

Основные направления и концепции биоморфологии в России

© Н.П. Савиных¹, В.А. Черёмушкина²

¹Вятский государственный университет, г. Киров, Россия
e-mail: savva_09@mail.ru

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия
e-mail: cher.⁵¹@mail.ru

На основе анализа многолетних исследований биоморфологии разных групп растений отмечены основные направления (структурное, онтогенетическое, экологическое, географическое, эволюционное) и основные концепции (системный подход при анализе жизненных форм; представление о растении как модульном организме с меняющимся габитусом в течение всей жизни; фаза морфогенеза как процесс и результат; циклический морфогенез как основа формирования тела растения; двойственность жизненных форм, обусловленная генетически запрограммированной основой формообразования и возникающими на этом фундаменте модификациями) этой современной науки.

Ключевые слова: биоморфология, структурная организация, онтоморфогенез, модульная организация, жизненная форма, онтогенез, модусы морфологической эволюции

Биоморфология¹ – одна из относительно молодых и наиболее востребованных в настоящее время биологических наук, связанных с описанием и выяснением структурно-функциональных особенностей растений. Она возникла на основе представлений немецкого ученого Е. Варминга о внешнем облике (габитусе) растений, названного им жизненной формой (*Wuchsform*, *Growth-form*, *growth-habit* (нем.), *life-form* (англ.), *type biologique* (франц.)). Но развитие и становление её как самостоятельной области биологического знания связано с исследованиями российских ботаников, прежде всего, И.Г. и Т.И. Серебряковых, их учеников (Л.Е. Гатцук, Л.М. Шафранова и др.) и последователей. Поэтому вполне справедливо считать биоморфологию, как науку, российским феноменом.

Объект исследования биоморфологии – жизненная форма (ЖФ). И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1962) определил её как внешний облик – габитус растения, обусловленный своеобразием его системы подземных и надземных вегетативных органов, формирующийся в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Позднее он дал краткое ёмкое и лаконичное определение:

ЖФ – габитус растения, связанный с ритмом развития и приспособленный к прошлым и настоящим условиям среды.

Развивая идеи Е. Варминга, Иван Григорьевич указывал не только на статический (структурный) аспект ЖФ, но и динамический (итог и внешнее выражение процессов жизнедеятельности растения в определенных условиях среды; результат эволюционного воздействия и взаимодействия), отмечая, что ЖФ – явление также и эколого-фитоценозное, поскольку особенности структурной организации и формирования в онтогенезе отражают поведение растений в фитоценозе: способы перемещения в пространстве, взаимодействие с другими организмами, поддержание численности – освоение среды и участие в жизни фитоценоза. Поэтому в сходных условиях среды формируются сходные ЖФ у растений разных систематических групп. Форма жизни растения не одинакова в течение онтогенеза, особенно в связи с расселением и размножением. В связи с этим в настоящее время определены три категории биоморф (Khokhryakov, 1981): основная (габитус растения в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии), расселительная (семена и разнообразные диаспоры при вегетативном размножении) и гаметическая (гаметы, гаметофиты).

¹ В данном сообщении из-за ограниченности объема публикации мы не сможем упомянуть многие работы, поэтому отсылаем читателя к обобщающим изданиям о биоморфологии (Shafranova et al., 2009; Savinykh, Cheryomushkina, 2015) и полному списку публикаций по биоморфологии в России по 2010 г. (Bezdeleva, 2010).

И.Г. Серебряков называл учение о ЖФ экологической морфологией. Биологическая составляющая этой науки была значима с самых первых работ в этом направлении, поэтому А.П. Хохряков (Khokhryakov, 1975), поддержав термин Б.М. Козо-Полянского, предложил считать понятия «ЖФ» синонимом «биоморфы», «экологическая морфология» – «биоморфологии». Он определил биоморфологию как учение о биоморфах, их строении, развитии в онтогенезе, распространении, экологии и эволюции.

В отличие от других ботанических наук о внешнем строении растений биоморфологический анализ не заканчивается простым описанием их наружного или внутреннего устройства в зависимости от окружающих условий; биоморфология не сводится только к их классификации, а представляет собой довольно разветвленную науку, в основе которой находится, прежде всего, описание, исследование строения биоморф (жизненных форм), их конструкции, поведения (биология, включая смены фенологических фаз), онтогенетического развития и филогенеза (Mazurenko, Khokhryakov, 2010). Исследования жизненных форм в настоящее время направлены на понимание структуры растения, определяемой его взаимодействиями с внешней средой, выяснение особенностей и логически возможных путей индивидуального развития и онтоморфогенеза растений разных жизненных форм, механизмов, обеспечивающих эти процессы и эволюционные изменения габитуса, характеристики ЖФ и их классификации. Это – основная идея, стратегия действий для понимания, осознания и интерпретации специфики жизни и эволюции растений во всех её проявлениях. В связи с предметом изучения выделяются следующие направления биоморфологических исследований: структурное, онтогенетическое, экологическое, географическое, эволюционное. Основными инструментами для их реализации являются разработанные российскими ботаниками концепции к изучению ЖФ и интерпретации полученных данных.

Изучение структурной организации основано на познании закономерно повторяющихся в ходе индивидуального развития элементов особи в результате циклического морфогенеза (Marfenin, 1999). Главный принцип анализа ЖФ со времени И.Г. Серебрякова – системный анализ: выделение в теле растения повторяющихся структурно-биологических единиц, выявление их взаимосвязи и размещения на шкале биологического времени. У древесных растений – это скелетная ось, парциальный куст (Serebryakov, 1962), система побега

формирования, система побега ветвления, составная скелетная ось (Mazurenko, Khokhryakov, 1977), элементарная побеговая система (Antonova, Lagunova, 1999). У трав с симподиальным нарастанием – монокарпический побег, образующийся обычно из пазушной почки на многолетней части растения, растущий в течение одного, двух или нескольких лет, завершающий развитие образованием цветка или соцветия, с сохранением в течение разного времени базального участка в составе побеговой системы. Это специализированный побег с выраженными структурно-функциональными зонами (Troll, 1964; Borisova, Popova, 1990). Общий спектр их у ортотропных и анизотропных побегов выражается сочетанием следующих зон: нижняя (Musina, 1976), средняя, верхняя (Borisova, Popova, 1990) и интеркалярная (Astashenkov, 2015) торможения, возобновления, обогащения, главное соцветие. Такой монокарпический побег обладает в высшей степени автономностью и независимостью от остальной части тела растения.

У трав с моноподиальным или гемисимподиальным нарастанием побеговых систем спектр структурно-функциональных зон другой: здесь последовательно чередуются зоны вегетативная, вегетативно-генеративная и вторичного вегетативного нарастания (Serebryakova, Petukhova, 1978; Savinykh, 2006). При отсутствии выраженной зоны возобновления ветвление у этих растений рассеянное.

В последнее время в связи с осознанием растения как модульного организма предложено для характеристики его структуры несколько систем иерархически соподчиненных единиц: элементарный метамер (Barykina, Gulenkova, 1983), 12 единиц Л.Е. Гатцук (Gatsuk, 2008), три категории модулей Н.П. Савиных (Savinykh, 2008; Savinykh, Maltseva, 2008), повторяющаяся архитектурная единица (Bartelemy, 2007). Т.В. Кузнецова (Kuznetsova, 1995) определила требования к таким структурным единицам: их можно легко находить у растения, различать и мысленно проводить границы между ними; отчетливо представлять, с какой целью эти единицы выделяются. Но очевидно одно: использование системного подхода к описанию структуры растения позволяет не только описать её с позиций определенной идеологии, но и учитывать биологическое время при характеристике ЖФ, о чём также писал И.Г. Серебряков.

Общую конструкцию и принципы её построения у растений определяют, прежде всего, наследственные свойства организма, а конкретные условия среды вносят в них известные корректировки, что в целом и создаёт внешний вид, габитус растения. В последнее время появилось много примеров

поливариантности развития растений разных типов (Zhukova, 2008; Voskresenskaya, 2006; Astashenkov, 2015; Kuznetsova, 2015; Cheryomushkina, Guseva, 2015; и др.). Структурная поливариантность, как и поливариантность онтогенеза, является следствием модульной организации растений (Savinykh, 2006).

Изучение становления ЖФ в динамике, как смену габитуса в онтогенезе, позволило описать два этапа и 16 возможных фаз морфогенеза в индивидуальном развитии растений (Smirnova et al., 1976; Savinykh, Cheryomushkina, 2015). На первых этапах анализа морфогенеза фаза морфогенеза рассматривалась как структура особи на определённой стадии её развития – онтобиоморфа, как особая ЖФ в смысле А.П. Хохрякова (Khokhryakov, 1978). Позднее фазу морфогенеза стали рассматривать как процесс перехода особи в новое качественное состояние, определяемый способами нарастания, кущения, морфологической дезинтеграцией и накоплением растением в результате этого определенных изменений, обеспечивающих появление новой фазы морфогенеза как новой структуры. Познание хода онтоморфогенеза у растений с разными ЖФ позволяет выяснить механизмы преобразований габитуса растений и логически возможные пути этих изменений. Это важно для выяснения модусов морфологической трансформации ЖФ в ходе эволюции, в прикладных исследованиях для оценки состояния редких и охраняемых видов растений в конкретных условиях среды, разработки программ их сохранения.

Особое место в изучении ЖФ в динамике представляет собой учение об архитектурных моделях и моделях побегообразования, как видимом выражении генетической программы развития растения, проявляющемся во взаимном расположении модулей (побегов) в пределах общей конструкции взрослого растения (Halle, Oldeman, 1970), как наследственно закреплённом типе формирования побеговой системы растения, определяемом, в первую очередь, особенностями функционирования верхушечной и интеркалярной меристем и типом ветвления (Serebryakova, 1977; и др.). ЖФ, как продукт реализации модели, несет отпечаток адаптации растения к внешним условиям. Архитектурная модель и модель побегообразования, по мнению Т.И. Серебряковой (Serebryakova, 1985), есть лишь форма роста, в отличие от ЖФ, которая есть способ жизни.

Динамический аспект анализа ЖФ предполагает также учёт гетерохронии – разновременного развития органов и их систем и гетеротопий – разных структур, образующихся на основе однотипных элементов (Savinykh, 2015). Особенно это относится к пазушным почкам и их производным.

Именно гетерохронией и гетеротопией объясняется появление побегов формирования и дополнения у древесных растений, силлептических побегов в зоне обогащения у трав, итеративное ветвление у водных и прибрежно-водных растений.

ЖФ отражают приспособления не только к настоящим, но и прошлым условиям среды. Сравнительно-морфологический анализ растений с позиций статики и динамики позволяют определить особенности растительной формы жизни и модусы морфологической эволюции ЖФ (Serebryakova, 1983). Растения не способны, как животные, к значительным изменениям на эмбриональной стадии развития, онтогенез и морфогенез у них идут параллельно и влияют друг на друга, габитус меняется от начала прорастания семени до отмирания или морфологической дезинтеграции особи. Наибольшее влияние на изменение ЖФ имеют преобразования побегов как структурных элементов особи, и изменения целостных растений. По аналогии с представлениями А.Н. Северцова (Severtsov, 1939) о филэмбриогенезах, Т.И. Серебрякова (Serebryakova, 1983) определила модусы морфологической эволюции ЖФ растений: терминальные, медиальные и базальные пролонгации, девиации и аббревиации в онтогенезе побега и целостной особи, их роль в трансформации биоморф.

Многочисленные исследования последователей И.Г. Серебрякова показали многообразие путей происхождения трав от древесных растений в разных таксонах, относительное сходство конечного результата, параллельные ряды изменений ЖФ, обусловленные закономерной изменчивостью их побегов, побеговых и корневых систем. Эти ряды подобны гомологическим рядам наследственной изменчивости, описанным Н.И. Вавиловым, и подтверждают предположение И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962: 118–119) об «эволюционной системе биоморф как системе параллельных рядов ЖФ, своеобразно и с различной полнотой повторяющих все этапные формы от деревьев до травянистых многолетников».

В настоящее время для характеристики ЖФ используется большое число признаков: число цветений, длительность жизни надземных осей, листьев, особи в целом, тип подземных органов у трав, время и способ морфологической дезинтеграции, способ воздействия растения на среду, биологический тип по С. Раункиеру, тип побегов (особенно у трав) и модель побегообразования. Такие характеристики ЖФ обеспечивают качественное и разностороннее сравнение их на разных уровнях системной организации особей: отдельных побегов и их структурно- фун-

кциональных зон, структурных элементов, последовательное чередование которых определяет тип биоморфы – основного модуля, в нашем понимании (Savinykh, 2008; Savinykh, Maltseva, 2008), целостных особей.

Классификация ЖФ по максимально возможному числу признаков позволяет строить принципиально новые системы ЖФ. Особенно это плодотворно для отдельных крупных таксонов покрытосеменных: семейства – *Roaceae* (Serebryakova, 1971), *Saxifragaceae* (Zhmylev, 2004), *Ranunculaceae* (Barykina, 1995), подсемейство *Sedoideae*, *Crassulaceae* (Goncharova, 2006), роды – *Allium* (Cheryomushkina, 2004), *Veronica* (Savinykh, 2006), *Agrostis* (Kurchenko, 2010), *Salvia* (Baikova, 1996) и др., и споровые растения (Shorina, 1994; Derzhavina, 2006). Эти системы и классификации, без сомнения, являются эволюционными.

Таким образом, основными концепциями в современной биоморфологии являются системный подход при анализе ЖФ, представления о растении как модульном организме с меняющимся габитусом в течение всей жизни, фазе морфогенеза как процессе и результате, циклическом морфогенезе как основе формирования тела растения, двойственности ЖФ, обусловленной генетически запрограммированной основой формообразования и возникающими на этом фундаменте модификациями. На основе их развиваются структурное, онтогенетическое, экологическое, географическое, эволюционное направления биоморфологии.

Сегодня мы можем констатировать, что предположение И.Г. Серебрякова о том, что в ближайшие десятилетия (после 1962 г.) дадут многое для понимания эволюции ЖФ, ознаменовав новую эпоху в учении о ЖФ растений, было не безосновательным.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 15–04–02857-а, № 16–04–01073

Список литературы

- [Antonova, Lagunova] Антонова И.С., Лагунова Н.Г. 1999. О модульной организации некоторых групп высших растений. Журн. Общ. биологии. Т. 60. №1. С. 49–59.
- [Astashenkov] Асташенков А.Ю. 2015. Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) к условиям высокогорного Памира. Сибирский экологический журнал. Т. 22. №5. С. 770–784. DOI: [10.15372/SEJ20150510](https://doi.org/10.15372/SEJ20150510)
- [Baikova] Байкова Е.В. 1996. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. Новосибирск. 116 с.

- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. Ann. Bot. 99(3): 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- [Barykina] Барыкина Р.П. 1995. Поливариантность способов вегетативного размножения и расселения в сем. *Ranunculaceae*. Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. №1. С. 53–65.
- [Barykina, Gulenkova] Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. 1983. Элементарный метамер побега цветкового растения. Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. №4. С. 114–124.
- [Bezdeleva] Безделева Т.А. (ред.). 2012. Экологическая морфология сосудистых растений: библиограф. указ. лит. на рус. яз. (с начала XX в. по 2010 г.). Владивосток. 512 с.
- [Borisova, Popova] Борисова И.В., Попова Г.А. 1990. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав. Бот. журн. Т. 75. №10. С. 1420–1426.
- [Cheryomushkina, Guseva] Черёмушкина В.А., Гусева А.А. 2015. Жизненные формы *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae). Сибирский экологический журнал. Т. 22. №5. С. 756–769.
- [Cheryomushkina] Черёмушкина В.А. 2004. Биоморфология луков Евразии. Новосибирск. 280 с.
- [Derzhavina] Державина Н.М. 2006. Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптациогенезом: автореф. дис.... д-ра биол. наук. М. 50 с.
- [Gatsuk] Гатцук Л.Е. 2008. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц. В сб.: Современные подходы к описанию структуры растений. Киров. С. 29–41.
- [Goncharova] Гончарова С.Б. 2006. Очитковые (*Sedoideae*, *Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток. 223 с.
- Halle F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1975. Соматическая эволюция однодольных. М. 196 с.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1978. Изменения образа жизни растений в онтогенезе. Журн. Общ. Биологии. Т. 39. №3. С. 357–372.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1981. Категории жизненных форм у растений и их эволюция. Журн. Общ. Биологии. Т. 42. №2. С. 169–180.
- [Kurchenko] Курченко Е.И. 2010. Род полевица (*Agrostis* L., сем. *Roaceae*) России и сопредельных стран. М. 516 с.
- [Kuznetsova] Кузнецова С.Б. 2015. Биоморфология кустарниковой лианы *Atragene sibirica* L. Сибирский экологический журнал. Т. 22. №5. С. 725–734. DOI: [10.15372/SEJ20150506](https://doi.org/10.15372/SEJ20150506)
- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1995. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем. Бот. журн. Т. 80. №7. С. 1–11.

- [Marfenin] Марфенин Н.Н. 1999. Концепция модульной организации в развитии. Журн. Общ. биол. Т. 60. №1. С. 6–17.
- [Mazurenko, Khokhryakov] Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. 1977. Структура и морфогенез кустарников. М. 159 с.
- [Mazurenko, Khokhryakov] Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. 2010. Некоторые понятия биоморфологии. Бюлл. БСИ ДВО РАН. [Электронный ресурс]: науч. журн. Владивосток. Вып. 5. С. 106–116. <http://botsad.ru/media/oldfiles/journal/number5/18.pdf>
- [Musina] Мусина Л.С. 1976. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав. Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 81. №6. С. 123–132.
- [Savinykh] Савиных Н.П. 1979. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica*. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. №3. С. 92–105.
- [Savinykh] Савиных Н.П. 2006. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров. 324 с.
- [Savinykh] Савиных Н.П. 2008. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения. В сб.: Современные подходы к описанию структуры растений. Киров. С. 47–69.
- Savinykh N.P. 2015. Modular as a Basis of Heterochronies and Heterotopies in Flowering Plants. Paleontological Journal. 49(14): 1–10. <https://doi.org/10.1134/S0031030115140166>
- [Savinykh, Cheryomushkina] Савиных Н.П., Черёмушкина В.А. 2015. Биоморфология: современное состояние и перспективы. Сибирский экологический журнал. Т. 22. №5. С. 659–670. DOI: [10.15372/SEJ20150501](https://doi.org/10.15372/SEJ20150501)
- [Savinykh, Maaltseva] Савиных Н.П., Мальцева Т.А. 2008. Модуль у растений как структура и категория. Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биол. и экол. №9. С. 227–234.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. №2. С. 112–128.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1983. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений. Журн. общ. биол. Т. 44. №5. С. 579–593.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1985. Деякі актуальні проблеми екологічної морфології рослин. Український ботанічний журнал. 42(1): 1–8.
- [Serebryakova, Petukhova] Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. 1978. Архитектурная модель и жизненные формы некоторых розоцветных. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 83. №6. С. 51–66.
- [Severtsov] Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.–Л. 610 с.
- [Shafranovа] Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И. 2009. Биоморфология растений и её влияние на развитие экологии. М. 86 с.
- [Shorina] Шорина Н.И. 1994. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: Автореф. дисс.... докт. биол. наук. М. 34 с.
- [Smirnova] Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. 1976. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. 216 с.
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. В. 1. Jena. 615 s.
- [Voskresenskaya] Воскресенская О.Л. (ред.). 2006. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: науч. издание. Йошкар-Ола. 326 с.
- [Zhmylev] Жмылев П.Ю. 2004. Род *Saxifraga* L. (Saxifragaceae): биоморфология, систематика и эволюция жизненных форм: дис. ... д-ра биол. наук. М. 416 с.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 2008. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы. В сб.: Современные подходы к описанию структуры растения. Киров. С. 240–260.

Main directions and concepts of biomorphology in Russia

© N.P. Savinykh¹, V.A. Cheryomushkina²¹*Vyatka State University, Kirov, Russia**e-mail: savva_09@mail.ru*²*The Central Siberian Botanical Garden of the SB RAS, Novosibirsk, Russia**e-mail: cher.51@mail.ru*

Based on the analysis of long-term biomorphological studies of different plant groups, the main directions (structural, ontogenetic, ecological, geographical, evolutionary) and main concepts (system approach in the analysis of life forms; the concept of the plant as a modular organism with a changing habit throughout life; morphogenesis phase as a process and result; cyclic morphogenesis as the basis for the formation of the body of the plant; the duality of life forms due to the genetically programmed basis of morphogenesis and the modifications arising on this foundation) of this modern science are noted.

Keywords: biomorphology, structural organization, ontomorphogenesis, modular organization, life form, ontogeny, modes of morphological evolution

References

- Antonova I.S., Lagunova N.G. 1999. O modulnoi organizatsii nekotorykh grupp vysshikh rastenii. [On the modular organization of some groups of higher plants]. *Zhurnal obshchei biologii*. 60(1): 49–59. (In Russ.)
- Astashenkov A.Yu. 2015. Morfologicheskaya adaptatsiya *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) k usloviyam vysokogornogo Pamira [Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the Pamir Mountains]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 22(5): 770–784. (In Russ.) DOI: [10.15372/SEJ20150510](https://doi.org/10.15372/SEJ20150510)
- Baikova E.V. 1996. *Biomorfologiya shalfeev pri introduktsii v Zapadnoi Sibiri* [Biomorphology of *Salvia* during introduction in Western Siberia]. Novosibirsk. 116 pp. (In Russ.)
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99(3): 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Barykina R.P. 1995. Polivariantnost sposobov vegetativnogo razmnozheniya i rasseleniya v sem. Ranunculaceae [The polyvariance of the methods of vegetative reproduction and settling in the family Ranunculaceae]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 100(1): 53–65. (In Russ.)
- Barykina R.P., Gulenkova M.A. 1983. Elementarnyi metamorfobega tsvetkovogo rasteniya [Elementary metamorph shoot of a flowering plant]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 88(4): 114–124. (In Russ.)
- Bezdeleva T.A. (ed.). 2012. *Ekologicheskaya morfologiya sosudistykh rastenii: bibliograficheskii ukazatel literatury na russkom yazyke (s nachala 20 veka po 2010 g.)* [Ecological morphology of vascular plants: a bibliographic index of literature in Russian (from the beginning of the twentieth century to 2010)]. Vladivostok. 512 pp. (In Russ.)
- Borisova I.V., Popova G.A. 1990. Raznoobraziye funktsionalno-zonalnoi struktury pobegov mnogoletnikh trav [Diversity of functional-zonal structure of shoots of perennial herbs]. *Botanicheskii Zhurnal*. 75(10): 1420–1426. (In Russ.)
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. 2015. Zhiznennyye formy *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) [Life forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae)]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 22(5): 756–769. (In Russ.) DOI: [10.15372/SEJ20150509](https://doi.org/10.15372/SEJ20150509)
- Cheryomushkina V.A. 2004. *Biomorfologiya lukov Evrazii* [Onion biomorphology in Eurasia]. Novosibirsk. 280 pp. (In Russ.)
- Derzhavina N.M. 2006. *Biomorfologiya i anatomiya ravnosporynykh paprotnikov (epilitov, epifitov, zemnovodnykh i vodnykh) v svyazi s adaptatsiogenезom: avtoreferat diss. ... dokt. boil. nauk* [Biomorphology and anatomy of equisporous ferns (epiliths, epiphytes, amphibians and aquatic) in connection with adaptatiogenesis: abstract of the Dr. boil. sci. diss.]. Moscow. 50 pp. (In Russ.)
- Gatsuk L.E. 2008. Rastitelnyi organism: opyt postroeniya ierarhicheskoi sistemy ego strukturno-biologicheskikh edinit [Plant organism: the experience of constructing a hierarchical system of its structural-biological units]. In: *Sovremennyye podkhody k opisaniyu struktury rastenii* [Modern approaches to the description of the structure of plants]. Kirov. 29–41 pp. (In Russ.)
- Goncharova S.B. 2006. *Ochitkovyye (Sedoideae, Crassulaceae) flory rossiiskogo dalnego Vostoka* [Sedoideae (Crassulaceae) of the flora of the Russian Far East]. Vladivostok. 223 pp. (In Russ.)
- Halle F., Oldeman R.A.A. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris. 178 pp.
- Khokhryakov A.P. 1975. *Somaticeskaya evolyutsiya odnodolnykh* [Somatic evolution of Monocots]. Moscow. 196 pp. (In Russ.)
- Khokhryakov A.P. 1978. Izmeneniya obraza zhizni rastenii v ontogeneze [Changes in the way of plant life in ontogeny]. *Zhurnal obshchei biologii*. 39(3): 357–372. (In Russ.)
- Khokhryakov A.P. 1981. Kategorii zhiznennykh form u rastenii i ikh evolyutsiya [Categories of life forms of plants and their evolution]. *Zhurnal obshchei biologii*. 42(2): 169–180. (In Russ.)

- Kurchenko E.I. 2010. *Rod polevitsa (Agrostis L., сем. Poaceae) Rossi i sopedelnykh stran* [Genus *Agrostis* L. (Poaceae) of Russia and Neighboring Countries]. Moscow. 516 pp. (In Russ.)
- Kuznetsova S.B. 2015. Biomorfologiya kustarnikovoï liany *Atragene sibirica* L. [Biomorphology of shrub liana *Atragene sibirica* L.]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 22(5): 725–734. (In Russ.) DOI: [10.15372/SEJ20150506](https://doi.org/10.15372/SEJ20150506)
- Kuznetsova T.V. 1995. K istorii razvitiya predstavlenii o plane stroyeniya pobega sosudistykh rastenii i o meste filloma v nem [To the history of the development of ideas about the structure of vascular plants shoot and the place of the phyllom in it]. *Botanicheskii Zhurnal*. 80(7): 1–11. (In Russ.)
- Marfenin N.N. 1999. Kontseptsiya modulnoi organizatsii v razvitiï [The concept of modular organization in development]. *Zhurnal obshchei biologii*. 60(1): 6–17. (In Russ.)
- Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. 1977. *Struktura i morfogenez kustarnikov* [Structure and morphogenesis of shrubs]. Moscow. 159 pp. (In Russ.)
- Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. 2010. Nekotoryye ponyatiya biomorfologii [Some concepts of biomorphology]. *Byull. BSI DVO RAN* [Bulletin of the BGI FEB RAS]. 5: 106–116. (In Russ.) Available at: <http://botsad.ru/media/oldfiles/journal/number5/18.pdf>
- Musina L.S. 1976. Pobegoobrazovaniye i stanovleniye zhiznennykh form nekotorykh rozetkoobrazuyushchikh trav [Shoot formation and developing of life forms of some rosette-forming herbs]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 81(6): 123–132. (In Russ.)
- Savinykh N.P. 1979. Pobegoobrazovaniye i vzaimootnosheniya zhiznennykh form v sektsii *Veronica* roda *Veronica* [Shoot formation and relationships of life forms in the section *Veronica* genus *Veronica*]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 84(3): 92–105. (In Russ.)
- Savinykh N.P. 2006. *Rod veronica: morfologiya i evolyutsiya zhiznennykh form* [The genus *Veronica*: morphology and evolution of life forms]. Kirov. 324 pp. (In Russ.)
- Savinykh N.P. 2008. Primeneniye kontseptsii modulnoi organizatsii k opisaniyu struktury rasteniya [Application of the concept of modular organization to the description of the structure of the plant] Применениe концепции модульной организации к описанию структуры растения. In: *Sovremennyye podkhody k opisaniyu struktury rastenii* [Modern approaches to the description of the structure of plants]. Kirov. 47–69 pp. (In Russ.)
- Savinykh N.P. 2015. Modular as a Basis of Heterochronies and Heterotopies in Flowering Plants. *Paleontological Journal*. 49(14): 1–10. <https://doi.org/10.1134/S0031030115140166>
- Savinykh N.P., Cheryomushkina V.A. 2015. Biomorfologiya: sovremennoye sostoyaniye i perspektivy [Biomorphology: current state and prospects]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 22(5): 659–670. (In Russ.) DOI: [10.15372/SEJ20150501](https://doi.org/10.15372/SEJ20150501)
- Savinykh N.P., Maltseva T.A. 2008. Modul u rastenii kak struktura i kategoriya [Module in plants as structure and category]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya biologiya i ekologiya* [Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology]. 9: 227–234.
- Serebryakov I.G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii* [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 pp. (In Russ.)
- Serebryakova T.I. 1977. Ob osnovnykh arkhitekturnykh modelyakh travyanistykh mnogoletnikov i modusakh ikh preobrazovaniï [On the main “architectural models” of herbaceous perennials and the modes of their transformation]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 82(2): 112–128. (In Russ.)
- Serebryakova T.I. 1983. O nekotorykh modusakh morfologicheskoi evolyutsii tsvetkovykh rastenii [On some modes of the morphological evolution of flowering plants]. *Zhurnal obshchei biologii*. 44(5): 579–593. (In Russ.)
- Serebryakova T.I. 1985. Деякі актуальні проблеми екологічної морфології рослин. Український ботанічний журнал. 42(1): 1–8. (In Ukrainian)
- Serebryakova T.I., Petukhova L.V. 1978. Arkhitekturnaya model i zhiznennyye formy nekotorykh rozotsetnykh [The architectural model and life forms of some Rosaceae]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 83(6): 51–66. (In Russ.)
- Severtsov A.N. 1939. *Morfologicheskkiye zakonomernosti evolyutsii* [Morphological patterns of evolution]. Moscow–Leningrad. 610 pp. (In Russ.)
- Shafranova L.M., Gatsuk L.E., Shorina N.I. 2009. *Biomorfologiya rastenii i ee vliyaniye na razvitiye ekologii* [Biomorphology of the plant and its influence on the development of ecology]. Moscow. 86 pp. (In Russ.)
- Shorina N.I. 1994. *Ekologicheskaya morfologiya i populyatsionnaya biologiya predstavitelei podklassa Polypodiidae: avtoreferat diss. ... dokt. boil. nauk* [Ecological morphology and population biology of representatives of the subclass Polypodiidae: abstract of the Dr. boil. sci. diss.]. Moscow. 34 pp. (In Russ.)
- Smirnova O.V., Zaugolnova L.B., Ermakova I.M. et al. 1976. *Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnyye ponyatiya i struktura)* [Coenopopulation of plants (basic concepts and structure)]. Moscow. 216 pp. (In Russ.)
- Troll W. 1964. *Die Infloreszenzen*. B. 1. Jena. 615 s.
- Voskresenskaya O.L. (ed.). 2006. *Polivariantnost razvitiya organizmov, populyatsii i soobshchestv: nauchnoye izdaniye* [Polyvariant development of organisms, populations and communities: scientific edition]. Yoshkar-Ola. 326 pp. (In Russ.)
- Zhmylev P.Yu. 2004. *Rod Saxifraga L. (Saxifragaceae): biomorfologiya, sistematika i evolyutsiya zhiznennykh form: diss. ... dokt. boil. nauk* [Genus *Saxifraga* L. (Saxifragaceae): biomorphology, systematics and evolution of life forms: Dr. boil. sci. diss.]. Moscow. 416 pp. (In Russ.)
- Zhukova L.A. 1995. *Populyatsionnaya zhizn lugovykh rastenii* [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 pp. (In Russ.)
- Zhukova L.A. 2008. Polivariantnost razvitiya organizmov v raznykh tsarstvakh biosfery [Polyvariant development of organisms in different kingdoms of the biosphere]. In: *Sovremennyye podkhody k opisaniyu struktury rastenii* [Modern approaches to the description of the structure of plants]. Kirov. 240–260 pp. (In Russ.)