

- Миркин Б. М. 1977а. Флористико-социологическое направление классификации растительности и современная отечественная фитоценология. — «Бюл. МОИП. Отд. биол.», т. 82, вып. 6.
- Миркин Б. М. 1977б. Рецензия на книгу В. И. Парфенова и Г. А. Кима «Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения». — «Бот. журн.», т. 62, № 11.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. 1978. Фитоценология. Принципы и методы. М.
- Парфенов В. И., Ким Г. А. 1976. Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения. Минск.
- Работнов Т. А. 1959. Что считать лугом? — «Бот. журн.», т. 44, № 1.
- Работнов Т. А. 1967. Рецензия на книги Х. Элленберга «Растительность Средней Европы и Альп» и Э. Клаппа «Луговая растительность и местообитание на примере Западной, Средней и Южной Германии». — «Бот. журн.», т. 52, № 1.
- Работнов Т. А. 1974. Луговедение. М.
- Раменский Л. Г. 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — «Бот. журн.», т. 37, № 2.
- Сочава В. Б. 1929. О пределе лесов на крайнем Северо-Востоке Азии. — «Природа», № 12.
- Шенников А. П. 1938. Луговая растительность. — В кн.: Растительность СССР, т. 1. М.—Л.
- Шенников А. П. 1941. Луговедение. Л.
- Шенников А. П. 1958. О некоторых спорных вопросах классификации растительности. — «Бот. журн.», т. 43, № 11.
- Mc Intosh R. P. 1968. The continuum concept of vegetation: reply. — «Bot. Rev.», vol. 34, N 3.
- Rothmaler W. 1976. Excursionasflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Berlin.
- Westhoff V., von der Maarel E. 1973. The Braun-Blanquet approach. — In: Handbook of vegetation science, vol. 5. Ordination and classification of vegetation. Hague.

ON A FLORISTIC CONCEPTION OF THE MEADOW TYPE VEGETATION

B. M. Mirkin, L. M. Gareeva

Summary

The authors discuss floristic criteria for the differentiation of meadow vegetation and contiguous types, proceeding from a broadened interpretation of the concept "meadow" proposed by T. A. Rabotnov. An example is given of a syntaxonomic hierarchy of meadow communities for the river valleys of Mongolian People's Republic. The hierarchy comprise three classes reflecting a gradual increase in soil richness (the classes *Kobresia bellardii*, *Thalictrum simplex*, *Halerpestes salsuginosa*), 12 associations and 30 subassociations.

УДК 581.4

«АРХИТЕКТУРНАЯ МОДЕЛЬ» И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РОЗОЦВЕТНЫХ

Т. И. Серебрякова, Л. В. Петухова

В процессе изучения большого жизненного цикла и ритма побегообразования четырех видов розоцветных — *Geum rivale* L., *G. urbanum* L., *Sanguisorba officinalis* L. и *Alchemilla pastoralis* Bus. (Петухова, 1974а, б, 1977) — были выявлены черты сходства и различия их жизненных форм. Этот сравнительный анализ позволяет сделать некоторые выводы о соотношении понятий «архитектурная модель» (в смысле Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, 1975) и «жизненная форма» как для исследованных нами таксонов, так и в более общем значении этих терминов.

Говоря о жизненной форме, обычно подразумевают комплекс внешнеморфологических, габитуальных, признаков, в которых отражены особенности поведения растения¹: характер роста его надземных и подземных органов, соответствующий конкретным возможностям воздушного и почвенного питания; способы захвата пространства, его удержания за собой и расселения; способы перенесения неблагоприятных периодов и т. д. Таким образом, понятие «жизненная форма» связывается с «адаптивной» морфологией, демонстрирующей пути приспособления растений к тем или иным условиям среды, к тому или иному образу жизни. Это особенно четко было в свое время отражено в классификации жизненных форм С. Raunkiaer, представляющих, по выражению G. Mangenot (1968), «универсальную реальность».

Однако при описании структуры побегов и их систем у разных жизненных форм мы сталкиваемся с некоторыми весьма постоянными, очевидно наследственными, качественно различными «моделями», не имеющими явного приспособительного значения, а скорее отражающими те сравнительно немногочисленные варианты «стратегии роста» и ветвления, которыми располагают типичные побеги высших растений в пределах возможностей действия их верхушечных, пазушных и вставочных меристем. Именно о таких «архитектурных моделях» и идет речь в работах, описывающих закономерности побегообразования и ветвления тропических деревьев (Hallé, Oldeman, 1970). Подчеркивает-

¹ В классических трудах С. Raunkiaer (1934) по отношению к растениям употреблен именно этот термин — «behaviour».

ся, что одна и та же структурная модель характерна часто для разных, не родственных между собой видов, тогда как в пределах одного рода разные виды могут относиться к разным моделям. Таким образом, эти признаки распределяются в таксонах параллельно, по принципу «повторяющихся полиморфических множеств» (Меуен, 1973). В то же время это необходимый компонент характеристики жизненной формы (Гатцук, 19746).

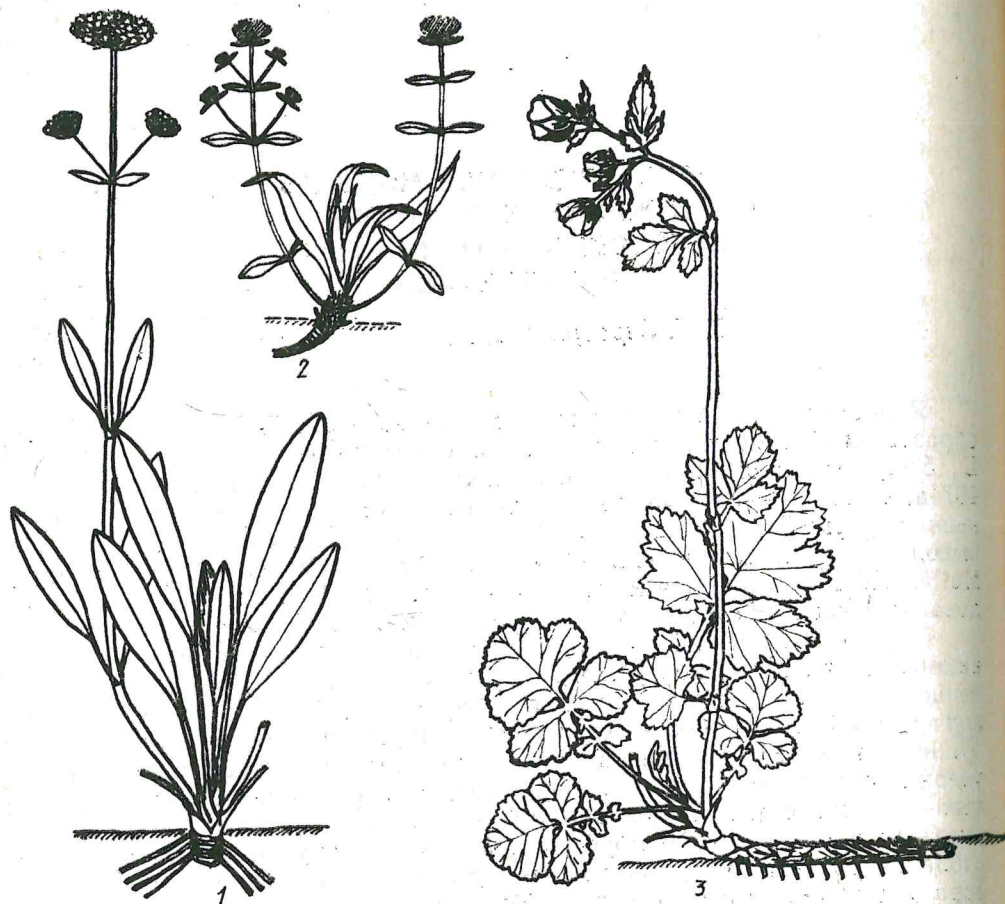


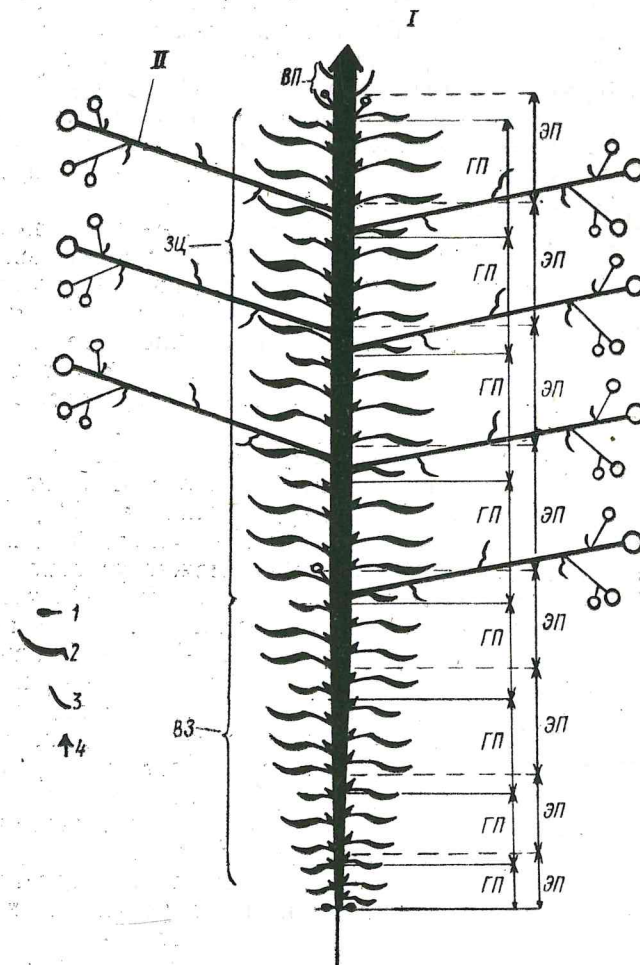
Рис. 1. Моноподиально-розеточные травы:
1 — *Succisa praemorsa*; 2 — *Nardostachys jatamansi* (по Weberling, Engel, 1975, изменено); 3 — *Geum rivale*

Все исследованные нами объекты — многолетние травы, принадлежащие к одной «архитектурной модели» побеговой системы (Серебрякова, 1977), но несколько различные по жизненной форме. Кратко и очень обобщенно эту модель называют обычно «моноподиально-розеточными растениями». По-видимому, в разных модификациях такая модель широко представлена среди трав умеренной зоны, относящихся к разным семействам, что показано еще С. Raunkiaer (1934) и довольно подробно проанализировано по отношению к растениям разных ботанико-географических зон СССР И. Г. Серебряковым (1952). Последний автор, объединяя эти объекты по признаку моноподиального возобновления, приводит статистические данные о распростране-

нии «моноподиальных форм» в разных семействах и в разных зональных типах растительности. По его данным, процент моноподиальных видов в составе разных формаций, от южных ковыльных степей до горных тундр, колеблется от 7 до 19; в целом из 580 видов проанализированных им цветковых растений 67 оказались моноподиальными (11,5%). Особенно часто этот способ нарастания (модель) встречается

Рис. 2. Схема нарастания и расчленения главного побега моноподиально-розеточного травянистого многолетника:

I — скелетная ось; II — боковые однолетние цветочные побеги; ГП — сезонные годичные приросты; ЭП — элементарные побеги; в данном варианте границы тех и других не совпадают (как у *Geum*, *Alchemilla*); ВЗ — вегетативная зона скелетного моноподиального побега; ЗЦ — зона цветения; ВП — верхушечная почка; 1 — семядольные листья; 2 — зеленые листья; 3 — зачатки листьев в почке; 4 — вегетативные почки



в семействах Rosaceae, Fabaceae, Violaceae; в родах *Gentiana*, *Plantago*, *Campanula*, *Carex*; очень отчетливо эта форма выражена у *Betonica officinalis* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Succisa praemorsa* (Gilib.) Aschers. (рис. 1, 1). Судя по подробному описанию и схематизированному рисунку, с первого взгляда сразу напоминающему нашу *Succisa praemorsa*, к этой же модели относится такое экзотическое и редкое растение из Valerianaceae, как *Nardostachys jatamansi* (D. Don.) DC. (рис. 1, 2), произрастающее в высокогорьях Гималаев (Weberling, Engel, 1975).

Каковы же отличительные черты этой «архитектурной модели», выявленной, в частности, и на наших объектах (рис. 1, 3).

1. Взрослые цветущие растения образуют два типа специализированных побегов, резко разграниченных между собой и

практически никогда не переходящих друг в друга: скелетные вегетативные — многолетние и цветоносные — однолетние (рис. 2).

2. Цветоносные побеги — исключительно пазушные, удлиненные, развивающиеся на скелетном и отмирающие после цветения и плодоношения целиком, т. е. типично монокарпические и моноциклические. В отличие от монокарпических побегов симподиально нарастающих трав, они не имеют собственной зоны возобновления (термин Troll, 1964) и не принимают участия в построении многолетнего побегового тела растения, так как от них не остается резидов (термин Нухимовского, 1969). Их следует считать несамостоятельными и недолговечными компонентами «системы скелетного моноподиального побега» (Гатцук, 1974), тем более что в ряде случаев они не несут настоящих листьев (как у подорожников, розеточных астрагалов).

3. Скелетные побеги — короткометамерные, нарастают моноподиально своей верхушкой, остающейся всегда в вегетативном состоянии, в течение нескольких, иногда многих лет. За это время скелетный побег способен неоднократно, иногда многократно формировать на себе боковые однолетние цветоносные побеги. Цветение обычно начинается не с 1-го, а со 2—3-го года жизни побега или еще позднее, особенно для главного побега (рис. 2). Цикл развития скелетного моноподиального побега завершается прекращением деятельности его меристематического апекса, никогда не превращающегося непосредственно в соцветие. Это происходит иногда на 4—10-й год (*Astragalus macropodium* Lipsky, Михайлова, 1972; *Geum urbanum*), а иногда и на 20—30-й (*Geum rivale*, *Alchemilla*). Такой скелетный побег, производящий пазушные соцветия, можно условно называть полициклическим и поликарпическим (Михайлова, 1972; Пленник, Кузнецова, 1976) или олигокарпическим, если цветение и плодоношение повторяется всего 2—3 раза. Неоднократным цветением он отличается от полициклических монокарпических побегов симподиально нарастающих трав, завершающих свой цикл образованием верхушечного цветка или соцветия и цветущих лишь однажды.

4. Вегетативный скелетный побег не образует верхушечного цветоносного участка, и вся его ось целиком после отмирания боковых цветоносов и листьев остается в составе многолетнего тела растения. Этим также данная модель отличается от типичной модели симподиально нарастающих трав с монокарпическими побегами. У последних каждый монокарпический побег расчленен на верхнюю однолетнюю (генеративную) и нижнюю многолетнюю (скелетную вегетативную) части (см. рис. 4, 1), т. е. разные части оси одного и того же побега имеют резко различную длительность жизни («инэквиперманентность осей», по Schmid, 1963). У нашей же моноподиально-розеточной модели каждый годичный прирост оси становится частью многолетнего побегового тела (у трав — корневища или каудекса, см. рис. 4, 2) и разрушается, лишь прожив определенное количество лет в этом качестве.

Таковы наиболее существенные признаки описываемой архитектурной модели. Они, как видим, сводятся к характеристике строения и поведения (нарастания, ветвления, цветения, отмирания) основной структурной единицы тела моноподиально-розеточного растения — системы скелетного моноподиального побега (Гатцук, 1974а) и определяются особенностями работы меристем. В частности, короткометамерность связана с заторможенностью или слабо выраженной деятельностью интеркалярных меристем и часто коррелирует со

своеобразной анатомической структурой скелетных осей. Последние, как правило, отличаются сильной паренхиматизацией, возникающей разными путями. Следует отметить, что эти признаки, в том числе и анатомические (Гатцук, 1976), не специфичны для травянистого растения; они же характерны и для моноподиально-розеточных (короткометамерных) деревьев, кустарников и других древесных и древовидных жизненных форм. Среди тропических деревьев это «модель Корнера» (Hallé, Oldeman, 1970). Тем самым еще раз подчеркивается неидентичность понятий «модель» и «жизненная форма».

У растений с длинноразветвленными побегами, как травянистых, так и древесных, подобный же моноподиальный способ нарастания скелетных побегов и боковое положение цветоносных встречаются довольно часто (например, виды *Veronica*, *Fraxinus*, *Populus*, *Frangula*), но их следует считать особой моделью, принципиально сходной с нашей по способу работы верхушечных и пазушных меристем, но отличающейся по структуре скелетных осей, зависящей от деятельности интеркалярных меристем.

Изучение онтогенеза наших объектов показало, что у растений описываемой модели существуют определенные закономерности в ходе формирования системы скелетных побегов. Они сводятся к следующему.

Ветвление за счет вегетативных почек с образованием системы скелетных моноподиальных побегов может быть выражено в разной степени и происходить на разных этапах большого жизненного цикла (слабое и позднее — у *Alchemilla*, Петухова, 1977; достаточно раннее и интенсивное — у астрагалов, остролодок, Михайлова, 1972; Пленник, Кузнецова, 1976). Система первоначально может быть моноподиальной (при раннем ветвлении, рис. 3, 1). Однако вследствие ограниченности малых циклов и отмирания верхушечных меристем скелетных побегов рано или поздно система их становится симподиальной (рис. 3, 2, 3). В целом взрослое или старое ветвящееся растение, как правило, имеет симподиальную систему моноподиальных скелетных побегов (рис. 3, 3).

Малые циклы скелетных побегов последовательных порядков в течение большого жизненного цикла, как правило, изменяются в сторону укорочения; самый длительный цикл у главного побега.

Таким образом, в течение большого жизненного цикла «архитектурная модель» отдельных скелетных побегов сохраняется, хотя и варьирует количественно, а модель всей особи видоизменяется по принципу «реитерации» (Oldeman, 1974) — повторения и постепенного «вырождения» основной модели.

Обнаружены также определенные закономерности, связанные с ритмом развития структурных единиц побегового тела у представителей рассматриваемой «архитектурной модели».

Моноподиальное нарастание скелетных побегов начиная с главного строго ритмично (см. рис. 2). Единицей роста служит элементарный побег (Грудзинская, 1960; Гатцук, 1974а), в пределах которого наблюдается закономерное изменение признаков последовательных метамеров по одновершинной кривой (более или менее четко). Изменяется (сначала возрастая, затем уменьшаясь) длина и толщина междоузлий, размеры и форма листьев и их частей, характер пазушных почек на последовательных узлах (вегетативные и генеративные; сильные и слабо развитые), характер окоренения метамеров. У наших четырех объектов все листья скелетных побегов относятся к срединной формации, меняется на протяжении элементарного побега только их

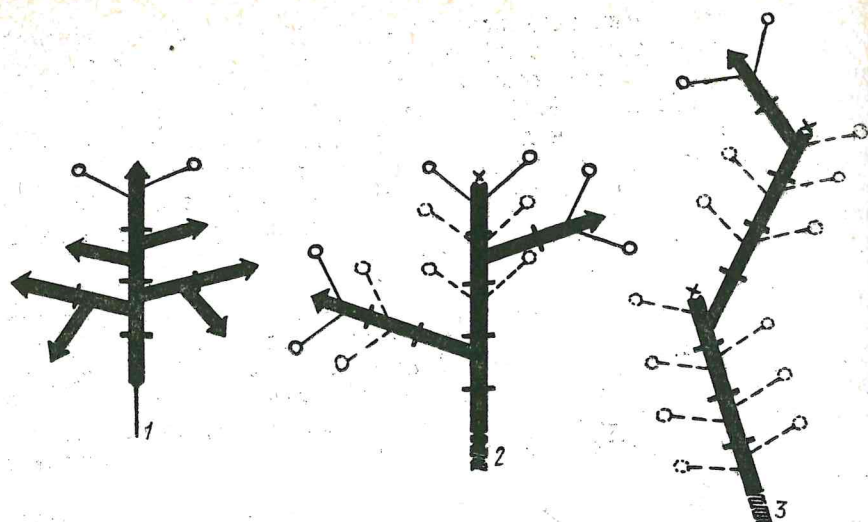


Рис. 3. Формирование системы скелетных побегов у моноподиально-розеточных трав (схема):

1 — моноподиальная система побегов у молодого генеративного растения при раннем базитонном ветвлении; 2 — начало перевершинивания у зрелого генеративного растения с поздним необильным ветвлением; 3 — акросимподиальное корневище — монохазий у старого генеративного растения («реитерация модели»); стрелки — живые вегетативные верхушки; крестики — отмершие верхушки; пунктир — боковые цветonoсы прошлых лет; сплошные линии — текущего года; поперечные черточки на скелетных осях — границы годичных приростов; штриховка — отмирающие проксимальные части корневищ

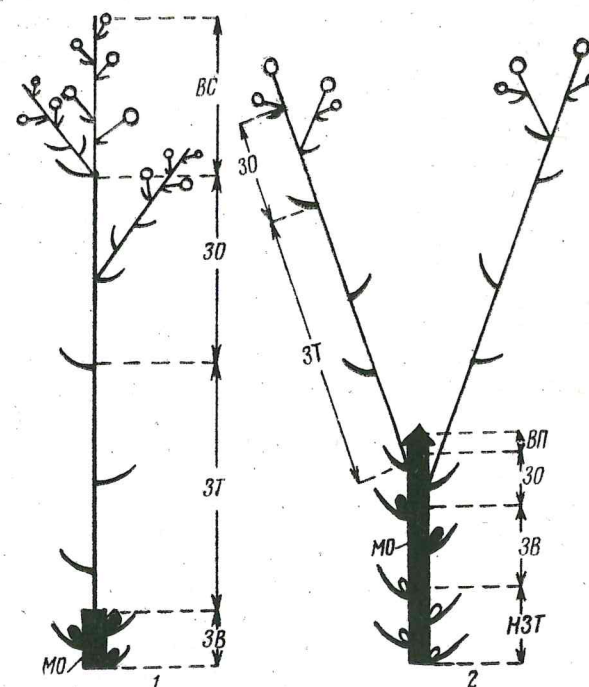
форма и размер (у *Sanguisorba officinalis* иногда могут образовываться 1—2 чешуевидных листа в год). У других растений, относящихся к данной модели, часть листьев одного элементарного побега может быть представлена чешуевидными низовыми (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch, *Hepatica nobilis* Mill.) или все листья только низовые, чешуевидные (*Gentiana pneumonanthe* L., *Rhodiola rosea* L.). Элементарные побеги, как правило, соответствуют годичным, однако не всегда их границы совпадают с сезонными границами годичного прироста, что хорошо показано для *Alchemilla* (Петухова, 1977). Иногда же в год образуется несколько элементарных побегов, как у *Potentilla erecta* (Михалевская, Тихонова, 1976).

На каждом элементарном побеге можно выделить достаточно четко выраженные зоны, отчасти соответствующие описанным W. Troll (1964) для однократно цветущих (монокарпических) побегов. Согласно этому автору (рис. 4, 1), побег возобновления травянистого многолетника состоит (снизу вверх) из обычно укороченной (с чешуевидными или розеточными листьями) зоны возобновления (ЗВ), несущей почки возобновления будущего года; удлиненной зоны торможения (ЗТ), где развитие боковых почек подавлено вообще; зоны обогащения (ЗО), несущей силлептически развивающиеся цветonoсные (иногда и вегетативные) ветви — параклады, отмирающие одновременно с верхушечным соцветием, и собственно верхушечного соцветия (ВС), завершающего побег и отмирающего после плодоношения. Таким образом, «формула» такого монокарпического побега — ЗВ→ЗТ→ЗО→ВС. У наших объектов верхушечное соцветие отсутствует и элементарный побег завершается верхушечной вегетативной почкой (ВП), продолжающей нарастание на

следующий год. В этом смысле он соответствует побегу возобновления. Четко выделяются нижняя вегетативная и верхняя генеративная части скелетной оси элементарного побега по характеру пазушных почек (рис. 4, 2; Петухова, 1977). Генеративная часть функционально соот-

Рис. 4. Схемы расчленения на зоны годичного побега возобновления симподиально нарастающего травянистого многолетника (1 — по В. Троллю, с изменениями) и элементарного (годичного) побега моноподиально-розеточного многолетника (2):

ЗВ — зона возобновления; ЗТ — зона торможения; ЗО — зона обогащения; ВС — верхушечное соцветие; ВП — верхушечная почка; НЗТ — нижняя зона торможения со спящими почками; МО — многолетние части осей



ветствует зоне обогащения, а при недоразвитии части заложенных пазушных соцветий на ней можно выделить и зону торможения, как, например, у *Astragalus follicularis* Pall. и *Oxytropis alpina* Bunge, описанных Р. Я. Пленник и Г. В. Кузнецовой (1976). Вегетативная же часть, соответствующая зоне возобновления в широком смысле, далеко не всегда функционирует вся целиком как таковая. У большей части наших объектов — видов *Geum*, *Alchemilla*, *Sanguisorba officinalis* — разветвляются при ветвлении и замещении лишь немногие вегетативные почки, расположенные выше всех на вегетативном отрезке (а кротноное ветвление в пределах зоны возобновления s. l.). Остальные почки остаются спящими и могут погибать, не реализуясь в побеге. Таким образом, выделяется иногда весьма значительная по числу метамеров «нижняя зона торможения» (НЗТ), в некоторых случаях преобладающая и вытесняющая собственно зону возобновления. Формула элементарного побега — НЗТ→(ЗВ)→(ЗТ)→30→ВП².

Наличие «нижней зоны торможения» отмечено Л. С. Мусиной (1976) у нескольких изученных ею полурозеточных сложноцветных с типично монокарпическими побегами — *Achyrophorus maculatus* Scop., *Leontodon hispidus* L., *L. autumnalis* L. и др.; ею же предложен и этот термин. Еще раньше без применения специальных терминов Т. И. Серебрякова (1971) описывала акротонию, мезотонию и базитонию в пре-

² В скобках — зоны, которые выражены не всегда.

делах «зоны кущения» у злаков — явления того же порядка, указывающие на функционирование лишь части почек в качестве активных почек возобновления, в то время как остальные остаются в резерве, а иногда и отмирают. Если учесть также своеобразие поведения почек на нижних частях побегов, представленных столонами или гипогеевыми корневищами у самых различных видов трав, то станет еще более ясно: троллевская «зона возобновления» очень широко варьирует и требует пристального изучения у разных жизненных форм и «архитектурных моделей». Независимо от наших предложений, упоминание о «нижней зоне торможения» появилось недавно в работе австрийского ботаника E. Detlef (1977), изучавшего жизненные формы в родах *Valerianella* и *Fedia*.

У некоторых сильно ветвящихся представителей описываемой модели НЗТ не выражена (астргалы и остролодки с ярко выраженной базитонией ветвления, судя по схеме Пленник и Кузнецовой, 1976).

Так или иначе, но каждый элементарный побег нашей модели по расчленению на функционально различные участки вполне сопоставим с монокарпическим. В целом же весь поликарпический моноподиальный скелетный побег как более крупная функциональная единица имеет обычно нижнюю часть чисто вегетативную (первые один-два годичных прироста, иногда и более, не образующих пазушных цветonoсов), затем обширную протяженную «зону цветения», образуемую рядом последовательных элементарных побегов с боковыми соцветиями, и, нередко, постгенеративную вегетативную зону (при старении), составленную одним или несколькими последними годичными приростами перед отмиранием верхушечной почки (рис. 2).

Описывая ряд признаков «архитектурной модели» и ссылаясь на различные примеры, мы уже указали на довольно широкое варьирование таких признаков, как длительность и ритм нарастания, скорость отмирания частей, положение зон возобновления, время и интенсивность ветвления. Варьирует у разных видов и в разных условиях также и направление роста побегов; система главного корня может или сохраняться, или отмирать и т. д. Все это как раз и открывает, по нашему представлению, возможность возникновения на базе единой модели роста разнообразных вариантов габитуса, т. е. жизненных форм, отражающих реакцию на различные экологические условия и приспособление к ним. В частности, наши четыре объекта, принадлежащие, по C. Raunkiaer, к розеточным гемикриптофитам³, можно отнести по крайней мере к трем группам жизненных форм травянистых поликарпиков: 1) стержнекорневые моноподиально-розеточные с многоглавым каудексом (из группы ризофитов, по Lukasiewicz, 1962) — *Sanguisorba officinalis*⁴; 2) плагиотропно-эпигеогенно-корневищные моноподиально-розеточные (из группы каулофитов, по Lukasiewicz, 1962) — *Alchemilla*, *Geum rivale*; 3) моноподиально-розеточные с коротким ортотропным эпигеогенным корневищем (из группы ризокаулофитов, по Lukasiewicz, 1962) — *G. urbanum*.

³ В соответствии с распространенной терминологией обычно называют все растения с розеткой и облиственными цветоносными побегами «полурозеточными», но это приводит к путанице понятий «полурозеточное растение» и «полурозеточный побег». Наши объекты по традиции обычно тоже называют полурозеточными растениями, но у них нет полурозеточных побегов: есть розеточные (скелетные) и безрозеточные (цветоносные). Поэтому мы предпочитаем называть наши виды розеточными гемикриптофитами.

⁴ Впрочем, в некоторых условиях и в более старых возрастных состояниях у кровохлебки может отмирать главный корень, а каудекс сильно партикулирует, так что отдельные партикулы выглядят как короткокорневищные.

Первая группа характерна для широкого диапазона экологических условий, однако, вероятно, более ксерофильна, чем остальные (кровохлебка встречается и в лесной, и в степной зонах, на лугах с переменным увлажнением, на песчаных субстратах и т. д.). Вторая группа тяготеет к влажным и отчасти затененным местообитаниям в лесной зоне. Третья, отличающаяся (в лице *Geum urbanum*) к тому же тенденцией к уменьшению общей продолжительности жизни (до 10—15 лет, тогда как у *G. rivale* она не менее 50 лет), иногда приобретает полурудеральный характер, обитая близ жилья или в нарушенных антропогенными воздействиями лесных ценозах.

Еще одна категория существенных различий заключается в ритме развития. Большинство моноподиально-розеточных трав летне-зимне-зеленые с двумя генерациями листьев в год, но у *Geum* на зиму сохраняются почти все летне-осенние листья, у манжетки — часть их, а кровохлебка зимует практически без зеленых листьев. Время цветения тоже довольно существенно различается: от ранцвущих гравилатов и манжетки до позднелетней кровохлебки. Это тоже может служить основанием для выделения мелких подразделений жизненных форм.

Что же позволяет отнести наши объекты, подобранные по принципу общности «архитектурной модели», именно к травянистым растениям. Мы уже упоминали, что описываемая модель системы побегов характерна и для древесных моноподиально-розеточных форм. Критерии же «травянистости», как показано в обстоятельной работе Л. Е. Гатцук (1976), отнюдь не сводятся, как часто полагают, лишь к более «мягкой» («травянистой») по сравнению с более «жесткой» («деревянистой») консистенции стеблей, т. е. к особенностям их анатомической структуры — соотношению паренхимных и лигнифицированных тканей. Для многолетних трав сезонных климатов наиболее характерным признаком оказывается ежегодное отмирание вертикальных надземных побегов и отсутствие многолетних осевых частей, возвышающихся над землей. Многолетние органы, несущие почки возобновления, у трав сезонного климата бывают непременно подземными или приземными, погруженными в подстилку или плотно прижатыми к почве.

У растений рассматриваемой группы этот признак как раз и является решающим при отнесении их к травам. Цветоносные побеги их отмирают до основания, а скелетные оси хотя и ежегодно нарастают верхушкой, но не возвышаются сколько-нибудь заметно над субстратом. Это происходит либо благодаря полеганию и придаточному окоренению более старых частей, которые в дальнейшем засыпаются листовым отпадом (*Geum rivale*, *Alchemilla*), либо благодаря активному втягиванию их в почву с помощью стержневого корня (*Sanguisorba*). Корневища и главы каудекса у изучавшихся нами розоцветных, как уже упомянуто, эпигеогенные (термин Серебрякова и Серебряковой, 1965), т. е. образуются над землей, а затем погружаются в субстрат. Каждый элементарный побег после развертывания из почки проходит две фазы: фазу надземного (как правило, ассимилирующего розеточного) побега (1—2 года) и — обычно уже после отмирания зеленых листьев — фазу подземного корневища или каудекса. В соответствии с возрастом и со сменой функции постепенно изменяется и анатомическая структура многолетней оси, которая превращается в специализированный запасающий орган. Возрастающая паренхиматизация идет по-разному: за счет первичного медуллярного утолщения, за счет паренхимы во вторичной ксилеме (Петухова, 1974а, 1975), а иногда благодаря специализации отдельных участков камбия, обра-

зующих широкие вторичные паренхимные лучи, как у *Potentilla alba* (Михайловская, Федотова, 1976). На первом этапе жизни каждый отрезок скелетного побега облиствен и способен давать пазушные цветоносные побеги, на втором — в значительной части случаев окоренен (придаточными корнями) и может сохранять на себе резервные спящие почки.

С. Raunkiaer (1934) полагал, что группа моноподиально-розеточных гемикриптофитов в умеренном сезонном климате со снежной зимой наиболее специализирована в смысле «разделения труда» между двумя типами побегов. Цветоносные надземные побеги образуются лишь в летний благоприятный сезон и к осени отмирают; вегетативные укороченные с подземной осью приспособлены к «подземному образу жизни», к переживанию неблагоприятного периода в почве, хотя почки возобновления их остаются обычно приземными.

Итак, жизненная форма моноподиально-розеточных трав может быть оценена как результат адаптации к сезонному климату; морфологическая специализация выражается не только в процессах более или менее активного погружения многолетних осей в почву, но и в дифференцированном поведении двух типов побегов, т. е. свойство «модели» выступает здесь как адаптивное.

Вопрос о возможном происхождении описанных жизненных форм трав и эволюционном значении признаков их «архитектурной модели» сложен и может обсуждаться лишь на основании сравнительного анализа ныне живущих таксонов.

Моноподиально-розеточная «архитектурная модель» преобладает в таксонах, к которым относятся исследованные виды. Таковы все виды *Alchemilla*, объединявшиеся ранее в один линнеон *A. vulgaris* L. s. l., и остальные многолетние виды *Alchemilla*, встречающиеся в Евразии (однолетник *Aphanes arvensis* L. имеет верхушечный цветонос), а также все виды *Sanguisorba* и *Geum* и близких к нему родов *Waldschteinia* и *Coluria*. Насколько типична эта модель для более крупных таксонов — триб и подтриб, мы пока не можем сказать, так как не располагаем достаточными материалами по морфологии побеговых систем экзотических их представителей. Однако она здесь отнюдь не исключение. Что же касается разнообразия жизненных форм в соответствующих кругах родства, то оно весьма показательно.

Разные авторы принимают различный объем триб в подсемействе Rosoideae (Juel, 1918; Юзепчук, 1941; Gajewski, 1957; Schulze-Menz, 1964; Lehmann, 1971; и др.). Но обычно все выделяют трибу *Sanguisorbeae*, видимо, как одну из наиболее древних и разнообразных, с обширным дизъюнктивным ареалом, центры которого лежат в Южном полушарии. В ней преобладают древовидные и кустарниковые растения, многие из них имеют явно выраженную тенденцию к розеточности побегов. В высокогорьях Анд на высоте 3500—4000 м на границе древесной растительности образуют светлые разреженные лесные сообщества многочисленные виды *Polylepis*; в Андах же распространены кустарники из рода *Tetraglochin* и многолетние травы и полукустарники обширного рода *Acaena*. В Южной Африке заметную роль в жестколистных кустарниковых формациях играют многочисленные виды рода *Cliffortia*. В пределах рода *Sanguisorba* s. l. часто выделяют как самостоятельные роды канарские группы *Bencomia* и *Sarcopoterium* (Nordborg, 1966); первый из них представлен слабо ветвящимися розеточными деревцами, второй — колючими подушковидными кустарниками;

виды канарского же подрода *Dendriopoterium* — сильно ветвящиеся розеточные кустарники. В подроде *Sanguisorba* имеются подушковидные кустарнички с розеточными побегами, а многолетние виды кровохлебок G. Nordborg (1966) называет лишь «травоподобными» (“herb-like”), имея в виду значительную степень лигнификации их подземных скелетных осей и образование четких годичных колец древесины. В подтрибе *Agrimoniinae*, также входящей в трибу *Sanguisorbeae*, кроме травянистого рода *Agrimonia* имеется монотипный род *Hagenia*, представленный своеобразным деревом, образующим леса в горах Восточной и Центральной Африки (Schulze-Menz, 1964).

Род *Alchemilla* обычно относят к особой подтрибе в составе трибы *Potentilleae*. Представители этого огромного рода (как минимум 200 видов, Schulze-Menz, 1964) кроме Голарктики обитают в высокогорьях Африки, на Мадагаскаре, в Южной Индии, на Яве, Цейлоне; в горах Чили распространены виды рода *Lachemilla*. Подавляющее большинство из них — многолетние травы, реже — кустарники. Подобное же соотношение в большом роде *Potentilla*, где преобладают моноподиально-розеточные травы (92% травянистых видов, Scharfetter, 1953), но есть и кустарники и кустарнички, в том числе и подушковидные.

Род *Geum* обычно относят к трибе *Dryadeae*, выделяемой иногда в особое подсемейство *Dryadoideae*, тогда *Geeae* составляют особую его трибу (Gajewski, 1957). Среди дриадовых преобладают кустарники и кустарнички, иногда даже деревья (*Cercocarpus*, *Chamaebatia*, *Purshia*, *Cowania*, *Fallugia* — в Северной Америке; *Dryas* — широко распространенный в Северном полушарии арктический и высокогорный розеткообразующий род). В пределах обширного моноподиально-розеточного рода *Geum* есть подроды (иногда выделяемые в особые роды) — *Sieversia* и *Novosieversia*, имеющие характер переходных между кустарничками и настоящими травами.

Из этого краткого обзора следует, что в целом все рассматриваемые группы (трибы, подтрибы, роды) весьма древние, о чем свидетельствует характер их ареалов, и связаны преимущественно с горными местообитаниями. В этих условиях выработались многочисленные древесные жизненные формы — фанерофиты и хамефиты, у которых сохраняются целиком (или почти целиком) надземные многолетние скелетные оси. Тенденция к недоразвитию междоузлий и розеточному росту весьма характерна для высокогорных местообитаний и выражена у многих из древесных жизненных форм рассматриваемых триб. В каких отношениях находятся травянистые, в том числе моноподиально-розеточные, жизненные формы с древесными в пределах родственных групп?

Нам представляется, что есть основания считать эти травянистые формы вторичными, полагая, что полегание и активное втягивание в почву многолетних осей и есть те признаки структурной специализации, которые усложняют общий характер многолетней системы побегов. Полегание и пассивное засыпание осей, вероятно, характерно для влажных и теневых местообитаний, активное втягивание — для более сухих, холодных и открытых. «Архитектурная модель» с двумя типами побегов — розеточных многолетних и боковых цветоносных однолетних — могла быть одним из вариантов уже у древесных предков наших таксонов. При погружении под землю такой побеговой системы сохраняется полностью признак древесного предка — превращение всей системы вегетативных осей в многолетнюю. Но при этом, конечно, длительность жизни всей этой системы у корневищных жизненных форм все же заметно укорачивается за счет отмирания (рано или позд-

но) более старых проксимальных частей системы. У каудексовых со стержневым корнем наблюдается отмирание системы от центра к периферии, сопровождающееся партикуляцией, что бывает и у древесных. При переходе к травам могут видоизменяться и ежегодно отмирающие цветоносные побеги. Как правило, у длиннопобеговых древесных и кустарниковых форм со специализированными цветоносными побегами последние укорочены, листья на них нередко более или менее редуцированы по сравнению с ассимилирующими. У моноподиально-розеточных древовидных растений цветоносные побеги могут быть и короткими (крайний случай — каулифлория), и достаточно длинными, например у *Azorina* (Василевская, Шулькина, 1976). У травянистых форм специализированные цветоносные побеги всегда удлиненные, что вполне объяснимо с точки зрения приспособительной. Удлиняются прежде всего гипоподии, что приводит к образованию стрелок, характерных, в частности, для *Dryas* и примитивных групп в роде *Geum*.

Тенденция к увеличению размеров цветоносных побегов, числа и размеров листьев на них, числа цветков и уменьшения размеров цветков при возникновении более подвинутых травянистых форм отмечается в обстоятельной монографии W. Gajewski (1957) по эволюции рода *Geum*. В этой работе, охватывающей широкий круг проблем эволюции розоцветных, на основании цитогенетических, морфологических и географических данных рисуется картина предполагаемого хода эволюции трибы Geae и всего подсемейства Dryadoideae. Автор считает травы вторичными в этих таксонах, скорее, по традиции (согласно общепринятому «кодексу»), хотя целый ряд фактов, приведенных им, можно истолковать и нетрадиционно. *Geum rivale* он относит к наиболее древней группе видов в пределах наиболее молодого в роде подрода *Eugeum*. Примитивным признаком в вегетативной сфере *G. rivale*, унаследованным от исходных форм рода, он считает наличие длительно живущего маловетвящегося и практически даже не подземного, а наземно-ползучего «каудекса» (по терминологии автора). У *G. urbanum*, представителя наиболее молодой группы подвинутых видов, длительность жизни «каудекса» сильно сокращена, и растение становится почти малолетником.

Нам думается, что традиционное выведение любых травянистых жизненных форм из древесных в таксонах, имеющих в своем составе и те и другие, не всегда оправдано и требует специального анализа в каждом конкретном случае. Необходимо стремиться по возможности точно представить себе, как и где именно травы могли возникнуть в данном таксоне, от каких древесных форм и каковы могли быть модусы этого преобразования. И мы отнюдь не склонны считать травы описанной «архитектурной модели» прямыми потомками каких-то длиннопобеговых, «лептокаульных», по Согнер, древесных форм, высоких деревьев или же очень своеобразных, весьма ксерофилизированных, сильно ветвящихся подушковидных колючих кустарников. Среди дриадовых, кровохлебковых, манжетковых возможные предковые для трав древовидные формы, по нашему представлению, были скорее всего тоже розеточными, некрупными, маловетвящимися и мезофильными, т. е., вероятно, приближались по облику к «корнеровскому» примитивному толстостебельному (пахикаульному) деревцу. Именно такие формы, как показано Л. Е. Гатцук (1976), сочетают в себе трудноразделимые анатомические признаки «травянистости» и «деревянистости». И как уже говорилось, подобные формы встречаются среди ныне живущих родственников гравилатов, манжеток, кровохлебок, и, вероятно, они были среди вымерших предковых форм.

Не исключено, что эти формы были очень близки также к гипотетическому первичному цветковому растению, которое Н. Н. Цвелев (1977) характеризует как «розеточное травянистое», тем не менее имеющее «многолетние травянистые прямостоячие стебли» (с. 82, разрядка наша. — Т. С. и Л. П.). У настоящих современных трав сезонного климата многолетние стебли только подземны или приземны вследствие полегания или втягивания, а иногда вследствие изначально подземного роста, что и является, по нашему убеждению, признаком эволюционно подвинутым. Это хорошо иллюстрировано и аргументировано в обзоре Л. Е. Гатцук (1976) и в работе А. П. Хохрякова (1976). На эти же способы возникновения травянистых форм от древовидных, с сохранением первоначального типа ветвления, в своеобразных тропических пахикаульных группах, например в роде *Senecio*, указывает D. I. Mabberley (1974).

Что касается длиннопобеговых (лептокаульных) «жесткодревесных» деревьев и кустарников среди розоцветных, то они скорее всего представляют особую линию (или линии) эволюции и дальнейшей специализации от того же пахикаульного розеточного предка, как это в разной форме принимается рядом авторов (Согнер, 1949, 1954 и его последователи; Schmid, 1963; Проханов, 1965; Серебряков, Серебрякова, 1972; Серебрякова, 1973; Гатцук, 1976; и др.). С этой точки зрения они, как и розеточные травы, могут расцениваться как эволюционно подвинутые. Но этот вопрос еще требует обсуждения на конкретном материале в конкретных таксонах.

Таким образом, «архитектурная модель» и «жизненная форма» — понятия, лежащие в несколько разных плоскостях, хотя и тесно связанные друг с другом. Не только на базе одной модели могут существовать разные жизненные формы, но и одна и та же группа жизненных форм может включать разные «архитектурные модели». При эволюционных преобразованиях системы побегов жизненная форма может резко измениться, а «архитектурная модель» — сохраниться, что мы и предположили в нашей группе объектов, выводя корневищные и каудексовые моноподиально-розеточные травы от моноподиально-розеточных же древесных предков. В то же время изменение «архитектурной модели» (например, типа побегов и способа нарастания корневища) может пройти практически в пределах одной и той же категории жизненных форм (например, короткорневищных розеткообразующих трав).

ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В. К., Шулькина Т. В. 1976. Морфологическое и анатомическое строение древовидного растения *Azorina vidalii* Feer (*Campanula vidalii* Wats.). — В кн.: Пробл. экол. и морфологии растений. Тр. МОИП, т. 42. М.
- Гатцук Л. Е. 1974а. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 79, вып. 1.
- Гатцук Л. Е. 1974б. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 79, вып. 3.
- Гатцук Л. Е. 1976. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения. — В кн.: Пробл. экол. и морфологии растений. Тр. МОИП, т. 42. М.
- Грудзинская А. А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. — Бот. журн., т. 45, № 7.
- Михайлова Т. Д. 1972. Побегообразование и жизненная форма *Astragalus macro-podium* Lipsky. — Биол. науки, № 6.
- Михайловская И. С., Федотова Т. А. 1976. Анатомическая структура корневища *Potentilla alba* L. в онтогенезе. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 81, вып. 2.
- Михалевская О. Б., Тихонова В. Л. 1976. О сезонном ритме роста побегов лапчатки прямостоячей. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 81, вып. 3.
- Мусина Л. С. 1976. Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 81, вып. 6.

- Нухимовский Е. Л. 1969. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 2. Современное состояние вопроса.— «Вестн. Моск. ун-та», № 1.
- Петухова Л. В. 1974а. Некоторые анатомические особенности *Geum urbanum* L.— В кн.: Рост, вещества и рост растений, вып. 3. Калинин.
- Петухова Л. В. 1974б. Большой жизненный цикл манжетки пастушьей (*Alchimilla pastoralis* Buser.).— В кн.: Экология и физиология растений, вып. 1. Калинин.
- Петухова Л. В. 1975. Анатомические особенности в онтогенезе *Sanguisorba officinalis* L.— В кн.: Экология и физиология растений, вып. 2. Калинин.
- Петухова Л. В. 1977. Онтогенез и структура системы побегов манжетки пастушьей.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», т. 82, вып. 3.
- Пленин Р. Я., Кузнецова Г. В. 1976. Некоторые особенности формирования поликарпического побега розеточных видов родов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC. Юго-Восточного Алтая.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», т. 81, вып. 4.
- Проханов Я. И. 1965. Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы).— В кн.: Пробл. филогении растений. Тр. МОИП, т. 13. М.
- Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. 1965. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетних.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», т. 70, вып. 2.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. 1972. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений.— «Бот. журн.», т. 57, № 5.
- Серебрякова Т. И. 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.
- Серебрякова Т. И. 1973. К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», т. 78, вып. 3.
- Серебрякова Т. И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетних и модусах их преобразования.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», т. 82, вып. 5.
- Хохряков А. П. 1976. Циклы развития побегов в связи с проблемой «травянистости».— В кн.: Пробл. экол. и морфологии растений. (Тр. МОИП, т. 42). М.
- Цвелев Н. Н. 1977. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», т. 82, вып. 1.
- Юзепчук С. В. 1941. Розоцветные.— Флора СССР, т. 10. М.—Л.
- Corneg E. S. H. 1949. The Durian-theory of the origin of the modern tree.— «Ann. Bot. N.S.», vol. 3, N 52.
- Corneg E. S. H. 1954. The Durian-theory extended. III.— «Phytomorphology», vol. 4, N 3—4.
- Detlef E. 1977. Sprossaufbau und Lebensform von Valerianella und Fedia (Valerianaceae).— «Plant Syst. and Evol.», vol. 127, N 4.
- Gajewski W. 1957. A cytogenetical study of the genus *Geum* L.— «Monogr. bot.», vol. 4. Warszawa.
- Hallé F. 1975. The concept of architectural models in vascular plants.— В кн.: XII Междунар. бот. конгресс. Тез. докл. 1. Л.
- Hallé F., Oldeman R. A. A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris.
- Juel H. O. 1918. Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceen.— «Kön. Svensk. Vetensk. Handl.», vol. 58, N 5.
- Lehmann C. O. 1971. Rosales.— In: Urania-Pflanzenreich. Höhere Pflanzen 1. Leipzig—Jena—Berlin.
- Lukasiewicz A. 1962. Morfologiczno-roswojowe typy bylin. Poznan.
- Mabberley D. J. 1974. Branching in pachycaul Senecios: the Durian-theory and the evolution of angiospermous trees and herbs.— «New Phytologist», vol. 73, N 5.
- Mangenot G. 1968. Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires.— «Candollea», vol. 24, N 2.
- Meyen S. V. 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects.— «Bot. Rev.», vol. 39, N 3.
- Nordborg G. 1966. *Sanguisorba* L., *Sarcopoterium* Spach. and *Bencomia* Webb. et Berth. Delimitation and subdivision of the genera.— «Opera botanica», vol. 11, N 2.
- Oldeman R. A. A. 1974. L'architecture de la forêt Guyanaise. Paris.
- Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford.
- Scharfetter R. 1953. Biographien von Pflanzensippen. Wien.
- Schmid E. 1963. Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen.— «Ber. Schweiz. Bot. Ges.», Bd 73.
- Schulze-Menz G. K. 1964. Rosales.— In: A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 12 Aufl. Bd 2. Berlin.
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. Bd 1. Jena.
- Weberling F., Engel K. 1975. Zur Morphologie und Entwicklungsweise von *Nardostachys jatamansi* (D. Don.) DC. (Valerianaceae).— «Flora», Bd 164, H. 4—5.

“ARCHITECTURAL MODEL” AND LIFE FORMS IN SOME HERBACEOUS ROSACEAE

T. I. Serebryakova, L. V. Petukhova

Summary

On the basis of a study of the ontogenesis and rhythm of development of *Geum rivale* L., *G. urbanum* L., *Sanguisorba officinalis* L. and *Alchemilla pastoralis* Buser. the basic features are recognized of the “architectural model” of a monopodial-rosette plant with two types of specialized shoots: “skeletal” vegetative — perennial, and floriferous annual. It is shown that different life forms may exist on the basis of one model. It is assumed that in the taxons investigated herbaceous plants evolved from arborescent ones with the same model of shoot formation.