

УДК 581.446.2

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНО-ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ

О.А. КОРОВКИН

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

Биоморфологический анализ вегетативно-подвижных растений доказывает ярко выраженную обособленность столонообразующих растений. Их важнейшей особенностью является высокая способность к вегетативному размножению при помощи наиболее высоко специализированных побегов вегетативного размножения, обладающих способностью не только быстро отделять дочерний организм от материнского, но и отдалять их друг от друга, устраняя конкурентные отношения между ними. Для столонообразующих растений характерна наиболее высокая степень омоложения вегетативного потомства среди всех вегетативно-подвижных растений. Весьма короткая продолжительность жизни вегетативных потомков многих столонообразующих растений дает основание приравнивать их онтогенез к онтогенезу однолетних растений. Типы клонов, в виде которых существуют столонообразующие растения, отличаются структурой и степенью вегетативной подвижности. Столонообразующие растения обладают возможностью ограничиваться только вегетативным размножением, полностью утрачивая по каким-либо причинам способность к размножению половым путем. Столь четко выраженную специфику столонообразующих растений необходимо отразить при разработке новых эколого-морфологических систем жизненных форм, выделяя их в самостоятельную группу довольно высокого ранга, отделяя от остальных вегетативно-подвижных растений.

Ключевые слова: биоморфология, вегетативное размножение, вегетативно-подвижные растения, столонообразующие растения, клон, онтогенез.

В настоящее время одной из важнейших проблем, стоящих перед биоморфологией, является изучение закономерностей естественного вегетативного размножения высших растений. Вегетативное размножение настолько типично для растений, что Р.Е. Левина [16] даже предлагала определять их как фототрофные вегетативно размножающиеся организмы. Наибольший интерес исследователей вызывает вопрос о степени способности отдельных частей организма к самостоятельному существованию, о степени омоложения вегетативных потомков по сравнению с материнским организмом, а также о равноценности вегетативного и полового размножения.

Особенно эффективно вегетативное размножение осуществляется у растений, обладающих способностью с помощью специализированных побегов не только отделять, но и отдалять дочерние растения от материнского, что значительно улучшает условия их произрастания в связи с устранением или значительным уменьшением степени конкурентных отношений. Растения, у которых дочерние организмы вегетативного происхождения развиваются на каком-либо расстоянии от материнского

организма, обеспечивая их распространение, называют вегетативно-подвижными растениями.

Вегетативно-подвижные растения — высшие растения, распространяющиеся с помощью органов вегетативного возобновления и размножения. Первым еще в 1915г. эту группу растений выделил и назвал Г.Н. Высоцкий [5]. Спектр их жизненных форм весьма широк — от однолетних трав до кустарников и деревьев. Встречаясь в самых разнообразных семействах, вегетативно-подвижные растения распространены очень широко и выступают в качестве доминантов и других важных компонентов большинства растительных сообществ [17, 27]. Е.Л. Любарский [17, 18] объясняет это следующими их морфобиологическими особенностями: наиболее совершенной способностью к вегетативному возобновлению с очень сильным омоложением почек возобновления, повышенной потенцией вегетативного размножения, легкой укореняемостью, клональным долголетием, высокой и многогранной вариабельностью популяций, способностью «перемещаться» в более благоприятные экологические условия, наличием более жизнеспособных, чем семена, зачатков, выраженной способности к геофилии, повышенной морфологической и физиологической пластичностью, способностью уменьшать степень морфофизиологической целостности растения.

Наземно-ползучие травы в фитоценозах выступают обычно в роли эксплерентов [23]. Особь занимает площадь не более чем на 2-3 года. При этом скорость передвижения особей может быть весьма значительной — более 2 м за период вегетации [10].

К вегетативно-подвижным травянистым растениям относят длиннокорневищные, наземно-ползучие, столонообразующие, корнеотпрысковые, наземно-опавшие [17]. Часто длиннокорневищные и столонообразующие растения объединяют вместе с наземно-ползучими под общим названием «ползучие». Т.П. Серебрякова [27] считает это вполне возможным из-за существования многочисленных переходных форм. Более того, выделяют промежуточную группу «подстилочных растений», или «длиннокорневищных поверхностных» [5] с плагиотропными побегами, ползущими по поверхности почвы под покровом лесной подстилки. Отмечается возможность перехода от наземно-ползучих трав к эпигеогенно-корневищным [26]. Наиболее исследованными среди вегетативно-подвижных растений до настоящего времени остаются длиннокорневищные и наземно-ползучие [3, 17, 24, 25, 26, 30, 41].

Основным экологическим фактором, определяющим распространение вегетативно-подвижных растений, является влажность почвы. С повышением этого показателя возрастает степень доминирования длиннокорневищных растений [17]. Достаточное и даже избыточное поверхностное увлажнение — необходимое условие для жизни наземно-ползучих трав, так как оно способствует образованию придаточных корней, что весьма важно для растений этой группы. Отмечается, что в лесах условия повышенного увлажнения часто сочетаются со значительным затенением — также необходимым условием для нормальной жизнедеятельности некоторых наземно-ползучих трав.

Конкурентная способность в фитоценозах у наземно-ползучих трав также различна: некоторые из них предпочитают сообщества с разреженным травостоем, но другие способны существовать в условиях сильного лугового задернения [27].

Отмечается, что у луковичных, корневищных и клубневых геофитов зачатки монокарпических побегов формируются, как правило, под защитой метаморфизированных листьев, а запас веществ, накопленных в луковицах, клубнях или корневищах, ставит этот побег в условия значительной независимости от внешней среды, что определяет своеобразный ход эволюции данных видов [29].

Характеризуя вегетативно-подвижные растения, трудно согласиться с встречающимся утверждением, что клубнеобразующие растения характерны для областей с хорошо выраженным засушливым периодом [24]. Ведь известно, что многие из них произрастают в условиях умеренного и даже избыточного увлажнения. Среди них клубнеобразующие виды рода *Solanum* L. и топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.), кислица клубненосная (*Oxcltis tuberosa* Molina), седмичник (*Trientcdis enropect* L.) и, конечно, стрелолист обыкновенный (*Scigittciria sagittifolia* L.). Однако следует еще раз подчеркнуть, что все перечисленные клубнеобразующие растения — вегетативно подвижны.

В существующих классификациях жизненных форм не всем вегетативно-подвижным растениям уделялось одинаковое внимание. В лучшем положении оказались наземно-ползучие травы. Еще С. Raunkiaer [41] разделил их на хамефиты и гемикриптофиты. Среди травянистых хамефитов он выделил пассивные (виды рода *Stellaria*) и активные (*Veronica officinalis* L., *Lysimachia nummiillaria* L.), тем самым подчеркнув особенности формирования плагиотропных побегов, в результате которого вся побеговая система растения становится ползучей. Характеризуя гемикриптофиты, С. Raunkiaer выделил различные пути возникновения специализированных побегов — столонов и плетей, т.е. подчеркнув возможность их разного эволюционного происхождения, что подтверждает наши представления о функционально-морфологических различиях этих структур [11].

То, что эволюция ползучих трав в разных таксонах шла своими путями, отмечается многими авторами. В одних семействах ползучие травы возникли от стелющихся древесных растений [19], в других — от неползучих травянистых многолетников [7, 21] и даже от лиановидных растений [6, 22].

Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав подробно рассмотрены в ряде работ Т.И. Серебряковой и ее соавторов [27, 28]. Автор попытался рассмотреть наземно-ползучие травы с позиций ныне широко распространенной концепции «архитектурных моделей». Исходя из степени специализации наземно-ползучих побегов, выделены три основные группы наземно-ползучих растений, образующих морфологический ряд по усилению специализации ползучих побегов и тесно связанной с этим способности к вегетативному размножению.

К первой группе отнесены растения, «ползущие всем телом». Для них характерны неспециализированные удлиненные укореняющиеся побеги с листьями срединной формации. Вегетативное размножение этих растений обеспечивается только в результате партикуляции из-за отмирания старых частей побеговой системы (*Glechoma hederacea* L., *Veronica officinalis* L., *Trifolium repens* L., *Lysimachia nummularia* L.). Нарастание побеговой системы у растений этой группы может быть как моноподиальным, так и симподиальным. По мнению автора, эта группа тесно связана переходными формами с «подстилочными» ползучими растениями и эпигеогенно-длиннокорневищными формами (см. выше).

Во вторую группу включены растения со специализированными плагиотропными побегами с листьями срединной формации — «плетями». (На самом деле побеги анизотропные.) Плетви способны укореняться своими верхушками, давая начало новым особям. У растений этой группы побеги уже дифференцированы на ортотропные и плагиотропные. При этом они либо удлиненные, либо полурозеточные. Нарастание побеговой системы симподиальное. Вегетативное размножение происходит за счет отмирания плетей. Жизнеспособными остаются не только дочерние особи, но и материнские (*Ajuga reptans* L., *Galeobdolon luteum* L., *Hieracium pilosella* L., *Lithosper-*

tum purpureo-coendeum L.). Растения этой группы автор связывает по морфологии с «короткоползучими» растениями, образующими дерновины (*Prunella vulgaris* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Melica nutans* L.). На наш взгляд, плагиотропные части рассматриваемых автором анизотропных побегов точнее называть столонами, а не плетями, так как для них характерны относительно быстрое отмирание и редуцированные листья срединной формации. Например, у *Ajuga reptans* стolon представляет собой плагиотропную часть побега вегетативного размножения, у которого кроме стolonной части позже формируются розеточная и флоральная части.

Третью группу составляют растения, образующие специализированные наземные стolonы с укореняющимися дочерними розетками. Это наиболее специализированная жизненная форма с наиболее интенсивным вегетативным размножением. Автор отмечает, что листья на усах могут быть как срединной, так и низовой формации, стебли усов быстро разрушаются в междоузлиях, что и ведет к обособлению дочерних розеток. Побеги в основном полурозеточные или розеточные. Нарастание побеговой системы симподиальное или смешанное. Многолетние растения способны формировать короткое эпигеогенное корневище (*Potentilla anserina* L., *Potentilla reptans* L., виды рода *Fragaria* L., *Ranunculus repens* L. и др.).

Все три группы жизненных форм характеризуются разными моделями побегообразования («архитектурными моделями»). Первая группа представлена длиннопобеговыми растениями (с моноподиальным и симподиальным нарастанием побеговой системы). Ползучий образ жизни связан только с плагиотропным направлением роста побегов без каких-либо морфологических перестроек. Во второй группе растения длиннопобеговые (моноподиальные и симподиальные) и полурозеточные. Образование плетей связано с их анизотропностью. Третья группа возникает только на базе полурозеточной и моноподиально-розеточной моделей. Самой поливариантной при этом оказывается полурозеточная модель.

Нам, однако, представляется, что приведенная классификация наземно-ползучих трав нуждается в дальнейшей доработке. Выделенная автором третья группа наземно-ползучих растений оказалась значительно более полиморфной, а следовательно, более искусственной, чем две первые. В нее вошли растения с разными по происхождению органами вегетативного размножения. Сам автор подчеркивает, что, несмотря на то что все они видоизмененные побеги, их нельзя во всех случаях считать полными гомологами. И действительно, в одном случае специализированные побеги вегетативного размножения образуются в результате изменения всего побега в целом (*Ranunculus repens*), во втором случае они представляют собой видоизмененные соцветия {*Potentilla reptans*, *Potentilla anserina*, *Duchesnea indica* (Andrews) Focke.}, в третьем — значительные изменения затрагивают лишь часть побега (*Fragaria*, *Saxifraga* L.). Все эти растения настолько отличаются характером и степенью морфологических и функциональных изменений побеговой системы при переходе к ползучему образу жизни, что их также следовало бы разделить на три самостоятельные группы. Более того, в эту группу, на наш взгляд, можно включить и ряд растений из второй группы, например, ту же живучку ползучую (см. выше).

Исследований по изучению вегетативно-подвижных растений с подземными органами возобновления и вегетативного размножения значительно меньше. Более глубоко и всесторонне к настоящему времени изучены корневищные растения [17, 27, 30, 34, 36]. В меньшей степени изучены стolonообразующие растения с органами вегетативного размножения в виде клубней, луковиц, клубнелуковиц [1, 2, 7, 8, 20, 25, 33]. Причем большинство из имеющихся работ посвящено

изучению отдельных таксонов — рода или вида. Исследований сравнительного и обобщающего характера по этим жизненным формам нет.

Вегетативно-подвижные встречаются и среди клубнеобразующих растений. Анализ морфологических особенностей клубневых растений в процессе их онтогенеза проведен В.Н. Голубевым [7]. Он считает, что клубнеобразующие растения составляют своеобразную экологически хорошо очерченную жизненную форму и что по биоморфологическим признакам их можно подразделить на несколько групп, подобных жизненным формам основного ряда и нескольких самостоятельных групп. Автор полагает, что развитие клубневых растений часто совершалось параллельно жизненным формам основного ряда из общего предкового типа, но иногда и основные жизненные формы могли трансформироваться в биоморфологически подобные клубневым. Следовательно, клубнеобразующие растения возникли независимо и одновременно в качестве боковых ответвлений на разных этапах становления жизненных форм травянистых растений основного ряда (стержнекорневых, кистекарневых, длиннокорневищных и столонообразующих растений). Естественно, к вегетативно-подвижным относятся растения двух последних биоморф.

И.Г. Серебряков [25] отмечает, что в пределах травянистых клубнеобразующих растений четко выражен морфогенетический ряд от растений с запасными клубнями, не способными к вегетативному размножению, до растений, у которых клубни оказываются специализированными органами вегетативного размножения. Тем самым подчеркивается эволюционная продвинутость столонообразующих клубневых геофитов.

Некоторые вопросы биологии вегетативно-подвижных луковичных и клубнелуковичных растений рассмотрены в работах по морфологии, классификации и эволюции луковичных и клубнелуковичных растений в целом [2, 29].

В частности, М.В. Баранова [2] в результате многолетних всесторонних исследований луковичных растений семейства *Liliaceae* выделяет столонообразующие луковичные растения в особый тип. Исходя из предлагаемых автором морфогенетических рядов признаков луковичных растений, наиболее эволюционно продвинутыми признаками столонообразующих луковичных растений будут однолетние луковицы, однолетние корни, интенсивное вегетативное размножение, а эволюционно-примитивными признаками — черепитчатые луковицы, отсутствие специализированных корней, длительная вегетация. На эволюционную продвинутость столонообразующих папоротников указывает Н.И. Шорина [36].

Для всех вегетативно-подвижных растений характерна высокая способность к вегетативному размножению, в результате которой все они раньше или позже начинают существовать в виде клона. У менее эволюционно продвинутых биоморф вегетативное размножение происходит в результате партикуляции из-за отмирания наиболее старых частей побеговой системы; это касается, например, корневищных и наземно-ползучих растений. У таких эволюционно продвинутых вегетативно-подвижных растений, как столонообразующие, вегетативное размножение осуществляется уже с помощью побегов вегетативного размножения. Эти высокоспециализированные побеги обеспечивают не только быстрое отделение, но и отдаление дочерних особей от материнской, что позволяет растениям не только быстро захватывать новые территории, но и устраняет конкуренцию между ними [10, 12].

Говоря о вегетативно размножающихся растениях, трудно оставить в стороне еще один весьма важный вопрос. Он вызывает особый интерес при изучении вегетативного размножения и заключается в установлении способности отдельных частей

организма к длительному самостоятельному существованию. Говоря другими словами, это вопрос о наличии и степени омоложения вегетативных потомков по сравнению с материнским организмом в связи с их происхождением [4, 30, 39, 40]. Не без основания считается, что наиболее глубоко омоложенными являются дочерние организмы, развившиеся из специализированных органов вегетативного размножения [9, 14, 30, 31, 32, 35]. При этом признаками омоложения считают усиление у дочерних особей процессов роста и органобразования, проявляющихся в увеличении числа растущих вегетативных органов; достоверное свидетельство омоложения — появление ювенильных признаков у вегетативного потомства взрослых особей [31].

Три типа вегетативного размножения, исходя из глубины омоложения вегетативного потомства и времени его появления в онтогенезе материнской особи, выделяет О.В. Смирнова [30]. Первый тип размножения наблюдается в постгенеративном периоде и представляет собой сенильную партикуляцию (по Т.А. Работнову), не сопровождается омоложением и расселением потомства. Вегетативное размножение второго типа проходит в генеративном периоде, сопровождается неглубоким омоложением потомства, играет значительную роль в самоподдержании ценопопуляции — увеличивает продолжительность жизни клона. Третий тип вегетативного размножения сопровождается глубоким омоложением вегетативного потомства, которое образуется у материнской особи, находящейся в генеративном или виргинильном периоде; этот тип размножения играет большую роль в самоподдержании популяции. Автор даже считает, что в этом случае вегетативные диаспоры могут полностью заменить семена, а продолжительность жизни возникших клонов может быть неопределенно долгой.

Здесь уместно вспомнить о весьма интересной группе вегетативно-подвижных растений — столонообразующих, частично или полностью утративших способность к семенному размножению. Это явление может быть связано или с нарушениями семенной репродукции, или даже с полной стерилизацией. У некоторых растений, например у чистеца Зибольда (*Stachys sieboldii* Mig.) родом из Китая, семена обычно образуются, но не прорастают. Другие обитают в таких условиях, где семена не успевают созреть из-за слишком короткого периода вегетации, что типично для камнеломки столонообразующей (*Saxifraga flagellaris* Willd.), живущей в условиях арктических тундр. Стерильные цветки развиваются у столонообразующей кислицы клубненоносной (*Oxdis tuberosa* Molina) — древнего культивируемого растения, не встречающегося в дикорастущем виде. Выращивают ее в некоторых областях Анд — в южных регионах Колумбии и Перу. Так как семена у кислицы не образуются, то размножается она исключительно вегетативно — клубнями, отдаляемыми от материнского растения достаточно длинными столонами. Преобладающая роль вегетативного размножения наблюдается у тюльпана приречного (*Tulipa riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov), обитающего в пойме реки Белой и ее притоков [10, 15].

В литературе можно встретить утверждения, что чаще эти отклонения от нормальной семенной репродукции встречаются на границах ареалов клонообразующих видов [38, 42]. Высказывается предположение, что в популяциях растений, существующих в виде клона, стерилизация вызывается целым комплексом мутаций. При этом подчеркивается, что мутации, связанные с нарушением репродуктивной сферы, постоянно проходят в популяциях растений с любым типом размножения, но их частота может значительно увеличиваться в том случае, когда семенное размножение становится редким [37].

Как уже было отмечено выше, все вегетативно-подвижные растения существуют в виде клонов. Однако их клоны значительно различаются и закономерно-

стями образования, и структурой, и степенью омоложения вегетативных потомков. Существует несколько классификаций клонов. Ценность и значимость одной из них — классификации О.В. Смирновой [30] — заключается в том, что она основана не только на глубине омоложения вегетативных потомков, но и на вегетативной подвижности клонов. Именно в вегетативно-подвижных кломах происходит не только увеличение числа омоложенных особей, но и их распространение, что делает подобный тип вегетативного размножения наиболее близким к семенному размножению.

О.В. Смирнова выделяет пять типов клонов:

- 1) стареющий клон компактной структуры, многолетние побеговые части располагаются вплотную друг к другу;
- 2) клон компактной структуры, состоящий из неглубоко омоложенных особей, более медленно стареющий;
- 3) компактный клон, состоящий из глубоко омоложенных особей, угнетение особями друг друга приводит к их старению или переходу в латентное состояние;
- 4) клон с диффузной пространственной структурой и неглубоко омоложенными особями, границы клона полицентрических видов не определяются, части таких клонов — локусы;
- 5) клон с диффузной пространственной структурой и глубоко омоложенными особями, границы клона установить невозможно, продолжительность жизни — неопределенно долгая.

Важно, что автор подчеркивает: даже глубоко омоложенные особи в компактных кломах относительно быстро отмирают из-за сильной конкуренции друг с другом, что еще раз подчеркивает специфичность вегетативно-подвижных растений. Однако он, к сожалению, не указывает, чем может быть представлен «локус» у клона 4-го типа и почему он не выделен у клонов 5-го типа. Остаются весьма расплывчатыми границы определений «глубоко омоложенные» и «неглубоко омоложенные». Автор не отмечает той возможности, что клон одного типа, например 5-го, может быть представлен совокупностью компактных клонов 1-3-го типов (как у гладиолуса или тюльпана). Нельзя не согласиться с утверждением автора, что продолжительность жизни естественно развивающегося клона зависит от его типа и может варьироваться в широчайших пределах — от нескольких лет до ... На сегодняшний день вопрос о продолжительности жизни клона остается открытым.

Наши исследования позволили выделить у столонообразующих травянистых поликарпиков, отличающихся наибольшей вегетативной подвижностью, четыре типа клонов.

Клон I типа состоит только из монокарпических 2-3-летних особей, представляющих собой ди- или трициклические побеги вегетативного размножения возрастающего порядка (например, такие клубневые геофиты, как *Solarium tuberosum*, *Helianthus tuberosus*, *Trientcdis europea*; среди гемикриптофитов — столонообразующие виды родов *Saxifraget* и *Sempervivum* L.).

Побег вегетативного размножения — основная структурная единица побеговой системы столонообразующих растений; это наиболее высокоспециализированный анизотропный побег, проходящий в онтогенезе три этапа и состоящий из трех различающихся по структуре и функциям частей (столона, клубня, луковицы или клубнелуковицы и надземной фотосинтезирующей части — у геофитов; столона, розеточной и флоральной частей — у гемикриптофитов).

Клон II типа представлен многолетними поликарпическими особями, так как розеточные части побегов вегетативного размножения многолетние. На последних

формируется центральная побеговая ось дочерних растений, представляющая собой симподий, состоящий из вегетативных частей побегов возобновления возрастающего порядка; со временем она превращается в эпигеогенное корневище (например, виды рода *Fragaria*).

Клон III типа образуется не только за счет побегов вегетативного размножения, но и в результате перманентной изоляции побегов возобновления у особей, формирующихся как из семени, так и в результате быстрого отделения побегов вегетативного размножения (например, *Gladiolus hybridus hort.* и *Allium coeruleum Pall.*, *Tulipa biebersteiniana*). Таким образом, клон III типа представлен отдельными недолгоживущими парциальными клонами, образующимися в результате быстрой партикуляции особи. Продолжительность жизни парциальных клонов предельна, но число их постоянно возрастает за счет образования новых побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, что увеличивает продолжительность жизни всего клона.

Клон IV типа весьма специфичен: он образован сменяющими друг друга особями вегетативного происхождения, каждая из которых представляет собой дициклический побег вегетативного размножения. Так как у каждой особи формируется только один такой побег, то вегетативного размножения в онтогенезе этого клона не происходит — одновременно он представлен только одной особью. Однако этот клон диффузен: каждая его особь, благодаря столону, развивается на новом месте. Рассматривать этот клон как одну ежегодно вегетативно возобновляющуюся особь, на наш взгляд, некорректно: ведь в данном случае отсутствует главное свойство особи — морфофизиологическая целостность. В виде этого необычного типа клона существует, очевидно, *Lilium grayi S. Wats.*

Таким образом, можно отметить, что вегетативная подвижность клонов I типа различна; клоны II и IV типа — диффузны; клон III типа — компактен.

Большой коэффициент вегетативного размножения и высокая жизнеспособность дочерних особей, объясняющаяся их явным омоложением по сравнению с материнским растением, а часто и пространственным удалением от него и друг от друга, обеспечивают вегетативно-подвижным растениям длительную продолжительность жизни их клонов.

Обобщая все вышеизложенное, можно, на наш взгляд, констатировать, что среди вегетативно-подвижных растений особую, четко обособленную группу составляют столонообразующие растения. Их важнейшей особенностью является высокая способность к вегетативному размножению при помощи наиболее высокоспециализированных побегов — побегов вегетативного размножения. Столонная часть этих побегов не только отделяет дочерний организм от материнского, но и, самое главное, гарантированно отдаляет их друг от друга, устраняя конкурентные отношения между ними. Судя по всему, именно для столонообразующих растений характерна наиболее высокая степень омоложения вегетативного потомства. Кроме того, продолжительность жизни вегетативных потомков у них столь коротка, что порой даже дает основание некоторым ученым называть их «вегетативными однолетниками» (на наш взгляд, по крайней мере, корректнее называть их псевдооднолетниками). Более того, чаще всего растения именно этой биоморфы обладают возможностью ограничиваться только вегетативным размножением, полностью утрачивая по каким-либо причинам способность к размножению половым путем. Все это отражает наибольшую эволюционную продвинутость столонообразующих растений по сравнению с другими вегетативно-подвижными растениями.

Такую ярко выраженную специфику столонообразующих растений необходимо, на наш взгляд, отразить при разработке новых эколого-морфологических си-

стем жизненных форм. Вполне правомерным выглядит выделение их в одну группу столонообразующих травянистых поликарпиков с дальнейшим разделением их в зависимости от места формирования органов возобновления на столонообразующие геофиты и столонообразующие гемикриптофиты. Далее среди первых, например, в зависимости от морфологической природы их органов вегетативного размножения и возобновления логично выделить группы клубневых, луковичных и клубнелуковичных столонообразующих геофитов.

Библиографический список

1. Андреева И.И. К проблеме вырождения растений на примере *Gladiolus x hybridus hort.*: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ТСХА, 1984. 47 с.
2. Баранова М.В. Луковичные растения семейства лилейных: география, биоморфологический анализ выращивания. СПб.: Наука, 1999. 229 с.
3. Барыкина Р.П. Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения на примере лютиковых // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3. Системы репродукции. С. 442-446.
4. Водолазский Л.Е. О разнообразии придаточных почек и побегов у корнеотпрыскового травянистого многолетника *Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. (Onagraceae)* // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 734-739.
5. Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1915. Т. 8. Вып. 10. С. 1113-1143.
6. Гатцук Л.Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. Т. 42. С. 55-130.
7. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 288 с.
8. Грызлова О.В., Вахрамеева М.Г. Седмичник европейский // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ 1990. С. 198-209.
9. Дубровицкая Н.И. Регенерация и возрастная изменчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 230 с.
10. Коровкин О.А. Закономерности онтогенеза клонов столонообразующих растений. М.: МСХА, 2005. 354 с.
11. Коровкин О.А. О структурно-функциональной специфике stolона // Известия ТСХА. 2013. Вып. 3. С. 47-52.
12. Коровкин О.А., Черятова Ю.С. Морфогенез вегетативных органов *Oenothera fruticosa* L. // Доклады ТСХА. 2004. Вып. 277. С. 368-371.
13. Капралов М.В., Кутлунина Н.А. Репродуктивная биология вивипарной *Saxifraga cernua (Saxifragaceae)* на Урале // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 227-233.
14. Кренке П.П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 360 с.
15. Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Жеребцова М.И. Процессы стерилизации в популяциях вегетативно подвижных растений // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всероссийской конференции. Часть I. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 275-277.
16. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.
17. Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд-во КГУ, 1967. 184 с.
18. Любарский Е.Л. Вегетативно-подвижные растения // Биоморфологические исследования в современной ботанике: материалы Международной конференции. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 283-285.

19. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.
20. Матюхин Д.Л. Возрастные изменения в клонах гладиолуса гибридного, полученных *in vitro*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1994. 18 с.
21. Нотое А. А. Некоторые варианты структуры побеговой системы в роде *Alchemilla* L. (Rosaceae) и их вероятные эволюционные взаимосвязи // Филогения и систематика. М.: Наука, 1991. С. 71-73.
22. Проханов Т.Я. Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы) // Проблемы филогении растений. М.: Наука, 1965. С. 111-123.
23. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25-41.
24. Серебряков П.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
25. Серебряков П.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.
26. Серебряков П.Г., Серебрякова Т.П. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67-81.
27. Серебрякова Т.П. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161-178.
28. Серебрякова Т.П., Петухова Л.В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 51-65.
29. Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г.Т. Морфогенез монокарпического побега и его связь с сезонами года у луковичных, корневищных и клубневых геофитов Ставропольской флоры // Труды Ставроп. НИИСХ. 1970. Вып. X. Ч. 2. С. 16-125.
30. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.
31. Смирнова О.В., Кагарлицкая Л.О. О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 481-492. '
32. Тарасенко М.Т. Зеленое черенкование садовых и лесных культур. М.: МСХА, 1991. 270 с.
33. Тринклер Ю.Г. Большой цикл развития картофеля и возможности размножения его семенами: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1975. 28 с.
34. Черемушкина В.А. Корневищные виды рода *Allium* (Alliaceae): сравнительно-морфологический анализ // Ботан. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 12-23.
35. Шумт П.Г. Биологические основы агротехники плодоводства. М.: Сельхозгиз, 1952. 360 с.
36. Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213-231.
37. Eckert C.G. The loss of sex in clonal plants // *Evol. Ecol.* 2002. Vol. 15. P. 501-520.
38. Lui K., Thomson F.L., Eckert C.G. Causes and consequences of extreme variation in reproductive strategy and vegetative growth among invasive populations of a clonal aquatic plant *Butomus umbellatus* L. (Butomaceae) // *Biological Invasions.* 2005. № 7. P. 427-444.
39. Nozaran R. Polymorphisme des individus issus de la multiplication vegetative des vegetaux superieurs, avec consevation du potentiel genetique // *Physiol, veg.* 1978. Т. 6. № 2. P. 177-194.
40. Nozaran R. Reflexions sur les echainements de fouctionnements au cours du cycle des vegetaux superieurs // *Bull. Soc. Bot. Fr.* 1978. Т. 125. P. 263-280.
41. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
42. Wehrmeister R.R., Bonde E.K. Comparative aspects of growth and reproductive biology in arctic and alpine population of *Saxifraga cernua* L. // *Arc. Alp. Res.* 1977. Vol. 9. P. 401-406.

BIOMORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF VEGETATIVELY MOBILE PLANTS

O.A. KOROVKIN

(RSAU-MAA named after K. A. Timiryazev)

Biomorphological analysis of vegetatively mobile plants is shown to prove highly pronounced individuality of stoloniferous plants. Their main distinctive trait is high potential in terms of vegetative propagation by means of specific, highly specialized shoots. These shoots are capable not only of detaching the daughter plant from the parent plant rapidly but also ensures they are distanced enough to eliminate competition between them. Stoloniferous plants are known to have the highest degree of rejuvenation and renovation of offspring among all vegetatively mobile plants. Quite a short longevity of vegetative offspring in many stoloniferous plants enables us to consider their ontogeny equivalent to that of annual plants. Types of clones, in which stoloniferous plants occur, differ structurally and by their vegetative mobility. Stoloniferous plants are able to limit themselves only to vegetative propagation by completely losing their ability to sexual reproduction due to some reasons. This apparent peculiarity of stoloniferous plants should be taken into account when elaborating new ecological and morphological life form systems. It might be advisable to place them in a rather high-ranked group of their own, standing apart from other vegetatively mobile plants.

Key words: biomorphology, vegetative propagation (cloning), vegetatively mobile plants, stolon, stoloniferous plants, clone, ontogeny.

Коровкин Олег Алексеевич — д. б. н., проф. кафедры ботаники РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; тел.: (499) 976-16-18 (раб.), (917) 532-48-83 (моб.); e-mail: gelorok@rambler.ru).