в то время это понятие еще не вошло в научный обиход ботаников.

Основной структурно-биологической единицей, которая издавна использовалась при анализе вегетативного тела растения, был годичный побег, по определению, развивающийся из зимующей почки в течение одного вегетационного периода. Он относительно хорошо выделяется у древесных растений сезонного климата. Фактически это и единица ритма роста, структурно отражающая процесс роста за один период вегетации. В монографии 1952 г. И.Г.Серебряков детально описал структуру годичного побега, его формообразование, развитие и разные аспекты его жизнедеятельности у растений разных ЖФ. При этом он опирался не только на досконально изученные литературные данные, но и на громадный фактический материал, собранный им самим и его учениками в разных районах бывшего СССР. Годичные побеги И.Г.рассматривал как "структурные элементы, совокупность которых образует тело многолетнего растения" (Серебряков, 1952, с. 114).

Как выяснилось, этой единицы оказалось недостаточно в первую очередь для деревянистых растений (деревьев, кустарников) с их крупными, сильно разветвленными и сложно устроенными побеговыми системами. И.Г.Серебряков предложил для анализа таких ЖФ две новых структурно-

⁴ Термин "поведение" по отношению к растениям использовался и ранее (Raunkiaer, 1934, Серебрякова, 1948, 1973, Хохряков, 1975в).

биологических единицы - "скелетная ось"⁵ (позднее он использовал термин "ось возобновления") и "парциальный куст". Скелетной осью И.Г. фактически считал многолетнюю надземную систему побегов, имеющую вид стволика с кроной и развивающуюся из спящей почки в приземной или подземной части растения (рис. 2, 1). Такие структуры хорошо выделяются у многих кустарников и кустарничков (И.Г. в качестве модельных объектов использовал орешник, или лещину обыкновенную *Corylus avellana* L. - Серебряков, Доманская, Родман, 1954, и чернику *Vaccinium myrtillus* L. - Серебряков и Чернышева, 1955).

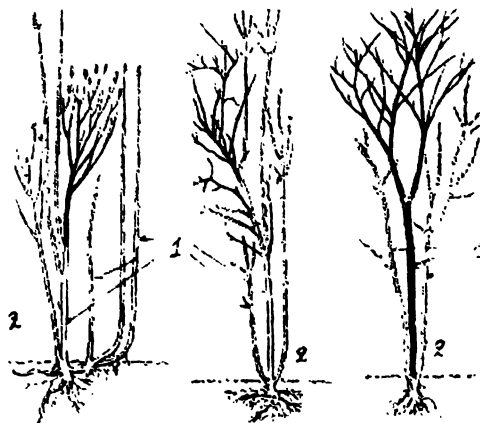


Рис. 2. Структура кустарников *Spiraea* sp. (А), *Syringa vulgaris* (Б), *Caragana arborescens* (В) (схемы по А.П.Хохрякову и М.Т.Мазуренко, 1968). Условные обозначения: 1 - разновозрастные скелетные оси, 2 - кусты. Черным показаны старые отмершие части скелетных осей.

Морфологический анализ побегов, слагающих "скелетную ось", дает возможность установить ее возраст, время образования, интенсивность роста в разные периоды ее жизни и другие проявления жизнедеятельности. Со временем в основании скелетной оси пробуждаются спящие почки, из которых развиваются новые скелетные оси - происходит кушение, образуется куст (рис. 2,2). Вегетативное тело кустарника (кустарничка) может состоять из одного (первичного) куста или нескольких (или многих) последовательно образующихся кустов, которые в таком случае называют "парциальными кустами"⁶ (part - часть; рис.3). Такова структурно-морфологическая картина вегетативного тела геоксильного кустарника. Сравнительный анализ разновозрастных экземпляров (возрастной ряд от проростков до зрелых, а затем и старых, отмирающих растений) дает возможность наглядно представить процесс формирования вегетативного тела кустарника (кустарничка) в онтогенезе (рис.5). Как можно видеть, на протяжении жизни такого растения

⁵ Это выражение нельзя считать удачным, поскольку фактически речь идет не о собственно оси, а о разветвленной побеговой системе; однако, термин оказался удобным и широко используется.

⁶ Этот термин применим и к травянистым многолетникам, - см. рис. 4.

последовательно образуются все новые побеги, скелетные оси, парциальные кусты, которые сменяют друг друга в пространстве и во времени.

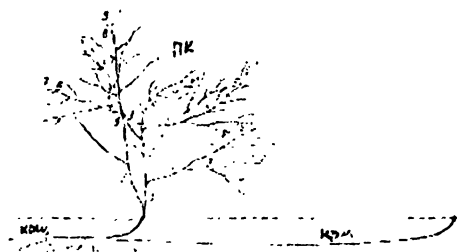


Рис. 3. Схема формирования парциального куста черники (*Vaccinium myrtillus* L.) по И.Г.Серебрякову (1954а). Условные обозначения: КРЩ - корневища; ПК - парциальный куст. 1, 2, 3... - последовательно образующиеся годовичные побеги



Рис. 4. Схема образования парциальных кустов у коостра безостого (*Bromus inermis*) по Т.И.Серебряковой (1971а). Условные обозначения: 1 - корневища, 2 - парциальные кусты, I, II, III, IV - порядки ветвления побегов.

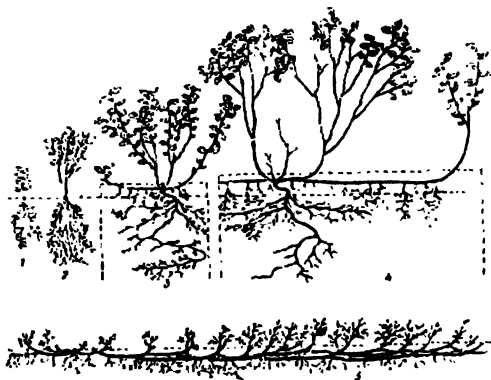


Рис. 5. Схематическое изображение начальных этапов онтогенеза черники и ее взрослого экземпляра (по И.Г.Серебрякову, 1961а): Условные обозначения: 1 - 3 - формирование первичного куста, 4 - появление корневищ и начало развития парциальных кустов, 5 - взрослое растение (система корневищ и парциальных кустов). Пунктиром показаны уровни почвы и подстилки, а также границы части растения, погруженной в субстрат.

И.Г. поставил вопрос о механизме смен этих однотипных, повторяющих друг друга структур. Выяснилось, например, что пробуждение спящих почек в основании скелетной оси (и, таким образом, появление новых скелетных осей, т.е. кущение) коррелятивно связано с замедлением роста и подавлением ростовых процессов в ее кроне, т.е. регулируется внутренними, эндогенными факторами. Возникает вопрос, какие внешние факторы могут подавить рост скелетных осей и (или) ускорить их старение. Возможные ответы может дать сравнительный анализ морфогенетических процессов в онтогенезе растений одного вида (или близких видов) в разных эколого-фитоценологических условиях. Это, в свою очередь, позволяет судить о возможных факторах, влияющих на перестройку вегетативного тела растения (а следовательно, и его жизненной формы) в процессе эволюции на фоне изменяющихся эколого-

фитоценологических условий, а также о направлениях такой перестройки и о ее возможных морфологических механизмах.

Работая с травянистыми многолетниками, И.Г.Серебряков выяснил, что нередко годовичные побеги у них выделить трудно или невозможно. Он показал (Серебряков, 1952, 1959), что для многих многолетних трав основной структурно-биологической единицей, повторяющейся в составе тела растения, оказывается “монокарпический побег” (термин Е.Варминга - Warming, 1908). Этот побег, по И.Г.Серебрякову, образуется обычно из пазушной почки на многолетней части растения, растет в течение одного, двух или нескольких лет и завершается цветком или соцветием. После плодоношения надземная часть его отмирает, а подземная сохраняется в виде “резиды” (*residuus* – “остающийся”, термин Е.Л.Нухимовского, 1969а, б) и входит в состав многолетнего тела растения. На нем из пазушных почек могут возникать новые монокарпические побеги, повторяющие в своем строении и развитии предшествующий побег (рис. 6, 7). Как видно, и в этом случае морфологический анализ позволяет понять закономерности сложения вегетативного тела растения и ход его онтогенеза.

Мы подробно остановились на частных примерах, чтобы показать сущность метода И.Г.Серебрякова. Этот метод позволяет простыми, наглядными и доступными средствами морфологического анализа осветить жизнь растения в динамике, в пространстве и во времени, во взаимосвязи с эколого-фитоценотическими условиями, и осмыслить ее как результат исторического развития.

Работы И.Г.Серебрякова выявили необходимость создания терминов, адекватно отражающих реальные объекты, с которыми приходится иметь дело при изучении ЖФ. Как видно из приведенных примеров, И.Г. уточнил содержание некоторых забытых терминов и ввел их в научный обиход, а также предложил ряд новых (см., например, Серебряков, Серебрякова, 1965).



Рис. 6. Система монокарпических моноклических побегов *Lathyrus vernus* (по И.Г.Серебрякову, 1952). Условное обозначение: Р - резид.

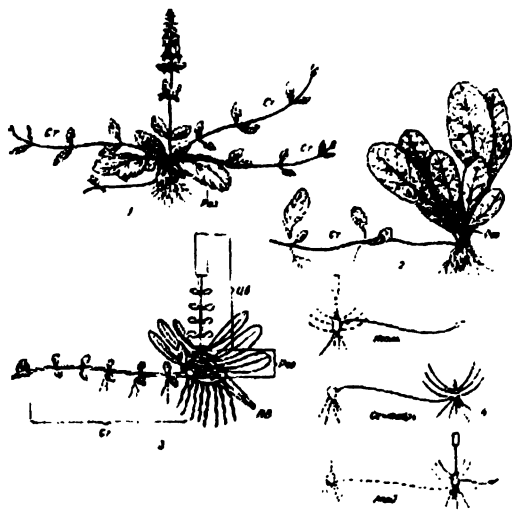


Рис. 7. Развитие монокарпических дициклических побегов *Ajuga reptans* (по Т.И.Серебряковой, 1978): Условные обозначения: 1 - цветущее растение в мае-июне, видна отмирающая розетка и растущие столоны; 2 - часть столона и розеточный побег в октябре; 3-4 - схемы: 3 - монокарпического побега; 4 - фаз развития системы монокарпических побегов. Ст - стolon; Роз - розетка; ПВ - почки возобновления; ЦВ - цветонос.

Разработка терминологии была продолжена его учениками, последователями и единомышленниками (Грудзинская, 1960; Серебрякова, 1967, 1969а, 1971а, 1980, 1983а; Хохряков, Мазуренко, 1968; Гатцук, 1970, 1971, 1974а,б, 1976, 2008а; Хохряков, 1975а, 1981; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991; Шафранова, 1980, 1981, 1990, 2001; Барыкина, Гуленкова, 1983; Мазуренко, 1986 и мн. др.). Результаты этой работы использованы в словаре "Основные термины и понятия современной биоморфологии растений" (Жмылев и др., 1993 и др., 2002, 2005).

Разработка И.Г.Серебряковым методологических основ структурно-биологического анализа дала толчок широкому онтогенетическому изучению разных ЖФ в разнообразнейших эколого-фитоценологических условиях. Работа эта проводилась как самим И.Г., так и - по преимуществу - его учениками и последователями. Было изучено несколько сотен видов и накоплен огромный фактический материал. Поскольку исследования проводились одним методом с использованием единой системы понятий и терминов, это давало сравнимые результаты, анализ которых позволил сделать обобщения более высокого уровня. Так, например, ставшие классическими исследования онтогенеза деревянистых растений (деревьев, кустарников, кустарничков, стелющихся форм), проведенные И.Г. с учениками, легли в основу его монографии (1962а) и сделанных в ней теоретических обобщений. О некоторых других исследованиях, продолжающих и развивающих это направление, будет сказано ниже (раздел III). В дальнейшем методы, разработанные И.Г.Серебряковым, были использованы для периодизации онтогенеза в разных аспектах, для характеристики возрастных состояний, для оценки жизненного состояния растений в сообществах и в конечном результате послужили основой для популяционного анализа и демографических исследований, проводимых в России школой А.А.Уранова (см. раздел IV)

4. Эволюционный аспект биоморфологических исследований И.Г.Серебрякова

Как уже говорилось, И.Г.Серебряков воспринимал ЖФ в трех взаимосвязанных аспектах - морфологическом, экологическом и историческом. "Историческая составляющая" присутствовала в осмыслении этого понятия со времен Дарвина. Однако, у многих предшественников И.Г. она или подразумевалась, или провозглашалась более или менее формально, в то время как для И.Г. ЖФ была внешним выражением и итогом не только внутренних процессов, совершающихся в организме, но и его предшествующей истории, причем и то и другое протекало под воздействием конкретной эколого-фитоценотической обстановки. По существу, в восприятии растения и его ЖФ у И.Г. всегда присутствовал фактор времени, причем не только "короткого времени" в масштабе онтогенеза, где протекающие процессы можно наблюдать, но и времени исторического, события которого недоступны для непосредственного наблюдения и не могут быть воспроизведены в опыте. Однако, прошлое можно попытаться реконструировать, используя разработанный И.Г.Серебряковым метод структурного анализа ЖФ. Среда воздействует на форму растения, изменяя его ростовые процессы - этот принцип актуален как для современности, так и для исторического прошлого. "Кирпичиками", из которых можно строить связанные с ЖФ представления об историческом процессе, И.Г. нашел в некоторых явлениях, наблюдаемых сегодня, в малых промежутках времени. Сюда относятся: изменения ЖФ в онтогенезе; разнообразие ЖФ, которые образуют растения одного вида в разных эколого-фитоценотических условиях; экспериментальные данные, демонстрирующие, что при резком изменении внешних условий растение может радикально изменить размеры, габитус, ритм роста, продолжительность жизни (Серебряков, 1962а).

И.Г. считал, что изучение эволюции ЖФ у растений можно вести двумя путями. Один из них - широкие обобщения хода исторического развития ЖФ в крупных систематических группах (классах, отделах); второй путь - детальное изучение эволюционного развития ЖФ в пределах небольших таксонов - родов или секций (Серебряков, 1962а, с. 72). Обобщения, касающиеся эволюции ЖФ в таксонах высокого ранга, были подготовлены предыдущим ходом развития ботанических исследований и ботанической мысли. Как упоминалось выше (раздел I), в начале XX века сложилось представление, что исходными в эволюции покрытосеменных были древесные ЖФ, а производными - травянистые. Переход от деревьев к травам мыслился через кустарники или полукустарники. Накопились данные и о приуроченности тех или иных ЖФ к разнообразным природным зонам и растительным сообществам. В этом отношении особенно важны были работы Раункиера и его школы, данные которых статистически достоверны. На основе этих данных можно было судить о том, какие ЖФ преобладают в наиболее благоприятных условиях, соответствующих, по мысли автора, климату периода появления покрытосеменных, и о том, в каком направлении такие ЖФ могли измениться, например, при ухудшении климата (похолодании, аридизации) и почвенно-

эдафических условий. Общая картина таких тенденций представлена И.Г. в работе 1954 г. Однако, И.Г. интересовали морфологические механизмы подобных перестроек. Опираясь на свои (в соавторстве с учениками) исследования онтогенеза растений разных ЖФ, он, как уже говорилось, приходит к выводу, что ведущим фактором перестройки ЖФ при тех или иных неблагоприятных изменениях климата оказывается подавление (или ускорение) ростовых процессов и связанное с этим уменьшение продолжительности жизни надземных скелетных осей. Эти представления отражены в обобщенной схеме (рис. 8), впоследствии несколько модифицированной (Серебряков, 1955а, 1964). В этой схеме основным направлением эволюции признан переход от деревянистых форм к травянистым. По мнению автора, параллельные тенденции можно наблюдать у суккулентов, лианоидных, стелющихся, подушковидных форм. Каждый такой ряд связан с определенным комплексом почвенно-климатических и фитоценологических условий (Серебряков, 1955а, 1962а).

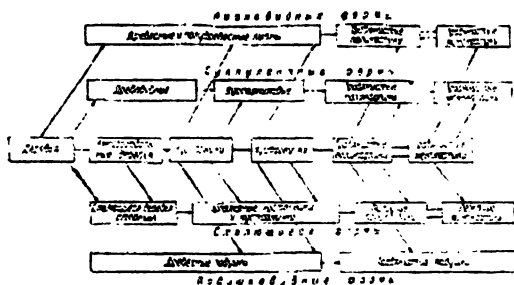


Рис. 8. Обобщенные эволюционные отношения в рядах жизненных форм покрытосемянных (по И.Г.Серебрякову, 1955а, 1964).

Схема демонстрирует не только параллельное развитие в разных группах ЖФ, но и возможность эволюционных связей между ЖФ разных рядов. На ней ясно видно, что процесс эволюционной перестройки ЖФ не является однонаправленным, между некоторыми группами возможны взаимные переходы (это подтверждают исследования конкретных таксонов). Кроме того, схема отражает многообразие явлений конвергенции и параллелизма в растительном мире: это относится не только к сходным ЖФ неродственных видов, но и к путям их эволюционных перестроек. Таким образом, обобщенная схема, предложенная И.Г.Серебряковым, отражает некоторые важные стороны реальной действительности и представляет несомненный интерес.

Второй путь исследования ЖФ в эволюционном аспекте, намеченный И.Г.Серебряковым и представлявший ему весьма перспективным - анализ ЖФ в таксонах относительно низкого ранга (родах, секциях). Объектами здесь оказываются ЖФ более или менее родственных видов, обитающих в разных эколого-фитоценологических условиях и прошедших разный путь в ходе истории Земли и флорогенеза как составной части этой истории. По мнению И.Г., для подобных исследований желательно выбирать группы, детально изученные в систематико-филогенетическом и флорогенетическом аспектах. Такие исследования помогают судить о филогенетических отношениях видов данной

группы на основе комплекса разнообразных признаков - морфологии репродуктивных органов, анатомии, цитологии, географического распространения, экологической приуроченности и т.д. Лишь затем на основе этих данных, используя биоморфологические признаки, можно строить такие ряды ЖФ, которые могут быть истолкованы как отражение действительного хода приспособительной эволюции в исследуемом таксоне. Основные направления перестроек ЖФ в таких рядах и морфологические механизмы этих перестроек можно выявить, используя методы И.Г.Серебрякова. Это достигается анализом онтогенеза растения в целом и составляющих его структурно-биологических единиц (побегов, скелетных осей, парциальных кустов и др.). Сравнение у разных видов гомологичных структур, гомологичных морфогенетических процессов позволяет выяснить, какие структуры и какие этапы онтогенеза изменились, в каких направлениях и под влиянием каких условий это могло происходить (Серебряков, 1968; Серебряков и Серебрякова, 1969).

Идеи И.Г.Серебрякова и разработанные им методы получили широкое распространение в бывшем СССР, вызвали большой интерес и стимулировали волну исследований такого плана. Многие из этих работ были выполнены учениками и последователями И.Г., как при его жизни - под его руководством, так и после его смерти. В результате было изучено большое количество таксонов, разнообразных по характеру ЖФ: *Graminea* (Серебрякова, 1967, 1971а, 1974); *Hedysarum* (Гатцук, 1967, 1968 а,б, 1971 а,б); *Potentilla* (Шафранова, 1967, Серебрякова, Павлова, 1986); *Rubus* (И.В.Иванова, 1968, Соколова, 1969, 1971, 1973, 1974, Соколова, Мاستинская, 1972); *Trigonella* (Изотова, 1968, 1970); *Artemisia* (Дорохина, 1969, 1978 и др.); *Sambucus* (Мазуренко, 1971); *Astragalus* (Михайлова, 1971); *Salix* (Дервиз-Соколова, 1971, 1974); *Berberidaceae* (Оганезова, 1975), *Veronica* (Серебрякова, Кагарлицкая, 1972, Савиных, 1979, 1981, 1986); *Scopolia* (Крылова, 1973, 1976); *Carex* (Алексеев, 1974, 1976а,б); *Aconitum* (Серебрякова и Полынцева, 1974, Литвиненко, 1977); *Saxifraga* (Скиткина, 1974); *Corydalis* (Безделева, 1975, 1976); *Melica* (Федяева, 1975); *Leontodon*, *Achyrophorus* (Мусина, 1976); травянистые *Rosaceae* (Серебрякова, Петухова, 1978); *Gentiana* (Серебрякова, 1979, 1981а, Захарова, 1990, 1991); *Thymus* (Гогина, 1981); *Salvia* (Каламбет, 1981, 1987, Байкова, 1996); *Buxaceae* (Василевская, Борисовская, 1981); *Rhododendron*, *Cassiope* (Мазуренко, Хохряков, 1981, Мазуренко, 1984); *Viola* (Серебрякова, Богомолова, 1984); *Campanulaceae* (Шулькина, 1984); *Anemone* (Потапова, 1986); *Clematis* (Чубатова, 1991); *Allium* (Черемушкина, 1992, 1993); *Orchidaceae* (Татаренко, 1994, 1996, 2006); *Crassulaceae* (Гончарова, 1996, 2006); *Spirea* (Костина, 1996); *Pyrolaceae* (Бобров, 2004) и др. Первые обобщения этих работ (Серебряков и Серебрякова, 1967, 1969, 1972; Серебряков, 1968; Серебрякова, 1972, 1973; Serebryakova, 1975; Гатцук и др., 1974; Дорохина, Гатцук, 1976) выявили некоторые закономерности эволюционных изменений ЖФ, в частности, перехода от кустарников к травам (см. раздел III), а также подтвердили возможность происхождения полукустарников от травянистых предков в некоторых таксонах

покрытосеменных. Кроме того, проявилось необычайное многообразие перестроек ЖФ, выходящее далеко за пределы общих представлений, изложенных выше. Огромный материал, накопившийся за последние десятилетия, ждет своего обобщения.

Следует отметить, что приблизительно в это же время (начало 50-х годов и далее) начинается широкое изучение ЖФ в конкретных таксонах ботаниками не только России, но и Европы и Америки (Meusel, 1951, 1952; Lems, 1960; Tomlinson, 1962; Werner, 1966 и мн. др.). Это подтверждает, что такой подход перспективен; к необходимости подобных исследований приходят ботаники самых разных школ и направлений независимо друг от друга (см. Серебрякова, 1972).

5. Классификационная система жизненных форм, разработанная И.Г.Серебряковым

Исследователю, изучающему ЖФ в разных аспектах, неизбежно приходится сталкиваться с многообразием ЖФ. Один из способов познания любого многообразия - составление классификационной системы. Такие системы предлагались многими исследователями, начиная с А.Гумбольдта (см. раздел П). И.Г.Серебряков в монографии 1962 г. предлагает собственную классификацию. По замыслу автора, она позволяет не только охватить и упорядочить многообразие ЖФ, но и отразить их эволюционные отношения.

Разнообразие ЖФ И.Г.Серебряков рассматривает в масштабах земного шара, чему способствовала его поездка в тропики Африки во время Восьмого Всемирного Ботанического Конгресса 1954 г. Предмет исследования - ЖФ покрытосеменных и хвойных. Это растения с пазушным положением боковых почек, получившие впоследствии название "гемаксиллярные" (Гатцук, 1970, 1974а). Классификация имеет эколого-морфологический характер, т.е. в основу ее кладутся преимущественно габитуальные признаки, отражающие характер и степень влияния на растения внешней среды и образа жизни. Как и в других системах (что, впрочем, не оговаривалось их авторами), в качестве типичных И.Г. использовал ЖФ взрослых генеративных растений, которые развиваются в благоприятных условиях, позволяющих растениям в полной мере выявить свои потенции. Классификация построена по иерархическому принципу с использованием специально разработанной системы классификационных единиц. Это (по нисходящей) отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, секции и собственно жизненные формы, понимаемые здесь как классификационная единица самого низкого ранга, подобная виду в естественных таксономических системах.

Подбор признаков, применяемых И.Г.Серебряковым при выделении классификационных групп разных рангов, имеет принципиальное значение и определяется задачами построения системы (что отличает ее от большинства классификаций предшественников И.Г., в том числе Е.Варминга - см. раздел I). Для характеристики классификационных единиц наиболее высокого ранга - отделов и типов он использует признаки, изменения которых считает ведущими при эволюционных перестройках ЖФ. Это структура надземных побегов и

побеговых систем, продолжительность их жизни, степень отмирания, положение по отношению к уровню почвы. В результате расположение отделов и типов отражает общие представления И.Г. об эволюции ЖФ от древесных к многолетним и однолетним травам (рис. 9). Предполагаемые эволюционные отношения таксонов обозначены стрелками.

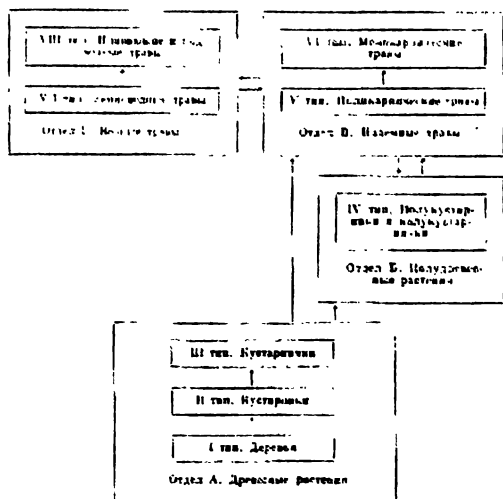


Рис. 9. Соотношение отделов и типов жизненных форм покрытосеменных (по И.Г.Серебрякову, 1964).

Классы в пределах типов И.Г. выделяет на основе признаков побеговой структуры, имеющих существенное значение для образа жизни растений в определенных экологических условиях (например, побеги прямостоячие, суккулентные, лианоидные, ползучие и т.п.). Разнообразие классов может отражать направления эволюции в пределах типа. В то же время наличие в разных высших таксонах ЖФ классов со сходными признаками (например, суккуленты, лианы) может указывать и на параллельно идущие эволюционные процессы (рис. 8). Более мелкие классификационные единицы выделяются по более частным эколого-морфологическим признакам.

Таким образом, классификационная система И.Г.Серебрякова позволяет довольно полно (хотя, конечно, далеко не исчерпывающе) охватить разнообразие ЖФ растений Земного шара. Это относится преимущественно к деревянистым и полудревесным растениям, по которым у И.Г. было собрано больше фактического материала. Детальную разработку системы ЖФ травянистых и особенно водных растений И.Г. намечал, но осуществить не успел. Иерархическую соподчиненность признаков И.Г., в отличие от многих других авторов, четко и логично обосновывает. Попытка отразить в классификационной схеме эволюцию ЖФ показала, что перестройка ЖФ в ходе

эволюции не является однонаправленным процессом. Очевидно также, что конкретные пути таких перестроек можно выявить в ходе анализа ЖФ в конкретных таксонах. Выше упоминалось, что эти пути гораздо разнообразнее, чем может отразить любая схема общего характера. Это можно считать одним из важных результатов работы И.Г.Серебрякова.

6. Ритмологические исследования И.Г.Серебрякова

В середине XX в. изучение биологических ритмов разных масштабов (от молекулярного до надорганизменного) привело к объединению усилий специалистов из разных областей биологии и к образованию ее особой отрасли - биоритмологии (Серебрякова, 1976). Составная часть биоритмологии - изучение годичного ритма развития растительных сообществ и их отдельных компонентов в условиях сезонного климата. В разработке этого направления деятельность И.Г.Серебрякова сыграла выдающуюся роль. Он и в этой области осуществил синтез разных подходов и вывел ритмологические исследования на новый уровень.

Исследование сезонных явлений в жизни растений велось и раньше, причем в разных планах. Для фенологии, существующей достаточно давно, растение - только индикатор погодных условий: учитываются лишь внешние проявления его сезонных изменений. Работы, объектом которых было само растение и "временная организация его жизни" (Серебрякова, 1976, с. 217), начались как в России, так и за рубежом в начале XX в. и касались как отдельных видов, так и некоторых биологических групп. Изучение ритмов развития в России применительно к фитоценозам начали В.В.Алехин и А.В.Кожевников. В.В.Алехин (1936, 1938) считал сезонную жизнь растительного сообщества одной из его существенных характеристик. Он пришел к понятию ярусности во времени, обеспечивающей максимальную экологическую насыщенность фитоценоза: разные группы растений делят между собой "временные ниши", вегетируют и цветут в разные периоды времени, в соответствии со своей морфологией и экологией. А.В.Кожевников (1931, 1937 и др.) разрабатывал и развивал идеи В.В.Алехина. Его работы были посвящены выяснению роли разных экологических факторов в возникновении ярусности во времени, причем одним из самых существенных он считал исторический (Серебрякова, 1976). Оба автора уделяли большое внимание биологии как отдельных видов, так и их групп в составе растительного сообщества (Кожевников, 1939).

И.Г.Серебряков стал продолжателем этих работ и внес в исследование ритмов ряд важных нововведений. Наиболее существенным, по нашему мнению, было то, что сезонные наблюдения он поставил на морфологическую основу. Объектом исследования оказался побег (для большинства многолетних трав - монокарпический; см. раздел II,3); особь травянистого многолетника И.Г.Серебряков (1954б) рассматривал как систему последовательно развивающихся монокарпических побегов, имеющих определенный ритм развития. Это связало изучение ритма с морфологическим анализом растений (Серебряков, 1948, 1949а) и сделало необходимым изучать весь ход

побегообразования: не только процессы видимого роста побега, цветения, отмирания, но и формирование его частей внутри почки (внутрипочечная фаза развития побега), см. раздел III, 1. В результате важными ритмологическими признаками стали строение и развитие почек, время заложения и развертывания листьев разных формаций, время заложения соцветий и цветков и т.д. (Серебрякова, 1976). По отношению к развитию монокарпического побега оказалось удобным применять понятие "малый цикл развития"

(Шенников, 1941, Смелов, 1947). Благодаря ритмологическим исследованиям И.Г. и Т.И.Серебряковых содержание этого понятия было углублено и детализировано.

Новые подходы к изучению ритмов потребовали новых методов исследования. И.Г.Серебряков и здесь разработал единую методику сбора и обработки материала (Серебряков, 1947, 19546). Он предложил оригинальный способ составления графиков сезонного развития растений (рис. 10), далеко выходящих за пределы традиционных фенологических спектров. Это давало возможность получать сравнимые результаты при исследовании растений разнообразных ЖФ в разных природных зонах.

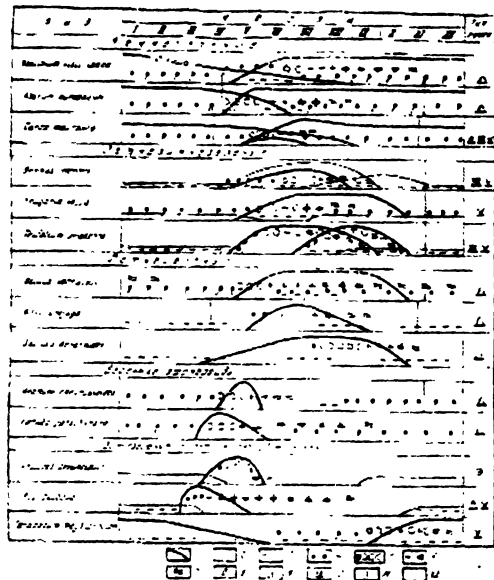


Рис. 10. Образцы графиков сезонного развития растений, построенных по методу И.Г.Серебрякова (1947, 19546). Условные обозначения: 1 - кривая развития листовой поверхности вегетативных и генеративных побегов каждой генерации; 2 - заложение почечных чешуй; 3 - заложение зеленых листьев; 4 - заложение зачатков цветков и соцветий; 5 - фазы цветения (от зацветания до отцветания); 6 - фазы плодоношения; 7 - рассеивание семян; 8-10 - почки: 8 - закрытые, 9 - открытые, 10 - пролептически открывающиеся; 11 - появление и исчезновение снегового покрова; 12 - начало и конец наиболее активной вегетации.

Разработанные принципы и методы изучения ритма развития растений И.Г.Серебряков применил более широко и глубоко, чем его предшественники. Объектом исследования он сделал не отдельные виды или биологические группы, а растительные сообщества (фитоценозы), в первую очередь зональные. Таким образом, эта работа с самого начала имела геоботаническую и ботанико-географическую направленность. В каждом фитоценозе наблюдения велись за полным набором его видов, что давало "возможность количественного сравнения и статистического анализа ритмики развития

компонентов различных сообществ, расположенных в различных климатических и экологических условиях. Это сравнение может пролить в будущем дополнительный свет на становление различных типов ритмики развития растений, а стало быть, и на историю самих ценозов в различных географических и экологических условиях" (Серебряков, 1947, с. 75).

Этот грандиозный замысел был в основном выполнен усилиями как самого И.Г., так его многочисленных учеников, частично уже после его смерти (Серебряков, 1947, 1949, 1951, 1961, 1962, 1963; Серебрякова, 1948, 1956; Серебряков, Галицкая, 1951; Кошкина, 1954; Пономарева-Былинкина, 1959; Борисова-Гуленкова, 1960; Денисова, 1960; Белянина, 1961, 1962; Белостоков, 1962; Андреева, 1963, 1965; Ротов, 1964; В.П.Иванова, 1967, 1974; Степанов, 1968, 1968, 1971; Барабанов, 1970; Сохадзе, 1970; Магомедов, 1971, 1972; Полынцева, 1971, 1973; Федоскин, 1971а, 1971б; Васильева, 1970, 1973) и др. Были изучены зональные и некоторые интразональные фитоценозы практически всех природных зон бывшего СССР и высотных поясов многих горных систем - Хибин, Полярного Урала, Крыма, юго-западного Кавказа, Тянь-Шаня (рис. 11). В ходе этих исследований получен огромный материал. Он обобщен лишь частично, но это уже позволило сделать некоторые важные выводы общего характера (Серебряков, 1964, 1966; Серебрякова, 1976). Так, в статье 1964 г. И.Г. сформулировал "правило уподобления". Имеется в виду, что при расселении растений в новые климатические и эколого-ценотические условия сезонный ритм развития и побегообразования их изменяется в сторону приобретения или усиления признаков, свойственных большинству растений окружающих фитоценозов. Анализ только одного показателя - кривых вегетации (отражающих изменение числа вегетирующих видов в течение астрономического года) дал возможность Т.И.Серебряковой (1976) установить и продемонстрировать реальную взаимосвязь сезонного ритма с историей флоры и растительности и выявить роль макроклимата и эколого-фитоценотических факторов как синхронизаторов эндогенных ритмов растений.

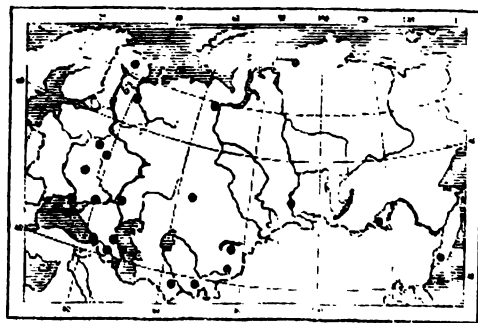


Рис. 11. Районы бывшего СССР, где проводились ритмологические исследования по методике И.Г.Серебрякова (по Т.И.Серебряковой, 1976).

Наиболее важное обобщение на основе ритмологического материала сделано И.Г.Серебряковым (1966) в статье "О соотношении внешних и внутренних факторов в годичном ритме развития растений". Он приходит к выводу, что важнейшие признаки годичного ритма роста и развития растений в своей основе обуславливаются внутренними закономерностями, в том числе коррелятивными отношениями в организме, т.е. закономерностями организменного уровня. Соответствие сезонных ритмов растений климатическому ритму того или иного региона вырабатывается в процессе исторического приспособления растений, через адаптивное изменение в составе популяций и отбор на популяционно-видовом уровне (Серебряков, 1966; Серебрякова, 1976). Как нам представляется, выводы И.Г.Серебрякова имеют более общий характер и относятся не только к ритмам сезонного развития, но и к другим аспектам жизни растений, в том числе и к ЖФ. В этом смысле сформулированное им обобщение, как нам кажется, вносит определенную ясность в проблему взаимосвязи ЖФ и внешней среды и придает конкретность представлениям об эволюции ЖФ на фоне изменяющихся эколого-фитоценологических условий.

Разработанные И.Г.Серебряковым и его школой методики ритмологических исследований, как и предложенная им классификация ЖФ, заметно обогатили содержание традиционных геоботанических работ. Эти методики и классификация использованы в ряде крупных комплексных научных программ, выполненных, например, на стационарах БИН АН СССР в Центральном Казахстане и на Крайнем Северо-Востоке России (Биокомплексная характеристика..., 1969; Шилова, 1988). На основе ритмологических концепций И.Г.Серебрякова возникло понятие феноритмотипов у растений (Борисова, 1972). Спектры феноритмотипов и биоморф составлены и проанализированы для ряда зональных растительных сообществ (Биокомплексная характеристика..., 1969; Полозова, 1981; Шилова, 1988). Результаты этих исследований могут быть полезными при решении таких сложных вопросов ботанической географии, как выявление реликтов, реконструкция миграционных путей, расшифровка хода филоценогенеза и др.

Труды И.Г.Серебрякова оказали мощное воздействие на развитие отечественной ботаники. Как нам представляется с позиций сегодняшнего дня, одной из важнейших заслуг И.Г. перед наукой было то, что он впервые фактически применил для изучения ЖФ и онтогенеза растений системный подход. Этим его работы выгодно отличаются от исследований большинства его западных коллег (Meusel, 1951, 1952; Scharfetter, 1953; Meusel, Morchen, 1977 и др.), чьи характеристики ЖФ имеют в основном описательный характер. (Продуктивность системного подхода при анализе соцветий убедительно продемонстрировал W.Troll, 1964, 1969). Выделение в теле растения иерархически соподчиненных структурных элементов разных рангов, выявление их взаимосвязи в пространстве и во времени, изучение механизмов их взаимодействия с внешней средой, осуществляемого через процессы роста - вот общие принципы морфологического анализа и в то же время конкретные задачи, которые ставил перед собой И.Г. Он решал их и при изучении

морфологии вегетативных органов, и в ходе анализа ЖФ, и при исследовании онтогенеза, и при исторических реконструкциях, и в ритмологических исследованиях. При этом для И.Г. растение никогда не превращалось в абстрактную схему, а всегда оставалось живым существом - частью живой природы. Работы И.Г. вывели отечественную ботанику на новый уровень понимания растения как компонента биосферы. Разработанные им приемы системного анализа пространственно-временной⁷ структуры онтогенеза растения были использованы и для исследования надорганизменных систем - ценопопуляций (см. раздел IV).

III. Биоморфология в России в конце XX века

После смерти И.Г.Серебрякова в 1969 г. продолжательницей его дела стала Татьяна Ивановна Серебрякова – жена, помощница и друг И.Г. Она была талантливым ученым, крупным педагогом и прекрасным, доброжелательным человеком. Ее исследовательский талант развивался во взаимодействии с интеллектом И.Г. и в русле его научных интересов. Еще при жизни И.Г. она стала несомненным лидером среди его учеников и последователей, а затем возглавила научное направление, которое в 70-х годах получило название школы И.Г.Серебрякова. Т.И.Серебрякова разрабатывала и развивала его идеи, руководила аспирантами и координировала научные работы, проводимые последователями И.Г. в разных направлениях. Это продолжалось до ее безвременной смерти в 1986 г. Деятельность Т.И.Серебряковой способствовала развитию как самой биоморфологии, так и смежных областей ботаники, экологии и других наук (см. раздел IV).

Новый этап развития биоморфологии отразился в самом появлении этого термина. Предложил его А.П. Хохряков (1975в, 1978, 1981). Возникнув как прямой перевод на греческий словосочетания “учение о ЖФ (биоморфах)”, название отчасти заменило термин “экологическая морфология растений”, (имеющий несколько более широкое содержание), который использовал И.Г.Серебряков (1962 и др.). Термин «биоморфология» закрепился в науке сразу после выхода в свет обобщающей работы Б.А.Юрцева “Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники”. Автор пришел к выводу, что именно в ЖФ растений внешне выражены и относительно легко доступны для изучения биологические (в своей основе физиолого-биохимические) процессы, управляющие морфогенезом; в то же время ЖФ представляет собой эколого-географический, фитоценотический и эволюционно-исторический феномен (Юрцев, 1976). Эта работа Б. А. Юрцева стала знаковым явлением, практически объявившим о новом этапе развития биоморфологии и повлиявшим на отношение к ней ученых разных направлений. Возможности развития биоморфологических идей далеко не исчерпаны.

⁷Растения с пазушными почками (термин мой – Л.Е. Гатцук, 1974а)

1. Изучение жизненных форм на уровне организма и его частей

Системный подход к растительному организму, фактически использованный И.Г.Серебряковым (см. раздел II, а также Гатцук, 2004, 2007, 2008а), был воспринят его последователями. Примером этого подхода может служить понимание побега как “единой биологической системы” (Серебряков, 1952, с.170). Вслед за своими предшественниками (Arber, 1930 и др.) И.Г. воспринимает побег как целостный орган, состоящий из разнокачественных частей. Он охарактеризовал побег (*сормус*) как “один из основных органов высших растений, состоящий из осевой части - стебля - и развивающихся на нем листьев и почек” (Серебряков, 1955б). Действительно, исключить пазушные почки из состава побега геммаксиллярных растений невозможно: 1) и почки, и кроющие листья возникают из одной верхушечной меристемы, часто почти одновременно; 2) биологически и физиологически боковая почка так тесно связана со стеблем и кроющим листом, что рассматривать побег без почки было бы искусственно. Вместе с тем боковая почка принадлежит и другому побегу - еще не развившемуся побегу следующего порядка.

И.Г.Серебряков выделил в формировании и росте побега две главнейшие фазы - внутрипочечную (эмбриональную) и внепочечную (постэмбриональную). Для первой характерно заложение основных элементов побега (стебля, листьев, новых пазушных почек), для второй - их развертывание и рост (Серебряков, 1952, с. 118). Развивая эти идеи, Т.И.Серебрякова детально исследовала строение почки, процесс ее формирования, связь структуры почки с обликом возникающего из нее побега (Серебрякова, 1948, 1956, 1961, 1978, 1983а и др.). По Т.И.Серебряковой, “почкой в широком смысле следует называть любой зачаточный побег или зачаточную часть побега, представленную меристематической осью, которая окружена разновозрастными листовыми зачатками, вследствие акровергентного роста загнутыми над апексом и образующими относительно замкнутую камеру. В почке проходят начальные (эмбриональные) фазы своего развития все вегетативные метамеры побега, а также соцветия и цветки (первичный морфогенез)” (Серебрякова, 1983а, с. 232).

У побега, находящегося во внепочечной фазе, в процессе “открытого роста”, терминальная почка сохраняется, вплоть до прекращения деятельности ее верхушечной меристемы. “Цикл развития одноосного побега складывается из последовательных почечных состояний и внепочечных процессов” (Серебрякова, 1983а, с. 232). На основе своих исследований Т.И.Серебрякова (1959, 1961, 1971а, 1983а) ввела новый термин “ёмкость почки” (число метамеров, одновременно находящихся в ее составе). Этот показатель закономерно меняется в онтогенезе побега и определяется соотношением между темпом заложения новых метамеров и развертыванием ранее заложенных.

Общее число метамеров монокарпического побега - достаточно постоянный видовой признак. Он может варьировать у представителей данного вида, но и варьирование, и соотношение числа метамеров в разных зонах

побега подчинены определенной числовой закономерности, отражающей внутренний ритм деятельности конуса нарастания и потому связанной с ёмкостью почки.. (единица такого ритма – “квант”, порция из нескольких метамеров, соответствующая емкости зрелой почки). Конкретные данные об этом получены для различных злаков, относящихся к разным экологическим группам и различающихся по структуре побегов (Серебрякова, 1962, 1965, 1965а, 1969б, 1971а; Бакулина, 1972, 1973; Бологова, 1993); для вечнозеленых тундровых кустарничков из сем. *Ericaceae* (Шилова, 1967); для растений-подушек и розеточных трав из р. *Saxifraga* с арктического острова Врангеля (Шилова, 1976); для тундровых розеточных и полурозеточных трав из разных семейств (Шилова, 1977, 1981) для подмосковных многолетних двудольных трав с разными вариантами почек, надземных побегов и корневищ (Комарова, 1986, 1989); для таежных кустарничков и травянистого многолетника из сем. *Ryolaceae* (Катомина, 1994; Shilova, Katomina, 1994); для некоторых деревьев из сем. *Magnoliaceae* и *Lauraceae* (Михалевская, Либаская, 1991; Михалевская, Джибути, 1995) и др. Именно различный ритм, темп и продолжительность формирования органов создают ЖФ с присущими ей морфологическими признаками (Шилова, 1967). Они, по мнению Н.В.Шиловой, обусловили и обособление соответствующих таксонов.

Еще со времен Е.Варминга (Warming, 1884б) период жизни отдельного побега от разворачивания почки до цветения и плодоношения получил название его “жизненного цикла”. С этим связаны понятия “моно-”, “ди-” и “полициклического” монокарпического побега. Вместо этого Т.И.Серебрякова предложила понятие “полного онтогенеза побега” для всей его жизни от возникновения эмбрионального буторка до полного отмирания всех частей побега (Серебрякова, 1971а, с. 190). Она выделила 7 фаз онтогенеза монокарпического побега –от эмбриональной (фазы созревания почки, с которой начинается его жизнь) до фазы вторичной деятельности его многолетней части. Эта часть побега, оставшаяся после отмирания его генеративной части и получившая название “резид” (см. раздел II,3), входит в состав многолетней осевой системы растения; резид может быть надземным, приземным или подземным. У разных типов побегов отдельные фазы могут выпадать и иметь различную продолжительность. Ранее фаза эмбриональная и фаза, соответствующая резиду, в “жизненный цикл” побега не включались (Серебрякова, 1961, 1971а и др.).

Особую роль в исследовании ритма жизни побегов, их эмбрионального и постэмбрионального строения, их типологии, эволюции сыграла монография Т.И.Серебряковой (1971а), посвящённая злакам. Продолжая изучение этих проблем, Т.И.Серебрякова задумала специальную работу с оригинальной методикой, которую на других объектах осуществила Т.А.Комарова. В результате онтогенез одноосного побега был описан как процесс, закономерно включенный в сложную систему формообразовательных и ростовых явлений, захватывающих одновременно меристемы побегов нескольких порядков. Для этого процесса характерен строгий ритм, регулируемый преимущественно коррелятивными отношениями между растущими и закладывающимися

Побеги дополнения – сходны с побегами ветвления, но развиваются из спящих почек.

Скрытые побеги (спящие почки) – укороченные побеги, погруженные в толщу коры и не образующие зеленых листьев. Могут “просыпаться” и образовывать побеги формирования и дополнения.

Перечисленные побеги образуют побеговые системы разного ранга, в совокупности составляющие многолетнее тело кустарника (рис. 13). Единицы, предложенные М.Т.Мазуренко и А.П.Хохряковым, можно назвать функционально-биологическими.

Более общий характер имеет система соподчиненных структурно-биологических единиц, предложенная Л.Е.Гатцук (1974а, 1994, Gatsuk, 1975). Она основана на интерпретации растения в качестве ространственно-временной метамерной (модульной) системы, которая рассматривается как результат роста и формообразования (Шафранова, 1978, 1980, 1981; Gatsuk, Shafranova, 1985; Шафранова, Гатцук, 1994; Гатцук, 1994, 2008а). Предложенная система включает 12 иерархически соподчиненных единиц разных рангов – от элементарного метамера, или фитомера (для геммаксиллярных растений это – лист+пазушная почка+узел+междоузлие) до генеты (рис. 14); частные случаи некоторых из предложенных единиц – монокарпический побег, скелетная ось и парциальный куст, упомянутые в разделе Ц.3. Тело любого растения может быть разложено на целое число этих единиц. Эта система позволяет анализировать растения всевозможных ЖФ, обитающие в разнообразных условиях, и выявить их существенные черты. Подобные системы единиц создаются и для небольших таксонов (например, Гетманец, 1998, 2008). В настоящее время над проблемой соподчинённых структурных единиц продолжает активно работать Н. П. Савиных (2008 и др).

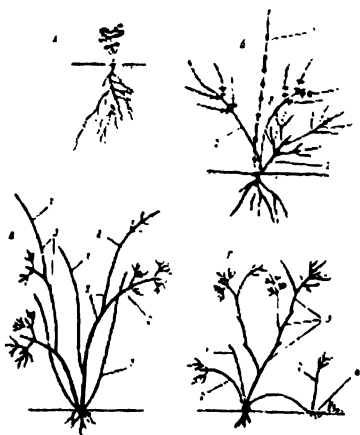


Рис. 13. Онтогенез *Lonicera camtschatica* (по М.Т.Мазуренко, 1973). Условные обозначения: А - проросток, Б, В - фаза первичного куста, Г - полегание осей и образование парциальных кустов. 1 - побег формирования, 2 - система побегов скелетной оси, 3 - сложная скелетная ось, 4 - парциальный куст.

Свою раннюю классификацию Е.Л. Нухимовский (1971) представил, как всегда, в остроумной графической форме (рис. 15). Его система единиц, как и система В.И.Тихонова (1977 а, б), разработана для побеговой части растения,

система Л.Е.Гатцук – для побеговой и корневой частей раздельно. Есть и системы, в которых каждая единица включает и побег, и корни (Нухимовский, 1980, 1997; Бологова, 1993). Предложены и как бы перемещающиеся единицы: часть предыдущей одноименной единицы со временем – в ходе онтогенеза – становится базальной частью следующей (Савиных, 1979, 1981, 2006; Бологова, Гатцук, 1988; Бологова, 1993).

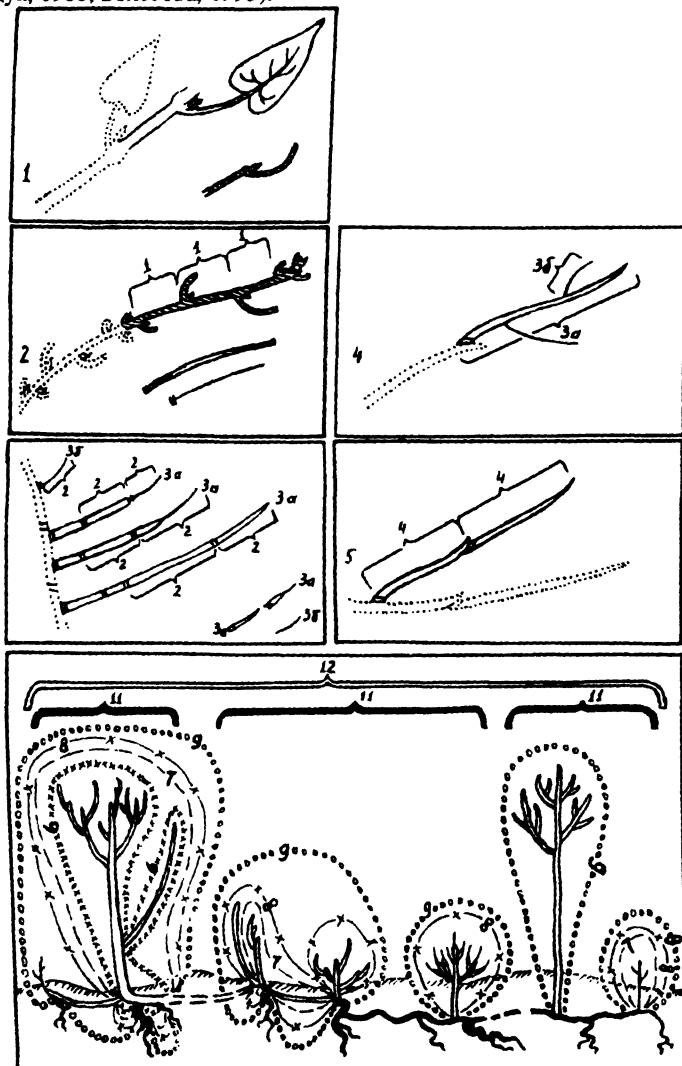


Рис. 14. Система соподчиненных структурно-биологических единиц (по Гатцук, 2008а). Схемы приведены лишь для побеговой части системы. Условные обозначения: 1-12 – укрупняющиеся единицы.

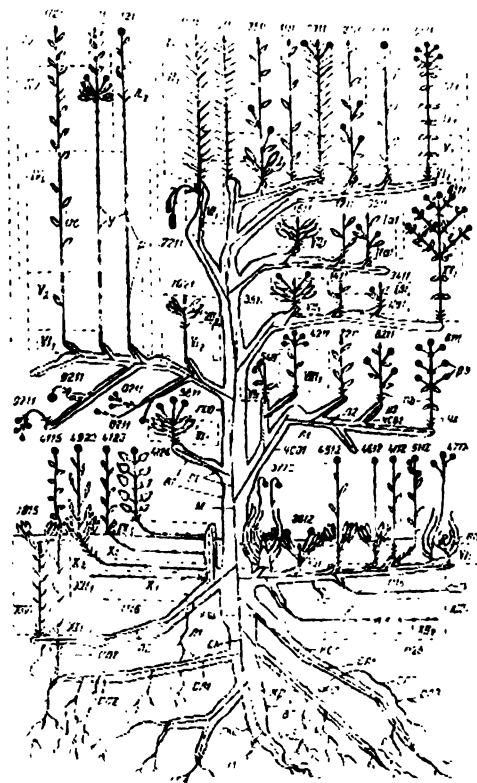


Рис. 15. Многопризнаковая модель экзоморфологической организации семенных растений (по Нухимовскому, 1971, 1997).

Метод, фактически лежавший в основе всех работ И.Г.Серебрякова по ЖФ конкретных видов – и в онтогенетическом, и в эволюционном аспектах (см. выше – раздел II) – это выделение соподчиненных структурно-биологических единиц организма; выявление связей между ними, в том числе пространственных и временных; определение положения единиц в пространстве, в том числе по отношению к воздушной среде и субстрату; учет их функций и иногда – установление их числа (Гатцук, 1974б, и отчасти названные выше работы).

Единицы, выделяемые всеми выше названными авторами, представляют собой морфологическое воплощение биологического времени, отраженного в онтигенезе растительного организма. За иерархией метамерных элементов растения скрывается, по словам Б.А.Юрцева, “иерархическая система соподчиненных ростовых циклов, описываемых различными модификациями одновершинной «биологической кривой»⁸ (Юрцев, 1976, стр. 20). Впервые это

⁸Так называемая «кривая роста Сакса»

было ярко выявлено и продемонстрировано на большом оригинальном материале М.Т.Мазуренко (1972; Мазуренко, Хохряков, 1977 и др.), в чем проявился “многоступенчатый подход к онтогенезу растительного организма” (Серебрякова, 1983б, с. 581), «циклический морфогенез» (Марфенин, 1999).

Принципы эпиморфологического анализа растений разных ЖФ разрабатываются и на другом пути исследований. Этот путь фактически привел к новому воплощению во второй половине XX в. идей Нэгели (Nägeli, 1884) о приспособительных и организационных признаках. Толчком послужили работы Hallé, Oldeman (1970); Hallé, Oldeman, Tomlinson (1978). Ученые исследовали тропические деревья, произрастающие в ботанических садах и на плантациях, где условия наиболее благоприятны и дают возможность растениям реализовать все потенции роста. При этом выявляется способ роста, его генетическая программа, которая определяет последовательные архитектурные фазы; авторы называли ее архитектурной моделью. Этот термин, возможно, восходит к выражению Дю Ри (Du Rietz, 1931) “побеговая архитектура”. По выражению Т.И.Серебряковой и Т.В.Богомоловой (1984), архитектурная модель - процесс формирования структуры в онтогенезе, которую лучше всего отразил бы кинофильм. Вариантов архитектурных моделей относительно немного, и определяются они главным образом наследственно закрепленными особенностями функционирования верхушечных и интеркалярных меристем и способами ветвления.

Архитектурная модель – наследственный, не приспособительный признак; его, руководствуясь К.Нэгели, можно было бы назвать организационным. Более лабильный, приспособительный характер имеет ЖФ – продукт реализации архитектурной модели, несущий явственный отпечаток адаптации к внешним условиям. На основе одной и той же архитектурной модели могут возникнуть разные жизненные формы – например, фанерофит, хамефит, гемикриптофит. Архитектурная модель, или, по Т.И.Серебряковой (1977), “модель побегообразования” - это лишь “форма роста”, в отличие от ЖФ, которая есть “способ жизни” (Серебрякова, 1985). Модель побегообразования - лишь один из признаков ЖФ и не зависит от ее адаптивных черт, таких как размеры и общая продолжительность жизни растения, положение побегов и почек по отношению к субстрату, длительность жизни побегов и характер их отмирания, способы захвата пространства и удержания его за собой, положение и темпы образования придаточных корней, способность к вегетативному размножению (Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Богомолова, 1984). Между моделью побегообразования и ЖФ существует разница; особенно чётко она видна у травянистых растений сезонного климата, так как в формировании их побеговых систем отмирание играет не меньшую роль, чем нарастание.

Т.И.Серебрякова (1981а, 1983) исследовала травянистые растения, обитающие в условиях умеренного климата, ранее почти не изученные с этих позиций. Она выделила основные варианты моделей побегообразования (рис. 16) для многолетних трав. Приведены примеры травянистых многолетников, у которых к единой модели побегообразования принадлежат растения,

отнесенные авторами к трем разным группам ЖФ (Серебрякова, Петухова, 1978); как одна ЖФ образуется на основе разных моделей, показано на примере наземно-ползучих многолетних трав (Серебрякова, 1981б). Соотношение понятий «архитектурная модель» и ЖФ обсуждалось и позже (Борисова, 1991; Байкова, 2008). Назовем несколько таксонов, изученных с этой точки зрения: некоторые травянистые розоцветные (Серебрякова, Петухова, 1978); *Hebe*, *Veronica* (Савиных, 1986); *Trifolium* (Петухова, Нотов, 1994); подтриба *Alchemillinae* (Нотов, 1994); *Gentiana* (Серебрякова, 1979, 1981а; Захарова, 1990, 1991); *Veronica* (Савиных, 1986), *Viola* (Серебрякова, Богомолова, 1984), *Salvia* (Байкова, 1996); *Orchidaceae* (Коломейцева, 2006); *Graminea* (Курченко, 2007); *Begonia* (Байкова, 2008) и др. Был обнаружен переход в онтогенезе от одной модели побегообразования к другой (Богомолова, 1985; Захарова, 1990 и др.). Во многих из названных работ результат оценен в эволюционном аспекте.

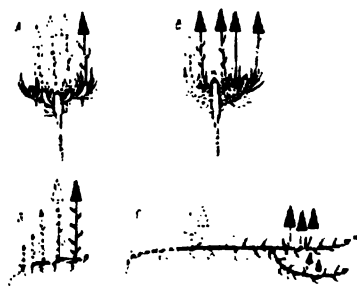


Рис. 16. Модели побегообразования многолетних трав (по Т.И.Серебряковой, 1981а, с дополнениями). Условные обозначения: А - полурозеточная симподиальная, Б - длинопобеговая симподиальная, В - розеточная моноподиальная, Г - длинопобеговая моноподиальная. Части растений изображены: живые - сплошной линией, отмершие - пунктирной, многолетние и многолетние в будущем - двойной, однолетние - одинарной.

Широкое распространение концепции архитектурных моделей как генетической программы роста вызвало интерес к созданию математических моделей. Такая гипотетическая модель большинству исследователей служит для имитации роста с помощью компьютера; полученную графическую схему они сравнивают с результатами непосредственного наблюдения за живыми растениями. Цель такого моделирования - проверить правильность гипотетической программы роста и уточнить ее, а также выявить чисто приспособительные признаки, связанные с нормой реакции организма на конкретные условия среды. Этим методом успешно изучали ползучие растения (Кислюк, Палёнова, 1994). ЖФ, служащие объектами подобных исследований - чаще всего деревья. Ю.Л.Цельникер (1994) на основании эмпирических данных построила прогностическую модель роста побеговых систем в кроне ели, базируясь на выделении одноосных побегов.

Одна из новых тенденций современной биоморфологии - повышенное внимание к репродуктивным структурам. Издавна считали, что ЖФ определяют вегетативные органы, полагая, что генеративные органы, как менее изменчивые, связаны не с ЖФ, а с таксономическим положением растения; недаром первая монография И.Г.Серебрякова (1952) называется "Морфология вегетативных органов высших растений". Со временем становилось все яснее,

что у вегетативных и генеративных частей побега одни и те же принципы организации и что характер ЖФ и онтоморфогенез тесно связаны с процессами, происходящими в генеративной сфере целостного растительного организма.

К истокам этого направления в нашей стране, кроме деятельности И.Г.Серебрякова и его последователей, можно отнести исследования Ал.А.Федорова (1948), изучавшего закономерности морфологических перестроек в эволюции соцветий. Уже после первых работ И.Г.Серебрякова соцветия описывали как важный элемент побеговой системы и формы роста (например, Надежина, 1962а, 1962б). Кроме того, взгляды на ЖФ изменились под влиянием трудов В. Тролля (W.Troll, 1964, 1969). А.П.Хохряков (1981, 1994, 1995) прямо предлагает включить в сферу действия биоморфологии не только вегетативные, но и генеративные структуры, поскольку их особенности существенно отражаются на габитусе растения, а в некоторых случаях - например, у однолетников - полностью определяют его (см. раздел IV,4).

Из всех репродуктивных структур характер ЖФ в наибольшей степени определяют соцветия. Это отчетливо продемонстрировала Л.Н.Дорохина на примере рода *Artemisia*. Выявлены признаки, варьирование которых обуславливает разнообразие соцветий у видов полыней из разных секций, с разными ЖФ и моделями побегообразования. Для некоторых арктических полыней показаны направления перестройки соцветий, что, по мнению автора, привело к становлению розеточной модели побегообразования (Дорохина, 1995). Тесная связь структуры соцветий со структурой побеговой системы в целом, архитектурной моделью и ЖФ показана Е.В.Байковой (1996, 2006) на примере рода *Salvia*. Строение соцветий стали учитывать в частных классификациях ЖФ (Курченко, 2006).

Мы уже упоминали в разделе II,3, что разработка И.Г.Серебряковым основ структурно-биологического анализа привела к изучению в России биологии и морфогенеза у сотен видов растений, преимущественно цветковых и голосеменных, а в последнее время - и споровых (о которых подробнее говорится в разделе IV,2). Исследованные растения относятся к различным ЖФ, изучены в природе и культуре, в разных районах бывшего СССР, в разных географических зонах, в разнообразных эколого-фитоценологических условиях. Перечислить эти публикации совершенно невозможно; назовем две монографии В.Н.Голубева (1962, 1965), являющиеся первой попыткой монографической обработки ЖФ травянистых растений. Другой пример обобщающих работ - статья Т.И.Серебряковой (1971б), где устанавливается взаимосвязь типов большого жизненного цикла, выделенных автором, и их предполагаемой эволюции с внешним строением побегов. Два тома Е. Л. Нухимовского (1997, 2002) содержат оригинальную систему его взглядов и более 400 достоверных и прекрасно выполненных авторских рисунков с «биографическими портретами» видов.

Предложенные И.Г.Серебряковым методы структурно-биологического анализа находят применение и в области аутоэкологии. Они позволяют конкретно оценить «внутривидовой габитуальный полиморфизм» - изменения морфогенеза и ЖФ у представителей одного вида в разных частях ареала и в

разных эколого-фитоценологических условиях (см., например, Дервиз-Соколова, 1962; Шафранова, 1964; Алексеев, 1976а, 1976б; Покровская, 1976; Москвина, 1978; Мазуренко, 1979а, 1979б; Мазуренко, Хохряков, 1981; Хохряков, 1981; Чистякова, 1988; Баранова, 1981; Таршис, 1994; Буланая, 1994; Шутов, 2004; и др.). Подобные работы могут иметь и прикладное значение. В частности, их выполняют при изучении экологии и биологии видов, нуждающихся в охране, а также для выяснения реакции хозяйственно полезных растений на антропогенные воздействия. Эти данные использованы и при составлении "Биологической флоры Московской области" (издается с 1974 г.).

Активная научная, педагогическая научно-общественная деятельность И.Г. и Т.И. Серебряковых, их последователей привели к повышению общего уровня морфологических знаний; в частности, в работах систематиков и флористов чаще стали появляться характеристики ЖФ, грамотные и относительно подробные. Монографически исследуя крупные рода, авторы используют и биоморфологические признаки (например, Курченко, 2008а, 2008б; Сытин, 2009); это оказалось полезным для определения статуса некоторых видов, для их характеристики, для обоснования их возможных эволюционных связей.

Особенно сильное влияние на морфологическую подготовку широкого круга ученых и преподавателей оказал учебник для педвузов по анатомии и морфологии растений, принципиально новый по структуре и научному содержанию. Задуман он был Т.И. Серебряковой, составившей проект, сформировавшей высоко квалифицированный коллектив, ставшей основным автором пособия. Оно переиздавалось трижды (Васильев и др., 1978; Васильев и др., 1988; Серебрякова и др., 2006). Каждый раз коллектив авторов (отчасти обновленный), существенно перерабатывал учебник в соответствии с новейшими научными данными, при этом сохраняя первоначальный замысел, натуралистическую направленность, научно-методическую композицию, стилистику изложения. Авторы последнего издания усилили экологический акцент в большинстве разделов из-за актуальности соответствующих проблем.

2. Изучение жизненных форм в эволюционном и классификационном аспектах

Эволюционный аспект в работах И.Г.Серебрякова (см. раздел II,4,5) стимулировал продолжение работ в этом направлении (например, Голубев, 1959, 1960а, 1973). Активизировалась и дискуссия о направлениях эволюции ЖФ у покрытосеменных. Как сторонники однонаправленной эволюции выступили Н.Н.Цвелев (1970, 1977 – от травянистых к деревянистым) и А.П.Хохряков (1975б, 1975в, 1981 – от деревянистых к травянистым). А.П.Хохряков главнейшими закономерностями соматической эволюции признал ускорение темпов жизнедеятельности: интенсификацию энергетических процессов; убыстрение как онтогенеза в целом, так и отдельных онтогенетических циклов развития побегов, корневых и побеговых систем; убыстрение их смен и смены поколений (Хохряков, 1975б, 1981). Биоморфологический анализ, посредством которого это устанавливается,

А.П.Хохряков считал основным методом филогенетической систематики (Хохряков, 1975в).

Т.И.Серебрякова вслед за И.Г.Серебряковым (см. раздел II,4) различает две стороны проблемы направления эволюции ЖФ у покрытосеменных: 1) реконструкция изначального облика цветковых; 2) выяснение хода адаптивной радиации, диверсификации ЖФ в конкретных таксонах. Предполагаемого предка Т.И.Серебрякова называет "мягкодревесным древовидным растением" (Серебрякова, 1973, с.82). Автор развивает идею о наличии восходящей (к специализированным деревьям) и нисходящей, редуccionной линии (в том числе к травам) у покрытосеменных в целом. Это не исключает возможности преобразования трав во вторично-древесные формы в конкретных таксонах (Серебрякова, 1972, 1973; Серебряков и Серебрякова, 1972).

Сравнение путей происхождения трав в родах *Rubus*, *Hedysarum*, *Salix*, *Potentilla* (Гатцук и др., 1974) показало, что разными были и исходные древесные и полудревесные, и производные травянистые ЖФ; и климатические, и ценотические условия преобразования (но всегда ухудшающиеся). Морфологические механизмы преобразования ЖФ в этих родах имели черты как сходства, так и различия, причем биоморфологические тенденции, приводящие к возникновению травянистых ЖФ, намечаются еще у древесных. Еще один вариант перехода к травянистому образу жизни описан для рода *Viola* (Серебрякова, Богомолова, 1984). Многообразие путей перехода от деревянистых форм к травянистым (на основе общих представлений о ходе эволюции ЖФ) показано, в том числе и графически, А.П.Хохряковым (1976а). На основе обобщения литературных материалов по конкретным родам продемонстрированы (в том числе на рисунке) возможные пути происхождения деревьев, кустарников и трав сезонного климата (Гатцук, 1976.). В отношении трав это продолжила Н.П.Савиных (1981, 1998), показав, в частности, вероятные пути происхождения ползучих травянистых растений (Савиных, 1986). Была сделана попытка сопоставить в конкретных таксонах способы происхождения травянистых растений от древесных и полудревесных со способом происхождения полукустарников от трав в роде *Artemisia* (Дорохина, Гатцук, 1976). Среди процессов, выявленных разными авторами при исследовании эволюции ЖФ в конкретных таксонах, можно назвать ксеро-, крио-, психро-, гигро-, гидрофилизацию; среди факторов среды, стимулирующих эволюционные изменения ЖФ – ухудшение климата (континентализация, похолодание, аридизация), увеличение влажности климата или экотопа, смена фитоценотической обстановки, изменение степени освещенности, переход на другие субстраты и т.д.

В связи с разработкой проблем эволюции ЖФ растений возникла необходимость использовать идеи и концепции зоологов-эволюционистов, в первую очередь учение о модусах морфологической эволюции А.Н.Северцова (1935, 1939). В общей форме это было сделано А.Л.Тахтаджяном (1943, 1948, 1950, 1954 и др.). Позже его попытка была критически переосмыслена А.П.Хохряковым (1975б, 1975в) и Т.И.Серебряковой (1983б). Эти авторы, прилагая наследие А.Н.Северцова к растительным объектам, в полной мере

учитывали специфику конструкции и онтогенеза растений, которые не являются унитарными организмами, как большинство животных, а представляют собой открытые ростовые системы со множественными очагами меристем и перманентной сменой органов. [Такие организмы получили название модульных (Harper, Bell, 1979; Tomlinson, 1982; Гатцук, 20086)]. Концепция А.Н.Северцева может быть применена и для исследования эволюции ЖФ в конкретных таксонах (например, Шафранова, 1967, Серебрякова, 1972). Обобщая результаты этих работ (ссылки см. в разделе П.4), Т.И.Серебрякова углубила и откорректировала учение о модусах и пришла к заключению, что главными процессами в морфогенетических рядах от древесных растений к травянистым были, видимо, ускорение отмирания или смен частей, усиление неравнодогловечности побегов и ярко выраженная геофилия (Серебрякова, 19836). Механизмы эволюции ЖФ, её модусы в настоящее время анализирует П. Ю. Жмылев (2003, 2004).

Разработку теоретических основ эволюции ЖФ продолжил А.П.Хохряков. Этому способствовали разнообразие аспектов его научных исследований – систематика, флористика, биоморфология, многочисленные наблюдения, сделанные им в различных географических зонах, склонность к широким обобщениям. Адаптивные модификации ЖФ, по его мнению, со временем закрепляются наследственно, превращаясь в новый таксон; именно преобразования ЖФ А.П.Хохряков считает основным механизмом становления таксонов, эволюции растений, главным явлением в эволюции биосферы (Хохряков, 1981, Мазуренко, Хохряков, 1981).

Работа И.Г.Серебрякова в области классификации ЖФ (раздел П.5) стимулировала дальнейший анализ их признаков и разработку других классификаций. Приведем несколько примеров. Т.Н.Нечаева, В.К.Василевская и К.Г.Антонова (1973) создали региональную классификацию ЖФ для растений пустыни Каракумы. Они взяли за основу классификацию И.Г.Серебрякова (1962а, 1964), расширив ее за счет ксерофильных растений. Создаются и системы ЖФ для отдельных таксонов (например для *Salvia* – Байкова, 2006 а,б, для *Gramineae*- Курченко, 2006). В.Н.Голубев отказался от иерархического характера классификации, используя принцип линейности - последовательного выявления индивидуализированных признаков, альтернативно отмечаемых у каждого вида растений. Классификация имеет матричный вид. Автор приводит систему признаков морфобиологического и экологического содержания. Каждому из признаков присвоен условный код, что удобно для работы с компьютером (Голубев, 1972).Создавая эту классификацию, В.Н.Голубев в значительной степени опирается на свою более раннюю публикацию. В ней автор отошел от традиции подразделять древесные и полудревесные растения на группы только по характеру надземных органов, а травянистые – подземных, последовательно используя метод параллельного выявления обоих признаков как у древесных, так и у травянистых ЖФ (Голубев, 1960).Основываясь на богатом фактическом материале и творчески развивая принципы В. Н. Голубева, Е. Л. Нухимовский « многолетнюю классификацию, закодированную

в таблице – матрице». Она сопровождается большим списком использованных символов и объяснениями к ним (Нухимовский, 1997)

Чрезвычайно оригинальна система Г.М.Зозулина (1961). Автор придает решающее значение фитоценоотическому фактору; ведущими признаками он считает возможности растения удерживать территорию обитания и распространяться по ней, а также способы, которыми это осуществляется.

Как классификационную единицу одного из высших рангов иерархической классификации ЖФ организмов можно использовать понятие “растение”. Проанализировав существенные черты растительной формы жизни, Л.М.Шафранова (1990) пришла к выводу, что понятие “растение” относится не к таксону современной филогенетической системы, а к ЖФ. Эти важнейшие признаки растения включены в учебник ботаники (Серебрякова и др., 2006).

Фундаментом работы в области биоморфологии на современном этапе осталась основа научного подхода И.Г.Серебрякова – восприятие растения как постоянно растущего организма, иными словами – динамизм как принцип понимания и изучения организма и его частей; говоря об этом, И.Г. нередко использовал термин “динамическая морфология”. Морфофизиологические идеи, на которые опирался И. Г. Серебряков во всех своих работах - побег как единое целое, единство в пределах побеговых систем разных уровней и всего организма, постоянный ритмический рост как неизбежный признак живого растения, - оказались плодотворными для научной деятельности его последователей и, в частности, привели к формулировке системной организации растения. Последователи И.Г. широко применяли его методы описания ЖФ при помощи единиц организма, а сами единицы, которыми он пользовался, частично встроились в появившиеся системы функционально-биологических и структурно-биологических единиц. Все это привело к включению в работу новых технических средств, таких, как компьютер.

Мы увидели, что накопились новые сведения в рядах фактов, полученных И.Г.Серебряковым и его непосредственными учениками, иногда при изучении нестандартных объектов; одновременно возникли оригинальные труды, авторов которых вдохновляли работы И.Г. Осознание достижений И.Г.Серебрякова стимулировало появление, определение, уточнение понятий; особенно важно такое как ЖФ. Содержание этого понятия частично изменилось; с одной стороны, например, не только вегетативные структуры, но и соцветие стало восприниматься как часть ЖФ, с другой – некоторые признаки ЖФ теперь осознаны как признаки архитектурной модели.

Одна из общетеоретических идей, важных для И.Г.Серебрякова – двойственность природы сиюминутной формы, присущей конкретному растению: генетически запрограммированная основа формообразования и возникающие на этом фундаменте модификации. Последствие в нынешнее время – вклад в теоретические основы эволюции, которым стала оценка биоморфологических адаптаций организма как главного механизма таксонообразования.

В последние десятилетия стали явными необходимость и актуальность моделирования структур и процессов (Серебрякова, 1977 и др.). В результате на

современном этапе развития и были созданы вербальные, графические, компьютерные модели.

IV. Роль биоморфологии растений в развитии общей экологии и смежных наук

Учение о ЖФ (биоморфах), как выше отмечено, успешно развивалось в ботанике с начала XIX века. Намного позднее - в 30-х годах XX в. идеи о ЖФ как габитуальном сходстве организмов, возникающем конвергентно в процессе эволюции неродственных таксонов, появляются и в других биологических науках.

1. Биоморфология растений и экологическая морфология животных

В зоологии одним из первых подошел к идее биоморф К.Фридрихс (Friederichs, 1930). Первоначально жизненные формы животных выделяли, основываясь исключительно на экологических признаках; т.е. учитывали условия обитания, тип передвижения, способ питания. На общий облик (габитус) животного обращали меньше внимания.

Существование у животных конвергентных групп, имеющих сходный внешний облик, но относящихся к систематически далеким таксонам, первым в отечественной зоологии отметил Д.Н.Кашкаров (1933, 1938). Он предложил классификацию жизненных форм позвоночных, сочетающую экологический и морфо-биологический подходы. Дальнейшее развитие этого направления привело к разработке сетчатых систем биоморф, учитывающих множество признаков, как экологических (особенности местообитания, тип питания, способы передвижения и т.п.), так и морфо-биологических (общий облик, пропорции тела, характер покровов и т.д.). Было показано, что животное население в границах ландшафтов экологически неоднородно и образует характерные спектры ЖФ (Акимов, 1954), что в известной степени повторяло идеи ботаников (Raunkiaer, 1934).

Уже с момента своего возникновения учение о ЖФ животных столкнулось с тремя основными трудностями.

1. Различие подходов к выделению ЖФ. Одни авторы считают главенствующими признаки условий географической среды и экологии местообитаний (Догель, 1924; Рустамов, 1955; Успенский, 1964). Другие заостряют внимание на морфо-биологических особенностях животных и разрабатывают особые системы биоморф для отдельных таксонов ранга надсемейства и выше (Арнольди, 1937; Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Стебаева, 1970; Черняховский, 1968; Шарова, 1981). Третьи пытаются создать общие системы, например, для животных, обитающих в морях (Зернов, 1949), для беспозвоночных, живущих в почве (Гиляров, 1949).

2. Громадное систематическое и морфо-биологическое разнообразие животных. Принципиальное несходство габитуса и строения представителей разных типов и классов дополняется набором специфических ароморфных признаков, дающих широкие возможности разнообразных адаптаций. В

результате создается впечатление, что типы, классы, отряды, семейства и даже роды и виды представлены особыми биоморфами (Парамонов, 1945; Наумов, 1955). В своем крайнем выражении это направление трактует ЖФ у животных как экологическую характеристику вида и таким образом стирает грань между систематикой и биоморфологией животных.

3. Сложные жизненные циклы, особенно в группах, развивающихся с метаморфозом, например, у чешуекрылых, жесткокрылых, двукрылых и др. Возникает представление о том, что каждая фаза развития имеет свою особую ЖФ, а виды характеризуются так называемыми биологическими типами, объединяющими характерные видовые наборы ЖФ всех фаз развития – яиц, личинок, куколок, имаго (Мазохин-Поршняков, 1954).

Крен в стороны чрезмерной экологизации и таксономизации понятия ЖФ (Арнольди, 1937; Кашкаров, 1938; Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Наумов, 1955; Рафес, 1959) привел к смешению биоморф с экологическими группами и морфотипами животных. Различие и соотношение этих понятий удачно оценили Ф.Н.Правдин (1971) и И.Х.Шарова (1981), отталкиваясь от работ А.П.Шенникова (1950), И.Г.Серебрякова (1962а, 1964), Т.И.Серебряковой (1971а, 1972, 1980) и др. ботаников. Экологические группы объединяют организмы по сходству адаптаций к одному фактору среды, ЖФ (биоморфы) – по сходству внешнего облика (габитуса), отражающего всю совокупность адаптаций к среде. Морфотип – это генетически запрограммированные структурные признаки, которые могут и не иметь экологических интерпретаций. Морфотипы выделены у животных, ведущих прикрепленный образ жизни, – у мшанок (Кубанин, Мурахвер, 1986), коралловых полипов (Преображенский, 1982), гидроидных полипов (Марфенин, 1993), т.е. у организмов с чертами растительной жизни. Понятие "морфотип" в зоологии сопоставимо с разрабатываемыми в ботанике понятиями "архитектурная модель" (Halle, Oldeman, 1970), модель побегообразования (Серебрякова, 1977, 1979), тип архитектуры (Марков, 1992). Все эти понятия имеют в виду генетически закрепленную программу построения структуры организмов, закономерно меняющуюся в онтогенезе и имеющую наибольшую информационную ценность для таксономических и филогенетических исследований. Архитектурные модели и морфотипы часто не совпадают с ЖФ, поскольку не отражают всю совокупность морфо-биологических адаптаций, и в первую очередь динамические признаки, например, ритмы сезонного развития, длительность жизни, скорость смен органов и многое другое.

Таким образом, в развитии экологической морфологии животных и растений намечается существенное сходство, параллелизм и взаимное влияние, причем биоморфология растений в этих взаимодействиях играет лидирующую роль.

Итак, проблемы выделения, анализа и классификации ЖФ (биоморф) с 50-60-х годов XX века приобретают общебиологический характер. Биоморфологические классификации организмов все шире используются для оценки биоразнообразия и степени устойчивости экосистем и сообществ (Чернова, Былова, 1988). Предпринимаются попытки создать общую систему

биоморф, охватывающие все царства живой природы: растения, животные, грибы, прокариоты и даже вирусы (Алеев, 1980, 1986). Интересно, что автор этой оригинальной системы кладет в ее основу габитуальные биоморфологические признаки организмов, основываясь на морфо-биологической концепции ЖФ, разработанной школой И.Г.Серебрякова.

2. Биоморфы и циклы воспроизведения у растений

Трудности, с которыми столкнулись зоологи, разрабатывающие общие представления о ЖФ животных, возникают и у ботаников, когда они выходят за рамки традиционных объектов биоморфологии, т.е. семенных геммаксиллярных растений. Так, выделение биоморф у сосудистых споровых затруднено сложными циклами воспроизведения, в которых чередуются гетероморфные самостоятельно живущие поколения споро- и гаметофитов. Эти поколения находятся на разных уровнях морфологической организации: половое поколение (гаметофиты) – на слоевцовом (талломном), бесполое (спорофиты) – на синтеломном или предпобеговом (термины А.П.Хохрякова, 1981). Очевидно, что биоморфы этих двух поколений также различны. Для характеристики ЖФ спорофитов вполне допустимо использовать общепринятые в биоморфологии растений методики и критерии (Козо-Полянский, 1951; Хохряков, 1976, 1978, 1979, 1981; Храпко, 1984, 1989; Шорина, 1981, 1994, 1995, 1996). Что касается гаметофитов, то судя по накапливающимся в литературе данным (Najar, Kaur, 1981), и это поколение по своему габитусу достаточно сильно варьирует. У заростков папоротникообразных, как и у других слоевцовых (водорослей – Виноградова, 1976; Матвиенко, 1977, лишайников – Голубкова, 1974) можно выделить нитчатые, лентовидные, листоватые биоморфы.

Стремясь преодолеть подобные трудности и учитывая также динамику биоморф в онтогенезе (см. раздел III настоящей статьи), А.П.Хохряков (1981) предложил выделить у растений категории ЖФ, которые соответствуют разным стадиям онтогенеза или жизненного цикла. Разные категории ЖФ одного и того же вида выполняют неодинаковые функции, но функции сходных категорий ЖФ у разных видов идентичны. А.П.Хохряков различает основную "взрослую" категорию ЖФ, которую обычно и имеют в виду, говоря о растении, расселительную категорию (споры, семена, плоды) и гаметическую (гаметы, выходящие во внешнюю среду). С этих позиций равноспоровые папоротникообразные имеют по крайней мере 4 категории ЖФ: 1 – основную, споропроизводящую (спорофит), 2 – расселительную (споры), 3 – гаметопродуцирующую (гаметофит, заросток), 4 – гаметическую (сперматозоиды). У семенных А.П.Хохряков также выделяет основную ЖФ (она же споро- и гаметообразующая – листостебельное растение), гаметоносную (пыльца), расселительную (семена, плоды), закрепительную (проростки). Таким образом допускается, что в цикле воспроизведения любого растения сменяют друг друга несколько категорий разных биоморф, которые представлены как целыми растениями (гамето- и спорофиты), так и их отдельными органами (плоды, семена) и даже одной или немногими клетками (споры, пыльца).

Концепция онтогенетических категорий ЖФ растений, предложенная А.П.Хохряковым, пока не получила в ботанике широкого признания и распространения. Она страдает крайним редуccionизмом и переносит понятие "биоморфа" с целого растения на его отдельные части, а именно репродуктивные органы – семена, плоды и даже клетки – споры, пыльцу. Иначе говоря, понятие "жизненная форма", разработанное для организменного уровня жизни, переносится на другой, органно-тканевый уровень. Имеются и иные возражения, например, можно ли у семенных противопоставлять проросток, как закрепительную биоморфу, основной, т.е. взрослому листостебельному растению. Ведь проросток тоже листостебельное растение, а взрослые растения помимо прочих функций выполняют также закрепительную. Что касается семян, то находясь в составе почвенного банка, а также в случаях геокарпии и барохории они могут осуществлять не столько расселительную, сколько закрепительную функции. Необходимо также учесть, что репродуктивные структуры растений изучают специальные ботанические дисциплины – антропоэкология, репродуктивная биология растений, карпология, палинология, имеющие свои особые задачи, далеко выходящие за рамки биоморфологии растений.

Применительно к растениям, обладающим циклами воспроизведения с антитетическим чередованием самостоятельно живущих гетероморфных поколений, выделение онтогенетических категорий ЖФ вполне оправданно. Равноспоровые папоротникообразные имеют по крайней мере две категории ЖФ - спорофит и гаметофит (Шорина, 1986, 1987, 1994, 1996). Таким образом возникают определенные параллели в биоморфологии сосудистых споровых растений и животных, развивающихся с метаморфозом (например, чешуекрылых), поскольку у тех и других можно выделить ЖФ (категории ЖФ, характеризующие определенные фазы развития) и биологические типы (наборы категорий ЖФ, присущие таксонам).

С точки зрения синэкологии важно, что разные категории ЖФ растений и разные фазы животных с непрямым развитием часто обитают в разных условиях среды и отличаются по своим экологическим нишам. Существенное отличие возрастных фаз животных и разных категорий ЖФ высших споровых растений состоит в том, что первые представляют собой этапы онтогенеза одного организма и соответствуют онтобиоморфам с точки зрения ботаника. Вторые же относятся к разным организмам, каждый из которых по мере своего развития меняет габитус.

3. Биоморфология и популяционная биология растений

Методы биоморфологического анализа растений, предложенные И.Г.Серебряковым и его учениками, оказались весьма плодотворными и сыграли существенную роль в развитии отечественной популяционной биологии растений. Они, как уже отмечалось, создали фундаментальную теоретическую основу для системного анализа структуры растений и ее временной динамики, что позволило унифицировать принцип периодизации онтогенеза растений и построить единую шкалу биологического возраста для

разных биоморф. Кроме того, эти методы дали возможность биологически осмыслить и разработать систему фитоценологических счетных единиц, используемых при прямых методах учета плотности популяций и оценках количественного участия видов в составе сообществ (Ценопопуляции растений..., 1976). Известно, что выделение особей у растений, особенно вегетативно подвижных, сталкивается с большими трудностями, поскольку подземные органы недоступны для визуальных наблюдений, а отдельные части растений (побеги, почки, корни) обнаруживают высокую степень индивидуализации, способность к регенерации и независимому самостоятельному существованию (Козо-Полянский, 1937; Левин, 1963, 1964). Принятые в биоморфологии методы анализа ЖФ предлагают выделение целой иерархии структурно-биологических единиц, отличающихся по степени индивидуализации и обособленности друг от друга (Гатцук, 1974 а). Эта иерархия (Гатцук, 1994, 2008а, Gatsuk, 1975) включает до 12 таких единиц (см. рис. 14 и раздел III 1 настоящей публикации), часть которых - например моноподиальный (одноосный) побег, парциальный куст (Гатцук, 1985, и др.) – используется как счетные единицы при оценке плотности популяций вегетативно-подвижных растений – (длиннокорневищных, корнеотпрысковых, наземноползучих и столонообразующих).

Фитоценологические счетные единицы, принятые в отечественной фитоценологии и популяционной биологии растений (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Смирнова, 1987; Восточноевропейские широколиственные леса, 1994; Жукова, 1995) принципиально отличаются от таковых в англо-американских фитоценологических школах. Российские геоботаники ориентируются на биоморфологические счетные единицы и учитывают все их разнообразие. Англо-американские фитоценологи акцентируют внимание исключительно на признаке генетической однородности выделяемых единиц (генеты), допуская их морфобиологическую неопределенность (раметы).

Представление о растении как сложной иерархии структурных единиц (модулей), образующих открытую, способную к неограниченному росту систему, было использовано для разработки классификации биоморф, основанной на фитоценологически значимых признаках (Ценопопуляции растений..., 1976). В основу этой классификации положена концепция фитогенного поля А.А.Уранова. С учетом величины напряжения фитогенного поля, создаваемого в результате жизнедеятельности растения, выделены моноцентрические (вегетативно неподвижные) и полицентрические (вегетативно подвижные) биоморфы, последние в зависимости от степени обособленности центров отрастания подразделены на явнополицентрические и неявнополицентрические. Позже были добавлены ацентрические биоморфы, у которых наземные вегетативные органы представлены только летнезелеными листьями, а подземные (или приземные) - густой сетью переплетающихся корневищ. Первоначально ацентрические биоморфы описаны у папоротников на примере орляка (Шорина, 1981), позже – у семенных на примере клевера ползучего (Палёнова, 1993). Ацентрические биоморфы не имеют длительно

существующих центров фитоценотической активности. В надземной части минимальные фитогенные поля листьев (вай) перекрываются и сливаются в единое фитогенное поле ценопопуляции, обладающее относительно равномерной напряженностью.

Интересно, что в зарослях орляка (*Pteridium*) часто хорошо выражена возрастная зональность, другими словами, величина напряженности фитогенного поля меняется по градиенту возрастности. Впервые это было подмечено и проанализировано А.Ватт (1947) и послужило основой представления о циклической динамике внутриценозной мозаики, вызванной возрастными изменениями господствующих видов. А.Ватт (1947, 1964, 1970, 1976) убедительно показал также, что разные возрастные зоны зарослей орляка (пионерная, построения, зрелости и дегенерации) могут соответствовать разным сообществам в сериальных рядах пустошей Англии. Сходные корреляции между сменой онтобиоморф в онтогенезе эдификатора *Chosenia arbutifolia* (Pallas) A. Skvortsov и сериальными сменами растительности пойм описали в Магаданской области М.Т.Мазуренко и Т.А.Москалюк (1989). Эти факты наглядно демонстрируют значение биоморфологического подхода для понимания причин и механизмов динамики растительности.

4. Биоморфология малолетних растений

В последние десятилетия активно разрабатываются вопросы популяционной биологии малолетних, и в особенности однолетних растений. Это легко объясняется все возрастающей значимостью этой группы в сложении современного растительного покрова. В настоящее время непрерывно возрастает антропогенная нагрузка на растительность, соответственно увеличиваются площади, занятые разнообразными нарушенными местообитаниями, где малолетники и однолетники часто господствуют. За рубежом широко известны исследования малолетних растений, выполненные J. Harper (1977), его учениками и последователями. Эти исследования ориентированы в первую очередь на выявление синэкологических закономерностей, например, взаимосвязи между плотностью, продуктивностью популяций и размерностью особей (закон $3/2$); соотношения массы вегетативных и репродуктивных органов у растений (репродуктивное усилие); степени пластичности и вариабельности размеров, темпов развития и элиминации растений в пределах одной популяции и в популяциях разных экотопов (демография растений) и т.п. (Begon, Harper, Townsend, 1986).

В российской геоботанике наибольший вклад в это направление внес М.Вит.Марков (Markov, 1985; Марков, 1986, 1989, 1990, 1992). Объектами исследований М.Вит.Маркова вначале были сорные однолетники, а позже – преобладающее большинство малолетних растений центра Русской равнины, куда вошли не только сеgetальные виды, но и лесные (*Impatiens noli-tangere* L., *I. parviflora* DC.) и прибрежные (*Limosella aquatica* L.). В отличие от своих зарубежных коллег М.Вит.Марков (1990, 1992) в основу популяционных характеристик кладет не обобщенные энергетические показатели (биомассу, продукцию, темпы прироста фитомассы и т.п.), а структурно-

биоморфологические особенности растений, справедливо полагая, что изучение их архитектуры и жизненных форм - это первый и необходимый этап в исследовании популяционной биологии любого вида, в том числе и однолетнего. Исследования должны вестись по алгоритму: архитектурная модель (архитектура) - жизненная форма - стратегия жизни. Таким образом, акцентируется внимание на функциональной морфологии растений. Архитектура у малолетних растений понимается достаточно широко и включает способы нарастания, ветвления и сочленения надземных модулей разных рангов (фитомеров, одноосных побегов, паракладиев, парциальных соцветий и т.д.), а также способы формирования и строения корневых систем (аллоризные и вторично гоморизные).

Системы жизненных форм одно- и малолетних растений до исследований М.Вит.Маркова были разработаны лишь в самом общем виде. И.Г.Серебряков (1962а) относил однолетники к типу "монокарпических трав" и разделял их на 4 класса: "обычные" однолетники, лианоидные, суккулентные, паразитические и полупаразитические. "Обычные" однолетники подразделены на группы эфемеров и длительно вегетирующих, у последних выделены подгруппы озимых и яровых. Зарубежные фитоценологи делят малолетние растения на группы с учетом особенностей их жизненных циклов, т.е. длительности жизни, способности к перезимовке, кратности и длительности периодов размножения (плодоношения, степени перекрывания разных поколений - Begon, Harper, Townsend, 1986). Таким образом, структурные особенности самих растений практически не учитываются.

По представлениям М.Вит.Маркова (1989, 1990, 1992), ЖФ у малолетних растений должна включать не только характеристику длительности их жизни (одно-, дву-, малолетники), но и ряд биоморфологических показателей. К последним относятся кратность плодоношения (монокарпические, в том числе однократно плодоносящие и с растянутым во времени плодоношением, поликарпические), способность к перезимовке. Из структурных особенностей учитываются изо- и гетеромодульность, алло- и гоморизность, граминоидность, типы побегов (розеточные, временно-розеточные, полурозеточные, удлиненные), способы их нарастания (симподиальный и моноподиальный).

Особое значение придается способности к неограниченному (индетерминированному) росту, который у малолетних растений сопряжен с быстрым переходом к репродукции и с олиственностью (фрондозностью) генеративных побегов (соцветий - в широком смысле - синфлоресценций). М.Вит.Марков вслед за зарубежными исследователями рассматривает растения с индетерминированным ростом как вершину морфологической эволюции однолетников, позволившей им достигнуть максимального репродуктивного усилия и оптимальных аллокаций биомассы.

Глубина и оригинальность анализа малолетних растений в работах отечественных ботаников выгодно отличает их от зарубежных. Это объясняется в первую очередь использованием для изучения малолетников биоморфологических и структурных подходов, которые возникли в большой степени под влиянием идей И.Г. и Т.И.Серебряковых.

С позиций биоморфологии современные подходы к анализу однолетних и малолетних растений интересны прежде всего потому, что в структурную характеристику жизненных форм включают соцветие s.l. (синфлоресценцию в понимании K.Goebel, 1931 и W.Troll, 1964). Долгое время соцветия как эфемерные, быстро исчезающие части растений не входили в круг интересов биоморфологии. Однако у однолетников соцветие s.l. (синфлоресценция) охватывает большую, а иногда и всю надземную часть растения, включая семядольный узел (Goebel, 1928). Естественно, что обойти вопрос о соцветиях при структурном анализе однолетников не удастся.

Интересно, что представители разных ботанических школ, рассматривая одни и те же объекты, пользуются разными понятиями и разной терминологией. Так, например, виды рода *Vicia* М.Вит.Марков считает гетеромодульными растениями с индетерминированным ростом, а W.Troll - растениями с полителическими фрондозными синфлоресценциями. Изомодульные граминоиды (например виды *Juncus*) с индетерминированным ростом в понимании М.Вит.Маркова соответствуют варианту итеративного побегообразования у однодольных (Troll, 1956). С общеметодологических позиций такое "схождение" взглядов демонстрирует стремление исследователей уловить важнейшие структурные особенности растений, отталкиваясь от разных задач, подходов и точек зрения. Остается только пожалеть о том, что не изжитая до сих пор известная кастовость разных разделов ботаники (в данном случае сравнительной морфологии, биоморфологии и популяционной биологии) изолирует их друг от друга, создавая терминологические "барьеры".

V. Заключение

Середина XX века ознаменовалась появлением в ботанике новой дисциплины – учения о ЖФ (биоморфологии). На основе обобщения всех накопленных к тому времени данных о ЖФ и развития общебиологических идей было понято и осмыслено положение ЖФ как особого объекта исследования, разные стороны которого до тех пор находились в поле зрения ученых, работавших в различных областях ботанической науки. Большую роль в этом сыграла деятельность И.Г. Серебрякова, который впервые фактически применил к изучению ЖФ системный подход. Он уточнил и углубил содержание понятия "ЖФ" и разработал новые методы исследования ЖФ, впервые используя при этом структурный анализ и применив его в изучении онтогенеза. Это позволило осознать ЖФ как динамическое явление, вскрыть механизмы воздействия на ЖФ экологических факторов и выработать принципы реконструкции возможных эволюционных перестроек ЖФ в конкретных таксонах на фоне изменяющихся в том или ином направлении условий внешней среды.

На современном этапе развития биоморфологии укрепилась логическая основа науки, продолжилось формирование необходимого для нее

инструментария: ярче выявились ее основополагающие принципы, определились дефиниции понятий, возникли новые.

Применение системного подхода и метода биоморфологического анализа к аутэкологическим исследованиям вывело их на новый уровень. Деятельность И.Г.Серебрякова была стимулом и для эволюционных идей; одна из них – идея связи биоморфологических адаптационных признаков с таксонообразованием.

Усилилось взаимодействие смежных наук, особенно морфологии и экологии. Концептуальные подходы к пониманию структуры и динамики вегетативного тела растения, разработанные И.Г. Серебряковым, создали научную базу для выделения онтогенетических (возрастных) состояний у растений разнообразных ЖФ, для выявления диапазона изменений ЖФ в разных эколого-фитоценологических условиях, а также для оценки жизненного состояния растений в сообществах. Теоретические обобщения и методы анализа растений, предложенные И.Г. Серебряковым, послужили основой для работ в области популяционной экологии и демографии растений, проводимых в России с 50-х годов XX века.

В настоящее время вопросы, рассматриваемые биоморфологией растений, приобретают общебиологический характер и возрастающее практическое значение. ЖФ выделяют, анализируют и классифицируют не только у растений, но и у представителей других царств: животных, грибов, прокариот, вирусов. Расширяется круг растительных групп, изучаемых биоморфологией. В него входят, помимо семенных, сосудистые споровые растения, мохообразные, а также водоросли и лишайники. Многие представители этих таксонов имеют сложные циклы воспроизведения, в связи с чем уточняется и переосмысливается ряд понятий биоморфологии. Это служит толчком к ее дальнейшему развитию.

Разнообразные классификационные системы ЖФ сегодня используются для характеристики биот и в особенности для эколого-морфологической классификации и картирования растительности. Биоморфологические подходы позволяют глубже вскрыть закономерности популяционной жизни, механизмы внутри- и межвидовых взаимодействий, оценить степень устойчивости видов и экосистем к разнообразным нарушениям среды, включая антропогенные. Все это находит применение в организации мониторинга и при разработке мер по охране биоразнообразия нашей планеты.

Биоморфология стала общебиологической наукой. Согласимся с мнением Ю.Г.Алеева (1986, стр. 395), что концепция ЖФ «открывает новые пути к познанию самых общих законов развития органического мира. В силу этого теория экоморфологии (синоним биоморфологии – Л.Г.) имеет не только конкретно-научное, но и широкое мировоззренческое значение».

Литература

- Авчухова А.П., Железная Е.Л., Чусова Е.А. Многолетний проект Государственного биологического музея «Люди, события, даты в науке и культуре»//Сб. науч. трудов Гос. Биол. Музея им. К.А. Тимирязева. М. Изд. гос. биол. музея. 2007. С 75-99.
- Акимов М.П. Биоморфологический метод изучения биоценозов. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1954. Т.59, вып.3. С. 27-36.
- Алеев Ю.Г. Жизненная форма как система адаптаций. // Успехи соврем. биол.1980. Т. 90, вып. 3. С. 462-477.
- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев, 1986. 423 с.
- Александров В.Г., Александрова О.Г. О сосудистоволокнистых пучках стебля подсолнечника как объекте экспериментальной анатомии. I, II. // Журн. Русск. бот. общ-ва. 1928, 1929. Т. 13, № 3-4, с. 347-376; т. 14, №3, с. 255-278.
- Александров В.Г., Александрова О.Г. О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. // Труды по прикл. бот., генет. и селекции. 1932. Сер. III, №2. С. 3-109.
- Алексеев Ю.Е. Вопросы эволюции осок подрода *Carex*. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1974. Т. 79, №4. С.85-93.
- Алексеев Ю.Е. Проблемы соматической эволюции осок. // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976а. С. 194-207.
- Алексеев Ю.Е. Жизненные формы осок. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1976б. Т. 81, вып. 4. С. 90-96.
- Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. // Вальтер Г., Алехин В.В. Основы ботанической географии. М., 1936. 715 с.
- Алехин В.В. География растений. М., 1938. 328 с.
- Андреева И.И. Ритм сезонного развития растений буково-каштановых лесов батумского побережья Кавказа. // Бюлл. ГБС АН СССР. 1963. Вып. 51. С. 67-77.
- Андреева И.И. Побегообразование и ритм развития некоторых третичных реликтов колхидских лесов. // Доклады ТСХА. 1965. Вып. 102. С. 521-528.
- Арнольди К.В. Жизненные формы у муравьев. // Докл. АН СССР. 1937. Т. 16, №6. С. 343-346.
- Байкова Е.В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. Новосибирск, 1996. 116 с.
- Байкова Е.В. Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде *Salvia* (*Lamiaceae*)// Ботан. журн., 1998. Т 83. №9 С. 28-38/

- Байкова Е.В. Опыт построения системы жизненных форм рода *Salvia* (*Laminaceae*) // Ботан. журн. 2006. Т.91. №6. С. 856-870.
- Байкова Е.В. Использование концепции «архитектурная модель» при описании структуры растений. // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 69-82.
- Бакулина Э.В. О некоторых закономерностях формирования почек и побегов коротконожки лесной (*Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.). // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 1. С. 103-114.
- Бакулина Э.В. Некоторые закономерности онтогенеза побега *Bromus benekenii* (Lange) Trin. // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 64-72.
- Барабанов Е.И. Сравнительный анализ признаков ритма сезонного развития растений некоторых полусаванновых сообществ в Таджикистане. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 1. С. 39-48.
- Баранова М. В. О связи структуры луковиц с экологическими условиями. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981. 287 с.
- Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Элементарный метамер побега цветкового растения. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 4. С. 114-124.
- Безделева Т.А. Морфогенез жизненной формы *Corydalis buschii* Nakai и ритм ее сезонного развития. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 56-67.
- Безделева Т.А. Морфогенез жизненной формы хохлатки гигантской (*Corydalis gigantea* Trautv. et Mey.). // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 2. С. 118-131.
- Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л. Саранчевые фауны СССР и сопредельных стран. М.-Л. Изд. АН СССР. 1951. Т. 1. 379 с.
- Белостоков Г.П. Ритм сезонного развития растений полупустыни. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1962. Т. 67, вып. 6. С. 68-80.
- Белянина Н.Б. О перезимовке растений можжевельников и сосновых лесов южного берега Крыма. // Труды Никитского ботан. сада. 1961. Т. 35.
- Белянина Н.Б. Ритм сезонного развития растений и растительных сообществ южного склона Крымских гор. // Бюлл.МОИП, отд. биол. 1962. Т.67, вып. 5. С 90-104.
- Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. Отв. ред. А.А.Юнатов и акад. Е.М.Лавренко. Л., Наука. 1969. 336 с.
- Бобров Ю.А. Биоморфология некоторых видов семейства *Pirolaceae*. Автореф. дис. к.б.н. М., 2004. 18 с.
- Богомолова Т.В. Сравнительно-морфологический анализ жизненных форм некоторых видов рода *Viola* L. Автореф. дис.... к. б. н. М., 1985. 16 с.

- Бологова В.Л. Некоторые аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 6. С. 55 - 70.
- Бологова В.Л., Гатцук Л.Е. Модульная структура растительного организма и ее значение для популяционной биологии// Экология популяции. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1988.
- Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника, т. 4. Л., Наука, 1972. С. 5-94.
- Борисова И.В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель»//Бот. журн., 1991. Т 76. №10. С. 1360-1367.
- Борисова-Гуленкова М.А. Ритм сезонного развития растений луговой степи. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1960. Т. 65, вып. 6. С. 78-91.
- Буланая М.В. Жизненные формы жестера слабительного и крушины ломкой. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., Прометей, 1994. С. 16-17.
- Варминг Е. Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ. Москва, 1901. 542 с.
- Василевская В.К., Борисовская Г.Н. Влияние листьев и верхушечного генеративного побега на пазушные почки *Cosmos bipinnata* Cav. // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 9. С. 1189 - 1195.
- Василевская В.К., Борисовская Г.Н. Жизненные формы и их эволюционные преобразования в семействе *Vixaceae*// Жизненные формы: структуры, спектры, эволюция. М, Наука, 1981, с. 90-104.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. 1-е изд. М. Просвещение, 1978. 480 с.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. 2-е изд. М. Просвещение, 1988. 481 с.
- Васильева Л.П. Ритм развития растений причерноморских степей// Бюлл. МОИП, отд. биол. 1970. Т 75. Вып. 1. С. 49-59.
- Васильева Л.П. О связи ритма годичного развития растений причерноморских степей с их распространением и происхождением. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 2. С. 100-110.
- Веттштейн Р. Руководство по систематике растений. Т.2, ч.2. Высшие растения. (Скрытосеменные). М., 1912. 501 с.
- Вильямс В.Р. Естественнаучные основы луговодства или луговедение. М., 1922. 298 с..
- Виноградова К.Л. Циклы развития *Chlorophyta* и некоторые вопросы их эволюции. // Ботан. журн. 1976. Т. 61, №8. С. 1041 - 1058.

- Восточноевропейские широколиственные леса. Отв. ред. О.В.Смирнова. М., Наука. 1994. 362 с.
- Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Труды бюро по прикл. ботан. 1915. Т. 8, № 10-11. Петроград. С. 3-331.
- Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. С-Пб., 2004. 419 с.
- Гатцук Л.Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1967. Т. 72, вып. 3. С. 53 - 64.
- Гатцук Л.Е. Эволюционные отношения жизненных форм в роде *Hedysarum* L. в связи с изменением типов побегов// Рефераты докл Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. М., Изд. МГУ, 1968а, с. 69-70.
- Гатцук Л.Е. Морфогенез копеечника кустарникового *Heaysarum fruticosum* Pall. при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка// Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., Наука, 1968б, с. 52-80
- Гатцук Л.Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.). Автореф дис..к. б. н. М., 1970. 24 с.
- Гатцук Л.Е. Некоторые пути эволюции травянистых жизненных форм на примере секции *Obscura* В.Fedtsch. рода *Hedysarum* L. // IV Моск. совещ. по филогении растений. (Тезисы докл.). 1971. Т.П. М. Изд. МГУ. С. 3 - 6.
- Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1974а. Т. 79, вып. 1. С. 100 - 113.
- Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1974б. Т. 79, вып. 3. С. 84 - 100.
- Гатцук Л.Е. Содержание понятия "травы" и проблема их эволюционного положения. // Проблемы экологической морфологии растений. М. Наука. 1976. С. 55 - 131.
- Гатцук Л.Е. Опыт сопоставления макроморфологических признаков и динамики ценопопуляций// Динамика ценопопуляций растений. М. Наука. 1985. С. 10 - 22.
- Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., Прометей, 1994. С. 18-19.
- Гатцук Л.Е. Роль И.Г. Серебрякова в становлении морфологии как науки// Труды VII межд. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 2004. С. 5-6.

- Гатцук Л.Е. Роль структурно-биологического метода И.Г. Серебрякова в становлении морфологии как науки//Биоморфологические исследования в современной ботанике. Владивосток 2007. с. 3-6
- Гатцук Л.Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц//Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 26-47.
- Гатцук Л.В. Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции//Вест. ТГУ. Тверь. ТГУ, серия «Биология и экология», 2008. № 9. С. 29-41
- Гатцук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных. //Проблемы филогении высших растений. М. Наука. 1974. С. 16 - 36.
- Гете И.В. Избранные сочинения по естествознанию. Л. 1957
- Гетманец И.А. Биоморфология ив секции *Incubatae* Керера рода *Salix* L. Автореферат канд. дисс. М., 1998. 16 с.
- Гетманец И.А. Модульная организация побегового тела ив// Вест. ТГУ. Тверь, ТГУ, серия «Биология и экология», 2008. №25[85]. С 47-50.
- Гетманец И.А. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала)// Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С.106-115.
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.-Л., Изд. АН СССР, 1949. 280 с.
- Гогина Е.Е. О некоторых направлениях эволюции жизненных форм в роде *Thymus* L. // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., Наука, 1981. С. 46 - 75.
- Голубев В.Н. О морфогенезе деревянистых растений и путях морфологической эволюции от деревьев к травам// Бюлл. МОИП, отд. биол. 1959. Т 64, вып 5.
- Голубев В.Н. К вопросу о классификации жизненных форм. // Тр. Центр. Черноземн. заповедника. 1960б. С. 117-156.
- Голубев В.Н. О месте полукустарников в ряду эволюции жизненных форм от деревьев к травам//Бюлл. ГБС АН СССР, 1960а, вып.56.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж. Изд. Воронежского университета, 1962. 511 с.
- Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., Наука, 1965. 287 с.
- Голубев В.Н. Принципы построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 6. С. 72-80.

- Голубев В.Н. Морфологический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм от деревьев к травам// Бюлл. МОИП, отд. биол. 1973. Т 78. Вып 5
- Голубкова Н.С. Жизненные формы лишайников Антарктиды. // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 55 - 75.
- Гончарова С.Б. Биоморфы рода *Sedum* L. (Crassulaceae DC.) и их эволюция (на примере видов российского Дальнего Востока). Комаровские чтения 1996. Выпуск 43. Владивосток.
- Гончарова С.Б. Очитковые (*Sedoideae*, *Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока.-Владивосток: Дальнаука, 2006. – 223 с.
- Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. // Ботан. журн. 1960. Т. 45, №7. С. 968-978.
- Давитадзе М.Ю. Ритм сезонного развития растений адвентивной флоры Аджарии// Автореф. дис... к.б.н. М., 1978. 16 с.
- Денисова Г.И. Ритм сезонного развития луговых растений низовий Северной Двины. // Ученые записки МГПИ им. Потемкина.1960. Т. 57, каф. ботаники, вып. 4. С. 87 - 106.
- Дервиз-Соколова Т.Г. Изменение в морфологическом строении *Salix reticulata* L. в зависимости от экологических условий. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1962. Т. 67, вып. 3. С. 124-128.
- Дервиз-Соколова Т.Г. Возможные пути эволюции в роде *Salix* L. //IV Моск. совещ. по филогении растений.(Тезисы докладов). 1971. Т. I. М. Изд МГУ. С. 113 - 115.
- Дервиз-Соколова Т.Г. Строение побегов ив разных жизненных форм //Бюлл. МОИП, отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 2. С. 71 - 81.
- Догель В.А. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе, // Русск. зоологич. журн. 1924. Т. 4, вып. 12.
- Дорохина Л.Н. Жизненные формы и эволюционные отношения в подроде *Dracunculus* (Bess.) Rydb. рода *Artemisia* L. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 77-89.
- Дорохина Л.Н. О жизненных формах полыней подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. и переходе от трав к полукустарникам.// Бюлл. МОИП, отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 4. С. 97 - 108.
- Дорохина Л.Н. Объединенные соцветия (синфлоресценции), модели побегообразования и жизненные формы полыней. // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М., Прометей, 1995. С. 110 - 115.
- Дорохина Л.Н., Гатцук Л.Е. О переходе от трав к полукустарникам в сравнении с трансформацией кустарников в травы на примере подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. рода *Artemisia* L. // Материалы V Московского совещания по филогении растений (декабрь 1976 г.). М., Наука, 1976. С. 45 - 47.

- Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А. Основные термины и понятия современной биоморфологии растений. М., изд. МГУ, 1993. 147 с.
- Жмылёв П.Ю. Жизненные формы камнеломок в связи с эволюцией рода *Saxifraga* L. (*Saxifragaceae*) // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 2000 – Т. 105, вып. 6. -с. 32-37
- Жмылёв П.Ю. О механизмах эволюции жизненных форм растений. //XI Межд. совещ. по филогении растений. Тез. докл. (Москва, 31 января 2003 г.).-М., 2003.-С. 45-46.
- Жмылёв П.Ю. Эволюция жизненных форм растений: суждения и предположения. //Журн. общ. биол. - 2004. - Т. 65, №3. С.232-249.
- Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. 1-ое изд. М., 2002. 239 с.; 2-ое изд. М., 2005. 256 с.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. Гос. ком. РФ по высш. образованию. 1995. 222 с.
- Закржевский В.С., Коровин Е.П. Экологические особенности главнейших растений Бетпак-Дала. //Тр. Среднеазиатск. гос. ун-та. 1935. Серия VIII в, ботаника. Т. 23. С. 3-74.
- Захарова И.П. К вопросу о дифференциации “широколистных” горечавок (*Gentiana* L.) секции *Pneumonanthe* Bunge). // Бюлл. МОИП. 1990. Т. 95, вып. 1. С. 92 - 97.
- Захарова И.П. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых видов *Gentiana* L секции *Pneumontanthe* Bge// Автореф. дис... к. б.н. М., 1991. 16 с.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. М.-Л. Изд. АН СССР, 1949. 588 с.
- Зозулин Г.М. Система жизненных форм высших растений. // Бот.. журн. 1961. Т. 46, №1. С. 3-20.
- Зозулин Г.М. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане. // Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976. С. 45-54.
- Иванова В.П. Ритмы сезонного развития растений некоторых формаций пустынь Южного Прибалхашья. // Материалы конференции молодых ученых. Алма-Ата, Ин-т ботаники АН Каз. ССР, 1967.
- Иванова В.П. Ритм годовичного развития растений одного из сообществ песчаной пустыни Сары-Таукумы. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 142-154.
- Иванова И.В. Переход от кустарников к травам в одной из эволюционных линий рода ежевика (*Rubus* L.). Бюлл. МОИП, отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 3. С. 63-77.

- Изотова А.Н. Структурно-морфологические особенности двух представителей секции *Ellipticae* Boiss. рода *Trigonella* L. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 6. С. 82-96.
- Изотова А.Н. Морфогенез и эволюционные отношения жизненной формы однолетника в роде *Trigonella* L. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 1. С. 60-72.
- Казакевич Л.И. Материалы к биологии растений Юго-Востока России. // Известия Саратовск. с.-х. опытной станции. 1922. Т. 3, вып. 3,4. С. 99-117.
- Каламбет Е.С. О периодичности роста побегов у некоторых видов рода *Salvia* L. семейства *Labiatae*. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 1. С. 74 - 87.
- Каламбет Е.С. Сравнительный морфогенез видов рода шалфей. Автореф. дис....к.б.н. М., 1987. С. 1 - 16.
- Катомина А.П. Ритм заложения и рост годичных побегов грушанковых (*Pyrolaceae*) в таежной зоне. // Ботан. журн. 1994. Т. 79, №4. С. 71-80.
- Кашкаров Д.Н. Среда и сообщество. М., Медгиз. 1933. 242 с.
- Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. М.-Л., Медгиз. 1938. 602 с.
- Келлер Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Вып. 1., 2. Воронеж. 1923, 1926. 183 с.
- Кислюк О.С., Палёнова М.М. Структурное иммитационное моделирование наземно-ползучих трав с моноподиально нарастающими удлинёнными плагиотропными побегами. // Журн. общей биол. 1994. Т. 55, №6. С. 708-715.
- Кожевников А.В. О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1931. Т. 34, вып. 1-2. С. 79-101.
- Кожевников А.В. Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. // Ученые записки МГУ. 1937. Вып. 11. С. 120-169.
- Кожевников А.В. Весна и осень в жизни растений. М., Медгиз. 1939. 238 с.
- Козлова Н.А. Анатомио-экологическая характеристика полукустарников восточного Крыма. // Бот. журн. 1953. Т. 38, №4. С. 497-512.
- Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. 255 с.
- Козо-Полянский Б.М. Случай превращения биоморф культурных растений и их значение// Тр. Воронеж. Гос. Ун-та. 1945. Т. 13. №1. С. 46-50.
- Козо-Полянский Б.М. Современное состояние проблемы чередования поколений у высших растений. // Тезисы докладов делегатск. совещания ВБО. М.-Л., изд. АН СССР. 1951. С.3.
- Коломейцева Г.Л. Морфо-экологические особенности адаптации тропических орхидных при интродукции Автореф. дис.... д.б.н. М., 2006. 35 с.

- Комарова Т.А. Соотношение внутрипочечных и внепочечных фаз в развитии побега *Ajuga reptans* L. (*Lamiaceae*). // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1986. Т. 91, вып.4. С. 46-53.
- Комарова Т.А. Внутрипочечное и внепочечное развитие побега как единый процесс. Автореферат канд. дисс. М., 1989. 16 с.
- Кондратьева-Мельвиль Е.А. Значение листа и ветки в формировании проводящего аппарата стебля травянистых растений. // Бюлл. Ленингр. ун-та. 1951. №28. С. 24-25
- Кондратьева-Мельвиль Е.А. О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. журн. 1956. Т. 41, №9. С. 1273-1292.
- Конструкционные единицы в морфологии растений. Мат. X школы по теоретической морфологии растений. Киров, ВГТУ, 2004. 252 с.
- Коровин Е.П. Род *Scaligeria* DC. (*Umbelliferae*) и его филогения. (Опыт приложения экологии к филогении мелких таксономических групп). // Труды Среднеазиатского гос. ун-та, серия 8 в, ботаника. 1928. Вып. 2. С. 3-92.
- Коровин Е.П. Дифференцирующая роль условий существования и эволюции растений. Род *Ferula* L. // Растение и среда. 1940. Т. I. М.-Л. Изд. АН СССР. С. 237-274.
- Костина М.В. Два способа формирования многолетней осевой системы у видов рода *Spirea* L. //IX Моск. совещ. по филогении растений.- М.,1996. – С. 71-74
- Костычев С.П. О строении стебля двудольных растений. 1917 (1918). Журн. Русс. Бот. Общ., 2
- Костычев С.П. 1920 (1921). Строение и утолщение стебля двудольных. Журн. Русс. Бот. Общ., 5 (приложение).
- Кошкина Е.Ф. Ритм развития луговой растительности низовий Дона. // Ученые записки МГПИ им. Потемкина. 1954. Т. 37, каф. ботаники, вып. 2. С. 91-124.
- Краснов А.Н. Из поездки на Дальний Восток Азии. Заметки о растительности Явы, Японии и Сахалина. // Землеведение. 1894. №1,2. С.59-88. №3. С.7-30.
- Краснов А.Н. География растений. Харьков, 1899. 232 с.
- Крылова И.Л. О морфологической структуре видов *Scopolia* Jacq. в связи с эволюцией рода. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 4. С. 107-112.
- Крылова И.Л. Эволюция морфологической структуры побегов и ритма развития на примере рода *Scopolia* Jacq. // Проблемы экологической морфологии растений. 1976. М., Наука. С. 208-215.
- Кубанин А.А., Мурахвера А.М. Номенклатура жизненных форм мшанок. // Биология коралловых рифов. М., Наука. 1986.
- Курченко Е. И. К вопросу о классификации жизненных форм злаков// Бюлл. МОИП, отд. биол., 2006. Т 111. Вып. 4. С. 32-40.

- Курченко Е. И. Модели побегообразования и жизненные формы злаков.// Биоморфологические исследования в современной ботанике. Владивосток, 2007. С. 270-276.
- Курченко Е. И. Связь биоморфологии и систематики злаков: современный подход к изучению структуры растения. //Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008а. С. 224-237.
- Курченко Е. И. Модульная организация злаков и вопросы систематики.//Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 1. Петрозаводск, 2008б. С 117-120.
- Курченко Е. И. Модели побегообразования и жизненные формы злаков.// Биоморфологические исследования в современной ботанике. Владивосток, 2007. С. 270-276.
- Лавренко Е.М. Некоторые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов нижнеднепровских песков. // Проблемы растениеводческого освоения пустынь. 1935. Вып.3. Л. С.75-94.
- Левин Г.Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция. // Ботан. журн. 1963. Т. 48, №7. С. 1039-1059.
- Левин Г.Г. Индивидуальность и жизненные циклы растений. // Ботан. журн. 1964. Т.49, №2. С. 272-280.
- Литвиненко О.И. Морфогенез и эволюция жизненных форм некоторых видов рода *Aconitum* L. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1977. Т.82, вып. 2. С. 133-142.
- Магомедов А.А. Ритм годового развития растений некоторых сообществ нагорных ксерофитов Дагестана. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 5. С. 107-119.
- Магомедов А.А. Ритм годового развития растений сарсазаново-эфемеровой ассоциации приморской низменности Дагестана. // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1972. №7. С. 107-119.
- Мазохин-Поршняков Г.А. Основные приспособительные типы чешуекрылых. // Зоол. журн. 1954. Т.33, вып 4. С. 822-841.
- Мазуренко М.Т. Этапы трансформации кустарника в травянистый многолетник в роде бузина. // Вопросы интродукции и акклиматизации растений. М., 1971. С. 22-24.
- Мазуренко М.Т. О циклах развития у кустарников. // Доклады МОИП по зоологии и ботанике. 1972. М., изд. МГУ.
- Мазуренко М.Т. Формы роста жимолости камчатской. // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973. С. 244-250.
- Мазуренко М.Т. Экобиоморфы *Rhododendron aureum* Georgi в Магаданской области. // Экология. 1979а. №2. С. 33-41.

- Мазуренко М.Т. Основные направления адаптации жизненных форм рода рододендрон к экстремальным условиям. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1979. Т.84, вып 3. С. 15-27.
- Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока: Структура и морфогенез. М., 1980. 232 с.
- Мазуренко М.Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). М., Наука, 1982. 184 с.
- Мазуренко М.Т. Структура побеговых систем, онтогенез и эволюция кассиопей. // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45, №3. С. 336-347.
- Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., Наука, 1986. 208 с.
- Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. Онтогенез *Chosenia arbutifolia* (Salicaceae) в Магаданской области. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 5. С. 601-613.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М., Наука, 1977. 158 с.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Биоморфологическая изменчивость и ее взаимосвязи с таксонообразованием у вересковых. //Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981. С. 12-30.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев. // Журн. общей биологии. 1991. №3. С. 409-421.
- Мальцев А.И. Сорно-полевая растительность и меры борьбы с нею. М.-Л. 1931. 128 с.
- Марков М.Вит. Популяционная биология растений (учебно-методическое пособие). Казань, 1986. 108 с.
- Марков М.Вит. Алгоритмы популяционно-ботанического анализа малолетних растений: архитектурная модель - жизненная форма - эколого-фитоценотическая стратегия. // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1989. №11. С. 90-104.
- Марков М.Вит. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань, 1990. 178 с.
- Марков М.Вит. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины. Автореф. диссерт. на соиск. уч. ст. доктора биол. наук. М., 1992. 35 с.
- Марфенин Н.Н. Функциональная морфология гидроидных полипов. С.-Пб, 1993. 152 с.
- Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. №1. С. 6-17.
- Матвиенко А.М. Классы хризосферовые и протококковые. // Жизнь растений. М., Просвещение, 1977. Т.3. С. 109-110, 273-281.

- Меристемы, модули, побеги в разных царствах живых организмов. Материалы XI Межд. школы по теоретической морфологии растений. // Вест. ТГУ. 2008. 315 с.
- Михайлова Т.Д. Некоторые пути эколого-морфологической специализации побегов травянистых астрагалов в связи с их эволюцией. // IV Моск. совещ. по филогении растений. Т. II. М., изд. МГУ, 1971. С. 22-26.
- Михалевская О.Б., Джибути Л.Т. Структура и динамика развития побегов *Lindera citriodora* (Lauraceae). Ботан. журн. 1995. Т. 80, №6. С. 80-87.
- Михалевская О.Б., Либацкая Т.Е. Сравнительная характеристика побегов и почек вечнозеленого и листопадных видов магнолии. Бюлл. ГБС АН СССР. 1991. Вып. 161. С. 53-58.
- Москвина Э.В. Жизненные формы *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) в различных местах обитания // Тез. докл. VI Делег. съезда ВБО (Кишинев, 1978). М., Наука, 1978. 134 с.
- Мусина Л.С. Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123-132.
- Мусина Л.С. Классификация и эволюция жизненных форм подтрибы *Leontodontinae* (Asteraceae) // Тез. докл. VI Делег. Съезда ВБО (Кишинев, 1978). М., Наука, 1978. 127 с.
- Надежина Т.П. Особенности роста и развития некоторых трагакантовых астрагалов Копет-Дага и их фенологический цикл // Растительное сырье, вып. 10. Камеденосные растения (трагакантовые астрагалы), т. I. М.-Л., Изд. АН СССР, 1962а. С. 65-118.
- Надежина Т.П. Некоторые особенности морфологии и биологии трагакантовых астрагалов Копет-Дага. // Растительное сырье, вып. 10. Камеденосные растения (трагакантовые астрагалы), т.1. М.-Л. Изд. АН СССР, 1962б. С. 119-149.
- Наумов Н.П. Экология животных. М., Советская наука, 1955. 534 с.
- Нечаева Н.Т., Василевская В.К., Антонова К.Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М., Наука, 1973. 241 с.
- Нотов А.А. Модели побегообразования и жизненные формы в подтрибе *Alchemillinae* Rothm. (Rosaceae-Rosoideae). // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., Прометей, 1994. С. 33-34.
- Нухимовский Е.Л. О термине и понятии "каудекс". // Вестник МГУ. Отд. биол., почвовед. 1969а, № 1. Сообщение 2, с. 55-62. 1969б, №2. Сообщение 3, с. 71-78
- Нухимовский Е.Л. Осева и побеговая система семенных растений. // Известия ТСХА. 1971. Вып. I. С. 54-66.

- Нухимовский Е.Л. Проблема классификации в биоморфологии семенных растений. // Успехи современной биологии. 1980. Т.90, вып. 2. С. 286-307.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. М., 1997, 610 с.
- Нухимовский Е.Л. Габитус и формы роста в организации биоморф. М., 2002, 858 с.
- Оганезова Г.Г. Об эволюции жизненных форм в семействе *Berberidaceae* s.l.// Бот. журн. 1975. Т.60. № 12. С. 1665-1675.
- Одум Ю. Основы экологии. М. Изд. «Мир». 740 с.
- Пайзиева С.А. Морфолого-анатомическое исследование представителей родов *Cousinia* Cass. и *Arctium* L. в их онтогенезе. Автореф дис.... к.б.н. Л., 1962а. 16 с.
- Пайзиева С.А. О продолжительности жизни некоторых видов *Cousinia* Cass. и *Arctium* L. // Бот. журн. 1962б. Т. 57, №10. С. 1517-1522.
- Палёнова М.М. Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав. Автореферат канд. диссертации. М., 1993. 16 с.
- Панеш (Беданоква) О. А. Ритм сезонного развития растений Наурзумского заповедника и возрастные особенности сезонного ритма *Stipa pennata* L. и *Onosma simplicissimum* L // Автореф. дис.... к.б.н. М., 1976. 18 с.
- Парамонов А.А. Курс дарвинизма. М., Сов. наука. 1945. 432 с.
- Пачоский И.К. Биологические особенности осота (*Cirsium arvense* Scop.). // Труды по прикладной ботанике. 1916. Т. 9, №1. С. 1-16.
- Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., Наука. 1970. 169 с.
- Петров М.П. Развитие корневых систем кустарников песчаной пустыни Кара-Кум. // Проблемы растениеводческого освоения пустынь. 1935. Вып. 4. С. 67-98.
- Петухова Л.В., Нотов В.А. Модели побегообразования в роде *Trifolium* L. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., Прометей, 1994. С. 37-38.
- Покровская Т.М. Онтоморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых клеверов. // Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука. 1976. С. 156-167.
- Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах таймырской тундры.// Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981. С. 265-281.
- Полынцева Н.А. Ритм годичного развития растений березовых перелесков Таштыпской лесостепи (Минусинская котловина). Бюлл. МОИП, отд. биол. 1971. Т. 76, вып 5. С. 96-106.

- Полынцева Н.А. Ритм годовичного развития растений кустарниковых степей Таштыкской степи Минусинской котловины. // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1973. №4. С. 81-89.
- Пономарёва-Былинкина И.Н. Ритм сезонного развития растений Иссык-Кульской котловины. // Ученые записки МГПИ им. Потемкина. 1959. Т. 100, каф. ботаники, вып. 5. С. 151-181.
- Попов М.Г. Род *Cicer* и его виды. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1928-1929. Т. 21, вып. 1.
- Попов М.Г. Опыт монографии рода *Eremostachys*. // Новые мемуары МОИП. 1940. Т. 19. С. 166-210.
- Попов М.Г. Род *Erigeron* в горах Средней Азии. // Труды Ботанического ин-та АН СССР. Серия 1. Флора и систематика высших растений. 1948. Вып. 7. С. 7-44.
- Потапова Н.Ф. Происхождение эфемерных ветрениц флоры СССР. // Современные проблемы филогении растений. М., Наука, 1986. С. 76-77.
- Правдин Ф.Н. Жизненные формы у животных и принципы их классификации. // Докл. МОИП, зоол. и ботан. (1967 и 1968 г.) М., изд. МГУ. 1971. С. 17-20.
- Преображенский Б.В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М., Наука. 1982. 159 с.
- Прозоровский А.В. О биологических типах растений пустыни. // Ботан. журн. 1936. Т. 31, №5. С. 559-563.
- Радкевич О.Н. Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии. // Изв. Гл. бот. сада АН СССР. 1928. Т. 27, вып. 4. С. 420-457.
- Радкевич О.Н., Василевская В.К. Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы. // Тр. по прикл. бот., генетике и селекции. 1933. Серия I. №1. С. 49-88.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. 1938. 620 с.
- Рафес Н.М. О жизненных формах насекомых, обитающих на Нарынских песках полупустынного Заволжья // Энтомологич. обозрение. 1959. Т. 38, вып. 1.
- Рачковская Е.И. К биологии пустынных полукустарничков. // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1957. Серия 3, вып. 11. С. 5-87.
- Ротов Р.А. Сезонное развитие растений Репетекского заповедника. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 5. С. 76-85.
- Рустамов А.К. К вопросу о понятии "жизненная форма" в экологии животных. // Зоологич. журн. 1955. Т. 34. Вып. 4. С. 710-718.
- Савиных Н.П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1979. Т. 84, №3. С. 92-105.

- Савиных Н.П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.). // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1981. Т. 86, №5. С. 89-98.
- Савиных Н.П. К вопросу о происхождении ползучих травянистых растений. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1986. Т.91, вып. 1. С. 64-71.
- Савиных Н.П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение// Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т.103.Вып. 3. С.34-41.
- Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения.// Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 47-69.
- Северцев А.Н. Модусы филэмбриогенеза. // Зоол. журн. 1935. Т. 14, №1. С.1-18.
- Северцев А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л., Изд. АН СССР, 1939. 610с.
- Сенянинова-Корчагина М.В. К вопросу о классификации жизненных форм. // Уч. зап. ЛГУ, серия географ. наук. 1949. Вып. 5, №104. С. 54-151.
- Серебряков И.Г. Биология тяньшаньской ели (*Picea schrenkiana* F. et M.) и типы ее насаждений в пределах Заилийского и Кунгей-Алатау. // Уч. зап. МГУ. 1945. Т. 82. Тр. Бот. сада МГУ, вып.5. С. 103-175.
- Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. // Вестник МГУ. 1947. №6. С.75-108.
- Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1948. Т. 53, вып. 2, С.49-66. 1949а. Т.54, вып.1. С.47-62.
- Серебряков И.Г. Материалы по фенологии подмосковных лесов и зарастающих вырубок. // Вестник МГУ. 1949б. №6. С. 159-176.
- Серебряков И.Г. Ритмика сезонного развития растений и метеорологические условия. // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1951. Т.56. Вып. 2. С. 63-67.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., Сов. наука. 1952. 391 с.
- Серебряков И.Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. // Уч. зап. МГПИИ им. Потемкина. 1954а. Т.37, каф. ботаники, вып. 2. С. 21-89.
- Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. Докл. на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям (БИН АН СССР). М.-Л., Изд. АН СССР, 1954б. С. 145-159.
- Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1955а. Т.60, вып. 3. С. 71-91.
- Серебряков И.Г. Побег. // Большая Советская энциклопедия, т. 33. 1955б. С. 329-331.

- Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина. 1959. Т. 100. Каф. ботаники, вып. 5. С. 3-37.
- Серебряков И.Г. Ритм сезонного развития растений Хибинских гор. Бюлл. МОИП., отд. биол. 1961. Т. 66. Вып 5. С. 78-97.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений . М., Высшая школа. 1962а. 378 с.
- Серебряков И.Г. Ритм сезонного развития растений Приполярного Урала. Бюлл. МОИП, отд. биол. 1962б. Т. 68. Вып 3. С. 65-81.
- Серебряков И.Г. Некоторые данные о ритме сезонного развития растений долины реки Пясины в ее нижнем течении. Бюлл.МОИП, отд. биол. 1963. Т. 68. Вып 5. С. 77-90.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. // Полевая геоботаника, т. 3. М.-Л., Изд. АН СССР, 1964. С. 146-205.
- Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений (к истории вопроса). // Бот. журн. 1966. Т. 51, №7. С. 923-938.
- Серебряков И.Г. Эволюция жизненных форм растений в отдельных таксонах покрытосеменных. //Рефераты докл. Всесоюзн. межвуз. конф. по морфологии растений. М., Изд. МГУ. 1968. С. 14-16.
- Серебряков И.Г., Галицкая Т.М. К биологии сезонного развития болотных растений Подмоскowsья в связи с условиями их произрастания и происхождением. // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина, 1951. Т.19. Кафедра ботаники, вып.1. С. 19-47.
- Серебряков И.Г., Доманская Н.П., Родман Л.С. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере орешника. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1954. Т. 59, вып. 2. С. 57-70.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1965. Т.70, вып. 2. С. 67-81.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Экологическая морфология высших растений в СССР. // Бот. журн. 1967. Т. 52, №10. С. 1449-1471.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах. // Бот. журн. 1969. Т. 54, №9. С. 1321-1326.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений. // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 417-423.
- Серебряков И.Г., Чернышева М.Б. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae*. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 71-91.

- Серебрякова Т.И. О ритме сезонного развития некоторых оранжерейных растений Ботанического сада Московского университета. // Вест. МГУ. 1948. №3. С. 106-118.
- Серебрякова Т.И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки. // Уч. зап. МГПИ им. Ленина. 1956. Т. 97, ботаника, вып. 3. С. 43-120.
- Серебрякова Т.И. О некоторых морфологических закономерностях побегообразования у овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.). // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1959. Т. 64. Вып 3. С. 83-97.
- Серебрякова Т.И. Некоторые закономерности формирования почек и побегов у луговых злаков. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1961. Т.66. Вып. 4. С. 42-51.
- Серебрякова Т.И. Побегообразование и формирование куста овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) в первый год жизни. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1962. Т. 67. Вып. 6. С. 81-95.
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы лесных и луговых рыхлокустовых злаков и возможные пути их эволюции. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1965. Т. 70, № 6. С. 60-79.
- Серебрякова Т.И. Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. // Научн. доклады высшей школы. Биол. науки. 1967. №2. С.61-73.
- Серебрякова Т.И. Ветвление и кущение в семействе *Poaceae*. // Бот. журн. 1969а. Т. 54, №6. С. 858-871.
- Серебрякова Т.И. О ритмичности в структуре и онтогенезе побегов у злаков. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1969б. Т. 74, вып. 4. С. 60-71.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., Наука, 1971а. 359 с.
- Серебрякова Т.И. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1971б. Т. 76. Вып. 1. С. 105-119.
- Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. // Итоги науки и техники. Ботаника. 1972. Т. 1. М. С. 84-169.
- Серебрякова Т.И. К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 3. С. 76-88.
- Серебрякова Т.И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. // Проблемы филогении высших растений. М., Наука, 1974. С. 116-152.
- Серебрякова Т.И. Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР. // Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976. С. 216-238.

- Серебрякова Т.И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112-128.
- Серебрякова Т.И. Побег и система побегов. // Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г.,
- Серебрякова Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М., Просвещение, 1978. С. 183-330.
- Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 97-109.
- Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75-86.
- Серебрякова Т.И. Некоторые аспекты филогении рода *Gentiana* L. с точки зрения моделей побегообразования. // Морфологическая эволюция высших растений. Мат. VI Моск. совещ. по филогении растений. М., 1981а. С. 121-124.
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав. // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., Наука, 1981б. С. 161-179.
- Серебрякова Т.И. Почка как этап развития побега. // Тез. докл. VII делегатского съезда ВБО Л., Наука, 1983а. С. 232-233.
- Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений. // Журн. общ. биол. 1983б. Т. 44, №5. С. 579-593.
- Серебрякова Т.И. Деякі актуальні проблеми екологічної морфології рослин. // Український ботанічний журнал. 1985. Т. 42, №1. С. 1-8.
- Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* L. (*Violaceae*). // Бот. журн. 1984. Т. 69, №6. С. 729-742.
- Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Савиных Н.П., Шорина Н.И. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений. 3-е изд. М., ИКЦ Академкнига, 2006 544 с.
- Серебрякова Т.И., Кагарлицкая Т.Н. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysimachium* Koch. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 6. С. 81-98.
- Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* L. (*Rosaceae*). // Бот. журн. 1986. Т. 71, №2. С. 154-167.
- Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. “Архитектурная модель” и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51-65.

- Серебрякова Т.И., Полынцева Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1974. Т.79, вып. 6. С. 78-97.
- Скиткина А.А. Морфо-биологические особенности видов рода *Saxifraga* L. Кольского полуострова. Автореф. дис....к.б.н. С-Пб, 1974. 32 с.
- Смелов С.П. Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз, 1947. 230 с.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., Наука, 1987. 205 с.
- Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008, 355 с.
- Соколова Н.П. Пути становления травянистых жизненных форм в роде ежевик. // Докл. ТСХА. 1969. Вып. 147. С. 281-286.
- Соколова Н.П. Особенности онтогенеза кустарниковых малин в связи с эволюцией рода *Rubus* L. // Докл. ТСХА. 1971. Вып. 175. С. 43-47.
- Соколова Н.П. Морфогенез вегетативных органов и жизненные формы в роде *Rubus* L. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 1. С. 84-99.
- Соколова Н.П. Эволюционные взаимоотношения и классификация жизненных форм рода *Rubus* L. Докл. ТСХА. 1974. Вып. 204. С. 321-329.
- Соколова Н.П., Мاستинская Р.А. Особенности структур вегетативных органов малины и ежевики в связи с положением их в биологическом ряду кустарников. // Докл. ТСХА, 1972. Вып. 180, ч. II. С. 229-234.
- Сохадзе М.Е. Ритм сезонного развития растений бородачевой степи и полупустыни Восточной Грузии. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 1. С. 29-38.
- Станюкович К.В. Ход возобновления и возрастной состав популяций полукустарничков в высокогорных пустынях Восточного Памира. // Докл. АН СССР. 1949. Т. 64, №4. С. 563-565.
- Стебасева С.К. Жизненные формы ногохвосток. // Зоол. журн. 1970. Т. 49. Вып. 10. С. 1437-1455.
- Степанов Б.П. Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1968а. Т. 73. Вып. 5. С. 98-113.
- Степанов Б.П. Жизненные формы и ритм сезонного развития растений хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья. // Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. 1968б. М. Изд МГУ. С. 274-276.
- Степанов Б.П. К ритмогенезу группы весеннезеленых лесных эфемероидов хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья. // IV Моск. совещ. по филогении растений, т. 2. М. Изд МГУ, 1971. С. 48-49.
- Стешенко А.П. Образование полукустарничковой формы роста в условиях высокогорий Памира. // Извест. отдел. естест. наук АН Таджикской ССР. 1955. Вып 12. С. 3-160.

- Сукачев В.Н. Растительные сообщества (введение в фитоценологию). М.-Л. 1928. 232 с.
- Сытин А.К. Астрагалы (*Astragalus* L. *Fabaceae*) Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция. Автореф. дис... д.б.н. СПб, 2009, 48с.
- Таршиш Л.Г. Биоразнообразие и географическая трансформация грушанковых. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., Прометей, 1994. С. 39.
- Татаренко И.В. Динамика ценопопуляций трех видов семейства орхидных в зависимости от степени антропогенного воздействия// Актуальні проблеми вивчення фітобіоти західних регіонів України. Матеріали відкритої конференції молодих ботаніків. Львів, 2-5 квітня 1990. Львів, 1991, Изд. ЛГУ. С. 109-112.
- Татаренко И.В. Орхидные растения: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., Аргус, 1996. 206 с.
- Тахтаджян А.Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у растений. // Тр. Ереванского ун-та. 1943. Т. 22.
- Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.Изд. МОИП, 1948. 301 с.
- Тахтаджян А.Л. Теория филэмбриогенеза А.Н.Северцова и эволюционная морфология растений. // Проблемы ботаники. М.-Л., Изд. АН СССР. 1950. Т. 1. С. 222-231.
- Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., Изд. ЛГУ, 1954. 214 с.
- Тихонов В.И. Осевые системы древесных растений и их роль в организации ассимиляционной поверхности //Лесоведение, 1977а, №6
- Тихонов В.И. Ритм внутрипочечного развития вегетативного и генеративного побегов на примере клена ясенелистного// Лесоведение, 1977б, №3
- Успенский С.М. Ландшафтно-зональные категории жизненных форм восточной Палеоарктики. // Жизнь Земли. М. Изд. МГУ, 1964. №2. С. 64-89.
- Федоров Ал. А. Материалы к эволюции некоторых представителей сем. Мимозовых - *Mimosaceae* (*Albizia julibrissin* Durazz). Тр. БИН АН СССР. 1948. Серия I, вып 7. С. 45-112.
- Федоскин Н.В. Ритм сезонного развития растений степей Юго-восточного Забайкалья // Материалы по растительному покрову и методике преподавания биологии. Смоленск, 1971а. С. 69-98.
- Федоскин Н.В. Ритм сезонного развития растений различных географических элементов в Онон-Аргунских степях. // Топологические исследования степного ландшафта. Иркутск. 1971б.

- Федяева В.В. Онторморфогенез и вопросы эволюции жизненных форм некоторых видов рода перловник (*Melica* L.). Автореф. дис...к.б.н. Ростов-на-Дону, Ростовский гос. университет, 1975. 25 с.
- Хохряков А.П. Жизненные формы плаунов и некоторые общие вопросы эволюции и системы жизненных форм растений. // Журн. общей биол. 1975а. Т. 36, №6. С. 829-846.
- Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, Наука. 1975б. 202 с.
- Хохряков А.П. Соматическая эволюция однодольных. М., Наука. 1975в. 176 с.
- Хохряков А.П. Циклы развития побегов в связи с проблемой "травянистости". // Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976а. С. 141-155.
- Хохряков А.П. Жизненные формы папоротникообразных и возможные пути их эволюции. // Мат. V Моск. совещ. по филогении растений. М., Наука, 1976б. С. 184-187.
- Хохряков А.П. Эмбрионизация в эволюции растений. // Журн. общей биол. 1978. Т.39, №5. С. 671-684.
- Хохряков А.П. Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция. // Известия АН СССР, серия биол. 1979. №2. С. 251-264.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М., Наука, 1981. 168 с.
- Хохряков А.П. Биоморфология репродуктивных органов растений. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., Прометей, 1994. С. 121-122.
- Хохряков А.П. Соцветия и генеративно-репродуктивные органы растений как объект биоморфологии. //Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М., Прометей, 1995. С. 103-109.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Эволюция типов побегов у жимолостных. // Бюлл. ГБС. 1968. Вып. 70. С. 64-69.
- Храпко О.В. Особенности морфологии и развития подземных органов некоторых папоротников. // Бот. журн. 1984. Т. 69, №6. С. 861-866.
- Храпко О.В. Папоротники хвойно-широколиственных лесов Приморского края (биология, экология, перспективы использования и задачи охраны генофонда). Владивосток. ДВО АН СССР. 1989. 124 с.
- Цвелев Н.Н. О направлениях соматической эволюции покрытосеменных.// Бюлл. МОИП, отд. биол. 1970. Т.75, вып.2. С. 76-86.
- Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений. //Бюлл. МОИП, отд. биол. 1977. Т. 82, №1. С. 79-88.
- Цельникер Ю.Л. Структура кроны ели. // Лесоведение. 1994. №4 С. 34-44.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., Наука. 1976. 215 с.

- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., Наука, 1988. 182 с.
- Черемушкина В.А. Эволюция жизненных форм в подроде *Rhizidium* рода *Allium* (*Alliaceae*). // Бот. журн. 1992. Т. 77, №8. С. 107-116.
- Черемушкина В.А. Корневишные виды рода *Allium* (*Alliaceae*): сравнительно-морфологический анализ. // Бот. журн. 1993. Т. 78, №1. С. 12-23.
- Чернова Н.М., Былова А.М. Экология. М., Просвещение, 1988. 271 с.
- Черняховский М.Е. Типы питания и структура мандибул у различных жизненных форм саранчевых. // Зоол. журн. 1968. Т. 48, вып. 2. С. 238-248.
- Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев). Бюлл. МОИП, отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С.93-105.
- Чубатова Н.В. Онтогенез и морфологическая эволюция ломоносов флоры СССР. Автореф. дис....к.б.н. М., МГУ, 1991. 22 с.
- Шалыт М.С. Система жизненных форм степных растений. // Уч. зап. Таджикского гос. университета. 1955. Т.6, вып. 1. С. 47-55.
- Шарова И.Х. Спектры жизненных форм как показатели направлений морфоэкологической эволюции (на примере жуков жужелиц *Carabidae*). // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., Наука, 1981. С. 31-45.
- Шафранова Л.М. Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* L. в разных условиях произрастания. // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 4. С. 101-110.
- Шафранова Л.М. О некоторых возможных путях перехода от кустарников к травам на примере рода *Potentilla* L. // Научн. Докл. высшей школы. Биол. науки. 1967. №6. С. 70-76.
- Шафранова Л.М. Об общих принципах организации автотрофного растения.// Тез. докл. VI Делег. съезда ВБО (Кишинев, 1978). М., Наука, 1978. 134 с.
- Шафранова Л.М. О метамерности и метамерах у растений. // Журн. общей биол. 1980. Т. 41, №3. С. 437-447.
- Шафранова Л.М. Ветвление растений: процесс и результат. // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., Наука, 1981. С. 179-213.
- Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия "растение"). // Журн. общей биол. 1990. Т.51, №1. С. 72-88.
- Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., Прометей, 1994. С. 6-7.

- Шафранова Л.В. Проблема гомологии в растительном мире: растение как объект гомологизации//Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия, С.-Пб. Изд. Санкт-Петербургского союза ученых, 2001. С.30-38
- Шафранова Л.М. Иван Григорьевич Серебряков – человек и ученый (к 90-летию со дня рождения). // Бюлл. МОИП. Отдел. Биол. 2004а. Т 109. Вып. 4. С. 65-70.
- Шафранова Л.М. Иван Григорьевич Серебряков – человек и ученый. М.: Прометей. 2004б. 48 с.
- Шенников А.П. Луговедение. Л. Изд. ЛГУ, 1941. 512 с.
- Шенников А.П. Экология растений. М. Сов. наука, 1950. 376 с.
- Шилова Н.В. Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера. Л. 1967. 63 с.
- Шилова Н.В. Заложение зачатков листьев на верхушке вегетативных побегов у некоторых видов камнеломок (*Saxifraga L.*) острова Врангеля. // Бот. журн. 1976. Т. 61, №5. С. 644-652.
- Шилова Н.В. О внутривидовом развитии побегов травянистых многолетних растений острова Врангеля // Бот. журн. 1977, Т.62, №3. С. 351-362
- Шилова Н.В. Ритмы формирования вегетативных побегов многолетних растений Северо-Востока Азии. // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М. Наука, 1981. С. 232-248.
- Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л. Наука, 1988. 212 с.
- Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией. // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., Наука. 1981. С. 213-232.
- Шорина Н.И. Популяционная экология оплодотворения у папоротников. // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов. Кишинев, Штиинца. 1986. С. 174.
- Шорина Н.И. Сравнительная морфология и морфогенез гаметофитов равноспоровых папоротников. // Мат. V Всесоюзной Школы по теоретической морфологии растений. Львов, 1987. С.87-92.
- Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса *Polypodiidae*. Автореф. дис....д.б.н. М., 1994. 34 с.
- Шорина Н.И. Из опыта синтетической классификации биоморф у спорофитов папоротников. // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М., Прометей, 1995. С. 24-30.
- Шорина Н.И. Популяционная биология спорофитов *Polypodiidae*. // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. Кострома, 1996. С. 65-66.

- Шорина Н.И., Курченко Е.И. Биоморфология и популяционная биология растений// «Научные школы Московского педагогического университета». Вып. 1, М. Прометей. 2008.С. 121-133.
- Шубина Л.Н. Взаимоотношение отмирания и возобновления органов и тканей у деревьев и полукустарников в среднеазиатских условиях. // Узбекск. биол. журн.1958. №2.
- Шулькина Т.В. Основные направления эволюции жизненных форм в семействе *Campulaceae* s.str.// Бот. журн., 1984. Т. 69. N1.С. 3-13.
- Шутов В.В. Лабильность жизненной формы кустарничка// Тр. VII международной конференции, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., изд. МПГУ, 2004. С.271-272.
- Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники. // Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976. С. 9-44.
- Arber A. Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories. // New Phytologist. 1930. V. 39.
- Bailey I.W., Sinnott E.W. Investigations on the phylogeny of the angiosperms. 2. Anatomical evidences of reduction in certain of the Amentiferae. // Botanical Gazette. Chicago. 1914. V.58, № 1. P. 36-60.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. Ecology. Individuals, population and communities. 1986. 876 pp.
- Braun A. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjungung in der Natur. Leipzig, 1851. 363 S.
- Braun A. Das Individuum der Pflanzen. Berlin. 1853. 106 S.
- De Candolle A.P. Regni vegetabilis systema naturalis. V. I. Parisiis. 1818.
- De Candolle A.P. Organographie vegetale. V. 1, 2. Paris. 1827.
- Darwin E. Phytologia: or the Philosophy of Agriculture and Gardening. London, 1800. 612 pp.
- Drude O. Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig. 1913. 308 S.
- Eames A.I. On the origin of the herbaceous type in the angiosperms. // Ann. Bot. 1911. № 25. P. 214-224.
- Friederichs K. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin. Parey, 1930. Bd.1. 417 S. Bd.2. 463 S.
- Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklarung und Methodik der Biocoenologie. // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. 1918. Bd. 63. S. 293-493.
- Gatsuk L.E. Hierarchic system of shoot body units in seed plants. // XII Международный ботанический конгресс. Тезисы докладов. 1975. С. 214.

- Kostytschew S. Der Bau und das Dickenwachstum der Dicotylenstämme. // Beih. Bot. Cbl. 1923. Bd. 40, Abt. 1. S. 295-350.
- Lems K. The evolution of plant forms in the islands: *Aeonium*. // Ecology. 1960. V. 41, №1. H. 1-17.
- Marcov M.Vit. Research on permanent quadrats in the USSR. // The population structure of vegetation. Handbook of Vegetation Science. Dordrecht, The Netherlands. 1985. P. 111-119.
- Meusel H. Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung der natürlichen Systems der Pflanzen. // Feddes rept. 1951. Bd. 54, H. 2/3. S. 137-172.
- Meusel H. Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterraner und mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. // Flora. 1952. Bd. 139, H. 3. S. 331-393.
- Meusel H., Mörcher G. Zur ökogeographischen und morphologischen Differenzierung einiger *Scrophularia*-Arten. // Flora. 1977. Bd. 166, S. 1-20.
- Nägeli C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig, 1884.
- Najar B.K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns. // Bot. Rev. 1971. V. 37, № 3. P. 265-296.
- Rauh W. Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. // Hercinia. 1938. Bd. 1. S. 3-54.
- Rauh W. Über Gesetzmässigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. // Mitteilungen des deutschen dendrologischen Gesellschaft. 1939a. Bd. 52.
- Rauh W. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. // Nova Acta Leopoldina. 1939b. B.7, № 49. S. 267-508.
- Raunkiaer C. Om biologiske typer, med hensyn til planternes tilpasning til at overleve ugunstige årstider. // Botanisk Tidsskrift. 1904. XXVI.
- Raunkiaer C. Types biologiques pour la géographie botanique. // Oversigt over det Kgl. Dan. vid. selsk. forhandl. 1905, № 5. S. 345-347.
- Raunkiaer C. Planterigets livsformer og deres betydning for geografien. København og Kristiania, 1907. 132 s.
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford. 1934. 632 p.
- Du Rietz G.E. Life forms of terrestrial flowering plants. // I. Acta Phytogeogr. Suecica. 1931. III Uppsala. P.1-95.
- Savinykh N.P. Biomorphology of *Veronica* of Russia and neighbouring states //Wulfenia,10 (2003): p. 73-102.
- Serebryakova T.I. Modes of evolutionary transformation of life forms in different taxa. // Тез. докл. Междунаро. Бот. Конгресса. Т. I, М., с. 234.

- Gatsuk L.E., Shafranov L.M. Plant as space-time metamer (modular) system. // Growth and form of modular organism. Discus. Meet. Royal Soc. Poster Abstract. London. 1985.
- Gaudichaud Ch. Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. // Mém. Acad. Sci. 1841. T. 8. Paris.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen. Bd. 1. Jena. Fischer. 1928. 642 S.
- Goebel K. Blütenbildung und Sprossverhalten (Antokladien und Infloreszenzen). Jena. Fischer. 1931. 242 S.
- Goethe I.W. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha, Ettinger, 1790. 86 S.
- Grisebach A. Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung: ein Abriss der vergleichender Geographie der Pflanzen. Leipzig, 1872. Bd 1. 603 S. Bd 2. 635 S.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 1970. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin - N.Y. 1978. Springer. 1978. 442 p.
- Hallier H. Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. // Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch. 1905. Bd. 23. S.85-91.
- Harper J.L. Population biology of plants. London - New York. 1977. 892 p.
- Harper J.L. Bell A.D., The population dynamics of growth form in organisms with modular construction //Population Dynamics, 20th Symp. Brit. Ecol. Soc. 1979. P. 29-52.
- Humboldt A. Ideen zur einer Physionomik der Gewächse. Tübingen, 1806. 28 S.
- Irmisch Th. Über die Stolonen von *Epilobium* und von einiger Arten desselben Genus. // Bot. Zeitung. 1847, 5.
- Irmisch Th. Über einigen Ranunculaceen. // Bot. Zeitung. 1860. 18.
- Irmisch Th. Über *Polygonum amphybium*, *Lysimachia vulgaris*, *Comarum palustre* und *Menyanthes trifoliata*. // Bot. Zeitung. 1861. 19.
- Jeffrey E.C. The morphology of the central cylinder in the angiosperms. // Trans. Canadian Institute. 1899. V.6.
- Jeffrey E.C. The anatomy of woody plants. Chicago. 1917. 2 ed. Chicago, 1930. 478 pp.
- Kerner A. Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck. Univ. Buchland, 1863. 348 S.
- Kostytschew S. Der Bau und das Dickenwachstum der Dicotylenstämme. // Berlin . Deutsch. bot. Ges. 1922. Bd. 40, 9.

- Scharfetter R. Biographien von Pflanzensippen. Wien. 1953. S. 546.
- Schüpp O. Über periodische Formbildung bei Pflanzen. // Biol. Rev. 1938. Bd.13, № 1. S.59-92.
- Shilova N.V., Katomina A.P. Shoot development in boreal plants of taiga. // Biol. plantarum. 1994. V. 36 (Suppl.).
- Sinnot E.W. Evolution of herbs. // Science, 1916. V. 44, №1131. P. 291-298.
- Sinnot E.W., Bailey I.W. The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. // Ann. Bot. 1914. V.28. P. 547-600.
- Tomlinson P.B. Phylogeny of the Scitamineae. Morphological and anatomical considerations. // Evolution. 1962. V.16, № 2. P.192-213.
- Tomlinson P.B. Chance and design in the construction of plants. // Axioms and Principles of Plant Construction. Hague. 1982, p. 162-183.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin. Bd.I, T.1, 1937. S. 1-955. B.I, T.2, 1939. S. 957-2005.
- Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena. Bd.1, 1954. 258 S. B.2, 1956. 419 S.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationkörper. Bd.I. Jena, 1964. 615 S. Bd. II, T. 1. Jena, 1969. 630 S.
- Velenovský J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag. Bd.1, 1905. S. 1-277. B.2, 1907. S. 280-731.
- Warming E. Über perenne Gewächse. // Bot. Centralblatt. 1884a. Bd.18, № 19. S.16-22.
- Warming E. Über Sprossbau, Überwinterung, Verjüngung. // Bot. Jahrb. für Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1884b. B.5.
- Warming E. Om Planterigets Livsformer. // (Festskrift udgivet af kjøbenhavns univ. i anledning af h. m. kongens fødselsdag. den 3 juni 1908). Kjøbenhavn.
- Watt A.S. Pattern and process on the plant community. // J. Ecol. 1947. V.35. P. 20-35.
- Watt A.S. Same factor affecting bracken in Breckland. // J. Ecol. 1964. V.52, № 1. P. 63-67.
- Watt A.S. Contributions to the ecology of bracken. VIII. Bracken and litter. 3. The cycle change. // New Phytol. 1970. V.69, № 2. P. 431-449.
- Watt A.S. The ecological status of bracken. // Bot. J. of Lin. Soc. 1976. V. 70. P. 967-986.
- Werner K. Die Wuchsformen der Gattungen *Isoplexis* (Lindl.) Benth. und *Digitalis* L. // Bot. Jahrb. für Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1966. B.85, № 1. S. 88-149.
- Wolf Th. Monographie der Gattung *Potentilla*. // Bibl. Bot. 1908. B.16, H.71. 693 S.

Оглавление

	Стр.
Предисловие авторов	3
Введение	6
I. Исторические корни учения о жизненных формах.....	7
II. И.Г.Серебряков и его роль в становлении биоморфологии как науки	16
1. И.Г.Серебряков как человек и ученый (краткая научная биография).....	16
2. Жизненная форма в понимании И.Г.Серебрякова	18
3. Методы изучения жизненных форм, разработанные И.Г.Серебряковым.....	21
4. Эволюционный аспект биоморфологических исследований И.Г.Серебрякова	26
5. Классификационная система жизненных форм, разработанная И.Г.Серебряковым.....	29
6. Ритмологические исследования И.Г.Серебрякова.....	31
III. Биоморфология в России в конце XX века.....	35
1. Изучение жизненных форм на уровне организма и его частей.....	36
2. Изучение жизненных форм в эволюционном и классификационном аспектах.....	45
IV. Роль биоморфологии растений в развитии общей экологии и смежных наук.....	49
1. Биоморфология растений и экологическая морфология животных	49
2. Биоморфы и циклы воспроизведения у растений	51
3. Биоморфология и популяционная биология растений	52
4. Биоморфология малолетних растений	54
V. Заключение.....	56
Литература.....	58

**Шафранова Лада Михайловна
Гатцук Людмила Евгеньевна
Шорина Нина Ивановна**

БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА РАЗВИТИЕ ЭКОЛОГИИ

**Подписано в печать 27.10.2009 Формат 60х90/16
Усл.печ.л. 5,5 Тираж 500 экз. Заказ № 55**

**Отпечатано в типографии МПГУ
129164, г. Москва, ул. Кибальчича, дом 6, стр. 2**