

НЕКОТОРЫЕ ПОНЯТИЯ БИОМОРФОЛОГИИ

Мазуренко М.Т.*, Хохряков А.П.

**Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток*

Биоморфология (она же - учение о жизненных формах, она же – экологическая морфология растений) в последние десятилетия прочно завоевала себе место среди биологических дисциплин, хотя еще часто путается с «просто морфологией», равно как и появившаяся недавно «экологическая анатомия» – с «просто анатомией». Однако обе дисциплины (и экологическую морфологию, и экологическую анатомию) отличают от их исходных наук (без эпитета «экологическая») не только и не столько экологический подход, экологический угол зрения, сколько взгляд на то, что жизненные формы (биоморфы) представляют собой явление особого рода, описание которых вовсе не исчерпывается простым описанием их наружного или внутреннего устройства в зависимости от окружающих условий. Заметим, кстати, что без окружающих условий никакой организм вообще немислим. Как определял основоположник современного учения о жизненных формах растений в России И.Г.Серебряков (1964), жизненная форма – это внешний вид, габитус растения, зависимый как от наследственных его особенностей, так и от конкретных условий среды. Уточняя это определение, добавим, что наследственные свойства организма определяют, прежде всего, его общую конструкцию, принципы его построения, а конкретные условия среды вносят в них известные корректировки, что в целом и определяет внешний вид, габитус растения, который в значительной мере зависит также и от фенологического состояния. Последнее же определяется уже не столько конструктивными особенностями всего тела, сколько – его временных, недолговечных органов – листьев, цветков, плодов, спорангиев и т.д. Конструктивные же признаки определяются более долговечными осевыми органами растений, у высших, в частности, стеблями, корнями, побегами и гомологичными им органами.

Долгое время, с начала своего возникновения в начале XIX века, учение о жизненных формах развивалось лишь в плане разработки их классификации, хотя исследователи отлично сознавали, что те или иные жизненные формы характеризуют собой то более, то менее крупные комплексы условий существования – типы климатов. Особенно ярко это проявилось в особенно популярной классификации жизненных форм Раункиера (Raukiaer, 1934). И в дальнейшем большинство исследователей лишь уточняли и детализировали эту систему, часто уже не в связи ни с какими условиями существования.

Тем не менее, детализация систем жизненных форм, независимо от того, что взято за основу их классификации, волей-неволей приводило исследователей к необходимости более детального ознакомления с особенностями тех или иных жизненных форм, их морфологических и биологических особенностей. Особенно ярко это проявилось в «Экологической морфологии растений» И.Г.Серебрякова (1962), где многие представители жизненных форм не столько классифицировались, сколько характеризовались со стороны их онтогенеза и конструкции. После выхода этой работы было вполне осознано, что учение о жизненных формах (биоморфология) не сводится только к их классификации, а представляет собой довольно разветвленную науку, в основе которой лежит, прежде всего, описание, исследование строения биоморф (жизненных форм), их конструкции, поведения (биология, включая смены фенологических фаз), онтогенетического развития и филогенеза.

В середине–второй половине XX века Корнер в Англии (Corner, 1949), а затем Алле, Ольдемманн, Томлинсон (Halle, Oldemann, 1970; Halle et al, 1978) во Франции обратили внимание на особенности строения и конструкции деревьев (главным образом, тропических стран), описав несколько десятков так называемых «архитектурных моделей», после чего последние стали вдруг обнаруживаться и у многих других групп жизненных форм, включая травы. Архитектурные модели сыграли большую положительную роль, обратив внимание исследователей не столько на момент классификации жизненных форм, сколько – их углубленного описания и, прежде всего, такой важной составляющей, как конструкция скелетной основы.

Биоморфология, будучи молодым и бурно развивающимся направлением, о чем свидетельствует возрастающий поток работ, еще продолжает совершенствовать терминологию – язык, инструмент, которым руководствуется биоморфолог при описании объектов исследования. Разнобой терминологии часто создает большие трудности осмысления текста. Продолжается процесс «изобретений» терминов, увы, без ссылок на предшественников. Ярким примером служат

работы И.С. Антоновой с соавторами (1990, 1999, 2002, 2008, и др.). В стремлении к унификации терминов в области биоморфологии прикладывает усилия и кафедра геоботаники МГУ (Жмылев и др., 1993, 2002), где опубликовано уже третье издание биоморфологического словаря (Жмылев и др., 2005). Однако авторы словаря часто приводят не только биоморфологические, а и чисто морфологические определения. До сих пор проблема, чем же морфология отличается от биоморфологии, остается актуальной.

Мы обращаем внимание на конструктивные, биоморфологические понятия и термины. Основным объектом исследования были древесные растения (деревья, кустарники), как наиболее сложные, с точки зрения конструкции, жизненные формы, охватывающие наибольшее воздушное пространство. Их биоморфа, чтобы удержаться в воздушном пространстве, должна обладать наибольшей прочностью. С другой стороны, метамерное строение, способность к неоднократным актам ветвления дает возможность охвата большого воздушного пространства.

У деревьев и кустарников с их наиболее сложным строением скелета в надземном пространстве мы выделяем три основных соподчиненных единицы: 1– побег ветвления (ПВ); 2 - систему побега ветвления (СПВ), она же модель побегообразования, модель побегорасположения; 3–архитектурную модель (АХМ). Первые две единицы актуальны и для травянистых растений, третья касается в основном древесных растений.

1. Побег как объект биоморфологии

Основа конструкции тела современных высших растений, и особенно семенных – стебли и побеги прошли значительный путь развития. Из них построено всё разнообразие жизненных форм. Это элементарные единицы – главный элемент строения (фундамент) любого, древесного или травянистого, растения.

Основным объектом биоморфологии высших растений стал побег – “*cornus*”, которому, как в нашей литературе (Серебряков, 1952; Гатцук 1974, 2008; Мазуренко, Хохряков, 1977; Шафранова 1980; Савиных 2006; и др.), так и за рубежом (Sattler, 1974; Elten, 1991; и др.) посвящена большая литература. Однако анализ этой литературы показывает, что и в настоящее время даже те, кто считает себя биоморфологом, подходит к побегу с чисто морфологических или анатомических позиций, в лучшем случае - морфолого-анатомических. Пример тому - обзор по этой проблеме Л.Е.Гатцук (1976). Много говорится о растениях (травянистых, древесных) и стеблях, но очень мало – о побегах собственно. И если автор довольно четко изложил свою позицию по вопросу – какое растение надо считать травянистым или древесным в том или ином климате, но не совсем ясным осталось то, есть ли травянистые и древесные побеги. Какая между ними разница – остается открытым. Ни морфологических, ни анатомических критериев их различий автор нам не предлагает.

В иллюстрированном словаре «Биоморфология растений» (Жмылев и др., 2005) среди множества эпитетов, поясняющих, что же такое побег и какие побеги бывают, мы не находим ни “травянистого”, ни “древесного” (деревянистого) побегов, а лишь “травянистое” и “древесное” растение. В определении генеративного побега в этом словаре указывается, что он всегда однолетний. Оказалось, есть и многолетние генеративные (цветоносные) побеги (Кузнецова и др., 1992; Кузнецова, 1995; Костина, 2007; и др.).

Как определить, какие признаки побега – чисто морфологические, описанные многократно и достаточно подробно в различного рода руководствах (например: Серебряков, 1952; Федоров, Артюшенко, 1979; и др.), а какие – биоморфологические? Ответ, казалось бы, прост – биоморфологические – это те признаки побега, которые важны для описания биоморф растений. Поскольку же биоморфа (или жизненная форма) определяется, прежде всего, как внешний вид, габитус растения (Серебряков, Серебрякова 1972), то отсюда ясно только то, что нельзя воспринимать признаки анатомии, как не влияющие на внешний вид (габитус) вместе со строением эпидермы, в качестве биоморфологических. В свете выше цитированной статьи Л.Е.Гатцук (1976) это не совсем верно.

По нашему мнению, нет качественной разницы между «биоморфологическими» и просто «морфологическими» признаками растений вообще и побегов в частности, есть лишь такие признаки побегов, которые важны для построения их тела и, в первую очередь, – его конструкции, а уже затем – общего его облика (габитуса или, лучше, экспрессии – впечатления). Правда, и «габитус», и «экспрессия» одинаково выделяются не строго, однако «экспрессия» более распространена как более обычное слово и более понятно в связи с экспрессионизмом. Экспрессия – не только облик, но и цвет, и яркость (Хохряков, 2008). “Габитус” же воспринимается больше не как общий облик, а как “контур”, “абрис”, поэтому в дополнение к биоморфологическому словарю

(Жмылев и др., 2005) приводим несколько своих разъяснений, более раскрывающих биоморфологическое существо побегов.

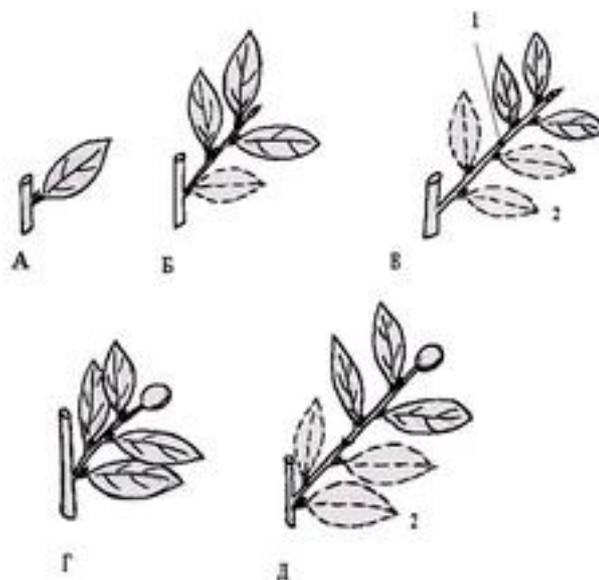


Рис. 1. Развитие побега ветвления: А – внутрипочечная стадия (узел); Б – побег ветвления первого года развития (элементарный); В – двулетний побег ветвления; Г – генеративный закрытый побег ветвления (моноклический); Д – генеративный побег ветвления (дициклический); 1– границы приростов; 2– отмершие листья.

Побег (*cornus*) – стебель с располагающимися на нем листьями, пазушными почками и, часто, другими боковыми органами; нарастающий за один или несколько периодов роста; продукт деятельности одной и той же верхушечной меристемы, с отмиранием которой прекращается рост побега в длину, но не прекращается его существование. Это определение требует некоторых пояснений, и из него следуют некоторые выводы.

1. Стебель – один из трех основных вегетативных органов высшего (сосудистого) растения, имеющий обычно цилиндрическую форму и радиальный тип внутреннего строения. Это – ось, выполняющая скелетную, транспортную и несущую функции.

2. Лист – это боковой орган побега, оси, имеющий обычно уплощенную форму и выполняющий, главным образом, фотосинтетическую функцию.

3. Почка – зачаток бокового побега, т.е. ось с зачатками листьев, способная к дальнейшему росту.

4. Участки побега, выросшие за один период роста – приросты, располагающиеся последовательно, один за другим в линейном порядке. Следовательно, это – типичные метамеры (рис. 1 В).

5. Место прикрепления листа к стеблю (листьев при мутовчатом их расположении) вместе с пазушной почкой – узел. Участок побега (стебля) между узлами – междоузлие (рис. 1 А).

6. Развитие пазушных почек ведет к образованию дочерних побегов, т.е. к ветвлению материнского побега. Ветвление, в данном случае, есть продолжение процесса почкования и, в то же время, – полимеризации первичной структуры материнского побега (рис. 2).

7. Имеются боковые образования, не являющиеся обязательными атрибутами побега, но весьма важные в частных случаях: колючки, придаточные корни, цветки и специализированные цветonoсные побеги с ограниченным ростом.

Побег, как скелетное образование, в принципе долговечен и не может быть долговечнее, чем боковые образования. Разновозрастные приросты побегов могут иметь несколько разных функций в связи с потерей листьев. Как побеги в целом, так и приросты имеют метамерное строение, связанное с линейным расположением их основных метамеров – листьев и пазушных почек (рис. 2).



Рис. 2. Система побега ветвления: ПВ – побег ветвления; ПД – побег дополнения; 1– границы приростов; 2– отмерший эфемерный побег ветвления

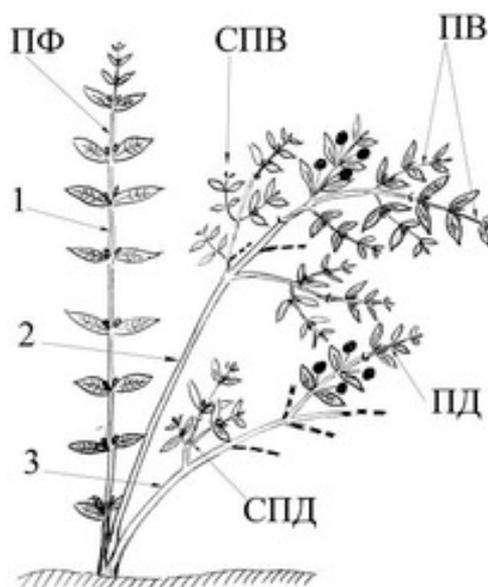


Рис. 3. Система побега формирования: 1– побег формирования на первый год развития системы побега формирования (СПФ); 2 – СПФ в начале развития; 3 – СПФ в конце развития; ПФ – побег формирования; ПВ – побег ветвления; СПВ – система побега ветвления; ПД – побег дополнения; СПД– система побега дополнения

В зависимости от роли, которую играет тот или иной тип побегов в построении всей сложной побеговой системы растения, нами выделены следующие типы побегов:

1. Побег первичный. Основа всей многолетней системы побегов растения. Закладывается еще в семени. Никогда не может быть эфемерным.

2. Побег ветвления. Побег любого порядка ветвления верхушечного или бокового. Синонимы: элементарный побег (Грудзинская, 1960), побег обогащения, побег возобновления (Мазуренко, Хохряков, 1977), побег замещения (Гетманец, 2008). В биоморфологическом словаре (Жмылев и др., 2005) для побега ветвления приводимый синоним: «побег кущения» не соответствует понятию введенному нами (см. ниже).

3. Побег формирования. Выполняет функцию омоложения побеговой системы. Обладает свойством усиленного роста. Синонимы: побег кущения, турион, побег обновления (рис. 3).

4. Побеги дополнения. Морфологически сходны с побегами ветвления. Возникают из спящих, часто недолговечно покоящихся почек. Это не синоним побега формирования как указано в биоморфологическом словаре (Жмылев и др. 2005)

5 Эфемерные побеги. Морфологически подобны побегам ветвления. Живут один год. Играют роль побегов обогащения (Мазуренко, Хохряков, 1977).

Побеги ветвления (далее ПВ) бывают простыми и сложными, состоящими из одного или нескольких приростов, в последнем случае побег – система приростов. Бывают вегетативными или генеративными (рис. 1). В первом случае – без генеративных органов, во втором – несут генеративные органы.

2. Прирост (простой побег)

Прирост – часть сложного ПВ или ростовой побег, образованный верхушечной меристемой за один период роста. По длине прироста располагаются узлы – места прикрепления листьев, почек и (или) цветоножек, и междоузлия – промежутки между узлами.

1. Побег (прирост) розеточный – брахибласт состоит из одних узлов или имеет очень короткие междоузлия, не превышающие по длине сами узлы.

2. Побег (прирост) деревянистый – обладающий свойством вторичного утолщения, осуществляемого с помощью специализированной меристемы (камбия), откладывающей кольца вторичной древесины внутрь и флоэмы – наружу. Одно из проявлений модульного строения растений или метамерии в широком смысле (цикло – или цилиндромерии) (Хохряков, Мазуренко,

1993).

3. Побег (прирост) травянистый – не обладающий свойством вторичного утолщения и потому, как правило, не долговечный (в условиях сезонного климата обычно однолетний).

4. Побег (прирост) полутравянистый – с базальной деревянистой частью (резидом) и верхней – травянистой, недолговечной; причем деревянистая часть занимает менее половины длины побега (прироста).

5. Побег (прирост) полудревесный – с деревянистой частью, занимающей более половины длины побега.

6. Побег (прирост) древовидный – не обладающий свойством вторичного утолщения, но, тем не менее, многолетний (пальмы, бамбуки и прочие однодольные). Пазушные почки либо отсутствуют, либо реализуются в прирост без состояния покоя.

7. Побег (прирост) суккулентный – с водозапасающей паренхимой стебля, слабо выраженным вторичным утолщением или без такового, всегда с ассимилирующей перидермой и почти без пазушных почек.

8. Побег лиановидный – деревянистый или травянистый, всегда удлинённый (сверхудлинённый), не способный к длительному ортотропному росту и потому нуждающийся в опоре.

9. Побег (прирост) генеративный – несущий пазушные (открытый побег) или верхушечные (закрытый побег) цветки или соцветия.

“Разновидности” побегов (приростов) объединены следующими признаками: интенсивность роста в длину (розеточные, суккулентные, удлинённые, сверхудлинённые – лиановые), ширину (деревянистые, полудревесные, полутравянистые и травянистые) и промежуточные типы (древовидный, суккулентный). Древовидный может быть как укороченным (пальмы), так и удлинённым (бамбуки), суккулентным, как правило, укороченным. Все они, кроме того, могут быть как чисто вегетативными, так и генеративными, т.е. нести в тех или иных частях цветки или специализированные соцветия. Генеративные побеги (соцветия), как правило, недолговечны и функционируют лишь часть, иногда незначительную, года.

В порядке падения конструктивной значимости генеративных частей выделяются генеративные побеги – репродуктивные приросты.

I. Конструктивные, долговечные, как правило, поликарпические, т.е. несущие пазушные цветки или специализированные соцветия. А.

Сверхполикарпические полициклические – производящие пазушные цветки или соцветия в одних и тех же узлах много лет, следовательно, на многолетних их частях (каулифлория и кауликарпия).

Б. Поликарпические полициклические – образующие пазушные цветки или соцветия на приростах прошлогодних, в то время как прирост данного года вегетативный. Побег нарастает несколько лет, однако, соцветия образуются только на приростах прошлого (но не старше) года (*Daphne pontica* L., *Laurocerasus officinalis* Roem., *Laurus nobilis* L.). В.

Монокарпические моноциклические – образуют пазушные цветки (*Diospyros kaki* L.) (рис. 4) или соцветия на побегах (приростах) данного года, обычно силлептические (*Tilia caucasica* Rupr.). Г. Монокарпические, моноциклические, силлептические. Внутрипочечно.

II. Генеративные побеги эфемерные, но на многолетней конструктивной основе (дициклические).

А. Заканчиваются одним цветком с короткой цветоножкой. (*Magnolia soulangeana* Sour) (рис. 5). Б. Заканчиваются простой кистью, длинной или короткой (*Rhododendron ponticum* L.). В. Заканчиваются разветвленными соцветиями (*Eryobotria japonica* (Thunb.) Lindl.).

III. Генеративные побеги (дициклические, на многолетней основе, но с силлептически развивающимся соцветием). А. С периодом покоя (*Pavlovnia tomentosa* (Thunb.) Steud., *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don, *Acacia dealbata* Lindl.). Б. Без периода покоя (*Lagerstroemia indica* L.,

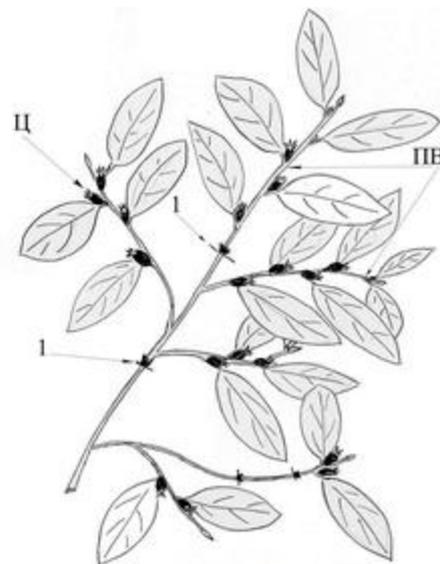


Рис. 4. Система побега ветвления *Diospyros kaki* L.: ПВ – побег ветвления; Ц – цветки; 1 – граница годичного прироста

Arbutus unedo L.).

IV. Моноциклические побеги со значительной (нижней) многолетней частью. А. Генеративные побеги (они же – приросты) – полудревесные (*Philadelphus caucasicus* Koechne, *Rhus javanica* L.). Б. Генеративные побеги (они же – приросты) – полутравянистые (многочисленные маревые, кохия, мирикария). В. Со значительной вегетативной частью.

V. Моноциклические побеги травянистые (*Sambucus ebulus* L. и др.)

VI. Моноциклические побеги, монокарпические, специализированные (манжетки, лапчатки).

Этот последний тип, так же как и весь I, представляет собой системы побегов, где один из них является главным членом системы – многолетний, другой же (или другие) – многочисленные однолетние (односезонные), специализированные, кратковременные. Если типы I – составные части более крупных систем, то V – вся жизненная форма целиком при условии наличия придаточных корней у розеточного побега, например, у луковиц, клубнелуковиц или клубней (гусиный лук, афраны, арумы).

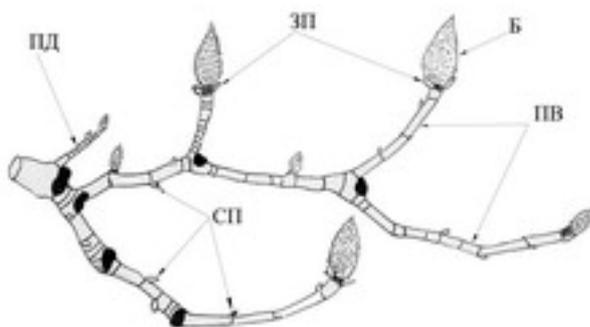


Рис. 5. Система побега ветвления *Magnolia soulangeana* Sour.: Б – бутон; ЗП – замещающие почки; СП – спящие почки; ПВ – побег ветвления; ПД – побег дополнения. Залиты тушью следы опавших цветоножек

3. Побег как двуединый орган

В наследство от классической морфологии растений XIX века нам достались представления о “железной триаде” – вегетативных органах высших растений: листе, стебле и корне. Морфологи первой половины XX века во главе с А. Арбер (Arber, 1950) немало потрудились, чтобы показать “единство побега” объединяющего листья и стебель в один единый орган, что и оправдывает представление о побеге как об основном строительном материале тела, жизненной формы этих растений. Тем не менее, не следует забывать о “двуединстве” побега, состоящего из основной осевой части (стебля) и боковых образований, главным образом листьев, так как в любом побеге эти части находятся как в единстве, так и в противоположности. Примеры этому мы видим в существовании “кауломных” (с преобладанием стеблевой части) и “филломных” (с определением листовой) побегов. К первым можно отнести многочисленные афильные (безлистные) формы кустарников пустынь и полупустынь центральной Азии (*Calligonum*, *Ephedra*), ко вторым – листовые суккуленты, многочисленные их розеткообразующие формы, в особенности травянистые с незначительной и недолговечной стеблевой частью.

Ярким примером кауломных побегов являются стеблевые суккуленты с полностью редуцированными листьями (замененными в лучшем случае на колючки); у которых, в противоположность афильным формам с нормально развитыми междуузлиями и далеко раздвинутыми узлами, узлы, напротив, сильно сближены, и весь стебель можно квалифицировать как один большой узел. Это касается представителей разных семейств: кактусовых, молочайных, ластовневых, которые напоминают розеткообразующие листовые суккуленты. Видимо, это указывает на путь происхождения стеблевых суккулентов от розеткообразующих листовых, что хорошо прослеживается в родах молочай, адениум, адения и пр.

4. Соцветия как особый тип побега

Наряду с филломными и кауломными побегами можно выделить и “флоральный” тип или подтип кауломного, так как основной частью в нем являются цветки. Еще Тролл (Troll, 1964) выделял “фолиозные, фрондулезные и фрондозные соцветия”, что можно интерпретировать как соответствующие типу кауломных, т.к. цветоножки представляют собой тот же орган стеблевого

происхождения. Ряд редукции “фолиозности” через фрондулезность и брактеозность заканчивается “эбрактеозными” соцветиями – побегами, лишенными всяких листовых органов, примером чему могут быть кисти крестоцветных и барбарисовых, а так же завитки бурчанниковых. Последние не являются единым побегом в строго морфологическом смысле (как симподий), тем не менее, в функциональном смысле они совершенно идентичны моноподиям – кистям.

Для побега, его стеблевой части, цветоножки представляют собой боковой орган, так как (как и лист) обладают ограниченным апикальным ростом, но, в то же время, они же кардинально отличаются от листа не только выполняемой функцией (нести цветок), но и с конструктивной точки зрения, т.к. способны образовывать свои метамерные (модулярные) системы путем ветвления, образуя так называемые ди-, моно-, три- и иные “хазии”. Поэтому всякая кисть (ботрий, моноподий) потенциально способна образовать тирс или полутирс, что обычно для ароний и крушин (Костина, 2005, 2007).

Прицветнички по своей морфологической природе представляют собой два предлиста (у двудольных) или один (у однодольных) бокового побега, и потому могут отсутствовать на тех цветоножках, которые являются продолжением главных побегов, в том числе, главных осей тех же кистей. Очень часто соцветия разветвлены очень сложным образом (метелки, ветвистые кисти, сложные зонтики, сложные соцветия из корзинок, головок зонтиков и т.д.), имея подобия главного побега (оси) и боковых. Однако, поскольку цветоносные и соцветиеносные побеги – особого рода, отличающиеся от обычных тем, что роль боковых образований в них играют не столько листья, сколько цветоножки, то их не следует смешивать с настоящими побегами, а именовать как-то иначе (“флораль”). Одной из особенностей флоралий является их способность к весьма интенсивному ветвлению и недолговечное существование. Занимая терминальное или боковое положение, системы “флоралиев”, благодаря этому, никогда не становятся конструктивным элементом “архитектурной модели” тела растения, в отличие от просто цветоносных осей (побегов) с многолетней, деревянистой осью (стеблем), к каковым относится пролифицированные кисти, например, у австралийского *Callistemon speciosus* DC. (рис. 6).

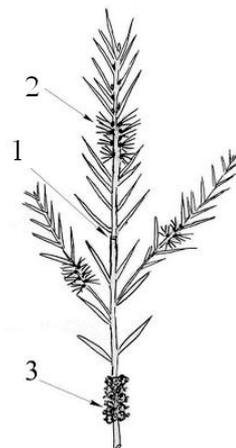


Рис. 6. Система побега ветвления *Callistemon speciosus* DC.: 1 – граница прироста; 2 – цветок; 3 – плоды-коробочки

5. О корнях и их системах

Е.Л.Нухимовский (1980) предложил квалифицировать тело высшего растения как «золотую монаду» (в противопоставление «железной триаде» и «серебряной диаде» – побегу+корню). Золотая монада: побег + корень = ризокормус. С этим, однако, согласиться трудно по той причине, что по своей природе высшие растения (начиная со мхов и, очевидно, риниефитов) – и по необходимости – растения двух сред – воздушной (водной) и почвенной. Становление корней и корневых систем связано как раз с приспособлением к обитанию в почвенной среде, и, если единство побега (стебля+листьев) обосновывается единством выполняемых функций (по крайней мере, их взаимозаменяемой), то ни о каком единстве функций и взаимозамене побега и корней не может быть и речи, даже тогда, когда эта взаимозамена действительно имеет место (позеленение корней параллельно с редукцией побега или всасывающие органы на листьях при неразвитости корней), так как она подчеркивает исключительность того органа, который встает на смену редуцированному. Никакого среднего состояния между корнем и побегом мы не знаем, как это имеет место в побеге между стеблем и листом (побег обычного типа, побег ветвления).

Побег + корень – два полюса побеговых растений, часто совместимых на одном единственном побеге или даже приросте при плагитропном над-, на- и подземном побеге, а иногда – и в воздушной среде при высокой влажности воздуха (орхидеи, ароидные, корнелазящие лианы). Становление, развитие и эволюция корней и корневых систем – особая глава эволюционной биоморфологии растений, совершенно отличная от таковых же глав эволюционного развития побега, во многом, правда, параллельная. На первом этапе – это грандизация, становление стержневой корневой системы (споровые – голосеменные), на втором – полимеризация корней и корневых систем параллельно с их миниатюризацией и отравлением,

т.е. уменьшением продолжительности жизни (с многих лет до одного года и меньше – у эфемероидов и эфемеров).

Отсутствие внешней метамерии более всего отличает корни от побегов и служит лишним доказательством невозможности их сплава в один орган. Причина этого (отсутствие метамерии) – отсутствие боковых органов, подобных листу или цветку. Однако то, что всасывающими бывают только мелкие и недолговечные корешки, при том в гораздо большем числе, чем растущие, наводит на мысль, что они (всасывающие корешки) являются аналогами листьев, как и эти последние, выполняющие основную работу всего органа (всасывание воды и растворов). Растущие корешки – аналоги апексов побегов, воспроизводящих как листья, так и осевой орган, а проводящая часть корня подобна стеблю, выполняющему в основном проводящую (опорную) функцию. У корней же опорная функция замещена якорной (включая контрактильность). Контрактильность свойственна в основном придаточнокорневым травянистым растениям.

Тем не менее, различия между корнем и побегом остаются значительными. Аналогов годичных приростов у них нет, хотя сезонность роста корней налицо. Однако эта сезонность (периодичность) не носит такого взрывного характера, как у побегов, и никак не связана с ветвлением корней. Ветвление корней по своей интенсивности подобно ветвлению соцветий, но никак не связано со специализацией.

Тропизм корней по своей природе, видимо, аналогичен тропизму стеблей (побегов), но обратен по знаку, хотя истинно геотропных корней в общей их массе не так много. Большинство корней и все сосуды – плагиотропны, а есть много и ортотропных (это, в основном, дыхательные корни) и апогеотропных.

6. Система прироста

Из определения побега как системы приростов и оси, несущей зачатки последующих побегов, следует, что и те (приросты) и другие (побеги) могут образовывать свои системы. Система прироста – это единичный прирост со всеми его придатками и всем, что на нем может образоваться в течение его существования и, прежде всего, – кольцевые годичные приросты древесины и луба.

По способности к вторичному утолщению приросты разделяются на: древесные, травянистые и промежуточного типа – полудревесные и полутравянистые.

Вся длительность цикла системы прироста охватывает период от образования первого прироста (линейного) до полного отмирания всего того, что на немросло. Это неравноценно жизни одного-единственного первого прироста, т.е. такие системы могут очень интенсивно отмирать «изнутри», выгнивая, начиная с сердцевины.

Особую роль в цикле системы приростов занимают цветonoсные побеги, или единичные цветки, которые могут развиваться уже в первый год жизни прироста, только на второй и, наконец, на всех последующих (каулифлория). Цветonoсные системы в этом случае являются автономными системами прироста, и их существование связано с существованием особого специализированного типа эфемерных ветвящихся побегов и ветвящихся почек, изредка дающих и эфемерные побеги (калифилия). Иногда такие «кауфильные» побеги становятся многолетними и создают свои собственные системы дополнения.

С течением времени функции и назначение приростов меняются, если они многолетние. Прирост первого года характеризует, прежде всего, линейный рост и развитие богатого ассимиляционного аппарата (листьев). Второй год – в основном ветвление, цветение и плодоношение, с продолжением (у вечнозеленых) ассимиляции; третий год – лишь механические (скелетные) функции с продолжением ассимиляционных и флорально-карпальных (у некоторых тропических). Отсюда ясно, что у тропических растений функции приростов длительное время совмещены, только на первом году побег отличается тем же ростом в пространстве (завоеванием нового пространства). У большинства листопадных древесных резко различаются функции первого, второго и всех последующих приростов. Происходит как бы «сжатие» функций на втором году. У трав все функции приростов сосредотачиваются на приростах первого года, в том числе и у ползучих, хотя к предыдущим функциям прибавляется ещё одна – придаточного корнеобразования. Функция придаточного корнеобразования свойственна и многим тропическим типам, но, в основном, травоподобным (ароидные, орхидные, бигнониевые), а также некоторым корнелазящим лианам (плющи, текома) и тропическим фикусам, у которых придаточные корни со временем превращаются в настоящие стволы.

Система приростов есть, в то же время, и система побега, но одного, единичного побега. Система приростов – это система из неравноценных элементов, в которой обычно лишь один,

главный, имеет конструктивные функции. Развивающиеся системы из спящих почек имеют уже самостоятельное значение и как подсистема входят в систему побегов или образуют совершенно самостоятельную систему побегов (формирования или дополнения).

Система побегов – это система из более или менее равноценных элементов – побегов ветвления. У древесных она, как правило, образуется на второй год, а у травянистых – уже в первый, и состоит из материнского побега и всех последующих, получившихся в процессе ветвления обычных, не спящих почек. Система может состоять из однотипных элементов – и тогда она гомогенная, из разнородных элементов – и тогда она гетерогенная. Отсюда система прироста – гетерогенная. Системы побегов могут быть как гомогенные, так и гетерогенные. Гомогенны системы побегов ветвления и дополнения, образующие, например, подушковидные биоморфы, подушковидные кроны. Гетерогенны системы побегов формирования. Крайне гетерогенны системы приростов, образующие трицикличные побеги.

Монокарпические и моноциклические побеги гетерогенны как системы фитомеров, но системы монокарпических моноциклических побегов – гомогенны.

Гетерогенна система из ортотропных и плагиотропных побегов, образующих ствол и ярусы кроны. Кроны кустарников гомогенны как целое, так как все их стволы построены одинаково. Однако сами стволы – гетерогенные системы, так как состоят из отрезков побегов формирования с их верхушками – системами побегов ветвления. Разнообразие биоморф высших растений создаётся не столько и не только разнообразием самих побегов, но и в ещё большей мере – их системами, которые, в свою очередь, создаются с помощью ветвления побегов, а это последнее зависит у растений от наличия пазушных и придаточных почек.

7. Эволюция становления побегов

Почки, как и побеги в целом, являются результатом эволюционного развития, который привел и к возникновению настоящих (листочечных) побегов.

1. Растения теломные (беспобеговые). Тело строилось из теломов – осей, способных к дихотомическому ветвлению. Меристемы были только верхушечные, на концах теломов. При неравнодихотомическом ветвлении образовавшиеся короткие теломы могли играть роль боковых почек, как это иногда и сейчас бывает у псилопта.

2. Растения синтеломные протопобеговые. Унаследовали все эти особенности от теломных полностью. Однако короткие побеги, возникавшие в результате неравнодихотомического ветвления, более походили на почки, поскольку снаружи густо были покрыты микрофиллами или гомологичными им чешуями (отличавшимися от листьев своей малослойностью или однослойностью).

3. Предпобеговые. Конец нарастающего синтелома может ещё ветвиться дихотомически, однако, основная его функция – отчленение кладифицированных систем синтеломов – вай (гомологичных листьям). Наряду с ними нерегулярно и обычно не в связи с ваями отчленяются и боковые меристемы в виде зачаточных бугорков, способных отчленять те же вай. Так происходит и меристематизация предпобега, который наряду с верхушечной, получает ещё и ряд дополнительных боковых меристем. Благодаря им происходит боковое ветвление, но нерегулярное и далеко не у всех предпобеговых.

4. Побеговые. Наряду с превращением предпобегов в листья, закономерного их следования друг за другом, происходит упрочнение связи лист-почка, возникает аксиллярный комплекс. Скорее всего, с ним же связана и способность к вторичному утолщению, т.к. оба явления (почки и камбий) есть явления одного порядка – меристематизации. Доказательством служит то, что покрытосеменные без вторичного утолщения (пальмы и другие древесные однодольные) не ветвятся, не имеют облигатных боковых почек. То же самое стеблевые суккуленты – кактусы и молочаи (эти последние, возможно, потеряли и то и другое, но синхронно).

Итак, предпосылка к ветвлению и созданию систем побегов – боковые пазушные почки, а, значит, сама метамерия побега.

Вероятно, в начале (филогенетическом) боковые побеги строго копировали главный в виду однородности генетической программы «побег». Системы побегов были вполне гомогенными, хотя бы потенциально (в случае невозможности выполнить программу до конца, например, в случае обкусывания, обмерзания, обламывания и пр.). Надо, однако, иметь в виду, что эта однородность побегов между собой не касалась однородности самих побегов как единого целого. Побеги могли иметь гетерогенные приросты, например, чисто вегетативные и флоральные, терминальные или боковые (флоральные интеркалярные зоны).

При возникновении систем побегов стимулов и путей специализации стало неизмеримо

больше, что в немалой степени зависело и от первоисточника боковых побегов – почек, которые могли различаться по: А – количеству в каждой пазухе; Б – расположению (сериальные или коллатеральные); В – размеру; Г – содержанию (вегетативные-генеративные) и Д – продолжительности периода покоя: а – с длительным периодом покоя в два или несколько лет (спящие почки); б – обычные зимующие почки; в – пролептические, незимующие, раскрывающиеся через несколько недель после своего формирования; г – силлептические – без периода покоя, трогающиеся в рост сразу после своего заложения. В морфологии растений большое значение придаётся сложению листьев внутри почек, что обычно зависит от систематического положения объекта, однако, для биоморфологии этот факт большого интереса не представляет. Наибольшее значение, как оказывающее влияние на качество систем побегов, имеют содержание почек (Г) и продолжительность периода их покоя (Д), так как от этих параметров зависит долговечность самих побегов и их роль в построении систем. Генеративные почки не дают никаких конструктивных элементов, генеративно-вегетативные – лишь частично и только вегетативные – вполне полноценные «кирпичи» для построения архитектурных моделей растения.

Продолжительность периода покоя почек имеет связь с конструктивными особенностями растений следующим образом: 1 – почки постоянно спящие (дормантивные) не дают никаких конструктивных элементов, но служат резервом для разного рода специализированных побегов: а – генеративных – каулифлорных; б – вегетативных – каулифильных; в – не дают никаких видимых побегов, образуя сферобласты; 2 – почки спящие дают, как правило, побеги усиленного роста (турионы) – при образовании пневой поросли или побеги формирования (в основном у кустарников, в старости – у деревьев). Побеги «обычного» роста, возникающие иногда из спящих почек, – побеги дополнения; 3 – почки обычные, зимующие дают, как правило, и «обычные» побеги ветвления – те, которые регулярно появляются из года в год в кроне древесного растения. С возрастом их размер может изменяться (как правило, в сторону уменьшения длины). Пролептические «ивановы» побеги в этом отношении мало отличаются от обычных, и наличие их служит скорее систематическим признаком, реже – признаком более продолжительного периода, за который растение способно дать несколько нормальных приростов; 4 – силлептические же почки дают, как правило, недолговечные специализированные силлептические побеги, главным образом, в области соцветия. Сколь бы сильно и как бы сложно ни ветвилось соцветие, оно не является конструктивным элементом и достаточно эфемерно, функционируя всего один сезон. Если же оно и имеет внутри себя какие-то многолетние конструктивные элементы (части), то возникшие не из силлептических, а «обычных» зимующих почек.

Ветвление обеспечило в дальнейшем, в эволюции образование крупных древесных растений. В первую очередь, деревьев со сложными взаимоотношениями многолетних частей: стволом, ветвями, системами побегов ветвления.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова И.С., Лагунова Н.Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 60. № 1. С. 49-59.
- Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84. №3. С. 10-28.
- Антонова И.С., Глебова Р.А. Строение кроны *Aesculus hippocastanum* L. // Сравнительная анатомия вегетативных органов: Тр. 2 междун. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 15.
- Антонова И.С., Белова О.А. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией // Вестник Тверского гос. университета. 2008. №25(85). С. 10-16.
- Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100-113.
- Гатцук Л.Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения. // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 55-130.
- Гатцук Л.Е. Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестник Тверского гос. ун-та. 2008. № 25 (85). С. 29-42.
- Гетманец И.А. Модульная организация побегового тела ив // Вестник Тверского гос. университета. 2008. №25(85). С. 47-50.

- Грудзинская И.А.* Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45. №7. С. 968-978.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А.* Основные термины и понятия биоморфологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1993. 149 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.* Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М., 2002. 240 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.* Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с.
- Костина М.В.* Строение и ритмы развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения // Бюлл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып.189. С. 188-208.
- Костина М.В.* Роль генеративных побегов в построении кроны у представителей рода *Acer* // Бюлл. Гл. ботан. сада. 2007. Вып. 193. С. 87-106.
- Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П.* Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 125 с.
- Кузнецова Т.В.* К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 1-11.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 159 с.
- Нухимовский Е.Л.* Проблемы классификации в биоморфологии семенных растений // Успехи современной биологии. 1980. Т. 90. №2. С. 286-307.
- Савиных Н.П.* Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во Вят.ГГУ, 2006. 324 с.
- Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 390 с.
- Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т.3. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146-202.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М.: Высшая школа, 1962. 377 с.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Ботан. журн. 1972. Т. 57. №5. С. 417-433.
- Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветия. Л.: Наука, 1979. 296 с.
- Хохряков А.П.* Фенобиоморфологическая классификация жизненных форм и специализация репродуктивного цикла высших растений // Чтения памяти А.П.Хохрякова: Матер. всерос. научн. конф. Магадан: Ноосфера, 2008. С. 9-16.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т.* Бластоид – элементарный блок побеговых растений // Жизненные формы: Онтогенез и структура: Межвузовский сб. научн. тр. М.: Прометей, 1993. С. 117-121.
- Шафранова Л.М.* О метамерности и метамерах у растений // Журн. общей биологии. 1980. Т. 41. №3. С. 437-447.
- Arber A.* The natural philosophy of plant form. Cambridge, 1950. 246 p.
- Corner E.J.* The durian theory of the origin of the modern tree // Ann. Bot. 1949. Vol.13. № 52. P. 367-414.
- Elten G.* Wat is a herb? (with examples from the tropical Savanna of Brasil and the humid temperate zone of Poland) // Veroff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel. Zurich, 1991. Bd. 106. P. 288-304.
- Halle F., Oldemann R.A.A.* Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson, 1970. 178 p.
- Halle F., Oldemann R.A.A., Tomlinson P.B.* Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 312 p.
- Rauikjaer C.* The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, Clarendon, 1934. 632 p.
- Sattler R.* A new conception of the schut of higher plants // J. Teor. Biol. 1974. Vol. 47. №2. P. 367-382.
- Troll W.* Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd. 1. 615 S.