

БОТАНИКА

УДК 581.44:635.054

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ ДРЕВЕСНЫХ И ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

М.В. Костина

Московский государственный гуманитарный
университет им. М.А. Шолохова,
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Установлено, что при анализе побеговых систем как древесных, так и травянистых растений умеренной зоны можно использовать конструктивные единицы, формирующиеся за один цикл видимого роста. Образующуюся в ходе такого цикла единицу, включающую стебель, листья, почки и цветки, традиционно называемую генеративным побегом, целесообразно обозначать как генеративный комплекс. Выявлено, что у древесных и травянистых растений формируются сходные структурные варианты генеративных комплексов. Принадлежность к той или иной жизненной форме определяет частоту встречаемости структурных вариантов и специфику их реализации. Использование ритмологического критерия при определении границ генеративного комплекса позволяет выделять сопоставимые конструктивные единицы и проводить корректный сравнительно-морфологический анализ.

Ключевые слова: генеративные побеги; древесные и травянистые растения; жизненные формы; модели побегообразования, конструктивные единицы; цикл видимого роста.

Для анализа и описания побегового тела растений, вступивших в период цветения и плодоношения, нередко используют конструктивную единицу, называемую генеративным побегом. И.Г. Серебряков [30–32] широко использовал в биоморфологии понятие «генеративный побег» и рассматривал такой побег в качестве варианта годичного побега, являющегося фактически одним из типов элементарного побега. У растений умеренной зоны в течение вегетационного периода обычно наблюдается один цикл видимого роста, и элементарный побег соответствует годичному. Однако анализ данных литературы показал, что генеративными побегами нередко называют олиственные побеги обогащения, формирующиеся у многих травянистых растений и некоторых кустарников под верхушечным соцветием [1; 32; 39–41]. При таком подходе к генеративному побегу относят не всю систему,

сформировавшуюся за один цикл роста, а только ее часть — силлептический побег. Такая же ситуация складывается и при анализе травянистых растений, имеющих моноподиальные модели побегообразования. Генеративными побегами у них обычно считают силлептические побеги, несущие цветки (пазушные цветоносы) [32]. У луковичных растений цветоносным (генеративным) побегом называют также верхушечный цветонос с удлинненными междуузлиями и ассимилирующими листьями, без укороченной подземной части донца луковицы [2]. В ряде случаев генеративные побеги соотносят с ди- или полициклическим монокарпическим [6; 44] или к поликарпическим побегами [44]. Неопределенность понятия «генеративный побег» сильно затрудняет проведение не только сравнительно-морфологических исследований, но и использование признаков генеративных побегов в систематике и филогенетике. В характеристику данной конструктивной единицы мы предполагаем ввести ритмологический критерий. Генеративный побег является единицей, формирующейся за один цикл видимого роста из почки возобновления, и включает кроме стебля листьев и почек отдельные цветки или соцветия. Такое понимание генеративного побега позволяет корректно сравнивать между собой побеги с верхушечными, пазушными и интеркалярными соцветиями, как с листьями срединной формации, так и без них.

Использование ритмологического критерия позволило решить комплекс задач, связанных с анализом и описанием побегового тела древесных растений умеренной зоны, выявлением значения признаков генеративных побегов в систематике целого ряда таксонов и выяснением закономерностей их организации и путей преобразований [9; 10; 13].

В связи с успешным использованием данной конструктивной единицы по отношению к древесным растениям умеренной зоны возник вопрос о целесообразности ее применения и к травянистым растениям. Цель данной работы — сравнительно-морфологический анализ генеративных побегов у древесных и травянистых растений умеренной зоны и выявление особенностей их строения у представителей разных жизненных форм.

Необходимо прокомментировать некоторые моменты, связанные с терминологией и понятийным аппаратом. Предлагаемая нами конструктивная единица обычно представляет собой систему побегов, т.к. включает цветоносные оси, а нередко и силлептические побеги. В отличие от большинства древесных растений умеренной зоны, генеративные побеги которых имеют сравнительно небольшие размеры, компактные верхушечные и пазушные соцветия и обычно хорошо вычленяются в побеговой системе растения благодаря наличию в их основании выраженного почечного кольца, у травянистых растений они обособлены в меньшей степени. Уровень визуальной целостности этой конструктивной единицы у трав нередко значительно ниже, чем у древесных растений. Не случайно И.Г. Серебряков [30; 31] рассматривал генеративные побеги древесных растений в предлагаемом нами объеме, а у травянистых

растений генеративными побегами нередко называл побеги обогащения и пазушные цветonoсы. Кроме того, примерно у половины травянистых растений формируются открытые почки [32], что также осложняет обособление генеративных побегов.

Для обозначения выделяемой нами конструктивной единицы, следует ввести новый термин «моноритмичный генеративный побеговый комплекс» (сокращенно «генеративный комплекс»). У растений в течение одного цикла видимого роста может сформироваться не только вегетативный побег, но и система побегов, которую по аналогии с генеративным комплексом можно назвать «моноритмичный вегетативный побеговый комплекс», а сокращенно «вегетативный комплекс».

Строение генеративных комплексов древесных растений умеренной зоны изучено нами у 453 видов из 135 родов 44 семейств. Исследования проводили, в основном, на материалах коллекции Главного ботанического сада РАН (г. Москва). При анализе строения генеративных комплексов травянистых растений использованы данные литературы.

Предлагаемая нами классификация генеративных комплексов древесных растений умеренной зоны основана на типологическом подходе. При выделении типов побегов учтена возможность продолжения нарастания верхушечной меристемы после образования цветков. Все разнообразие генеративных комплексов, формирующихся у древесных растений, можно объединить в два основных типа — моноподиальные и симподиальные [9; 10; 13]. Название типа отражает одну из важнейших характеристик побеговых систем. Формирование моноподиальных систем осуществляется при ведущей роли верхушечной меристемы главного побега. Развитие симподиальных систем сопряжено с гибелью верхушечной меристемы главного побега, переходом ее во флоральное состояние или с уменьшением интенсивности ее роста (переходом в угнетенное состояние).

Собственные наблюдения и анализ данных литературы показали, что различные варианты генеративных комплексов травянистых растений также можно свести к этим двум основным типам.

Симподильные генеративные комплексы

Развитие комплексов данного типа связано с переходом верхушечной меристемы главного побега во флоральное состояние и формированием флоральной единицы. Под флоральной единицей мы понимаем терминальный цветок или группу цветков, образование которых ведет к снятию апикального доминирования, прекращению моноподиального нарастания главной оси и образованию в базипетальной последовательности боковых осей, повторяющих строение главной (паракладиев) (рис. 1). Выделенный нами генеративный комплекс в основном соответствует «цветоносному побегу» в понимании Т.В. Кузнецовой [15–17].

После цветения и плодоношения обычно отмирает вся система цветоносных осей вплоть до почек возобновления, находящихся в

вегетативной зоне генеративного комплекса, поэтому нарастание таких систем мезо- или базисимподиальное. Остающийся после отмирания соцветия многолетний участок генеративного побега (резид) принимает участие в формировании многолетней осевой системы растения. У травянистых растений генеративные комплексы симподиального типа встречаются в основном у видов, представляющих симподиальные модели побегообразования (рис. 2).

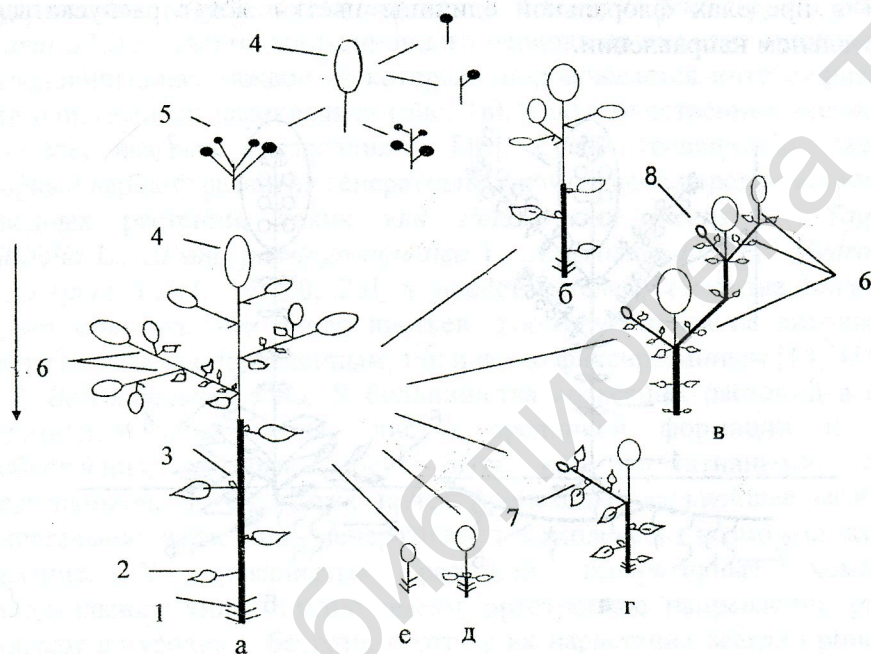


Рис. 1. Основные варианты строения генеративных комплексов с верхушечными соцветиями (симподиальный тип):

- 1 — почечная чешуя, 2 — лист срединной формации, 3 — почка возобновления, 4 — флоральная единица, 5 — цветок, 6 — паракладии, 7 — силлептический вегетативный побег; 8 — верхушечная почка; жирной линией обозначены многолетние, тонкой — однолетние оси; стрелкой показано направление развития паракладиев

Многообразие генеративных комплексов симподиального типа как у древесных, так и травянистых растений определяется: 1) строением флоральной единицы; 2) наличием или отсутствием паракладиев, степенью их разветвленности; 3) строением вегетативной зоны; 4) ритмом развития почек возобновления; 5) размерами генеративных комплексов и степенью их участия в формировании многолетнего побегового тела растения; 6) положением почек, из которых развиваются генеративные комплексы; 7) способностью к формированию пазушных комплексов в результате

внутрипочечного ветвления; 8) степенью соответствия эндогенного ритма климатическому.

1. *Флоральная единица.* Может быть представлена терминальным (некоторые виды рода *Rosa* L., *Anemone nemorosa* L.) или одним пазушным (*Prunus armeniaca* L.) цветком. Флоральная единица чаще включает группировку цветков разной степени сложности: открытую кисть, как у видов подрода *Padus*, или открытый зонтик, как у *Prunus cerasus* L. (рис. 1). Следует отметить, что при базипетальном порядке зацветания паракладиев цветки в пределах флоральной единицы цветки могут распускаться в акропетальном направлении.

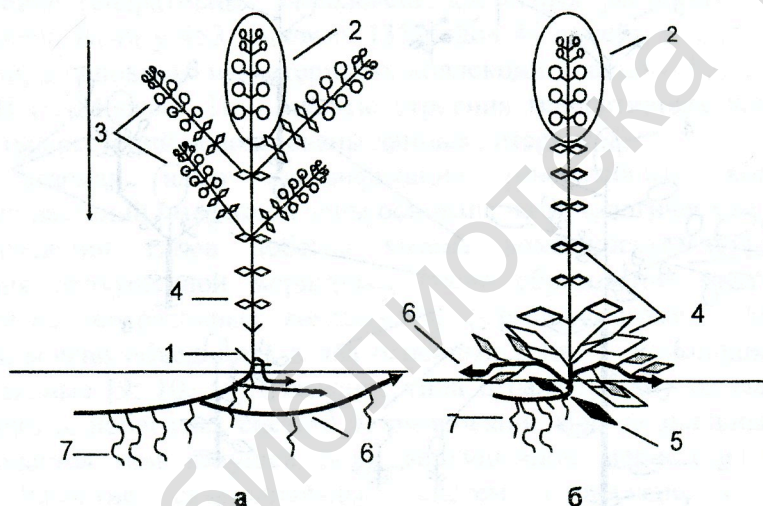


Рис. 2. Генеративные комплексы травянистых растений с верхушечными соцветиями (симподиальный тип):

- а — длиннопобеговая симподиальная модель (*Veronica longifolia* L.);
 б — полурозеточная симподиальная модель (*V. spicata* L.);

- 1 — почечные чешуи, 2 — флоральная единица,
 3 — паракладии (побеги обогащения); 4 — листья; 5 — отмершие листья;
 6 — побеги возобновления; 7 — корни;
 жирной линией обозначены многолетние, тонкой — однолетние оси;
 тонкой стрелкой показано направление развития паракладиев,
 толстой — направление роста побегов возобновления

У травянистых растений, в отличие от древесных, флоральная единица часто имеет более сложное строение и нередко представляет собой кисть из кистей, как у *Melilotus officinalis* (L.) Pall., сложный зонтик — у видов семейства Umbelliferae, открытый (*Valeriana officinalis* L.) или закрытый (*Menyanthes trifoliata* L.) тирсы, корзинку (виды семейства Compositae) [18].

2. *Паракладии.* У большинства древесных видов формируются компактные синфлоресценции, нередко состоящие только из флоральной единицы, как, например, у видов рода *Prunus* L. s.l. Однако у некоторых

кустарников, например у *Spiraea japonica* L. fil, в состав синфлоресценции входят многочисленные олиственные паракладии (рис. 1а). У травянистых растений, в отличие от древесных, такой вариант строения генеративных комплексов распространен очень широко.

У большинства видов интенсивность силлептического ветвления паракладиев постепенно ослабевает в базипетальном направлении, что проявляется в уменьшении длины гипоподия и мезоподия, а также размеров профиллов на паракладиях (рис. 1а). У некоторых древесных и полудревесных растений (*Cornus alba* L., *Amorpha fruticosa* L., *Solanum dulcamara* L.) в течение вегетационного периода происходит многократное перевершинивание, каждое из которых сопровождается интенсификацией роста олиственных паракладиев (рис. 1в). Такие олиственные паракладии К. Goebel называл антокладиями [48]. Среди травянистых растений подобный вариант развития генеративных комплексов нередко встречается у водных растений, таких как *Potamogeton lucens* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *A. gramineum* Lej., *Hydrocharis morsus-ranae* L. [4; 19; 20; 25], у представителей семейства Solanaceae. Следует отметить, что число листьев, формирующихся на антокладиях, может быть как неопределенным, так и четко фиксированным [14; 43].

3. *Вегетативная зона.* У большинства древесных растений в состав вегетативной зоны входят листья срединной формации и почки возобновления, которые могут быть как вегетативными, так и генеративными. За счет этих почек происходит дальнейшее мезо- или базипетальное нарастание генеративных комплексов, возможно также и ветвление. У травянистых растений генеративные комплексы симподиального типа обычно имеют ортотропное направление роста и отмирают до уровня субстрата, поэтому их нарастание всегда происходит базисимподиально.

Среди древесных растений встречается немало видов, у которых формируются однолетние генеративные комплексы, полностью отмирающие после цветения и плодоношения. Большинство таких комплексов являются крайне специализированными, т. е. лишены листьев срединной формации. Они встречаются у многих видов родов *Populus* L., *Salix* L., *Prunus* s.l., *Fraxinus pennsylvanica* March., *Acer negundo* L. (мужские растения) (рис. 1е). У некоторых видов в состав генеративных комплексов входят листья срединной формации, как, например, у *Prunus padus* L., *Acer negundo* (женские растения).

У травянистых растений в вегетативной зоне генеративных комплексов обычно образуются листья срединной формации и генеративные или вегетативные почки возобновления. У некоторых видов могут формироваться крайне специализированные однолетние комплексы (*Tussilago farfara* L.). У некоторых растений сложно провести границы генеративного комплекса, т.к. почки могут тронуться в рост в конце лета или осенью и зимовать в полуразвернутом состоянии. Такой ритм развития характерен для *Pulmonaria obscura* Dumort.

У многих видов древесных растений в состав генеративных комплексов входят силлептические вегетативные побеги, развивающиеся под соцветием. Длина этих побегов и число формирующихся на них листьев определяется мощностью материнской оси, на которой развиваются генеративные комплексы и сильно варьирует (рис. 3а, 3б). Например, у *Malus domestica* Borkh., длина силлептических вегетативных побегов может изменяться от 0,5 до 30 см. В связи с тем, что у большинства видов генеративные комплексы выполняют как репродуктивную, так и ассимиляционную функции, то соотношение этих функций регулируется посредством изменения мощности силлептических вегетативных побегов и числа листьев на них.

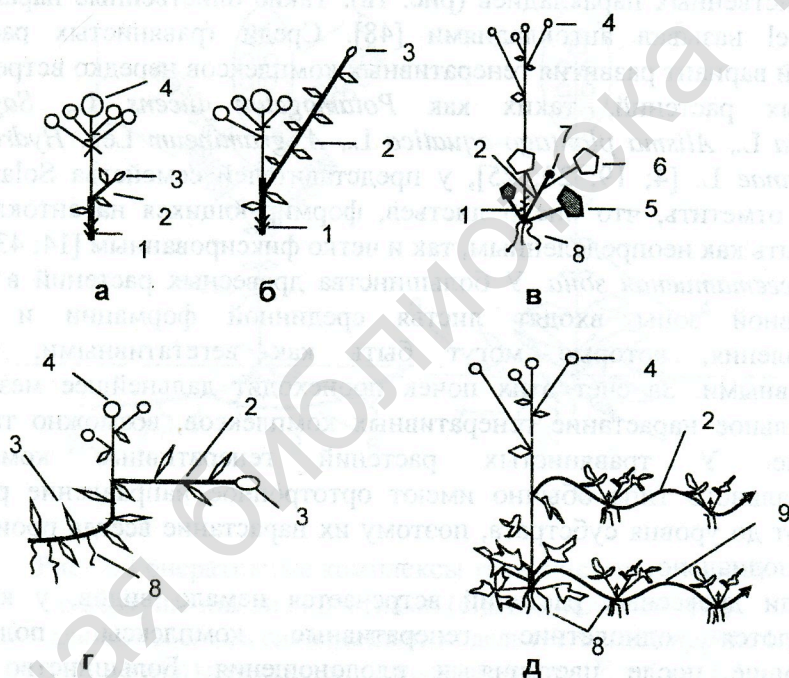


Рис. 3. Генеративные комплексы

с силлептическими вегетативными побегами:

а, б — *Malus domestica*; в — *Ranunculus cassubicus* [по: 32];
г — *Comarum palustre* [по: 4]; д — *Ranunculus repens* [по: 38];

1 — почечные чешуи, 2 — силлептический побег,

3 — вегетативная почка возобновления, 4 — цветок,

5 — отмершие листья, 6 — листья текущего года,

7 — генеративная почка возобновления, 8 — корни,

9 — столон из почки возобновления;

жирной линией обозначены многолетние, тонкой — однолетние оси

В вегетативной зоне генеративных комплексов многих травянистых растений также развиваются силлептические побеги, выполняющие разные функции. У некоторых видов рода *Ranunculus* L. (*R. auricomus* L.,

R. acer L., *R. cassubicus* L.), *Caltha palustris* L. под синфлоресценцией развиваются укороченные силлептические побеги, завершающиеся генеративной почкой (рис. 3). Появление таких побегов приводит к увеличению общей фотосинтезирующей поверхности [29; 32]. У *R. cassubicus*, имеющего, в отличие от *R. auricomus*, *R. acer* почечные чешуи, розеточные листья можно наблюдать только на силлептическом побеге (рис. 3в). У *Ranunculus repens* L. надземные столоны, за счет которых происходит вегетативное размножение, могут сформироваться не только на основе вегетативных побегов, развивающихся из почек возобновления в пазухах розеточных листьев, но и на основе силлептических побегов, формирующихся под соцветием [3; 38] (рис. 3д). Подземные столоны *Solanum tuberosum* L. также представляют собой силлептические побеги генеративного комплекса [50], как и столоны *Potamogeton lucens*, развивающиеся в водной среде [28]. Для *Calla palustris* L., *Comarum palustre* L. также характерны силлептические побеги, которые прежде, чем перейти к цветению, в течение ряда лет нарастают моноподиально (рис. 3г). На их основе формируется сплавина [4].

4. *Ритм развития почек возобновления.* У большинства древесных растений генеративные или вегетативные почки возобновления трогаются в рост только весной следующего года. Для травянистых растений характерен более широкий спектр ритмов разворачивания почек. У многих травянистых растений вегетативные почки регулярно раскрываются во второй половине вегетационного сезона после некоторого периода покоя. Образующиеся при этом побеги в зимний период защищены снежным покровом или располагаются под землей (рис. 4). Для древесных растений такой вариант развития почек возобновления не характерен, поскольку образующиеся при этом вегетативные побеги в зимний период, как правило, вымерзают, а генеративные не успевают дойти до стадии созревания плодов.

У многих травянистых растений дубравного широколиственного леса, надземно расположенные почки возобновления, трогаются в рост в конце лета – осенью и зачатки цветков оказываются или едва прикрытыми зачатками листьев или совсем обнаженными [46].

Более сложная и многообразная динамика развития почек и побегов травянистых растений в некоторых случаях сильно осложняет определение границ генеративных комплексов. Например, у *Pulmonaria obscura* почка возобновления, завершающая собой весенний розеточный побег, может тронуться в рост весной и тогда формируется генеративный побег с розеткой листьев в основании. Однако чаще почка раскрывается в середине лета. В этом случае образуется летний розеточный побег, а верхушечный цветонос развивается весной следующего года [46].

5. *Размеры генеративных комплексов.* У большинства видов, прежде всего деревьев, формируются генеративные комплексы длиной от 2–5 до 30–35 см. В почках возобновления в конце вегетационного периода, предшествующего цветению, обычно сформировано все соцветие, поэтому

деревья обычно цветут весной или в начале лета. Многолетняя осевая система деревьев строится преимущественно на основе вегетативных побегов, а генеративные комплексы участвуют в построении осей III и последующих видимых порядков ветвления. Исключения составляют некоторые деревья, например виды рода *Aralia* L., у которых генеративные комплексы принимают непосредственное участие в построении не только ветвей, но и ствола. У ряда деревьев и кустарников, таких как *Acer negundo*, *Fraxinus excelsior* L., образуются однолетние генеративные комплексы, которые не принимают участия в построении многолетней осевой системы растения, а выполняют только репродуктивную функцию. Однако развитие однолетних комплексов у древесных растений не противоречит их отнесению к древесной жизненной форме [11–13].

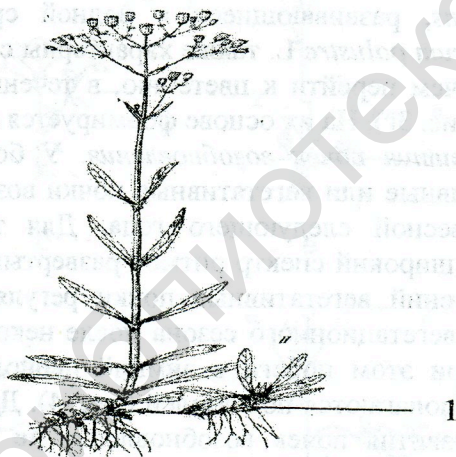


Рис. 4. Развитие пролептических побегов у *Coronaria flos-cuculi* A. Br. в августе [по: 32]:
1 — пролептический побег

У кустарников размеры, степень сформированности и время цветения генеративных комплексов варьируют в большей степени, чем у деревьев. Среди кустарников встречается немало видов, у которых после достижения периода цветения и плодоношения формируются только генеративные комплексы. На основе наиболее мощных из них (длиной до 1,5–2 м), развивающихся из расположенных приземно или подземно спящих почек, формируются стволики. Их развитие происходит, например, у *Rosa rugosa* Thunb., *Spiraea salicifolia* L., *Diervilla rivularis* Gattinger.

Травянистые растения, так же как и кустарники, сильно различаются по степени сформированности генеративных комплексов в почках возобновления, срокам цветения, размерам генеративных комплексов и степени их участия в построении многолетней осевой системе растения [32]. Среди травянистых растений есть немало видов, у которых осевая

многолетняя побеговая система, имеющая разную продолжительность существования и представляющая собой систему корневищ эпи- или гипогеегенного происхождения, образуется на основе генеративных комплексов (*Polygonatum officinale* All., *Asarum europaeum* L.). Кроме того, в формировании корневищ могут принимать участие и силлептические побеги, входящие в состав генеративных комплексов, как у *Calla palustris*, *Comarum palustre* [4].

У других многолетников многолетняя часть побеговой системы формируется, в основном, на базе вегетативных побегов. У одних видов эти побеги начинают развиваться весной, например, у *Mercurialis perennis* L., *Aegopodium podagraria* L., *Pulmonaria obscura* [46], у других — в середине лета, как у видов с озимыми моноциклическими побегами, например, у *Coronaria flos-cuculi* [32]. При этом степень участия резидов генеративных комплексов в формировании корневищ в целом невысокая.

У многолетников с однолетними генеративными комплексами корневища формируются только за счет вегетативных побегов (например, *Carex pilosa* Scop., *Tussilago farfara* L.) [42; 46]. У таких видов отсутствие почек возобновления в вегетативной зоне генеративных комплексов не приводит к смене жизненной формы, а только усиливает дифференциацию вегетативных побегов и генеративных комплексов по строению и выполняемым функциям. Однако редукция почек возобновления у травянистых растений может привести к изменению жизненной формы и появлению однолетников, у которых побеговое тело представлено только одним генеративным комплексом.

Длительность существования побеговых систем, формирующихся с участием генеративных комплексов у различных видов как древесных, так и травянистых растений, а также степень их ветвления может сильно варьировать. В процессе старения у травянистых растений такие системы отмирают с базального конца, а у древесных — с дистального.

6. *Положение почек, из которых развиваются генеративные комплексы.* Генеративные комплексы у древесных и травянистых растений могут развиваться как из верхушечных, так и из пазушных почек.

7. *Внутрипочечное ветвление.* У ряда древесных растений (многие виды рода *Prunus* s.l., *Acer negundo*, *A. rubrum* L.) дочерние почки на этапе внутрипочечного развития догоняют материнскую, и в пазухе листа формируется не одна, а несколько почек [8; 12; 22]. Материнская почка может быть как вегетативной, так и генеративной, дочерние, как правило, бывают генеративными. Обычно групповые почки образуются у видов с крайне специализированными однолетними генеративными побегами. У травянистых растений также можно наблюдать формирование групповых почек на корневищах, например у *Tussilago farfara* [42]. Характерны групповые почки и для некоторых орхидных [44].

8. *Степень соответствия эндогенного ритма климатическому.* У большинства древесных растений эндогенные ритмы находятся в строгом соподчинении с климатическим. Однако у ряда древесных растений, в

частности у видов семейства *Betulaceae*, зачаточные соцветия появляются на генеративных комплексах во второй половине вегетационного сезона. Они быстро проходят внутрипочечную стадию развития, зимуют в полуразвернутом состоянии и переходят к цветению только весной следующего года (рис. 5).

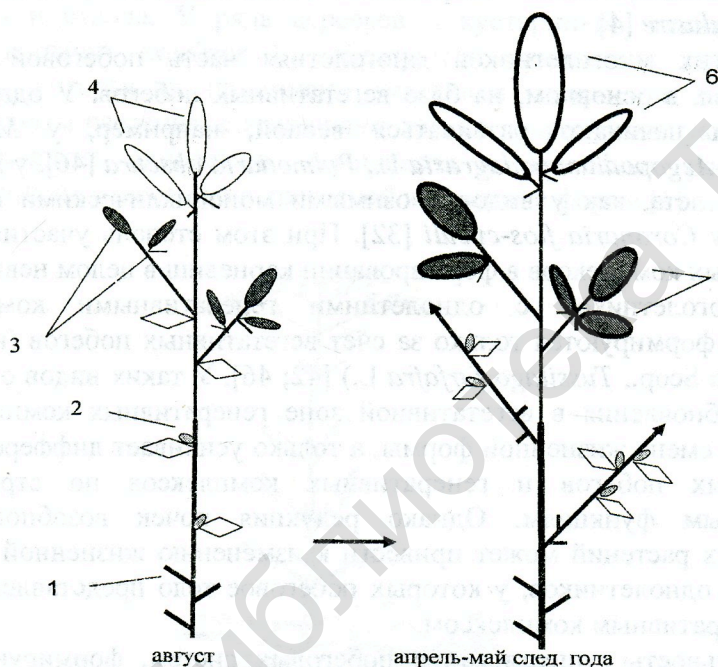


Рис. 5. Формирование предсоцветий у *Alnus incana* и *A. glutinosa* (подрод *Gymnothyrus*);

- 1 — почечные чешуи, 2 — вегетативные почки возобновления,
- 3 — женские сережки на стадии предсоцветия,
- 4 — мужские сережки на стадии предсоцветия,
- 5 — женские сережки на стадии цветения;
- 6 — мужские сережки на стадии цветения;

жирной линией обозначены многолетние, тонкой — однолетние оси

Для обозначения описанной выше стадии развития соцветия Е.Л. Нухимовский ввел понятие «предсоцветие» [23]. Цветки у видов с предсоцветиями в зимний период защищены не почечными чешуями, как у большинства древесных видов умеренной зоны, а элементами соцветия — прицветниками и прицветничками, как у представителей семейства *Betulaceae*, но могут зимовать вообще голыми, как у *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. У видов с предсоцветиями в развитии генеративных побегов обнаруживается неполное соответствие ритмов роста и органогенеза климатическому ритму. У многих травянистых растений, прежде всего некоторых видов дубравного широколиственного леса, характерные черты сезонного ритма, при котором почки трогаются в рост осенью, в результате чего обнажаются зачатки соцветий, также не могут

быть объяснены непосредственно приспособлением к современным условиям.

Моноподиальные генеративные комплексы

В отличие от систем симподиального типа верхушечная меристема генеративных комплексов моноподиального типа после образования на главной оси пазушных цветоносов сохраняет способность к дальнейшему нарастанию. Развитие пазушных цветоносов и силлептических олиственных побегов происходит в акропетальной последовательности, порядок же заложения и раскрытия цветков в самих пазушных цветоносах может быть как акропетальным, так и базипетальным, что определяется строением пазушной группировки цветков. У большинства древесных и многих травянистых растений, генеративные комплексы моноподиального типа могут завершаться верхушечной вегетативной почкой и сохранять способность к дальнейшему моноподиальному нарастанию. Они так же могут переходить (в связи с гибелью верхушечной меристемы) к акросимподиальному нарастанию. Однако изменение способа нарастания не связано с переходом верхушечной меристемы во флоральное состояние, а обусловлено иными причинами (рис. 6).

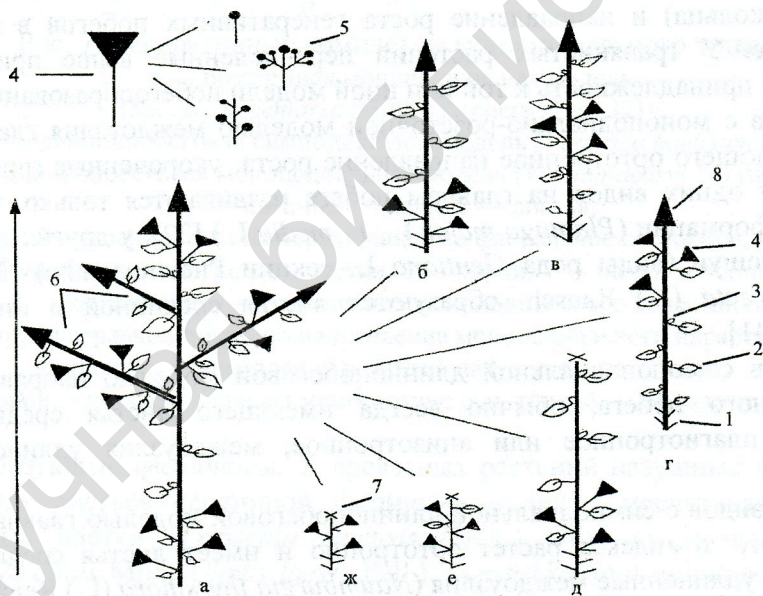


Рис. 6. Основные варианты строения генеративных комплексов с пазушными соцветиями (моноподиальный тип):

- 1 — почечная чешуя, 2 — лист срединной формации, 3 — почка возобновления,
- 4 — пазушный цветонос, 5 — цветок, 6 — силлептические побеги,
- 7 — завершение моноподиального нарастания, 8 — продолжение роста;
- жирной стрелкой показано направление дальнейшего моноподиального нарастания побегов текущего года, тонкой — направление развития пазушных цветоносов и силлептических побегов, повторяющих строение главного;
- жирной линией обозначены многолетние, тонкой — однолетние оси

Генеративные комплексы моноподиального типа встречаются у видов с моноподиальными моделями побегообразования, а у ряда видов также и с симподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования (рис. 7). Разнообразие генеративных комплексов моноподиального типа определяется: 1) строением, направлением роста и характером отмирания главного побега генеративного комплекса; 2) строением пазушных цветоносов; 3) положением зоны пазушных цветоносов; 4) характером отмирания пазушных цветоносов и степенью их специализации; 5) наличием или отсутствием силлептических олиственных побегов, на которых формируются пазушные цветоносы; 6) положением почек, из которых развиваются генеративные комплексы, характером завершения генеративных комплексов и строением вегетативной зоны; 7) степенью участия генеративных комплексов в формировании многолетнего побегового тела растения; 8) возможностью формирования в результате моноподиального нарастания в течение одного вегетационного периода нескольких генеративных комплексов; 9) степенью соответствия эндогенных ритмов годичному климатическому.

1. *Главный побег генеративного комплекса.* У древесных растений междуузлия главного побега обычно удлиненные (за исключением зоны почечного кольца) и направление роста генеративных побегов в целом ортотропное. У травянистых растений перечисленные выше признаки определяют принадлежность к той или иной модели побегообразования.

У видов с моноподиально-розеточной моделью междуузлия главного побега, имеющего ортотропное направление роста, укороченные (рис. 7а). При этом у одних видов на главном побеге развиваются только листья срединной формации (*Plantago major* L., *P. media* L.) [32], у других только почечные чешуи (виды рода *Gentiana* L. секции *Pneumonanthae*) [39]. У *Potentilla erecta* (L.) Rausch. образуются листья срединной и низовой формаций [41].

У видов с моноподиальной длиннопобеговой моделью направление роста главного побега, обычно всегда имеющего листья срединной формации, плагиотропное или анизотропное, междуузлия удлиненные (рис. 7в).

У ряда видов с симподиальной длиннопобеговой моделью главная ось генеративного комплекса растет ортотропно и имеет листья срединной формации и удлиненные междуузлия (*Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichenb., *Veronica scutellata* L., *V. teucrium* L.) [27; 45] (рис. 7б). Такое направление роста главного побега у травянистых растений умеренного климата предопределяет характер отмирания генеративного комплекса. В конце вегетационного периода: главный побег вместе с пазушными цветоносами отмирает до уровня субстрата, и генеративный комплекс возобновляется базисимподиально.

Основанием для отнесения генеративных комплексов перечисленных выше видов к моноподиальному типу, прежде всего, является то, что меристема главного побега не переходит во флоральное состояние, и на

оси главного побега выше зоны пазушных цветonoсов формируется зона с листьями срединной формации. Кроме того, пазушные цветonoсы на оси главного побега формируются в акропетальной последовательности.

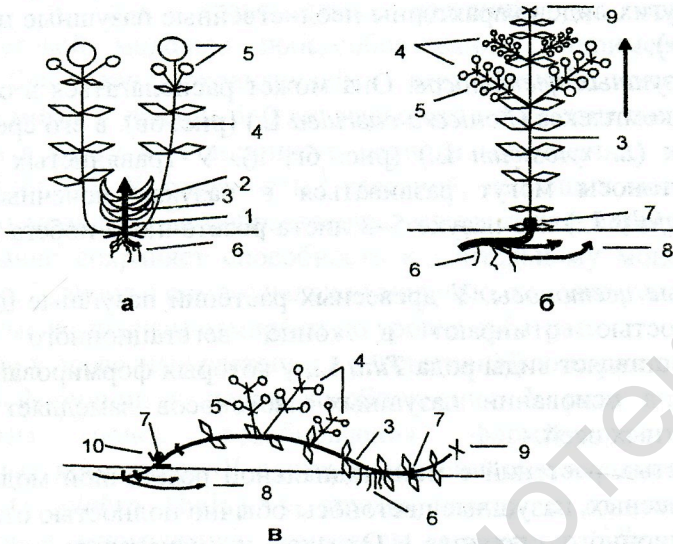


Рис. 7. Генеративные комплексы моноподиального типа:

а — розеточная моноподиальная модель

(*Succisa pratensis* (Gilib.) Aschers.) [по: 32];

б — длиннопобеговая симподиальная модель (*Veronica teucrium* L.);

в — длиннопобеговая моноподиальная модель (*V. chamaedrys* L.) [по: 27];

1 — почечные чешуи, 2 — листья,

3 — главная ось, не переходящая во флоральное состояние,

4 — пазушные цветonoсы, 5 — цветки, 6 — корни, 7 — почки возобновления,

8 — корневище, 9 — завершение моноподиального нарастания;

жирной стрелкой показано направление моноподиального нарастания,

тонкой — направление развития пазушных цветonoсов;

жирной линией обозначены многолетние оси, тонкой — однолетние оси

2. *Пазушные цветonoсы.* У древесных растений пазушные цветonoсы не имеют листьев срединной формации и могут представлять собой отдельные цветки (*Prinsepia sinensis* (Oliv.) Oliv. ex Bean), дихазии (*Frangula alnus* Mill., *Ulmus laevis* Pall.), кисти (*Robinia pseudoacacia* L.) и т.д. (рис. 6).

Для травянистых растений с моноподиальной длиннопобеговой и симподиальной полурозеточной моделями также характерны компактные пазушные цветonoсы, представляющие собой одиночный цветок (*Lysimachia nummularia* L., *Trientalis europaea* L., *Empetrum nigrum* L.), кисть (*Veronica officinalis* L., *Veronica scutellata*, *V. teucrium*, *Naumburgia thyrsoiflora*), тирс (*Glechoma hederacea* L.), головку (*Trifolium hybridum* L.) [18].

У многих травянистых растений с моноподиальной розеточной моделью побегообразования нередко формируются олиственные пазушные цветоносы, которые достигают значительных размеров и завершаются сильноразветвленной системой цветоносных осей (например, *Potentilla erecta*). Для других видов характерны неолиственные пазушные цветоносы (*Plantago major*).

3. *Зона пазушных цветоносов*. Она может располагаться в основании генеративного комплекса (*Lonicera caerulea* L.) (рис. 6в), в его средней или верхней частях (*L. xylosteum* L.) (рис. 6г, д). У травянистых растений пазушные цветоносы могут развиваться в пазухах почечных чешуй (*Convallaria majalis* L.) и в пазухе 5–8 листа розеточного побега (*Plantago major*) [35].

4. *Пазушные цветоносы*. У древесных растений пазушные цветоносы обычно полностью отмирают в конце вегетационного периода. Исключение составляет виды рода *Tilia* L., у которых формирование почек возобновления в основании пазушных цветоносов замедляет процесс оголения скелетных осей.

У травянистых растений с моноподиальной розеточной моделью так же, как и у древесных, пазушные цветоносы обычно полностью отмирают в конце вегетационного периода. Однако у некоторых видов они укореняются и принимают участие в вегетативном размножении, как (*Potentilla anserina* L., *P. reptans* L.) [24; 39].

5. *Силлептические олиственные побеги*. Среди древесных растений видов, у которых формируются силлептические олиственные побеги с пазушными цветоносами, немного. Это, прежде всего, *Frangula alnus* Mill. (рис. 6а). У этого вида на наиболее мощных генеративных комплексах (длиной до 70 см) зоны с пазушными цветоносами чередуются вдоль главной оси с зонами силлептических олиственных побегов, повторяющих строение главного. У большинства же древесных растений силлептические олиственные побеги в состав генеративных комплексов не входят, и формируется только одна зона с пазушными цветоносами.

У травянистых растений обильно ветвящиеся силлептические генеративные комплексы характерны для некоторых видов, имеющих моноподиальную длиннопобеговую модель. Многие виды с таким вариантом строения генеративных комплексов являются однолетниками или вегетативными однолетниками (*Polygonum aviculare* L., *Plantago indica* L., *Veronica beccabunga* L., *V. scutellata* L.) [5; 21; 27].

Олиственные силлептические побеги могут формироваться и у видов с моноподиальной розеточной моделью. Однако они, в отличие от укороченного главного побега, имеют удлиненные междоузлия и сочетают функции цветения, возобновления и вегетативного размножения как (*Viola odorata* L.) [39].

6. *Положение почек, из которых развиваются генеративные комплексы*. У травянистых и древесных растений генеративные комплексы могут развиваться из верхушечных и (или) пазушных почек.

У древесных растений генеративные комплексы могут завершаться верхушечной почкой (виды рода *Lonicera* L.) (рис. бв–д). Она в конце цикла развития по тем или иным причинам может отмирать (виды рода *Ulmus* L., *Hippophaë rhamnoides* L.) (рис. бе–з). Такой же ход развития характерен и для травянистых растений с моноподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования, например у *Veronica officinalis* благодаря сохраняющейся верхушечной почке побеговые комплексы могут в течение 5–6 лет нарастать моноподиально, а у *Veronica chamaedrys* в конце вегетационного периода верхушечная почка нередко отмирает [26; 27]. У травянистых растений, имеющих моноподиальную розеточную модель побегообразования, верхушечная меристема главного побега обычно сохраняет способность к длительному моноподиальному нарастанию. У видов с симподиальной моделью, как уже отмечалось выше, генеративные комплексы отмирают до уровня субстрата

Обычно у древесных растений в вегетативной зоне развиваются листья срединной формации и почки возобновления. У ряда видов в случае недоразвития почек возобновления формируются однолетние генеративные комплексы. У одних видов они только однолетние (*Ulmus pumila* L., *U. glabra* Huds.), у других наряду с однолетними могут развиваться и многолетние комплексы, например (*Ulmus laevis* Pall., *Hippophaë rhamnoides*) (рис. бж, з).

У травянистых растений, за исключением однолетников (*Plantago indica*) и вегетативных однолетников (*Trientalis europaea* L.), в вегетативной зоне формируются вегетативные или генеративные почки возобновления.

7. *Участие генеративных комплексов в формировании многолетнего побегового тела.* Степень участия генеративных комплексов в формировании многолетней осевой системы различна. У большинства древесных растений генеративные комплексы принимают участие в формировании осей III и более высоких порядков ветвления, реже — осей II порядка. У видов с однолетними генеративными комплексами многолетняя осевая система растений строится только на основе вегетативных побегов.

У травянистых растений с моноподиальными моделями на базе многолетних участков главного побега генеративных комплексов происходит формирование более или менее долговечных многолетних систем. Недоразвитие почек возобновления способствует трансформации жизненной формы, переходу от многолетников к однолетникам или к однолетникам вегетативного происхождения. Образование однолетников может произойти и при интенсивном ветвлении растения, в результате которого не остается нереализованных почек, как у вероник из секции *Bessabunga* [28].

8. *Ритм развития генеративных комплексов.* У ряда видов с моноподиальной розеточной моделью побегообразования в течение вегетационного периода происходит два–три цикла роста. Среди них

Potentilla erecta, *P. flagellaris* Willd. ex Schlecht., *P. reptans* L., *Oxalis acetosella* L. [40; 41; 47]. При этом у *Potentilla erecta* в результате моноподиального нарастания формируется три генеративных комплекса, различающихся по строению листьев и цветоносов (рис. 8) [41].

У древесных растений в течение вегетационного периода обычно развивается только один генеративный комплекс. В тех же немногочисленных случаях в результате возобновления верхушечного роста происходит образование второго генеративного комплекса, пазушные цветоносы развиваются только на первом (например, *Quercus robur* L.)

9. Степень соответствия эндогенного ритма климатическому. У некоторых видов (*Potentilla erecta*) в течение одного вегетационного периода может сформироваться несколько генеративных комплексов. При этом один из них начинает свое развитие в конце вегетационного периода, а завершает его только весной следующего года. В этой связи часть пазушных цветоносов на таких побегах переходит к цветению осенью, а другая часть — ранней весной следующего года (рис. 8). При таком развитии побеговых систем наблюдается неполная синхронизация эндогенного и климатического ритмов [40].

Несоответствие эндогенного и климатического ритмов наблюдается у некоторых видов рода *Geum* L. и представителей комплекса *Alchemilla vulgaris* L. s.l., у них развитие элементарного побега начинается летом одного вегетационного периода, а завершается весной следующего. В конце лета формируется розетка листьев, самые верхние из которых образуются только осенью и находятся в полуразвернутом состоянии. Из почек, заложившихся в пазухах этих листьев, на следующий год весной развиваются цветоносные оси. Описанная выше динамика сезонного развития сильно затрудняет проведение границ верхушечной почки и интерпретацию ритмологического статуса пазушных цветоносных осей, которые можно рассматривать и как результат силлептического, так и пролептического развития. Сравнительный анализ динамики развития пазушных цветоносных осей у моноподиально-розеточных травянистых растений позволит вывить модусы перестройки побеговых систем. Некоторые из них могли привести к формированию столонов на базе цветосных осей (*Potentilla anserina* L., *P. reptans* L.) [24; 39].

У древесных растений умеренной зоны несоответствие эндогенных ритмов годовому климатическому встречается крайне редко и обнаруживается у видов рода *Shepherdia* Nutt., генеративный комплекс которых начинает формироваться во второй половине вегетационного сезона, но после образования пазушных цветоносов его развитие приостанавливается. Зачатки цветков зимуют голыми. Цветение и дальнейшее развитие вегетативной зоны генеративного комплекса происходит рано весной следующего вегетационного периода.

Ритм развития растений первоначально носит эндогенный характер. У растений сезонного климата эндогенная ритмичность в ходе эволюции

синхронизируется с ритмом наиболее мощных внешних факторов, в первую очередь — с макроклиматом [7; 33; 37; 40]. R. Scharfetter [49] обращал внимание на то, что «подгонка» эндогенной ритмики к изменяющемуся климатическому ритму совершается постепенно, и поэтому ритм развития тех или иных видов может частично отражать особенности ритма развития предковых форм. Не случайно последнее (неопубликованное) определение жизненной формы И.Г. Серебряковым звучало так: «Жизненная форма растения — это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» [36].

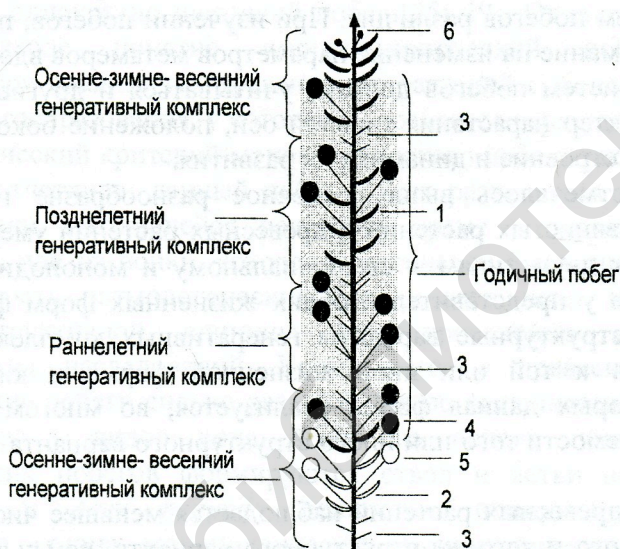


Рис. 8 Схема годичного побега *Potentilla erecta*

[по: 40, с изменениями];

- 1 — листья срединной формации текущего годичного побега;
- 2 — отмершие листья срединной формации предыдущего годичного побега;
- 3 — чешуевидные листья;
- 4 — пазушные цветоносы, сформировавшиеся в текущем году;
- 5 — пазушные цветоносы, образовавшиеся в предыдущем году;
- 6 — зачаточные цветоносы;

стрелкой обозначено направление продолжения моноподиального нарастания

Специфика эндогенных ритмов отражается в структуре конструктивных единиц, развивающихся за один вегетационный период и за один цикл видимого роста. Путем изучения и сопоставления между собой этих конструктивных единиц можно выявить степень соответствия эндогенных ритмов климатическим и определить направленность и характер перестроек побеговых систем у изучаемых видов, как это было показано на примере *Potentilla erecta* и видов рода *Alnus* [13; 40; 41].

Следует отметить, что конструктивные единицы, используемые в биоморфологии, представляют собой побеги (одноосные структуры) или системы побегов (многоосные структуры). Побег, как и система побегов, может образоваться за один цикл видимого роста (элементарный побег), в течение одного (годовой побег) или нескольких вегетационных сезонов (многолетний побег). Системы побегов могут состоять только из вегетативных побегов (главного и боковых) или включать в себя еще и цветки, или формироваться в результате разных ритмологических вариантов ветвления — силлепсиса или пролепсиса. Генеративные комплексы представляют собой системы побегов, формирующихся в результате силлептического ветвления. Закономерности построения побегов и систем побегов различны. При изучении побегов, прежде всего, обращается внимание на изменение параметров метамеров вдоль оси, а при исследовании систем побегов должны учитываться и другие показатели, такие как: характер нарастания главной оси, положение боковых побегов на главной оси, строение и динамика их развития.

Как уже отмечалось выше, основное разнообразие генеративных комплексов травянистых растений и древесных растений умеренной зоны можно свести к двум типам — симподиальному и моноподиальному. На базе этих типов у представителей обеих жизненных форм формируются одни и те же структурные варианты генеративных комплексов. Однако принадлежность к той или иной жизненной форме и климатические условия, в которых данная форма реализуется, во многом определяют частоту встречаемости того или иного структурного варианта и специфику его реализации.

В целом у древесных растений наблюдается меньшее число способов реализации одного и того же структурного варианта, чем у травянистых. Это связано с большей степенью подчиненности их эндогенных ритмов климатическим, поскольку основная стратегическая задача древесных растений и, прежде всего, деревьев, состоит в сохранении многолетней осевой системы. Деревья в течение большей части вегетационного периода осуществляют подготовку к зиме. Сдвиг процессов, связанных с ростом и цветением, на весну или начало лета увеличивает эффективность подготовки к зимнему периоду.

Для кустарников с их регулярной сменой скелетных осей потеря части побеговой системы в результате обмерзания не столь опасна, как для деревьев. В этой связи у кустарников умеренного климата наблюдается большее разнообразие вариантов строения и ритмов развития генеративных комплексов.

Травянистые растения умеренной зоны совершенно лишены многолетних надземных ортотропных осей, что дает им возможность реализовать стратегическую задачу, направленную на образование максимального числа семян и плодов. Поэтому у многих травянистых растений генеративные комплексы достигают значительных размеров и интенсивно ветвятся. Однако эколого-фитоценотические условия

произрастания накладывают свой отпечаток на специфику организации генеративных комплексов, обуславливая их значительное структурное и ритмологическое разнообразие [34; 35; 46], которое увеличивается и за счет участия генеративных комплексов в вегетативном размножении.

Заключение. При изучении побеговых систем травянистых растений в качестве конструктивной единицы обычно используют монокарпический побег. Эта конструктивная единица была предложена И.Г. Серебряковым [32] и использовалась им применительно к травянистым растениям с симподиальным типом возобновления. Многие исследователи применяют данную конструктивную единицу и при изучении побеговых систем травянистых растений с пазушными и интеркалярными соцветиями, трактуя ее как однократно цветущий побег [25; 29]. Однако и при таком широком подходе понятие «монокарпический побег» нельзя использовать при анализе тех травянистых растений с моноподиальными моделями побегообразования, у которых сохраняется верхушечная почка.

Ритмологический критерий монокарпического побега также определен недостаточно отчетливо: данный побег может развиваться из зимующей почки, из почки, находящейся некоторое время в состоянии летнего периода покоя, или из почки, которая практически была лишена периода покоя. Размытость ритмологических границ затрудняет использование данной конструктивной единицы при проведении сравнительно-морфологических исследований. Кроме того, у древесных растений монокарпические побеги сильно различаются по выполняемым функциям. Так, например, у видов рода *Aralia* на основе полициклических монокарпических побегов формируются ствол и ветви всех порядков ветвления, а у *Acer negundo* полностью отмирающие в конце вегетационного сезона моноциклические монокарпические побеги не принимают никакого участия в формировании многолетней осевой системы растения

Предлагаемая нами конструктивная единица — генеративный комплекс — имеет по сравнению с монокарпическим побегом более универсальный характер. Ее использование позволяет анализировать и сравнивать системы, как с верхушечными, так и с пазушными соцветиями. Однако следует отметить, что при изучении растений имеющих эндогенную ритмику не полностью синхронизированную с климатическим ритмом могут возникнуть проблемы при выделении этой единицы.

Результаты исследования показали, что генеративный комплекс представляет собой конструктивную единицу, которую можно использовать для анализа, описания и сравнения побеговых систем представителей разных жизненных форм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арсеньева Г.С. Особенности развития годичных побегов у гортензии метельчатой и спиреи японской // Науч. тр. Акад. коммунал. хозяйства. 1979.

произрастания накладывают свой отпечаток на специфику организации генеративных комплексов, обуславливая их значительное структурное и ритмологическое разнообразие [34; 35; 46], которое увеличивается и за счет участия генеративных комплексов в вегетативном размножении.

Заключение. При изучении побеговых систем травянистых растений в качестве конструктивной единицы обычно используют монокарпический побег. Эта конструктивная единица была предложена И.Г. Серебряковым [32] и использовалась им применительно к травянистым растениям с симподиальным типом возобновления. Многие исследователи применяют данную конструктивную единицу и при изучении побеговых систем травянистых растений с пазушными и интеркалярными соцветиями, трактуя ее как однократно цветущий побег [25; 29]. Однако и при таком широком подходе понятие «монокарпический побег» нельзя использовать при анализе тех травянистых растений с моноподиальными моделями побегообразования, у которых сохраняется верхушечная почка.

Ритмологический критерий монокарпического побега также определен недостаточно отчетливо: данный побег может развиваться из зимующей почки, из почки, находящейся некоторое время в состоянии летнего периода покоя, или из почки, которая практически была лишена периода покоя. Размытость ритмологических границ затрудняет использование данной конструктивной единицы при проведении сравнительно-морфологических исследований. Кроме того, у древесных растений монокарпические побеги сильно различаются по выполняемым функциям. Так, например, у видов рода *Aralia* на основе полициклических монокарпических побегов формируются ствол и ветви всех порядков ветвления, а у *Acer negundo* полностью отмирающие в конце вегетационного сезона моноциклические монокарпические побеги не принимают никакого участия в формировании многолетней осевой системы растения.

Предлагаемая нами конструктивная единица — генеративный комплекс — имеет по сравнению с монокарпическим побегом более универсальный характер. Ее использование позволяет анализировать и сравнивать системы, как с верхушечными, так и с пазушными соцветиями. Однако следует отметить, что при изучении растений имеющих эндогенную ритмику не полностью синхронизированную с климатическим ритмом могут возникнуть проблемы при выделении этой единицы.

Результаты исследования показали, что генеративный комплекс представляет собой конструктивную единицу, которую можно использовать для анализа, описания и сравнения побеговых систем представителей разных жизненных форм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арсеньева Г.С. Особенности развития годичных побегов у гортензии метельчатой и спиреи японской // Науч. тр. Акад. коммунал. хозяйства. 1979.

- Вып. 171. С. 39–43.
2. Баранова М.В. О связи структуры луковиц с экологическими условиями // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 76–89.
 3. Барыкина Р.П., Пустовойтова В.И. Морфолого-анатомическое исследование *Ranunculus repens* L. и *Ranunculus reptans* L. в процессе их индивидуального развития // Вестн. МГУ. 1973. Т. 6. С. 28–39.
 4. Вишницкая О.Н. Биоморфология *Calla palustris* // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 173 – 189.
 5. Воробьева Т.И. Сравнительные морфологические исследования однолетних видов рода *Polygonum* L. // Морфогенез и ритмы развития высших растений. М., 1987. С. 94–100.
 6. Голубев В.Н. Морфогенетический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм деревьев к травам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 5. С. 90–106.
 7. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
 8. Костина М. В. Ветвление пазушных почек у древесных представителей розоцветных // Бюл. Гл. ботан. сада. 1999. Вып. 177. С.11–121.
 9. Костина М.В. Строение и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 188–208.
 10. Костина М.В. Строение и динамика развития генеративных побегов в роде *Ulmus* (Ulmaceae) // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 7. С. 1044–1057.
 11. Костина М.В. Иерархическая классификация конструктивных единиц (модулей) древесных растений умеренной зоны // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 114–118.
 12. Костина М.В. Проявление полового диморфизма в строении кроны и генеративных побегов *Acer negundo* (Aceraceae) и *Fraxinus pennsylvanica* (Oleaceae) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 11, № 2. С. 108–116.
 13. Костина М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: Автореф. дис ... д-ра биол. наук. М., 2009.
 14. Крылова И.Л. О морфологической структуре видов рода *Scopolia* Jacq. emend. Link в связи с эволюцией рода // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 4. С. 107–112.
 15. Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. II. Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 92–105.
 16. Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Ботаника. М., 1991. Т. 12. С. 51–174.
 17. Кузнецова Т.В. О комплиментарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 7–24.
 18. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992.
 19. Лапиров А.Г. Явление квантированности роста в метамерной организации побега некоторых представителей семейства Alismataceae Vent. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 122–127.
 20. Лелекова Е.В. Биоморфология некоторых водных и прибрежно-водных семенных растений Северо-востока Европейской России // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 167–173.

21. Марков М. В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань, 1990.
22. Михалевская О.Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (Aceraceae) // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 10. С. 42–52.
23. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. М., 1997.
24. Павлова Н.Р. Вегетативная подвижность некоторых моноподиальных лапчаток (*Potentilla* L., Rosaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 5. С. 70–91.
25. Петухова Д.Ю. Структурно-морфологические адаптации столоно-розеточных гидрофитов // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 193–202.
26. Савиных Н.П. Большой жизненный цикл и сезонное развитие *Veronica officinalis* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып.4. С. 123–133.
27. Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006.
28. Савиных Н.П. Биоморфология и систематика жизненных форм водных и прибрежно-водных растений // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 2009. Т. 2. С. 173–182.
29. Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль растений как структура и категория. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 227–234.
30. Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53, вып.2. С. 49–66.
31. Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54, вып. 1. С. 47–62.
32. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952.
33. Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 51, №7. С. 923–938.
34. Серебряков И.Г., Галицкая Т.М. К биологии сезонного развития болотных растений Подмоскovie // Учен. записки МГПИ им. В.П. Потемкина. М., 1952. Т. 19, вып. 1. С. 19–49.
35. Серебрякова Т.И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки // Учен. записки МГПИ им. В.И. Ленина. М., 1956. Т. LCVII, вып. 3. С. 43–120.
36. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 84–169.
37. Серебрякова Т.И. Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 216–238.
38. Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. М., 1981. С. 161–178.
39. Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав / Морфогенез и ритмы развития высших растений. М., 1987. С. 3–19.
40. Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. «Архитектурная модель» и

жизненные формы некоторых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 978. Т. 83, вып.6. С. 51–64.

41. *Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р.* Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (Rosaceae) // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 2, С. 154–166.

42. *Стржемяская А.И.* К биологии мать-и-мачеха // Учен. записки МГПИ им. В.И. Ленина. М., 1953. Т. 73, вып. 2. С. 131–158.

43. *Сухоревскова А.С.* Особенности структуры монокарпических побегов у представителей семейства пасленовых // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 2009. Т. 2. С. 206–209.

44. *Татаренко И.В.* Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. М., 2007.

45. *Шафранова Л.М., Барыкина Р.П.* Модели побегообразования и жизненные формы некоторых первоцветных Подмоскovie // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М., 1995. С. 41–45.

46. *Шук М.М.* Сезонное развитие травяного покрова дубравы // Учен. записки МГПИ им. В.И. Ленина. М., 1953. Т. 73, вып. 2. С. 159–250.

47. *Шорина Н.И.* Особенности побегообразования *Oxalis acetosella* (Oxalidaceae) в онтогенезе // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 7. С. 896–907.

48. *Goebel K.* Blütenbildung, und Sprossgestaltung (Antokladien und Infloreszenzen). Jena, 1931.

49. *Scharfetter R.* Biographien von Pflanzensippen. Vien, 1953.

50. *Troll W.* Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Die blühende Pflanze. Jena, 1957. Teil 2.

COMPARATIVE ANALYSIS OF GENERATIVE SHOOTS IN TEMPERATE TREES AND HERBS

M.V. Kostina

Sholokhov Moscow State Humanitarian University,
Tsitsin Main Botanical Garden RAS

Constructive units formed during one visible growth cycle are useful for the analyses of shoot systems both in woody and herbaceous temperate plants. I suggest casting a constructive unit formed during one visible growth cycle and comprised of a stem, leaves, buds and flowers as a generative complex, instead of the formerly used vague definition of «generative shoot». I argue that both woody and herbaceous plants produce the same types of generative complexes, however their frequency and appearance depend on the life form. The temporal criterion of a growth rhythm used in the «generative complex» definition enables to find comparable constructive units for correct morphological comparisons in plants.

Key words: generative shoots; woody and herbaceous plants; life forms; shoot development models; constructive units; visible growth cycle.