

Биоморфология: современное состояние и перспективы

Н. П. САВИНЫХ¹, В. А. ЧЕРЁМУШКИНА²

¹ Вятский государственный гуманитарный университет
610007, Киров, ул. Ленина, 198
E-mail: savva_09@mail.ru

² Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: cher.51@mail.ru

Статья поступила 03.02.2015

Принята к печати 19.02.2015

АННОТАЦИЯ

С учетом представлений основателя науки о жизненных формах растений – экологической морфологии – И. Г. Серебрякова и на основе анализа современных данных показаны основные направления исследований и достижения русских ботаников в изучении жизненных форм, перспективы развития биоморфологии.

Растения оценены как особая группа живых существ с позиции целостности биологических систем. Показаны новые подходы к характеристике габитуса, фаз морфогенеза в связи с изменчивостью особей в онтогенезе, классификации жизненных форм растений, роль системного и динамического подходов в описании жизненных форм растений как модульных организмов, роль времени как четвертого измерения и основополагающей категории в формировании габитуса растений. Подтверждено предположение И. Г. Серебрякова об эволюционной системе биоморф как системе параллельных рядов жизненных форм, подобных гомологическим рядам наследственной изменчивости.

Ключевые слова: биоморфа, биоморфология, онтоморфогенез, модуль, модель побегообразования.

Жизненные формы – узловой объект ботаники.

Юрцев, 1976

Значение габитуса – внешнего облика организмов – в познании их сущности осознано уже на начальных этапах изучения растений и животных. Не случайно первые классификации организмов основывались на признаках внешнего сходства. В России ведущая роль в изучении внешнего облика растений принадлежит Ивану Григорьевичу

Серебрякову. Столетие со дня его рождения научная общественность отметила в конце 2014 г. проведением Международной научной конференции с выпуском трудов [Труды..., 2014] Талантливый исследователь природы, он не только описал специфику габитуса у многих растений, но и заложил основные направления изучения их внешнего облика

в рамках новой науки – экологической морфологии, объектом исследования которой стали жизненные формы этих организмов. Иван Григорьевич определял жизненную форму как общий облик – габитус растения, обусловленный своеобразием его системы подземных и надземных вегетативных органов, формирующихся в онтогенезе в результате роста и развития растений в определенных условиях среды. Позднее он написал о жизненной форме более емко и кратко: “габитус растения, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды”. Особо подчеркнута мысль о том, что “общий облик или габитус растения есть итог и внешнее выражение его жизнедеятельности в определенных условиях среды” [Серебряков, 1962, с. 67]. В связи с этим определены три аспекта изучения жизненных форм растений: 1) разнообразие и признаки, его определяющие; 2) связи с внешней средой (эфармония жизненных форм); 3) историческое развитие, эволюция. Установлены и способы разработки проблем: системный подход, структурный анализ, онтогенетический метод. В результате, объектом научного исследования в рамках экологической морфологии оказалось живое растение, а растительная форма рассматривалась в динамике: под формой стали понимать не только габитус, но и процесс ее становления. Иван Григорьевич понимал морфологию как науку о морфогенезе растительной формы на уровне и органа, и организма. Кроме того, он ввел в морфологические исследования представления о времени как о четвертом измерении и основополагающей категории в формировании структурной организации растений, рассматривая время в разных масштабах: длительность вегетационного сезона, время онтогенеза, отрезок исторического развития в ходе эволюции. Иван Григорьевич предвосхитил идею о модульности растений, воспринимая растение как систему соподчиненных структурно-биологических единиц разного ранга: годовые побеги, монокарпические побеги, скелетные оси, парциальные кусты. Эти структурные единицы он понимал и как единицы морфогенеза, поэтому целое растение, по его определению, является пространственно-временной системой

структурно-биологических единиц, сменяющих друг друга в пространстве и во времени.

В результате сформировалась особая наука о жизненных формах растений – экологическая морфология. Биологическая составляющая этой науки была значима с самых первых работ. Поэтому А. П. Хохряков [1975] предложил считать понятия “жизненная форма” синонимом “биоморфы”, “экологическая морфология растений” – “биоморфологии”. Он охарактеризовал биоморфологию как особую науку и определил ее как учение о биоморфах, их строении, развитии в онтогенезе, распространении, экологии и эволюции. Истоки биоморфологии как науки, без сомнения, находятся в рамках исследований Ивана Григорьевича и его последователей. В то же время как современная пограничная область биологического знания она связана с систематикой, морфологией, экологией, физиологией, биологией развития, биоценологией, биогеографией, эволюционным учением и др.

В зависимости от предмета изучения выделяется несколько направлений биоморфологических исследований. Структурные исследования посвящены описанию жизненных форм и их классификации, установлению коррелятивных связей между биоморфологическими признаками и физиологическими процессами, обусловленными генетическими изменениями. Онтогенетическое направление пополняет научное знание представлениями об изменениях жизненных форм в онтогенезе. Экологическая биоморфология изучает изменчивость габитуса растений в различных условиях среды и выясняет адаптивное значение биоморфологических признаков по отношению к отдельному фактору или комплексу факторов. Географическое направление обеспечивает познание физиономической или фитоценотической роли биоморф и их спектров в различных природных зонах и горных поясах, а также растительных сообществах. Эволюционные исследования связаны с выяснением направлений, путей и механизмов взаимоотношений жизненных форм, модусов и процессов формирования структур растений в филогенезе.

Более чем за 50-летний период развития учения о жизненных формах без непосред-

ственного участия Ивана Григорьевича его последователи внесли весомый вклад в развитие представлений о габитусе растений [Экологическая морфология..., 2012]. Главная задача данного сообщения – подвести некоторый итог, отметить основные составляющие современного знания о жизненных формах растений.

Признавая определение жизненной формы И. Г. Серебрякова [1962], установлено, что габитус растения не постоянен в течение жизни. Существенно влияют на него онтогенетическое состояние и сезонное развитие особи, условия среды обитания. На основании этого А. П. Хохряков [1978] внешний облик растения в конкретном онтогенетическом состоянии назвал “онтобиоморфой”. Он также отмечал, что в течение жизни растение может существовать в виде нескольких функциональных категорий жизненных форм, “...разных стадий в онтогенезе одного вида, выполняющих различные, отличные от жизненных форм других стадий функции, идентичные функциям жизненных форм подобных же стадий у других видов” [Хохряков, 1981, с. 170]. Это: 1) основная – “взрослая” – жизненная форма: габитус особей в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии (жизненная форма в понимании И. Г. Серебрякова), которую обычно имеют в виду при описании растения и обсуждении эволюции биоморф; 2) расселительная – споры, семена, плоды; 3) гаметическая – гаметы, находящиеся в водной среде (если таковые присутствуют). Каждая категория представляет особую форму жизни, которая занимает свое место в экономике природы, имеет свои экологию и биологию, особые приспособления и нормы реакции (поведения), пути адаптаций и, следовательно, эволюции.

Как уже отмечалось, Иван Григорьевич по-новому оценивал процесс и роль изменения габитуса растений в формировании приспособленности их к условиям среды. Он отмечал влияние внешних и внутренних факторов на облик растений, указывал на закономерное повторение сходных элементов в индивидуальном развитии, смену габитуса в течение жизни, четко разделив три понятия: онтогенез, морфогенез и онтоморфогенез. Онтогенез – индивидуальное развитие: от рождения (зиготы, сформированного се-

мени, прорастания семени) до естественно-го отмирания всего организма, в том числе его вегетативных потомков. Морфогенез – процесс формообразования (заложение, рост и развитие) структур разного уровня у растений (органов, тканей, клеток, жизненной формы или отдельных ее модулей). Онторморфогенез – развитие структуры особи в онтогенезе. В конкретном случае – изменение габитуса в процессе индивидуального развития растения.

Ко второй половине XX в. изучены основные жизненные формы и онтогенез большого числа видов растений. На основе анализа работ последователей Ивана Григорьевича О. В. Смирнова с соавт. [1976] описали два этапа и 16 возможных фаз морфогенеза в индивидуальном развитии растения. Первый этап – от прорастания семян до вегетативного размножения со следующими фазами морфогенеза: первичный побег, главная ось в виде симподия-монохазия, первичный куст, рыхлый куст, дерновина, куртина, первичный побег или главная ось в виде симподия-монохазия с диффузным подземным (и надземным) ветвлением. Впоследствии дополнительно выделена фаза первичного разветвленного побега [Черёмушкина, 2004; Савиных с соавт., статья в настоящем журнале]. Второй этап – развитие серии особей последовательно возникающих поколений в клоне от начала морфологической дезинтеграции до гибели всего вегетативного потомства со следующими фазами морфогенеза: кустящаяся партикула, некустящаяся партикула, система парциальных кустов, парциальный куст, система парциальных побегов, моноподиально нарастающий парциальный побег, партикула с диффузным подземным ветвлением, неветвящаяся партикула. Позже у моноцентрических растений с полной морфологической дезинтеграцией описана фаза клона [Черёмушкина, Астапенков, 2014а].

Понятие “фаза морфогенеза” соотносится не только с представлением о структуре. Вслед за И. Г. Серебряковым и Е. Л. Нухимовским [1997] это понятие в данном контексте рассматривается еще и как процесс формирования (накопление определенных изменений, приводящих к переходу особи в новое качественное состояние) определенной структуры – онтобиоморфы [Серебрякова,

Фаза морфогенеза как процесс и результат

Процесс	Результат (онтобиоморфа)
Моноподиальное нарастание	Первичный побег, разветвленный первичный побег
Симподиальное нарастание	Главная ось
Кущение	Первичный куст, дерновина
Морфологическая дезинтеграция	Парциальный куст, партикула, система парциальных кустов, парциальный побег, клон

1980; Журавлева, Савиных, 2013; Черёмушкина, Асташенков, 2014б]. Мы предлагаем рассматривать понятие “фаза морфогенеза” в динамическом (как процесс) и статическом (как результат) аспектах. Первый – это преобразование, переход, изменения, накопление изменений, приводящих к переходу особи в новое качественное состояние. Результат – онтобиоморфа – габитус, сформировавшийся в ходе этих преобразований. Представления о двух аспектах понятия “фаза морфогенеза” отражены в табл. 1.

Таким образом, понятие “фаза морфогенеза” можно использовать для характеристики и процесса, и результата изменений жизненной формы. Но онтобиоморфа – всегда новое структурное качество, результат определенных изменений предыдущей онтобиоморфы одной особи.

Фазы онтоморфогенеза соответствуют одному или нескольким онтогенетическим состояниям, поэтому они указываются в характеристике онтобиоморфы. Однако основную биоморфу определяют исключительно по габитусу растения в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии.

Строгая последовательность фаз онтоморфогенеза не всегда очевидна, поскольку развитие габитуса определяется не только генетической программой развития особи, но и средой обитания. В конкретных условиях формируется только то, что им соответствует, поэтому вместо обычно парциальных кустов могут возникнуть некустящиеся партикулы, симподий из парциальных побегов и т. п. Именно внешние условия определяют разнообразные типы поливариантности развития растений, описанные в многочисленных работах [Жукова, 1995; Современные подходы..., 2008; Актуальные проблемы..., 2012; статьи А. А. Асташенкова, Н. П. Сави-

ных с соавт., В. А. Черёмушкиной и А. А. Гусевой в настоящем журнале].

Если внешний облик растения в конкретном онтогенетическом состоянии определен А. П. Хохряковым как “онтобиоморфа”, то в определенную фазу сезонного развития он рассматривал габитус как “фенобиоморфу” [Хохряков, 1978; Современные подходы..., 2008]. Изучение онтогенеза разных видов привело к осознанию того, что в течение вегетационного сезона биоморфа меняется не только фенологически, но и структурно. Особенно наглядно чередование фенобиоморф наблюдается у некоторых явнополицентрических столонообразующих травянистых поликарпиков. Так, явнополицентрические особи *Allium sabulosum* Stev. ex Bunge [Черёмушкина, 2004], *Fragaria vesca* L. [Современные подходы..., 2008] существуют в течение короткого времени вегетационного сезона. После отмирания первого междоузлия столонов они находятся в составе диффузного клона в виде моноцентрических особей. Закономерным и последовательным чередованием этих двух фенобиоморф (явнополицентрическое и моноцентрическое растение) в течение вегетационного периода обеспечено не только длительное существование растения, но и расселение и многократное заселение им одной территории в течение жизни. Такое же чередование фенобиоморф наблюдается у однолетних вегетативного происхождения – гидрофитов типа *Stratiotes aloides* L. [Современные подходы..., 2008] и гигрогелофитов, подобных *Rorippa amphibia* (L.) Bess. [Шабалкина, Савиных, 2012]. Наличие в онтогенезе этих видов фенобиоморфы “явнополицентрическое растение” обеспечивает им обитание в условиях переменного увлажнения и водоемах.

Изучение структуры растений разных биоморф подтвердили предположение И. Г. Се-

Категории модулей в структуре цветкового растения

Признак	Категория модулей		
	элементарный	универсальный	основной
Структура	Узел, междоузлие, лист, почка или ее производные	Одноосный побег	Побеговая система на основе универсального модуля или его части: парциальный куст, симподий-монохазий
Время	Один пластохрон	Длительность деятельности апикальной меристемы	Период морфологической целостности или длительность жизни исходного универсального модуля или его части
Место в побеговой системе растения	Элементарная единица побега	Элементарная единица побеговой системы	Элементарная единица особи, определяющая тип биоморфы

ребрякова о модульной организации. Морфогенез растений значительно отличается от формирования тела у других организмов. У большей части животных, особенно позвоночных, морфогенез предшествует росту. Растение, в отличие от них, морфологически непрерывно, все части его пространственно и физиологически связаны между собой и обособлены от других организмов [Шафранова, 1990]. Кажущиеся изолированными при первом взгляде на поверхности субстрата надземные побеги и их системы могут быть соединены корневищами или другими коммуникационными образованиями. Такая структура представляет собой единый организм – сложный индивид (в понимании Г. Г. Левина [1961]). 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. С образованием клона жизнь особи продолжается в индивидуальном развитии дочерних особей, а исходное растение становится практически бессмертным.

Кроме того, у растений на эмбриональной стадии развития невозможны преобразования, значительно меняющие их внешний облик. Рост и морфогенез у них параллельны и взаимозависимы. Как и у гидроидных полипов [Марфенин, 1999], морфогенез у растений циклический – с регулярным возвращением в исходное стартовое состояние. Такими стартовыми структурами являются апекс

побега, постоянно обновляющийся после заложения очередного метамера, почки регулярного возобновления, спящие или обогащения. Поэтому онтогенез растений регулируется несколькими программами развития (побега, корня, листа и других более крупных структурных единиц: первичного побега, первичного и парциального кустов, главной оси (симподия-монохазия) и т. п.). Как справедливо указывали М. Бигон с соавт. [1989], для того, чтобы познать индивидуальное развитие целостного организма растения, необходимо знать развитие каждого модуля от рождения до его смерти. В связи с этим в результате новых полученных данных и их анализа Л. Е. Гатцук [Современные подходы..., 2008] выделила в структуре растения 12 иерархически соподчиненных единиц побегового тела растения. Ее представления применялись при описании морфогенеза кустарничков р. *Thymus* [Колегова, Черёмушкина, 2012]. Н. П. Савиных [Савиных, 2006; Современные подходы..., 2008] предложила для характеристики структурной организации особи три категории модулей: элементарный, универсальный и основной (табл. 2). Они представляют собой три самостоятельные структурные единицы особого строения в побеговом теле растения, занимают собственное место в нем и формируются в течение определенного промежутка времени. В характеристике этих категорий модулей реализуется учет предложенного И. Г. Серебряковым четвертого измерения –

времени – при характеристике жизненных форм.

Характеристика структуры растения с позиций модульной организации – один из аспектов реализации системного подхода в их изучении. Кроме того, системный подход используется и при детальном описании структурно-функциональных зон в пределах монокарпического побега, особенно у трав.

В связи с гетерогенностью среды обитания у наземных трав сезонного климата универсальный модуль – монокарпический побег [Серебряков, 1952], жизненный цикл которого заканчивается образованием из его апикальной меристемы цветка или соцветия. После плодоношения он отмирает полностью или частично с образованием из нижней части резиды [Нухимовский, 1969] с почками возобновления. Такой монокарпический побег образован разнообразными элементарными модулями. Это связано с дифференциацией отдельных элементарных модулей по выполняемым функциям и выделением в связи с этим нескольких структурно-функциональных зон. В разное время разными авторами определен спектр этих зон: торможения, возобновления, обогащения, главного соцветия, нижняя зона торможения [Мусина, 1976], средняя и верхняя зоны торможения [Борисова, Попова, 1990], скрытогенеративная зона [Савиных, 1999], интеркалярная зона торможения [Асташенков, статья в настоящем журнале]. Структурно-функциональные зоны в пределах монокарпического побега расположены последовательно: нижняя зона торможения – зона возобновления – средняя зона торможения – зона обогащения (скрытогенеративная в случае заложения, но не развертывания паракладиев) – верхняя зона торможения – главное соцветие. Каждая из них выполняет собственные функции.

Нижняя зона торможения служит в основном для запаса питательных веществ. Она представлена метамерами с чешуевидными или в значительной степени измененными листьями и спящими почками, с разной степенью запаса питательных веществ в стебле. В зоне возобновления располагаются почки возобновления, за счет которых растения возобновляются, ось побега может дополнительно служить местом запаса питательных веществ и нести листья нижней (чешуи) или

срединной (ассимилирующие) формаций. Средняя и верхняя зоны торможения, несущие преимущественно листья срединной формации, выполняют функцию фотосинтеза. В этих зонах, если и образуются боковые почки, то они не реализуются или отмирают. В зоне обогащения из пазушных почек образуются вегетативные или генеративные побеги, что увеличивает фотосинтез и репродукцию. Зона главного соцветия обеспечивает саморепликацию растения путем семенного размножения.

При одновременном с нарастанием, цветением и плодоношением появлении придаточных корней монокарпический побег становится автономным образованием. У него имеются собственные системы корневого и воздушного питания, саморепликации. Все это ослабляет внутренние связи организма при отсутствии систем внутренней регуляции и сопряженности между отдельными элементами особи (монокарпическими побегами). В то же время в результате дифференциации частей усиливаются связи внутри самого универсального модуля. Таким образом, внутри побеговой системы целостного растения отграничивается самостоятельная автономная система, меньшая по размерам и длительности жизни, но с более сопряженными собственными элементами (элементарными модулями), что и обеспечивает независимость ее от целого организма. Видимо, следует действительно признать монокарпический побег (в смысле И. Г. Серебрякова [1952]) наивысшей формой дифференциации универсального модуля у трав с ортотропными и анизотропными побегами. В своем развитии монокарпический побег проходит последовательно ряд фаз, определенных Иваном Григорьевичем с дополнениями Т. И. Серебряковой [1971]: почка, промежуточная, вегетативного ассимилирующего побега, бутонизации, цветения и плодоношения, вторичной деятельности.

У стелющихся или ползучих олигокарпических побегов многолетних трав (например, у *Veronica officinalis* L.) структурно-функциональные зоны другие: вегетативная (от первого вегетативного элементарного модуля до первого вегетативно-генеративного с пазушным соцветием или цветком), вегетативно-генеративная (от первого до последнего ве-

гетативно-генеративного элементарного модуля с пазушным соцветием или цветком) и вторичного вегетативного нарастания из таких же модулей, что и вегетативная; возобновление и ветвление растения диффузное, зона возобновления не выделяется [Savinykh, 2003; Савиных, 2006].

Такое строение универсальных модулей характерно для наземных трав, преимущественно мезофитов и ксерофитов. В условиях переменного и повышенного увлажнения дифференциация участков побега и его развитие меняются. В условиях достаточной влажности и освещенности после цветения почки средней зоны торможения реализуются у *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Caltha palustris* L. [Мальцева, 2009], *Rorippa amphibia* (L.) Bess. [Шабалкина, Савиных, 2012] и ряда других растений в специализированные побеги – вегетативные диаспоры. У гидрофитов это приводит к формированию побеговых систем нескольких порядков ветвления из монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития, возникших из почек обогащения – итеративному ветвлению, – что обеспечивает значительное разрастание и расселение плавающих (*Hydrocharis morsus-ranae* L., *Stratiotes aloides* L.) и закрепленных в субстрате растений (виды родов *Potamogeton* и *Sparganium*). В результате средняя зона торможения, кроме ассимилирующей, выполняет дополнительные функции – возобновления и расселения; при этом степень дифференциации монокарпических побегов снижается.

У древесных растений по сравнению с травами элементарные модули менее вариативны, но более разнообразны универсальные модули. Это показано С. Б. Кузнецовой, В. А. Черёмушкиной и А. А. Гусевой в статьях настоящего журнала.

Универсальные модули входят в состав более сложного образования в иерархии побеговых систем растения – основного модуля, который хорошо отграничен в пространстве. У наземных трав с ортотропными и анизотропными побегами основной модуль может быть представлен парциальным кустом, осью в виде симподия-монохазия и т. п.; со стелющимися и ползучими побегами он имеет вид системы побегов 3–4-х порядков ветвления; у дерева – это ветвь от ствола, у кустарничков и кустарников – система побега

формирования в смысле М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [Современные подходы..., 2008].

Вегетативно подвижные растения с ранней полной морфологической дезинтеграцией недолго сохраняются в виде мультимодульного организма из нескольких основных модулей. Так, водные и прибрежно-водные травы после морфологической дезинтеграции состоят всего из одного основного модуля. В ряде случаев, как у *Veronica anagallis-aquatica* L. и *Caltha palustris* L. [Савиных, 2006], автономными становятся отдельные монокарпические побеги, и основной модуль у них совпадает с универсальным. Он упрощается также и при переходе с автотрофного питания на гетеротрофное у видов сем. Ericaceae и некоторых Orchidaceae [Современные подходы..., 2008].

Основной модуль определяет тип основной биоморфы, которая применяется обычно при классификации. И. Г. Серебряков [1962] создал систему жизненных форм растений, основанную на длительности жизни целостных растений, их надземных осей и листьев, типе подземных органов у многолетних трав. В ходе дальнейших разработок предложены другие системы, основанные на иных признаках. По фитоценологическому воздействию особи на среду О. В. Смирнова с соавт. [1976] разделили биоморфы на моноцентрические, неявнополицентрические, явнополицентрические. Н. И. Шорина [1994] дополнила этот спектр ацентрической биоморфой. Фитоценологическое воздействие определяется размерами фитогенного поля, наличием/отсутствием и способом морфологической дезинтеграции особи. О. В. Смирнова с соавт. определяют ее по наличию/отсутствию специализированных структур как специализированную и неспециализированную, по полноте партикуляции – как полную и частичную, по времени образования в онтогенезе – как раннюю и позднюю. Эти характеристики в значительной степени детализируют облик растения, обеспечивают понимание биологической и экологической сущностей морфологических преобразований, их адаптивного значения. Характеристики биоморф по указанным признакам помещены в табл. 3.

На основе выше описанных представлений созданы системы жизненных форм рас-

Биоморфы растений по фитоценологической классификации

Признак	Тип биоморфы		
	моноцентрическая	невнополицентрическая	явнополицентрическая
Пространственное расположение корней, побегов, почек возобновления	Сосредоточены в одном центре	Сосредоточены в нескольких близко расположенных удаленных центрах	Сосредоточены вдоль побегов
Фитогенное поле	Один источник, концентрическое	Множество сближенных источников, концентрическое	Множество сближенных источников, протяженное
Распределение биомассы	Равномерно распределена по площади, занимаемой генетой	Равномерно распределена по площади, занимаемой генетой, рамегой	Равномерное распределение биомассы по всей площади раметы, генеты
Число центров разрастания	Один	Один – много, различимы слабо	Не выражены
Границы фитогенных полей отдельных рамет	Перекрываются	Перекрываются	Накладываются, пересекаются
Активность расселения	Вегетативно неподвижны	Вегетативно слабоподвижны	Вегетативно подвижны
Счетная единица популяции	Генета	Генета, рамета	Чаще рамета
Дезинтеграция в онтогенезе	Отсутствует, полная или частичная, поздняя или ранняя, неспециализированная	Полная или частичная, поздняя или ранняя, неспециализированная	Полная, ранняя неспециализированная

тений отдельных таксонов [Шорина, 1994; Черёмушкина, 2004; Савиных, 2006; Денисова, 2008; статья Н. А. Карнауковой в настоящем журнале].

В настоящее время Н. П. Савиных определен алгоритм описания жизненных форм с этих позиций, который включает следующие характеристики габитуса растения [Фундаментальная и прикладная биоморфология..., 2014]:

1. Число цветений: монокарпики, поликарпики.

2. Фитоценотическая характеристика (воздействие на среду): моноцентрическое, неявнополицентрическое, явнополицентрическое, ацентрическое растение.

3. Длительность жизни надземных осей:

3.1. Древесные (деревья, кустарники, кустарнички).

3.2. Полудревесные.

3.3. Травы:

3.3.1. Многолетние – по типу подземных органов: корневищные (длинно – и коротко-), стержнекорневые, кистекоорневые, луковичные, клубневые и т.д.

3.3.2. Однолетние.

3.3.3. Однолетние вегетативного происхождения.

4. Морфологическая дезинтеграция:

4.1. По времени (ранняя, нормальная, поздняя).

4.2. По наличию специализации (специализированная, неспециализированная).

4.3. По интенсивности (полная, неполная).

Многообразие жизненных форм растений возникло в ходе эволюции в результате их адаптации к меняющимся условиям среды. Исследования последних лет подтвердили предположение И. Г. Серебрякова об эволюционной системе биоморф как системе параллельных рядов жизненных форм, своеобразно и с различной полнотой повторяющих все этапные формы от деревьев до травянистых многолетников [Серебряков, 1962, с. 118–119] в конкретных таксонах [Байкова, 2006; Савиных, 2006; и др.]. Сходные адаптации к конкретным условиям среды установлены для растений разных таксономических групп в условиях переменного увлажнения [Мальцева, 2009; Вишницкая, 2009; и др.]. В настоящем журнале в статьях А. А. Асташенкова, И. А. Гетманец, Е. Б. Таловской, В. А. Черёмушкиной и А. А. Гусевой на примере кон-

кретных таксонов показаны сходные ряды изменений жизненных форм, обусловленные закономерной изменчивостью их побегов. Эти ряды изменений подобны гомологическим рядам наследственной изменчивости, описанным Н. И. Вавиловым, но находятся в полной зависимости от экологических условий.

В конце XX и особенно в начале XXI в. биоморфология пополнилась новыми идеями. С конца прошлого века все большее число исследователей указывают на роль соцветия в формировании внешнего облика растения и его жизненных форм [Байкова, 2006; Савиных, 2006; и др.]. Под влиянием работ разных авторов соцветие признается частью габитуса. После опубликования работы F. Hallé, R. A. A. Oldeman [1970] об архитектурных моделях тропических растений такая концепция и представленная позднее концепция реитерации [Hallé et al., 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007] стали применяться для описания структуры кроны древесных растений умеренной зоны (статья М. В. Костиной с соавт. в настоящем журнале). На основании работы F. Hallé, R. A. A. Oldeman Т. И. Серебрякова [1977] разработала представление о моделях побегообразования у трав, М. В. Марков [1990] – об архитектуре у малолетников. По способу нарастания побеговых систем (моноподиального или симподиального) и типу побегов по длине междоузлий (розеточные, полурозеточные и удлиненные) Т. И. Серебрякова описала четыре модели побегообразования: симподиальная длинопобеговая, симподиальная полурозеточная, моноподиальная полурозеточная и моноподиальная длинопобеговая плагиотропная. В пространство логических возможностей не вписались моноподиальная полурозеточная и симподиальная розеточная модели, которые описаны позже и охарактеризованы нами в специальном разделе коллективной монографии [Актуальные проблемы..., 2012]. Здесь же дана детальная характеристика моделей побегообразования однолетников и их архитектуры, представления о соотношении модели побегообразования и архитектурной модели у многолетних трав.

В настоящее время биоморфология не только развивается как самостоятельная наука, но и интегрируется в другие области изучения растений [Современные подходы...,

2008; Актуальные проблемы..., 2012; Фундаментальная и прикладная биоморфология..., 2014; Труды..., 2014]. Как справедливо замечено Ю. Е. Алексеевым и П. Ю. Жмылевым [Труды..., 2014], современное состояние знания о жизненных формах растений соответствует предположению И. Г. Серебрякова о том, что ближайшие десятилетия дадут многое для понимания эволюции жизненных форм, ознаменовав новую эпоху в учении о жизненных формах растений.

Прежде всего, это расширение спектра объектов исследований за счет представителей всех царств биосферы. Так, изучаются биоморфы папоротникообразных [Шорина, 1994; Гуреева, 2001; Державина, 2006; и др.], лишайников [Суетина, Глотов, 2010; и др.]. Интенсивно исследуются биоморфы водных и прибрежно-водных растений [Современные подходы..., 2008; Савиных, 2009; Актуальные проблемы..., 2012; Фундаментальная и прикладная биоморфология..., 2014; Беляков, Лапиров, статья в настоящем журнале], и предложено несколько классификаций жизненных форм отдела “Водные травы” в системе И. Г. Серебрякова [Свириденко, 1991; Савиных, 2009; Жмылев и др., 2012]. Со структурных позиций исследуются полудревесные растения [Асташенков, 2014; статьи Асташенкова и Черёмушкиной, Гусевой в настоящем журнале]. Необходимость их изучения обусловлена отсутствием четких критериев разделения полукустарничков и полукустарников, так как до сих пор не выявлено четкой связи между структурой побегов, характером их сочленения и жизненной формой.

Большое значение для дальнейшего развития биоморфологии имеет выяснение роли модулярности в адаптациях и эволюции с позиций системного подхода, выявление систем параллельных рядов жизненных форм при освоении растениями разнообразных сред. Необходимо распространение биоморфологических знаний в фундаментальные исследования, особенно при молекулярных, генетических и других высокоточных методах изучения растений. В противном случае полученные экспериментальными методами данные трудно применить для объяснения очевидных для морфолога механизмов структур-

ных преобразований конкретного растения или таксона в целом. Это будет способствовать более аргументированному объяснению механизмов и особенностей адаптаций, эволюции растений.

При внедрении новых сведений об особенностях формирования габитуса и структурной организации биоморф в прикладные исследования станет возможно по-новому оценить данные по экологическому мониторингу, введению в культуру новых видов растений, характеризовать и сравнивать флоры регионов, формулировать подходы к определению статуса охраняемых видов растений и рациональному природопользованию в стратегии устойчивого развития общества. Так, успешно использованы современные знания о жизненных формах при характеристике растительности Л. Е. Гатцук [2010], флористическом анализе Б. Ю. Тетерюком [2012], для составления программ сохранения отдельных видов растений [Пичугина, Савиных, 2006], при изучении онтогенеза и популяций растений [Шафранова и др., 2009]. Настало время описания растения для целей систематики с учетом его основной биоморфы. Поэтому одна из главных задач биоморфологии на современном этапе – внедрение биоморфологического подхода для характеристики растения как целостного объекта в фундаментальные и прикладные ботанические и экологические исследования.

В настоящем выпуске журнала представлены статьи о разных биоморфах: древесные (деревья, кустарники, кустарнички), полудревесные (полукустарники и полукустарнички), разнообразные травы (наземные, прибрежно-водные и водные). Описана структура особей и морфологические механизмы адаптации растений к условиям среды обитания. Материалы отражают основные направления их изучения в рамках современной биоморфологии.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 13-04-01057-а, № 15-04-02857-а.

ЛИТЕРАТУРА

Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. Киров: ООО “Радуга-ПРЕСС”, 2012. 610 с.

- Астащенко А. Ю. Онтогенез и характеристика ценопопуляции *Nepeta Olgae* Rgl. (Lamiaceae) // Биоразнообразие, сохранение и рациональное использование генофонда растений и животных: мат-лы Междунар. конф. Ташкент: Изд-во Ин-та генофонда растений и животных, 2014. С. 212–214.
- Байкова Е. В. Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука, 2006. 248 с.
- Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1425.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества: в 2 кн. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.
- Вишницкая О. Н. Биоморфология некоторых сплавинобразующих гигрогелофитов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 19 с.
- Гатцук Л. Е. Опыт применения спектров жизненных форм к характеристике сообществ // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: мат-лы Всеросс. конф. “Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера” / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 55–66.
- Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.
- Денисова Г. Р. Жизненные формы рода *Dracosephalum* L. горных систем Северной Азии // Изв. Акад. наук респуб. Таджикистан. Отд. биол. и мед. наук. Душанбе. 2008. № 3 (164). С. 22–29.
- Державина Н. М. Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптациогенезом: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 50 с.
- Жмылев П. Ю., Леднев С. А., Щербаков А. В. Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации // Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memorem: сб. ст. / под ред. А. К. Тимонина. М.: МАКС Пресс, 2012. С. 101–128.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1995. 222 с.
- Журавлева И. А., Савиных Н. П. Онтоморфогенез паслена сладко-горького // Вестн. Тюм. гос. ун-та. Сер. медико-биол. науки. 2013. № 6. С. 7–14.
- Колегова Е. Б., Черемушкина В. А. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 2. С. 173–183.
- Левин Г. Г. Проблема индивидуальности у растений // Там же. 1961. Т. 43, № 3. С. 432–447.
- Мальцева Т. А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 22 с.
- Марков М. В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1990. 186 с.
- Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6–17.
- Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.
- Нухимовский Е. Л. О термине и понятии каудекс. 2. Современное состояние вопроса // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед. 1969. № 2. С. 71–78.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1. 630 с.
- Пичугина Е. В., Савиных Н. П. Особенности онтогенеза *Jurinea cyanoides* (Asteraceae) на северной границе ареала // Раст. ресурсы. 2006. Вып. 3. С. 10–25.
- Савиных Н. П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophyllariaceae) и происхождение полурозеточных трав // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 20–31.
- Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.
- Савиных Н. П. Биоморфология и система жизненных форм водных и прибрежноводных растений // Тр. VIII Междунар. конф. по морфологии растений памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых / под ред. В. П. Викторова. М.: Изд-во МПГУ, 2009. Т. 2. С. 173–182.
- Свириденко Б. Ф. Жизненные формы растений Северного Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 76, вып. 5. С. 687–698.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
- Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75–86.
- Серебрякова Т. И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразований // Там же. 1977. Т. 82, вып. 2. С. 112–128.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
- Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров, 2008. 355 с.
- Суетина Ю. Г., Глотов Н. В. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg. // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 1. С. 32–40.
- Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100 летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). М.: Изд-во МПГУ, 2014. Т. 1, 2.
- Тетерюк Б. Ю. Биоморфологическая структура флоры древних озер европейского Северо-Востока России // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 2. С. 231–245.
- Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Киров: ООО “Радуга-ПРЕСС”, 2014. 358 с.
- Хохряков А. П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с.
- Хохряков А. П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 3. С. 357–372.
- Хохряков А. П. Категории жизненных форм у растений и их эволюция // Там же. 1981. Т. 42, № 2. С. 169–180.

- Черёмушкина В. А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2004. 280 с.
- Черёмушкина В. А., Астащенко А. Ю. Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Nepeta podostachys* Benth (Lamiaceae) в условиях Таджикистана // Растит. мир Азиатской России. 2014а. № 3(14). С. 32–38.
- Черёмушкина В. А., Астащенко А. Ю. Морфологическая адаптация видов рода *Panzerina* (Bunge) Sojak (Lamiaceae) к различным условиям обитания // Сиб. экол. журн. 2014б. № 5. С. 689–695 [V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov. Morphological Adaptation of *Panzerina* Sojak (Lamiaceae) Species to Various Ecological Conditions // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 7, N 5. P. 520–525].
- Шабалкина С. В., Савиных Н. П. Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae) // Раст. ресурсы. 2012. Т. 48, вып. 3. С. 315–325.
- Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия “растение”) // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 6–7.
- Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е., Шорина Н. И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М.: Изд-во МПГУ, 2009. 86 с.
- Шорина Н. И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Экологическая морфология сосудистых растений: библиогр. указ. лит. на рус. яз. (с начала XX в. по 2010 г.) / сост. Т. А. Безделева. Владивосток: Дальнаука, 2012. 512 с.
- Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений // Труды МОИП. М., 1976. Т. 42. С. 9–44.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99, Iss. 3. P. 375–407.
- Hallé F., Oldemann 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. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 442 p.
- Savinykh N. P. Biomorphology of *Veronica* of Russia and neighbouring states // Wulfenia. Mitteilungen des Kärntner Botanizentrums Klagenfurt. 2003. Vol. 10. S. 73–102.

Biomorphology: Current Status and Prospects

N. P. SAVINYKH¹, V. A. CHERYOMUSHKINA²

¹ Vyatka State University of Humanities
610007, Kirov, Lenina str., 198
E-mail: savva_09@mail.ru

² Central Siberian Botanical Garden, SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: cher.51@mail.ru

On the basis of the concepts of I. G. Serebryakov (the founder of the science of plant life forms) and the analysis of current data the main directions of research and achievements of Russian botanists in the studying of life forms, as well as prospects for the development of biomorphology were shown.

Plants were assessed as a distinctive group of living beings in the context of biological systems integrity. New approaches to habit characteristics, morphogenesis stages in relation to individual variations in ontogenesis, and classifications of plant life forms were considered. The role of systemic and dynamic approaches in description of plant life forms as modular organisms and the role of time as the fourth dimension and fundamental category in plant habit formation were discussed. I. G. Serebryakov's assumption of an evolutionary system of biomorphs as the system of parallel series of life forms similar to homologous series of hereditary variation was confirmed.

Key words: biomorph, boimorphology, ontomorphogenesis, module, shoot formation model.