
МАТЕРИАЛЫ
КОНФЕРЕНЦИИ

УДК 581.412

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

© 2019 г. Н. П. Савиных[@]

Вятский государственный университет, Россия, 610000 г. Киров, ул. Московская, 36

[@]E-mail: savva_09@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2018 г.

После доработки 31.07.2018 г.

Принята к публикации 31.07.2018 г.

Изучено биоморфологическое разнообразие прибрежно-водных трав, существующих в основном в виде мало- и однолетних вегетативного происхождения, замещающих много- и двулетних, однолетних, двулетних и озимых монокарпиков. Обнаружено, что некоторые виды в зависимости от условий увлажнения и сезона года представлены разными основными биоморфами и фенобиоморфами. Определены модусы морфологической эволюции: на уровне особей – аббревиации; на уровне побегов и их частей – аббревиации и обусловленные ими пролонгации; корней – пролонгации. Отмечена роль особенностей развития монокарпических побегов в специфике габитуса мало- и однолетних вегетативного происхождения.

DOI: 10.1134/S0002332919010119

Биоразнообразие как разнообразие жизни во всех ее проявлениях функционально оценивается через спектр жизненных форм–биоморф–экобиоморф. Возникновение биоморфологического биоразнообразия – ведущий фактор в формировании и обеспечении целостности растительных сообществ. Именно жизненная форма эдификатора определяет условия и тип биоценоза: в лесу – дерево, на лугу и в степи – многолетние травы и т.п. Одно из условий устойчивого существования экосистемы в ранге биогеоценоза не столько видовое разнообразие, сколько спектр жизненных форм растений и определяемое их габитусом совместное вписывание в среду – образное выражение Марфенина (Марфенин, 1999).

Для растений внешняя форма организма имеет особое значение. Поскольку они взаимодействуют с окружающей средой через наружную поверхность, положение органов скоррелировано с габитусом. В большей степени за счет ростовых процессов через изменение формы на уровне побегов, их систем и корнеобразования растения перемещаются в пространстве, изменяется онтогенез, возникают преадаптации, обеспечивающие эволюционные изменения.

Учение о жизненных формах растений как об общем облике (габитусе) особи, обусловленном своеобразием его системы вегетативных надземных и подземных органов, формирующемся в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды (Серебряков, 1962), стало основой

современной биоморфологии (Хохряков, 1981). Предложенную систему жизненных форм наземных растений (Серебряков, 1962) дополнили новыми признаками для описания их габитуса (Ценопопуляции..., 1976; Шорина, 1981). Позднее была предложена классификация не рассмотренного в этой системе отдела “Водные травы” с подотделами “Земноводные”, “Плавающие и подводные травы” (Савиных, 2003, 2009; Жмылев, Гололобова, 2009; Жмылев и др., 2012, 2013, 2017). Сформировалась концепция множественной синтетической классификации жизненных форм (Мейен, 1978; Шорина, 1994), когда биоморфу определяют по большому числу признаков, которые дополняют и детализируют характеристику внешнего облика растения. При таком подходе расширяются возможности сравнения рассматриваемого габитуса и габитуса близкородственных видов, других представителей конкретной эколого-фитоценотической группы, в том числе для выяснения эволюционных изменений жизненных форм растений.

Оценка преобразований жизненных форм растений на основе подходов, используемых при проведении подобных исследований у животных (Северцов, 1935) с позиций филэмбриогенезов, затруднена в связи с тем, что значимые изменения особи на эмбриональной стадии развития из-за небольших размеров зародыша невозможны. Но как модульные организмы (Савиных, 2007; Savinykh, 2015) они, особенно многолетние, в течение жизни многократно возвращаются к стар-

товому состоянию зачатка — почке. Морфогенез и рост у растений параллельны, взаимозависимы и продолжаются от прорастания семени до отмирания целостной особи, а у вегетативно-подвижных — до конца жизни всех потомков, возникающих при многократной морфологической дезинтеграции.

Т.И. Серебрякова (1983) продолжила работы Б.М. Козо-Полянского (1937) и А.Л. Тахтаджяна (1948) и на основе данных по биоморфологии цветковых растений, полученных в научной школе И.Г. Серебрякова, пришла к заключению, что изменения в онтогенезе особей и побегов можно приравнять к филэмбриогенезам (Северцов, 1935). Она описала модусы морфологической эволюции (базальные, медиальные и терминальные пролонгации, девиации и аббревиации) на уровне отдельных побегов и целостных особей у наземных растений и показала возможные способы возникновения жизненных форм современных цветковых, в том числе эдификаторов основных биомов суши.

Жизненные формы цветковых растений изменялись в ходе эволюции путем адаптаций к разнообразным условиям суши, а уже позднее — к существованию в условиях повышенной влажности и в воде (Серебряков, 1962). Современные обитатели водоемов — преимущественно вторично водные травы. Особая группа растений представлена видами, занимающими местообитания по окраинам водных объектов. Это территории суши с переменным увлажнением/обводнением по сезонам года: временно заливаемые участки с изменениями условий от высокого обводнения до почти полного высыхания с закрепленным (берега водоемов и водотоков) и с незакрепленным (пляжи, приречные пески, зона мелководий) субстратом; ежегодно заливаемые пойменные луга; не всегда заливаемые водой, но с меняющейся влажностью удаленные от русла участки на месте бывших небольших водоемов, степень увлажнения которых определяется уровнем воды в реках. Они заселены прибрежно-водными растениями (Лапиров, 2003; Папченков, 2003): воздушно-водными (гелофиты), растениями уреза воды (гигрогелофиты), а также земноводными и околоводными (гигро-мезо- и мезофитами). Отдельные возможные модусы эволюционных преобразований наземных растений-мезофитов в направлении освоения условий с повышенной влажностью были описаны ранее (Савиных, 2014а, б, 2015а, б; Савиных, Шабалкина, 2017а, б).

Цель работы — выяснение спектра модусов морфологической эволюции и их роли в формировании биологического разнообразия сообществ прибрежно-водных трав.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основу методологии исследования составило прежде всего представление о растении как об особой биологической системе — морфологически непрерывном организме, все части которого пространственно и физиологически связаны между собой и обособлены от других (Шафранова, 1990; Шафранова и др., 2009), а также признание в качестве структурной единицы длиннопобеговых и полурозеточных трав монокарпического побега (Troll, 1964; Серебряков, 1952), дифференцированного на структурно-функциональные зоны: возобновления, нижнюю (Мусина, 1976), среднюю и верхнюю зоны торможения, обогащения и главного соцветия (Борисова, Попова, 1990).

У трав-мезофитов после цветения и плодоношения надземные участки таких побегов отмирают, а из почек возобновления после одного периода покоя (в следующем году) развиваются такие же с последовательным прохождением фаз почки, вегетативного ассимилирующего побега, бутонизации—цветения—плодоношения (Серебряков, 1959), вторичной деятельности (Серебрякова, 1971). Эти растения представлены в основном типичными травянистыми многолетниками поликарпиками с долго (4–5 лет и более) сохраняющимися базальными участками монокарпических побегов в составе сложных многолетних побеговых систем. В связи с этим была выделена (Серебрякова, 1971) особая фаза в развитии монокарпического побега (вторичной деятельности) — существование базального его участка в виде резиды (Нухимовский, 1997) в составе многолетнего тела растения.

Исследование основано на сравнительном изучении биоморфологии и сезонного развития 52 видов цветковых растений из условий переменного увлажнения/обводнения и трав-мезофитов с позиций системного подхода (Серебряков, 1952), модульной организации (Савиных, 2007; Савиных, Мальцева, 2008), структурно-функциональной зональности побегов (Troll, 1964; Мусина, 1976; Борисова, Попова, 1990), моделей побегообразования (Серебрякова, 1977). В данном сообщении использованы в качестве модельных 26 указанных ниже видов. Полученные данные проанализированы на основе представлений (Серебрякова, 1983) о модусах морфологической эволюции растений.

Для удобства сравнения результаты исследования по биоморфологии модельных видов изложены в следующей последовательности местообитаний: участки, на которых вода стоит недолго во время половодья (гривы и другие возвышения на пойменных заливных лугах), прибрежно-водные мелководья с растениями уреза воды (гигрогелофиты) и воздушно-водными (низкотравные и высокотравные гелофиты). Отдельно представлена биоморфология растений, обитающих на подвижных субстратах — пляжах и галечниках.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На гривах и других возвышениях пойменных заливных лугов существуют травы гигромезофиты и мезофиты как *Veronica longifolia* L. (здесь и далее по тексту указаны модельные виды растений), *Thalictrum flavum* L. и др. Это — длиннокорневищные явнополицентрические многолетние травы с симподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования. Развитие и структурно-функциональная зональность монокарпических побегов у них аналогичны побегам трав-мезофитов. Отличие — в формировании и строении средней зоны торможения. Во время половодья в фазе вегетации у побега формируются метамеры с длинными междоузлиями и неразвитыми листьями. Этот участок служит в основном для выноса верхушки побега из воды и определен как средняя зона торможения 1. После выхода на поверхность воды формируется участок, типичный для этой зоны (с длинными междоузлиями и листьями срединной формации) — средняя зона торможения 2. После схода воды листья средней зоны торможения 1 отмирают, а из почек второго участка у некоторых видов развиваются боковые вегетативные побеги. За их счет поддерживается общая площадь ассимилирующей поверхности растения в целом. В некоторых случаях боковые побеги зацветают и включаются в состав зоны обогащения, повышая энергию семенного воспроизведения растения, но в этих условиях обитания они никогда не служат для вегетативного разрастания и размножения особи. Эти изменения побегообразования по сравнению с развитием побегов у длиннопобеговых длиннокорневищных трав-мезофитов можно оценить как аббревиации: терминальная в развитии листа (отсутствие внепочечной фазы его развития) и базальная — сокращение фазы почки в развитии боковых побегов.

У неявнополицентрических короткокорневищных *Polygonum bistorta* L. (Тихонова, 1975), *Gem rivale* L. (Петухова, 2000) и других, стержнекорневой /короткокорневищной *Sanguisorba officinalis* L. (Ермакова, Зайцева, 1993) модель побегообразования моноподиальная розеточная. Особи образованы многолетними осями, в развитии которых закономерно и последовательно чередуются участки с листьями срединной формации и пазушными почками и метамеры с однолетними вегетативно-генеративными побегами, которые у разных видов находятся в пазухах живых листьев срединной формации или на годовом приросте прошлого года. После перегнивания расположенных на поверхности частей многолетних органов из спящих почек метамеров глубже лежащих осей развиваются дополнительные аналогичные структуры. Они отличаются начальными этапами своего развития. У *P. bistorta* первыми формируются метамеры с длинными тонкими междоузлиями и редуциро-

ванными листьями. Такие участки по чисто морфологическому сходству иногда называют столонами (Тихонова, 1975). В отличие от однолетних последних эти структуры остаются живыми более одного года и выносят почку в приповерхностные слои почвы. На их верхушке впоследствии формируются клубнеподобные образования, которые по выходе почки на поверхность сменяются типичными эпигеогенными корневищами. Так растение возобновляется на занятой территории неоднократно. Видимо, поэтому *P. bistorta* встречается нечасто, но в виде достаточно больших по численности ценопопуляций. Это же, но в меньшей степени свойственно *S. officinalis*, вероятно, из-за особенностей онтоморфогенеза и существования этого растения на начальных этапах индивидуального развития в виде стержнекорневой, позднее в виде каудексовой и только после разрушения главного корня в виде короткокорневищной онтобиоморф.

Регулярное обновление побеговых систем за счет образования побегов формирования из спящих почек присуще кустарникам и кустарничкам. По-видимому, в условиях возвышенных участков пойменных лугов это свойство исходных биоморф и многолетних трав-мезофитов оказалось полезным, было подхвачено естественным отбором и обеспечило успешное длительное существование растений на занятой территории без активного вегетативного разрастания и размножения.

Таким образом, относительно сухие после схода воды территории, расположенные на возвышенных участках пойм, занимают растения с адаптациями, сформировавшимися в более ксерофитных условиях среды, или с незначительными девиациями (дифференциация средней зоны торможения на два участка) в результате терминальной аббревиации в развитии листа.

В условиях нижних ярусов травостоя (с повышенной влажностью и пониженной освещенностью) в этих же местах монокарпические побеги у *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., видов родов *Stellaria* L., *Callitriche* L., *Myosotis* L. ветвятся одновременно с цветением и формируются полегающие побеговые системы 2–3-х порядков. Осенью верхние и базальные участки исходных монокарпических побегов отмирают до места отхождения боковых. Последние обычно плагиотропные и обеспечивают вегетативное разрастание и возобновление особи в следующем году. У этих растений нет явно выраженных центров воздействия на среду. Часто в почти полном отсутствии придаточных корней, особенно у *M. trinervia* (L.) Clairv. и *Stellaria palustris* Retz., растения лишь через отмершие участки стебля по принципу капиллярности получают воду и существуют в виде ацентрических (Шорина, 1981) биоморф. Морфологическая дезинтеграция неспециализированная. У этих био-

морф также очевидна базальная аббревиация в развитии побега (сокращение фазы почки) и, как следствие, пролонгация в виде развития побеговых систем. Кроме того, происходит аббревиация онтогенеза особей семенного происхождения и рамет из-за ранней морфологической дезинтеграции, а в результате — пролонгация онтогенеза генеты, когда малолетнее и даже однолетнее растение благодаря регулярному вегетативному воспроизведению и размножению существует долгое время на однажды занятой территории и становится практически бессмертным.

Как было отмечено ранее (Папченков, 2003), среди прибрежно-водных растений есть виды, которые могут расти и в наземно-воздушной, и в водной средах, например лиановидный полкустарник *Solanum dulcamara* L. с акросимподиальным нарастанием побеговых систем (Журавлева, Бобров, 2012; Журавлева, Савиных, 2012; Коновалова, 2014). В течение одного вегетационного сезона у этих растений образуются побеги замещения нескольких порядков ветвления: типичные для трав-мезофитов монокарпические побеги возобновления и их боковые побеги, развивающиеся из почек без периода покоя. Последние структурно аналогичны монокарпическим побегам возобновления, но отличаются сокращением зоны возобновления до полной ее редукции у побегов последних порядков ветвления. Такие побеги названы монокарпическими силлептическими. В побеговой системе *S. dulcamara* их может быть до трех порядков ветвления. Побеги замещения, образующиеся в конце вегетационного периода, не успевают перейти к цветению и остаются вегетативными с неполным циклом развития (Серебряков, 1952). В результате за один вегетационный сезон развивается побеговая система нескольких порядков ветвления из монокарпических побегов возобновления и силлептических, а также с неполным циклом развития. Это — типичное итеративное ветвление, которое, как будет показано далее, характерно для многих прибрежно-водных трав. Аббревиация фазы почки в развитии монокарпического побега обеспечивает *S. dulcamara* значительную пролонгацию в развитии побеговых систем и существование в наземно-воздушной среде в виде лиановидного полкустарника.

При переходе с берега в воду *S. dulcamara* существует при сохранении общего плана формирования побеговых систем в виде особой биоморфы — малолетника вегетативного происхождения (Журавлева, Савиных, 2012). Различается у этих биоморф лишь длительность морфологической целостности исходной особи (в воде она значительно короче). Существование в зависимости от условий обводнения в виде разных биоморф адаптивно для вида в целом и демонстрирует возможные изменения габитуса (аббревиация онтогенеза особи) при полном переселении в водоем.

В условиях уреза воды (зоне контакта берега и водного тела), при низких уровнях береговой зоны затопления, прибрежных отмелях с глубиной до 20 (40) см, на окраинах сплавин обитают гигрогелофиты. У древесных длиннопобеговых растений (*Comarum palustre* L.) модель побегообразования типичная акросимподиальная, как у *S. dulcamara*, но без итеративного ветвления и с неоднократным развитием побегов из спящих почек (Вишницкая, Савиных, 2008), как у моноподиально-розеточных трав (*P. bistorta* и *S. officinalis*). Это также обеспечивает неоднократное заселение особью занятой территории и укрепляет сплаvinу.

Обычны в этих условиях кистекорневые травы с полурозеточными монокарпическими побегами. У них — исходно моноцентрических растений — прослеживается несколько тенденций развития. В местах с повышенной влажностью после цветения полурозеточные монокарпические побеги у *Caltha palustris* L. иногда (Мальцева, Савиных, 2008; Savinykh *et al.*, 2017), а у *Rorippa amphibia* (L.) Besser. (Шабалкина, Савиных, 2012; Шабалкина, 2013; Savinykh *et al.*, 2017) обычно полегают. Из почек средней зоны торможения без периода покоя развиваются и укореняются розеточные побеги. После ранней морфологической дезинтеграции (в конце вегетационного сезона) из-за перегнивания междоузлий в средней зоне торможения такие розеточные побеги становятся диаспорами и обеспечивают особи вегетативное размножение и воспроизведение. В результате происходит своего рода дедифференциация монокарпического побега: средняя зона торможения выполняет наряду с типичной (ассимилирующей) функции расселения, возобновления и даже вегетативного размножения. Эти особенности обеспечивают существование растений в течение вегетационного периода в виде разных биоморф — фенобиоморф в понимании А.П. Хохрякова (Современные..., 2008). Весной и в начале лета они моноцентрические; после полегания исходных полурозеточных побегов, формирования пазушных розеточных и укоренения последних они явнополицентрические. После морфологической дезинтеграции они снова моноцентрические, но уже в виде дочерних особей. Таким образом, габитус меняется в течение жизни особи и генеты неоднократно. При аббревиации фазы почки в развитии монокарпического побега и онтогенеза материнской и дочерних особей бессмертие растения обеспечено вегетативным возобновлением. Такой путь онтогенеза был оценен как акселерация в вегетативной сфере (Gould, 1977).

У *Alisma plantago-aquatica* L. в этих же условиях формируются сложные синфлоресценции, обеспечивающие высокую энергию семенного воспроизведения особей, живущих 4–5 лет (Лапиров, 2014). Как и у *S. dulcamara*, они образуются

путем акросимподиального нарастания с образованием побегов замещения нескольких порядков, но на основе исходного дициклического полурозеточного побега (Савиных и др., 2015). При ранней морфологической дезинтеграции и образовании компактного клона моноцентричность особей поддерживается образованием множественных придаточных корней. Сокращение жизни (аббревиация онтогенеза) компенсируется у таких растений пролонгацией на уровне монокарпических побегов в виде образования сложных синфлоресценций и высокой энергией семенного размножения, вполне успешной на мелководьях.

Часто в зоне возобновления побегов у растений этой биоморфы начинает расти лишь одна почка возобновления и вместо одного монокарпического побега возникает также один. В результате растение существует как замещающее травянистое. Оно может быть замещающим многолетником (фаза вегетативного ассимилирующего побега задерживается более чем на два года), как *Cicuta virosa* L.; замещающим двулетником (фаза вегетативного ассимилирующего побега продолжается один год), как *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (Мальцева, 2009; Savinykh et al., 2017). В условиях сплавин и на кочках среди сырых лугов особи *O. aquatica* существуют как двулетники монокарпики. Такое развитие можно оценить как аббревиацию онтогенеза после единственного цветения — акселерацию в репродуктивной сфере (Gould, 1977) по пути семенного воспроизведения потомков. Поливариантность онтогенеза при меняющихся условиях увлажнения демонстрирует возможные эволюционные изменения индивидуального развития растения в связи с условиями среды. Ограничение онтогенеза первым цветением приобретает особое значение при освоении пляжей и галечников.

На прибрежных мелководьях с глубиной до 1(2) м обитают гелофиты — воздушно-водные растения, которые по высоте побегов делят на низкотравные (*Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium emersum* Rehm.) и высокотравные (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia* L.). Детально особенности биоморфологии этих видов были описаны ранее (Савиных и др., 2015). У низкотравных гелофитов с моноподиальной розеточной моделью побегообразования (*B. umbellatus*) сохраняется структурная организация таких же трав-мезофитов с пролонгацией фазы почки. Отличие — ранняя морфологическая дезинтеграция, что обеспечивает пролонгацию онтогенеза и существование этих трав в виде малолетников вегетативного происхождения. У растений с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования (*S. sagittifolia*) одновременно формируются сложные синфлоресценции, как у *A. plantago-aquatica*, а также происходят базальные и медиальные девиации в развитии монокарпиче-

ского побега (формируются столоны и клубни соответственно), а также аббревиация онтогенеза из-за ранней морфологической дезинтеграции. Этим определяется существование особей неограниченно долго в виде однолетников вегетативного происхождения.

У высокотравных гелофитов (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) высока интенсивность итеративного ветвления. В отличие от такового у *S. dulcamara* оно реализуется путем базисимподиального нарастания (образование побегов замещения из почек, расположенных в основании монокарпического побега). С развитием придаточных корней на дуге побега повышается автономность последних и их систем, независимость от сформированных ранее структур. Это обеспечивает растению с ортотропными и анизотропными удлиненными побегами, особенно в условиях прибрежий, закрепление в пространстве и разрастание, что приводит к формированию устойчивых зарослей по берегам водоемов, как у *P. australis* (Савиных и др., 2015). Травы с полурозеточными побегами — виды *Sparganium* — таким же образом зарастают большие пространства на поверхности водоема (Беляков, Лапиров, 2015; Савиных и др., 2015). Очевидно, что наметившиеся тенденции аббревиаций и пролонгаций на уровне почек и онтогенеза особей усиливаются при освоении растениями местообитаний более влажных и с более стабильными условиями обводнения.

Особые местообитания с условиями переменного увлажнения — пляжи и галечники по берегам рек, где светлее, теплее, суше и отсутствует сплошной травяной покров. Особая стратегия роста и развития здесь свойственна травам-поликарпикам с полурозеточными дициклическими побегами, у которых цветение переносится на весну следующего года. В развитии побега *Tussilago farfara* L. последовательно сменяются фазы почки, геофильного побега, вегетативного ассимилирующего побега, скрытогенеративная, когда с осени заложены вегетативный участок и соцветие (проходят в первый год развития), и бутонизации—цветения—плодоношения весной будущего года (Серебряков, 1952). Такой полуэфемероидный ритм развития обеспечивает растению раннее цветение, семенное и вегетативное расселение и воспроизведение.

Еще более адаптирован к условиям пляжей *Petasites spurius* (Retz.) Reichb. (Шаклеина и др., 2017). Развитие монокарпического побега у этого растения в отличие от *T. farfara* пролонгировано дополнительной фазой — геофильного побега II. После фазы вегетативного ассимилирующего побега во второй половине лета верхушка побега заглубляется в грунт, формируются метамеры с длинными междоузлиями и терминальный ком-

плекс из генеративной и боковой почек. На следующий год одновременно с цветением этого побега из боковых почек образуются монокарпические побеги следующего порядка. После цветения и плодоношения ранней весной, еще до полного схода воды с пляжей, исходный монокарпический побег переходит в непродолжительную фазу вторичной деятельности, что позволяет определить это растение также как малолетник вегетативного происхождения. Очевидно, что преимущества этих двух видов, определяющих существование в условиях переменного увлажнения, — перенос цветения на следующий год (пролонгация), изменение положения в пространстве (девиация).

Другая группа растений, обитающих в условиях подвижных и незакрепленных субстратов, — многочисленные однолетники-монокарпики. У многих из них в условиях повышенной влажности имеются близкие виды-поликарпики, например *Veronica anagallis-aquatica* L. и *V. anagalloides* Guss. Среди популяций последней выделяются самостоятельные виды (Клинкова, 1993). Биоморфология этих растений была описана ранее (Савиных, 2006, 2015а). Здесь отметим лишь высокую энергию семенного размножения этих растений и морфологическую поливариантность, когда растения переходят к цветению при достижении минимальных для успешной репродукции площадей ассимилирующей поверхности и зацветают часто при функционировании семядолей (по сути на стадии проростков). Поэтому они “успевают” пройти полный жизненный цикл за короткий промежуток времени — до полного схода воды из приповерхностных слоев субстрата. Такую акселерацию в репродуктивной сфере можно отнести к неотении, широко представленной в различных линиях происхождения однолетних трав. По-видимому, двулетники-монокарпики, подобные *O. aquatica* — промежуточное звено в эволюционных преобразованиях многолетних поликарпиков в типичные монокарпические травы, а гигрофильная линия эволюции действительно имела среди путей возникновения однолетников-терофитов в условиях прибрежий.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Немногие из прибрежно-водных растений — многолетние поликарпики. Ряд видов представлены не одной биоморфой. У некоторых габитус меняется в течение вегетационного сезона. Большая часть трав — малолетники и однолетники вегетативного происхождения, типичные монокарпики-терофиты. У вегетативно-подвижных растений монокарпические побеги различаются по происхождению (возобновления и силлептические), положению в пространстве, специализации отдельных участков и спектру структурно-функциональных зон, степени дифференциации, наличию и

особенностям фазы вторичной деятельности, причем формирование этих особенностей прослеживается в ходе сезонного развития. Анализ имеющихся различий в биоморфологии прибрежно-водных растений, как изменений онтогенеза, по сравнению с травами мезофитами позволил определить возможные модусы преобразований жизненных форм растений при освоении условий с переменным увлажнением/обводнением и оценить их значение.

Основной модус изменений — аббревиация на уровне онтогенеза растения. Он реализуется в двух направлениях: аббревиация онтогенеза у семенных и дочерних особей явнополицентрических и ацентрических растений обеспечивает пролонгацию большого жизненного цикла в виде совокупности онтогенезов всех вегетативных потомков, существование растений в виде нескольких биоморф в зависимости от условий среды и фенобиоморф в течение вегетационного сезона; аббревиация онтогенеза у моноцентрических растений приводит к возникновению монокарпиков-терофитов. В первом случае у малолетников и однолетников вегетативного происхождения при монокарпичности рамет сохраняется поликарпичность генет.

Гетерохронии (Савиных, 2014а, б; Savinykh, 2015) в виде разновременного разветвления почек зоны возобновления и средней зоны торможения монокарпического побега реализуются в виде аббревиации и пролонгации. Пролонгация — образование новых побеговых осей из спящих почек. По-видимому, она сохранилась от исходных форм. На пойменных лугах и сплавинах это поддерживает существование особей неявнополицентрических и ацентрических биоморф в течение длительного времени на занятой территории. Аббревиация на уровне побега проявляется в сокращении фазы почки и образовании силлептических монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития. Эти изменения обеспечивают компенсацию сокращения ассимилирующей поверхности у длиннопобеговых трав пойменных лугов из-за недоразвития листьев базальных участков побегов во время затопления; итеративное ветвление — пролонгацию на уровне побеговых систем и повышение способности к вегетативному расселению и закреплению на территории, а при сопутствующей морфологической дезинтеграции — к вегетативному размножению с пролонгацией большого жизненного цикла; повышение энергии семенного воспроизведения при акросимподиальном нарастании с образованием сложных синфлоресценций у полурозеточных трав; упрощение структурно-функциональной зональности монокарпических побегов при итеративном и рассеянном ветвлении; пролонгацию онтогенеза. Реализация одной почки в зоне возобновления и остановка развития остальных (также аббревиация) привели к формированию замещающих

многолетников и двулетников. Аббревиация в развитии органа (листа) обычна в условиях, препятствующих фотосинтезу, в том числе подтопления и затенения.

Девиации отдельных участков побегов привели к образованию запасающих органов и специализированных диаспор, что при наличии морфологической дезинтеграции обеспечило пролонгацию онтогенеза.

Очевидно, что специфика жизненных форм прибрежных растений как приспособленность их к совместному существованию обеспечивается в основном за счет разнообразия побегов и побеговых систем. Пролонгации в виде раннего образования придаточных корней наряду с сохранившейся от исходных трав мезофитов структурной функциональностью монокарпических побегов повысили автономность на всех фазах их развития — независимость от сформированных ранее структур и вегетативное воспроизведение и самоподдержание ценопопуляций.

С позиций основных направлений эволюции биосистем морфологическую дезинтеграцию и повышение автономности отдельных частей особи у прибрежно-водных трав можно рассматривать как ароморфоз, дедифференциацию монокарпического побега — как дегенерацию, образование специализированных органов вегетативного размножения и другие изменения в строении и развитии побегов — как идиоадаптации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биоморфологическое разнообразие растений обеспечивает целостность сообщества и является его важнейшей функциональной характеристикой. Прибрежно-водные травы представлены в основном мало- и однолетниками вегетативного происхождения, замещающимися много- и двулетниками, однолетними, двулетними и озимыми монокарпиками. В зависимости от условий обитания особи одного вида существуют в виде разных основных биоморф и фенобиоморф.

В формировании габитуса прибрежно-водных трав решающее значение имеют аббревиации в развитии отдельных органов, особенно побегов, и целостных особей с последующими пролонгациями на уровне побеговых систем и всего большого жизненного цикла (жизни генеты) у явнополицентрических и ацентрических биоморф и повышение энергии семенного размножения при переходе к монокарпичности у моноцентрических.

Специфика габитуса малолетников и однолетников вегетативного происхождения определяется особенностями развития монокарпических побегов, их частей и целостных побеговых систем.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 16-04-01073).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляков Е.А., Лапиров А.Г. Модульная и структурно-функциональная организация видов рода *Sparanium* L. в различных экологических условиях // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22. № 5. С. 785–799.
- Борисова И.В., Попова Г.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426.
- Вишняцкая О.Н., Савиных Н.П. Побегообразование и структура соцветий *Comarum palustre* (Rosaceae) // Раст. ресурсы. 2008. Т. 44. № 1. С. 3–12.
- Ермакова И.М., Зайцева Г.А. Кровохлебка лекарственная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1993. Вып. 9. Ч. 2. С. 39–70.
- Жмылев П.Ю., Гололобова М.А. Разнообразие жизненных форм водных сосудистых растений Европейской части России // Вестн. РУДН. Сер. экология и безопасность жизнедеятельности. 2009. № 4. С. 5–15.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Морозова О.В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна: ГУ “Дубна”, 2017. 325 с.
- Жмылев П.Ю., Карпущина Е.А., Леднев С.А. К проблемам биоморфологии водных сосудистых растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. № 31. С. 137–159.
- Жмылев П.Ю., Леднев С.А., Шербаков А.В. Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации жизненных форм // Леонид Васильевич Кудряшов Ad Memoriam. Сб. статей / Под ред. Тимонина А.К. М.: МАКС Пресс, 2012. С. 101–128.
- Журавлева И.А., Бобров Ю.А. Структура монокарпических побегов полкустарника *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2012. № 1 (17). С. 32–42.
- Журавлева И.А., Савиных Н.П. Жизненная форма *Solanum dulcamara* (Solanaceae) в разных экологических условиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2012. Вып. 25. № 3. С. 101–111.
- Клинкова Г.Ю. Заметки о систематике вероник секции *Beccabunga* (Hill.) Griseb. (*Veronica* L. *Scrophulariaceae*) Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 4. С. 112–119.
- Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж: Коммуна, 1937. 260 с.
- Коновалова И.А. О жизненной форме паслена сладко-горького // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). М.: МПГУ, 2014. Т. 1. С. 246–249.
- Лапиров А.Г. Экологические группы растений водоемов // Гидробиотика: методология, методы: Матер. школы по гидробиотике (пос. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2003. С. 5–22.
- Лапиров А.Г. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica* L. (*Alismataceae*) //

- Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2014. № 1(25). С. 66–89.
- Мальцева Т.А. Биоморфология некоторых кистекорневых гидрогелофитов: Автореф. дис. канд. биол. наук. Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. 22 с.
- Мальцева Т.А., Савиных Н.П. Биоморфология *Caltha palustris* L. // Вестн. ЧелябГПУ. 2008. № 12. С. 257–271.
- Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- 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. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра, 1997. 630 с.
- Папченков В.Г. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидробиотика: методология, методы: Матер. школы по гидробиотике (пос. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2003. С. 23–26.
- Петухова Л.В. Гравилат речной // Биологическая флора Московской области. М.: Гриф и К, 2000. Вып. 14. С. 128–142.
- Савиных Н.П. О жизненных формах водных растений // Гидробиотика: методология, методы: Матер. школы по гидробиотике (пос. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2003. С. 39–48.
- Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.
- Савиных Н.П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. Т. 5. С. 15–34.
- Савиных Н.П. Биоморфология и система жизненных форм водных и прибрежно-водных растений // Труды VIII Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). М.: МПГУ, 2009. Т. 2. С. 173–182.
- Савиных Н.П. Дезинтеграция как модус морфологической эволюции // Modern Phytomorphology. V. 5: 3rd Int. Sc. Conf. on Plant Morphol., 13–15 May 2014 g. Львов, 2014a. С. 101–105.
- Савиных Н.П. Морфогенез как основа гетерохроний и гетеротопий у цветковых растений // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия / Отв. ред. Рожнов С.В. Сер. Гео-биологические процессы в прошлом. М.: ПИН РАН, 2014б. С. 296–313.
- Савиных Н.П. О гидрофильной линии эволюции однолетних вероник // Горизонты гидробиотики. Ярославль: Филигрань, 2015а. С. 97–111.
- Савиных Н.П. Структурно-морфологические особенности цветковых растений в условиях переменного увлажнения // Гидробиотика 2015: Матер. VIII Всерос. конф. с междунар. участием по водным макрофитам, пос. Борок, 16–20 октября 2015 г. Ярославль: Филигрань, 2015б. С. 37–41.
- Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 227–234.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В. Основные преадаптации цветковых растений к вторичному заселению водоемов // Биоморфологические исследования на современном этапе: Матер. научн. конф. с междунар. участием “Современные проблемы биоморфологии” (Владивосток, 3–9 октября 2017 г.). Владивосток: ФГБУН БСИ ДВО РАН, 2017а. С. 164–166.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В. Формирование запасющих органов у растений в местах с переменным увлажнением в ходе эволюции // Систематика и эволюционная морфология растений: Матер. конф., посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. М.: МАКС Пресс, 2017б. С. 347–350.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В., Лелекова Е.В. Биоморфологические адаптации гелофитов // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22. № 5. С. 671–681.
- Северцов А.Н. Модусы филэмбриогенеза // Зоол. журн. 1935. Т. 14. № 1. С. 1–16.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с.
- Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. 1959. Т. 100. № 5. С. 3–37.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М.: Высш. шк., 1962. 577 с.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
- Серебрякова Т.И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 112–128.
- Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 5. С. 579–593.
- Современные подходы к описанию структуры растений / Под ред. Савиных Н.П., Боброва Ю.А. Киров: Лобань, 2008. 355 с.
- Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: МОИП, 1948. 301 с.
- Тихонова В.Л. Горец змеиный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 2. С. 29–35.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 165 с.
- Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.
- Шабалкина С.В. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli: сем. *Cruciferae* Juss.: Автореф. дис. канд. Биол. наук. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2013. 19 с.

- Шабалкина С.В., Савиных Н.П. Биоморфология *Rorippa amfibia* (Brassicaceae) // Раст. ресурсы. 2012. Т. 48. № 3. С. 315–325.
- Шаклеина М.Н., Шабалкина С.В., Савиных Н.П. К биоморфологии *Petasites spurius* (Compositae) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2017. № 3. С. 112–123.
- 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., Гатицук Л.Е., Шорина Н.И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М.: МПГУ, 2009. 86 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. Опыт синтетического подхода к классификации биоморф папоротников // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 8–9.
- Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. Cambr., Mass.: Belknap Press Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
- Savinykh N.P. Modularity as a basis of heterochronies and heterotopies in flowering plants // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 14. P. 1657–1666.
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V., Maltseva T.A. Structural organization of semi-rosette hygrophilous plants // Wulfenia. 2017. V. 24. P. 258–266.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Bd 1. Jena: Fischer Verlag, 1964. 615 s.

The Evolution of Flowering Plants Life Forms in the Formation of Biological Diversity

N. P. Savinykh[#]

Vyatka State University, Moskovskaya ul. 36, Kirov, 610000 Russia

[#]e-mail: savva09@mail.ru

The study concerned biomorphological diversity of coastal and aquatic grasses. They exist mainly in the form of minor and annual plants of vegetative origin, substituting perennial and biennial plants, annual, biennial and winter monocarpics. Some types depending on the moisture conditions and the season are presented by various basic biomorphes and phenobiomorphes. The modes of morphological evolution were determined: at the level of individuals—abbreviation; at the level of shoots and their parts—abbreviation and prolongation caused by them; at the level of roots—prolongation. The notice is given to the part which developmental features of monocarpic shoots play in the habit specificity of minor and annual plants of vegetative origin is noted.