

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ФЛОРЫ БЕЛГОРОДЧИНЫ

А. Ф. Колчанов, Р. А. Колчанов

Основные формы растений впервые получили наименование жизненных форм (ЖФ) в работе Е. Варминга (1884).

Под ЖФ Е. Варминг понимал гармоническое, наиболее целесообразное сочетание вегетативного тела растений с внешней средой в течение всей жизни «от колыбели до гроба, от семени до отмирания».

Общепринятой трактовки понятия ЖФ в настоящее время пока нет. Поэтому приведем некоторые, наиболее распространенные и согласованные между собой определения.

Б. А. Келлер (1933): «под жизненной формой надо понимать определенную систему экологических приспособлений, тесно связанных с организационным типом растения, с принадлежностью его к определенному классу, семейству, а часто и роду».

В. В. Алехин (1934): «ЖФ – это результат длительного приспособления растения к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике».

В определении Б. А. Келлера четко отмечены два принципа: генетический (принадлежность к определенной систематической группе) и эколого-приспособительный.

Эти же принципы, при более детальной характеристике морфологической структуры ЖФ использует И. Г. Серебряков (1952).

«Жизненная форма, – утверждает он, – это совокупность взрослых особей данного вида в определенных условиях произрастания, обладающих своеобразным общим обликом (габитусом), включая надземные и подземные органы (подземные побеги и корневую систему). Онтогенетически этот габитус возникает в результате роста и развития в данных условиях среды, а исторически – в определенных почвенно-климатических и ценологических условиях,

как выражение приспособленности к этим условиям». Таким образом, ЖФ (биоморфа) – это совокупность основных приспособительных черт внешнего облика растений, соответствующего условиям среды, а также обусловленного историческим развитием.

Проблема классификации ЖФ всегда была в центре внимания отечественных и зарубежных авторов. В. Н. Сукачев (1928б) выделил характерные группы ЖФ для еловых лесов таежной зоны, учитывая способ питания, сезонность развития листвы, наличие или отсутствие корневищ, признаков физиономического характера. Отмеченные им группы отражают многообразие форм и путей приспособления растений к условиям произрастания в тенистых еловых лесах.

Б. А. Келлер (1923; 1933) представил систему ЖФ для степных и пустынных условий.

Более детальная система ЖФ для степной растительности разработана В. В. Алехиным (1936) и считается наиболее удачной для наших степей.

Б. С. Закржевским и Е. П. Коровиным (1935) дается перечень экологических ЖФ растений для глинистых пустынь.

Оригинальная и стройная система ЖФ для пустынной области Средней Азии была предложена А. В. Прозоровским (1936). В ней расположение типов в значительной степени соответствует этапам эволюционного развития ЖФ покрытосеменных в аридных странах.

М. П. Петров (1938), К. В. Станюкович (1949) предложили систему ЖФ, основанную на системе ЖФ Раункиера и Гамса.

М. В. Сенянинова-Корчагина (1949б) в своей системе ЖФ основывается на системе Раункиера, в отличие от которой более детально расчленила гемикриптофиты.

М. В. Сенянинова-Корчагина приводит интересные данные о закономерностях распределения приводимых ЖФ по разным растительным формациям.

М. С. Шалытом (1955) разработана система ЖФ на основе форм роста, продолжительности жизни, количества плодоношений, способа вегетативного размножения и характера корневой системы.

Оригинальная система ЖФ была предложена Г. Н. Высоцким (1915) для многолетних растений сухих степей на основе способности их к вегетативному размножению. Углубил систему ЖФ Г. Н. Высоцкого Л. И. Казакевич (1922), предложив биологическую классификацию травянистых многолетников. Им выявлена закономерность распространения ЖФ по мере перехода от меловых и сухостепных участков к лесным, которая заключается в уменьшении процента стержнекорневых растений и в увеличении в том же направлении корневищных растений.

Е. М. Лавренко (1959), исходя из принципов выделения ЖФ Г. Н. Высоцкого, приводит классификацию псаммофитов нижнеднепровских песков. В этой системе отражена реакция псаммофитов на засыпание песком, проявляющаяся в образовании вынужденных корневищных форм от однолетников до древесно-кустарниковых форм. Общим для всех рассмотренных здесь систем ЖФ является их региональный или зональный характер. Они не отражают более или менее полного многообразия, а также эволюционных отношений выделенных групп. Наиболее полной классификацией ЖФ является система И. Г. Серебрякова (1955), на основе которой в дальнейшем и представлены ЖФ флоры Белгородской области.

Согласно этой системе ЖФ растений подразделяются на отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, секции и собственно жизненные формы. Последняя единица классификации, собственно жизненная форма, может быть уподоблена виду в систематике и является основной единицей экологической системы растений.

Выделение отделов основано в первую очередь на структуре надземных осей (древесные, полудревесные, травянистые растения), а выделение типов в отделе древесных растений – на относительной длительности жизни надземных осей, в отделе же наземных травянистых растений – на длительности жизни растений в целом, связанной, как правило, с различной способностью к вегетативному возобновлению и размножению после плодоношения.

Последовательность отделов и типов в данной системе показывает основное направление эволюции ЖФ покрытосеменных – от деревьев к травам – вплоть до однолетних. В эволюционном плане отделы и типы этой системы можно рассматривать как этапы основного пути эволюции ЖФ покрытосеменных.

Классы в пределах типов выделяются на основе признаков большого экологического и эволюционного значения, нашедших свое проявление в структуре побегов (например, растения с суккулентными, лиановидными, ползучими и др. побегами). В некоторых типах классы выделяются на основе специфики питания растений (сапрофиты и паразиты) и образа жизни (эпифиты). Особенности структуры побегов придают ЖФ каждого класса резко выраженное экологическое и морфологическое своеобразие. Классы ЖФ иногда иллюстрируют направления экологической эволюции в пределах типа, их приуроченность и приспособление к различным почвенно-климатическим и ценогенным условиям.

Более мелкие таксономические единицы – подклассы, группы и секции ЖФ выделяются по более частным, экологическим признакам, не имеющим столь широкого эволюционного значения. Исключение составляют поликарпические травы – многолетние травы с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, подразделяющиеся на подклассы и характеризующие основные направления их эволюции.

Отдел А. Наземные и эпифитные древесные растения.

Эта ЖФ всегда несет более или менее возвышающиеся над уровнем почвы многолетние скелетные оси, в большей или меньшей степени одревесневшие и одетые вторичной покровной тканью (перидермой, коркой). Древесные растения подразделяются на три типа: I – деревья, II – кустарники, III – кустарнички. В типе деревьев выделяются три класса.

I класс. Кронообразующие деревья с полностью одревесневшими удлиненными побегами. Ствол сильно ветвящийся, несущий в верхней части крону из ветвей разного порядка (вегетативных и цветущих). Это эволюционно молодые, широко распространенные в настоящее время «обычные» деревья. Подразделяются на два подкласса – наземных и гемиепифитных деревьев.

I подкласс. Наземные кронообразующие деревья.

Деревья этого подкласса в течение всей жизни связаны с почвой корневой системой.

Группа А. Деревья с «обычной», лишь подземной корневой системой. Среди них выделяются три группы.

Подгруппа а. Деревья с прямостоячими стволами. Рост стволов всегда ортотропен. К ним относятся пять секций.

Секция 1. Одноствольные деревья с высоким стволом (лесного типа). Ствол (моноподиальный или симподиальный) в единственном числе сохраняется в течение всего онтогенеза дерева. Длительное время ствол сохраняет резкое преобладание над боковыми ветвями в интенсивности роста в длину и толщину. Крона начинается более или менее высоко над землей из-за отмирания нижних слабых ветвей. Но всегда у этих деревьев даже в кроне главная ось заметно выделяется по толщине среди боковых ветвей (дуб обыкновенный, береза повислая, липа сердцевидная). По ритму развития листовые деревья этой секции подразделяются на подсекции листопадных и вечнозеленых лесных деревьев с разной длительностью жизни листьев.

Секция 2. Кустовидные или немногоствольные (плейокармные) деревья. Во флоре области отсутствует.

Секция 3. Одноствольные деревья с низким стволом (деревья лесостепного и саванно-лесного типа). В онтогенезе дерева ствол рано теряет преобладание в росте над боковыми ветвями, поэтому крона начинается близ поверхности почвы, а в самой кроне главная ось не выделяется среди мощных боковых ветвей (яблоня лесная, лох узколистный). Деревья этой секции подразделяются на подсекции листопадных и вечнозеленых деревьев с разной длительностью жизни листьев. Во флоре области вечнозеленых – 4, листопадных – 20.

Секция 4. Саванные деревья – в области не встречаются.

Секция 5. Деревья с сезонно-суккулентными однолетними безлистными побегами – во флоре области не встречаются.

Подгруппа б. Деревья с лежащим укореняющимся стволом и главными ветвями – стланцами. В нашей флоре отсутствуют.

Подгруппа в. Деревья с лиановидным стволом. Не встречается.

Группа Б. Деревья, обладающие, кроме «обычных» подземных корней еще специализированными надземными корнями. У нас отсутствуют.

2-й подкласс. Гемиепифитные кронообразующие деревья. Во флоре области полностью отсутствуют.

2-класс. Розеточные деревья – отсутствуют.

3-й класс. Суккулентно-стеблевые безлистные деревья – отсутствуют.

II тип. Кустарники.

Главный ствол имеется лишь в начале жизни растения, а затем теряется среди равных ему или более сильных надземных скелетных осей нескольких порядков, возникающих последовательно из спящих почек у основания материнских осей; с возрастом главный ствол нацело отмирает. Во взрослом состоянии кустарник всегда обладает несколькими или многими надземными скелетными осями, последовательно сменяющимися в онтогенезе расте-

ния и связанными друг с другом своими базальными участками. В отличие от деревьев длительность жизни надземных скелетных осей у кустарников в большинстве случаев невелика – 10-20 лет, хотя может варьировать от 2-3 до 30-40 лет и более. Высота кустарника от 0,8-1 до 5-6 м; диаметр надземных скелетных осей от 1-2 до 5-8 см. Кустарники разделяются на 4 класса, три из которых аналогичны классам деревьев. Во флоре области они представлены 54 видами.

1-класс. Кустарники с полностью одревесневшими удлинёнными побегами. Сюда относится большинство кустарников, у которых скелетные надземные оси ортотропны, плагиотропны и лианоподобные, более или менее обильно ветвящиеся, с удлинёнными междоузлиями годичных побегов. В этот класс входят все виды, произрастающие в нашей области.

1-й подкласс. Прямостоячие кустарники.

Надземные оси ортотропны: они образуют то более или менее плотный пучок при слабом развитии их плагиотропных подземных частей (лещина), то располагаются рыхло, образуя куртины в несколько десятков квадратных метров (при наличии ксилоподиев) или при корнеотпрысковом происхождении надземных осей (терн). Этот подкласс кустарников наиболее богат представителями и насчитывает в нашей флоре 48 видов.

Группа А. Аэроксильные кустарники. К подземному ветвлению неспособны. Под землей новые оси могут возникать лишь как корневые отпрыски. Ветвление осей надземное, начинается близ поверхности земли образованием нескольких вертикальных или наклонных осей. Аэроксильные кустарники - переходные формы между деревьями и кустарниками. Во флоре области их насчитывается 12 видов.

Подгруппа а. Рыхлые аэроксильные кустарники. Примером рыхлых аэроксильных кустарников могут служить рябина обыкновенная, черемуха кистевидная, ива козья и др. – всего 12 видов.

Подгруппа б. Подушковидные аэроксильные кустарники – в области отсутствуют.

Группа Б. Геоксильные или настоящие кустарники.

Растения с подземным ветвлением осей и образованием толстых долговечных подземных одревесневших осей – ксилоподиев, от которых отходят более тонкие и менее долговечные надземные оси. Хорошим примером могут служить шиповник, орешник, барбарис и др.

В нашей флоре их насчитывается 36 видов.

Аэроксильные и геоксильные кустарники в свою очередь могут быть подразделены на секции вегетативнонеподвижных и вегетативноподвижных за счет корневых отпрысков и столонов. Примером корнеотпрысковых аэроксильных кустарников может служить чубушник душистый, сирень обыкновенная, снежнаягодник.

2-й подкласс. Полупростратные и стелющиеся кустарники.

Главная ось и боковые ветви лежащие, укореняющиеся, приподнимающиеся у верхушки. В связи с укоренением лежащих осей система главного корня отмирает или при слабом укоренении осей сохраняется. Однако эти отношения первичной и вторичной корневых систем остаются малоизученными. Большинство полупростратных кустарников, вероятно, ветвится только надземно. В нашей области их встречается 5 видов (ивняки на меловых обрывах рек, можжевельник в горных борах).

3-й подкласс. Лиановидные кустарники. Обладают скелетными осями, неспособными к самостоятельному росту и использующими соседние древесные растения как опору (девичий виноград, хмель).

2-й класс. Розеточные кустарники с укороченными побегами – в области отсутствуют.

3-й класс. Суккулентно-стеблевые безлистные кустарники – отсутствуют.

4-й класс. Паразитные и полупаразитные кустарники – отсутствуют.

III тип. Кустарнички.

Древесные растения, главная ось которых имеется лишь в начале онтогенеза, а затем отмирает и сменяется боковыми надземными осями и спящими почками базальной части материнской оси. Укоренившиеся боковые скелетные оси ветвятся, образуя парциальные кусты. Во взрослом состоянии кустарнички несут значительное количество ветвящихся боковых скелетных осей, связанных друг с другом надземно или подземно посредством плагиотропных побегов, последовательно сменяющихся в течение онтогенеза растений. В отличие от кустарников длительного жизненного цикла ортотропных надземных осей у кустарничков обычно не превышает 5-10 лет. Высота растений колеблется от 5-7 до 50-60 см. Подразделяется на 4 класса; во флоре области их 13 видов.

Вереск обыкновенный (редкий вид) – рыхлый аэроксильный кустарничек; ползучие кустарнички – клюква четырехлепестная; полупаразитный кустарничек, живущий в кроне деревьев, – омела белая и др.

IV тип. Полукустарники и полукустарнички.

Удлиненные ортотропные надземные оси на значительной части длины слабо одревесневают, лишены перидермы и отмирают ежегодно, сохраняются лишь их многолетние базальные части. Эти части осевых органов с почками возобновления располагаются, как правило, над землей, близ поверхности почвы, иногда оказываются под землей и очень редко – заметно возвышаются над нею. Цикл развития монокарпических побегов не более 3-5 лет, общая высота растений обычно до 50-80 см, иногда до 1,5-2 м. Во флоре области 21 вид.

Прямостоячие полукустарники с вегетирующими побегами обычно до 1,5-2 м высоты и многолетними одревесневшими базальными участками побегов до 20-30 см высоты (5 видов) – полынь песчаная, полынь солянковидная, полынь беловойлочная, полынь армянская, полынь меловая (все редкие виды).

Прямостоячие полукустарники с вегетирующими побегами обычно 20-30 см

высоты и одревесневшими базальными участками побегов с почками возобновления обычно не выше 3,5-7 см. Сюда относятся некоторые виды из сем. Маревые, например, прутняк простертый; смолевки, астрагалы.

Стелющиеся полукустарники с удлиненными несуккулентными побегами и многолетними базальными участками побегов с почками возобновления, обычно засыпанными почвой: полынь высокая, тимьян Маршалла, солнцепет скалоломный и др. – всего во флоре области 7 видов.

Лиановидные полукустарники со слабыми побегами, опирающимися на соседние растения или стелющиеся по земле и укореняющиеся – паслен сладкогорький, ломонос прямой.

Отдел В. Наземные травянистые растения. Растения, относящиеся к данному отделу ЖФ, совершенно лишены надземных одревесневших многолетних осей; все надземные стебли травянистые и покровные ткани их первичные, без перидермы.

V. Тип. Травянистые поликарпики.

Многолетние многократно плодоносящие травы. Надземные ортотропные побеги отмирают в конце первого вегетационного периода, а укороченные надземные или удлиненные, но плагиотропные надземные побеги могут сохраняться несколько лет. Подземные части побегов функционируют как органы возобновления или запасающие органы в течение нескольких или многих лет, или также отмирают ежегодно, дав начало новым подземным или надземным побегам. Эти ЖФ распространены от экваториальных до арктических и субарктических стран. Во флоре Белгородской области это самая многочисленная группа растений, насчитывающая 78 видов.

I класс. Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа (многолетние травы «обычного» типа). Побеги с зелеными листьями или зелеными стеблями, ортотропные или плагиотропные, удлиненные или укороченные. Собственно многолетними являются обычно подземные органы, обеспечивающие

вегетативное возобновление и размножение растений этого класса. В связи с этой жизненно важной ролью подземные органы здесь отличаются большим разнообразием, что дает основание для дальнейшего подразделения класса.

Многолетние травы этого класса отличаются весьма широким распространением от тропиков до арктических и субарктических стран.

I подкласс. Стержнекорневые травянистые поликарпики.

В течение всей жизни растения сохраняют стержневой главный корень, нередко значительной длины и диаметра с системой боковых корней; стеблеродные корни (или стеблевое окоренение) отсутствуют или выражены слабо. Растения этого подкласса неподвижны и не способны к вегетативному размножению, за исключением корнеотпрысковых форм. Во флоре области их 176 видов.

Группа А. Одноглавые стержнекорневые травянистые поликарпики. Выше главного корня развивается неразветвленный, сильно укороченный подземный побег – каудекс, переходящий в надземный ортотропный стебель, более или менее разветвленный в верхней части. В надземной части развивается обычно один, редко два или три крупных ветвящихся побега. Растения этой группы ЖФ относятся обычно к высоким или средневысоким травам. Стержневой главный корень иногда очень длинный, достигающий глубины более метра. Примерами могут служить ферула татарская и каспийская, виды рода Козелец, произрастающие на глинистых и солончаковых склонах. Всего во флоре области – 30 видов.

Группа Б. Многоглавые стержнекорневые травянистые поликарпики. Выше главного корня развиваются несколько, иногда много, наклоненных укороченных подземных побегов – ветвящийся каудекс, переходящий в надземные ортотропные стебли. Во флоре 50 видов.

Подгруппа а. Длинностержневые многоглавые травянистые поликарпики. В надземной части образуется до нескольких

десятков побегов. Подобные растения характерны для наших северных луговых степей. Например, смолевка сибирская, люцерна румынская, эспарцет сибирский, жабрица равнинная, мордовник обыкновенный (крутай), кермек сарептский и другие. Всего 20 видов.

Подгруппа б. Короткокорневищные многоглавые травянистые поликарпики. Эти растения приурочены большей частью к пескам и по эколого-морфологическим чертам сближаются с растениями подкласса кистекокорневых растений. Главный корень короткостержневых растений сравнительно короткий, сильно сбежистый, уходит в почву обычно менее чем на 1 м. Иногда у взрослого растения отмирает, заменяясь системой боковых стеблеродных (придаточных) корней. Например, у крестовника Якова и эруколистного, видов рода Прострел. Отмирание или сохранение главного корня также зависит от условий местообитания. Здесь, как и среди длиннокорневищных, наблюдается образование корнеотпрысковых форм от примитивных, с побегами лишь на главном корне, как у смолевки многоцветковой, фиалки песчаной, до типичных корнеотпрысковых с особыми «корнями размножения», например, у видов рода Льянка, тысячелистника Гербера и др. Среди этой подгруппы отмечается ряд растений с различной длительностью жизни типичных многолетников, например, видов рода Прострел, Соссюрея и др., до переходных к двулетникам – смолевка мелкоцветковая и волжская, крестовник Якова, мелколепестник острый и др. В этой же группе, по И. В. Борисовой (1960, 1961), имеются формы, близкие к кистекокорневым растениям (виды рода Прострел), к полукустарничкам (некоторые виды Соссюрея, Гвоздика, Астрагал) или подушковидным (гвоздика колючая). Всего во флоре области – 30 видов.

Группа В. Стержнекорневые травянистые поликарпики, образующие форму «перекаги-поле». Специализированная группа стержнекорневых поликарпиков – с признаками приспособления к распростране-

нию семян на большие расстояния и переносу ветром массы надземных побегов с места произрастания (Алехин, 1936). Многократное ветвление надземных побегов, часто сопровождающееся отгибанием боковых ветвей от материнского стебля, создает у растений «перекати-поле» шаровидную форму надземной части с большой парусной поверхностью. Стебель обламывается у поверхности почвы, и шаровидное растение перекачивается ветром на значительные расстояния, расселяя по пути семена. Примером могут служить качим метельчатый, гониолимон татарский, котовик украинский, распространенные на степных местах. Подобные специализированные формы «перекати-поле» образуются и в других подклассах травянистых поликарпиков, например, среди кистекорневых и короткокорневищных (спаржа лекарственная, бельвалия сарматская). Всего в этой группе насчитывается 36 видов.

Группа Г. Подушковидные травянистые поликарпики. Характеризуются ничтожным и одинаковым у всех вегетативных побегов приростом, вследствие чего поверхность подушки получается более или менее ровной и над ней могут возвышаться лишь цветоносные побеги. Характерны для меловых, известковых и щебнистых местобитаний. Примером являются смолевка бесстебельная, ясенник сероплодный, проломник Козо-Полянского, многие виды крупнок, резухи и др. Во флоре до 60 видов.

2 подкласс. Кистекорневые и короткокорневищные травянистые поликарпики.

В отличие от стержнекорневых система главного корня у растений этого подкласса рано или поздно отмирает и заменяется системой стеблеродных (придаточных) корней. Вегетативное размножение слабо выражено или совсем отсутствует. Во флоре области – 209 видов.

Группа А. Кистекорневые травянистые поликарпики. Система главного корня отмирает очень рано в онтогенезе растения, и во взрослом состоянии функционирует лишь система стеблеродных корней. Надземные побеги и стеблеродные корни отхо-

дят от корневищноподобного органа – каудекса, с короткими годовыми приростами, живущими каждый не более 4 лет. Таким образом, вся живая часть каудекса, состоящая не более чем из 2-3-4 годовых приростов, всегда остается короткой. Пластические вещества распределены диффузно не только в каудексе, но и в основании корней, нередко утолщенных и мясистых в связи с этой функцией. Из всех имеющихся почек возобновления ежегодно раскрывается одна, реже 2-3, в связи с чем характерной особенностью кистекорневых растений является их одностебельность или немногостебельность. Зато стебли часто обладают сильным ростом – кистекорневые обычно относятся к высоким или средневысоким травам. Вновь образующиеся надземные многокарпические побеги отличаются весьма короткой плагиотропной частью. Поэтому типичные кистекорневые многолетники относятся к «сидячим» растениям и обладают весьма слабо выраженной способностью к вегетативному размножению. Они наиболее обычны среди луговых многолетников лесных фитоценозов, а также среди кустарников и опушек, пойменных лугов. К ним можно отнести калужницу болотную, многие виды рода Лютик, чемерицу Лобеля, сивец луговой, купальницу европейскую, горицвет волжский и др. Всего во флоре области – 41 вид.

Группа Б. Короткокорневищные травянистые поликарпики, формы экологически и морфологически близкие к предыдущей группе. Во взрослом состоянии обычно лишены системы главного корня и живут за счет вторичной корневой системы из стеблеродных корней. В отличие от кистекорневых короткокорневищные многолетники всегда имеют четко выраженный подземный стебель в виде мясистого укороченного ризома (корневище) с низовыми листьями, состоящий из значительного числа коротких годовых приростов (до 10-15 и более). Ризом постоянно нарастает у верхушки и отмирает у основания. Способность ризома к ветвлению и вегетативному размножению выражена слабо. Из

почек возобновления на ризоме ежегодно разветвляется одна, реже две-три, образуя средневысокие надземные побеги. Примерами этой группы являются купена лекарственная и многоцветковая, ветреница лютичная, вероника колосистая. Во флоре насчитывается 168 видов.

3 подкласс. Дерновинные травянистые поликарпики. Во взрослом состоянии лишены системы главного корня, который отмирает раньше, чем у растений предыдущей группы. Обладает лишь вторичной корневой системой, состоящей из стеблеродных (чаще «узловых») корней. От кистеродных и короткорневищных существенно отличается тем, что у них ежегодно раскрывается не одно или немного, а большое количество почек возобновления и образуются более или менее крупные кусты или куртины, которые развиваются по принципу «центробежного роста» (Смирнов, 1958), то есть дочерние побеги всегда направлены к периферии куста или куртины. В отличие от многоглавых стержнекорневых трав, имеющих также много надземных побегов, дерновинные травы не имеют во взрослом состоянии главного корня. Он отмирает рано в онтогенезе растения. Во флоре области их 24 вида.

Группа А. Плотнокустовые дерновинные травянистые поликарпики. В основании каждого ортотропного монокарпического надземного побега образуется зона укороченных междоузлий с расположенными на ней почками возобновления и стеблеродными корнями. Симподиально система таких укороченных оснований монокарпических побегов образует многолетнюю часть плотнокустового растения, расположенную на поверхности почвы, иногда немного погруженную в почву, или, наоборот, чуть приподнятую над ней. Эти растения почти неподвижны и, за некоторыми исключениями, неспособны к вегетативному разрастанию и размножению. Весьма типичны для этой группы плотнокустовые злаки, например, виды рода Ковыль, Овсяница, щучка дернистая, пушица влагалищная и др.

Плотнокустовые растения, особенно злаки, обычно приурочены к степям, а также сильно задернованным лугам, болотам и т.п. с плохой аэрацией почвы. Во флоре области их 36 видов.

Группа Б. Рыхлокустовые травянистые поликарпики. Монокарпические побеги имеют ясно выраженную плагитропную часть, образующую недлинное подземное горизонтальное или наклонное корневище. Обычны среди растений лесных, степных и меловых фитоценозов. Типичным примером являются овсяница луговая, лисохвост луговой, ожика волосистая, осока заячья и др. Всего во флоре области 30 видов.

Группа В. Длиннокорневищные травянистые поликарпики. В отличие от предыдущих групп этого подкласса обладают длинными подземными ветвящимися корневищами, обуславливающими образование крупных, рыхлых куртин надземных побегов. Хорошо выражена способность к вегетативному разрастанию и размножению. Сильное развитие вегетативного размножения часто коррелятивно связано с сильно ослабленным семенным размножением длинокорневищных растений. Куртины, как правило, представляют собой системы парциальных кустов, содиненных между собой более или менее длинными подземными корневищами. В зоне кушения каждого парциального куста возникают побеги с разной длиной плагитропной подземной части (от нескольких мм до десятков см), и наиболее длинные из них становятся материнскими побегами новых парциальных кустов. Различные виды обладают корневищами разной длины. Увеличение длины корневищ в серии видов оказывается коррелятивно связанным с уменьшением их толщины и долголетия. Вместе с тем длина корневищ тесно связана с плотностью почвы и ее аэрацией. Длиннокорневищные травянистые многолетники приурочены к хорошо аэрируемым, достаточно увлажненным почвам (Вильямс, 1922).

Весьма обычны среди травянистых растений широколиственных лесов, лугов, реже встречаются в степных местах. Осо-

бенно типичны для этой группы злаки – пырей ползучий, костер безостый, двукосточник тростниковидный; осоки – осока волосистая, осока вздутая и др. Всего в этой группе в нашей флоре – 178 видов.

4 подкласс. Столонообразующие и ползучие травянистые поликарпики. Многолетники с резко выраженной способностью к вегетативному размножению при помощи надземных или подземных столонов или стелющихся побегов.

Группа А. Столонообразующие травянистые поликарпики. Резко выражена способность к вегетативному размножению посредством образования надземных или подземных столонов, не выполняющих запасующей функции, а поэтому обычно довольно тонких и ежегодно отмирающих. В связи с образованием столонов семенное воспроизведение часто подавлено, особенно в крайних условиях произрастания. Примером может служить камнеломка болотная, встречающаяся на торфяных болотах и топких лугах. Ежегодное отмирание надземных и подземных органов материнских побегов позволяет говорить о таких растениях, как о своеобразных «вегетативных многолетниках» (Высоцкий, 1915). Некоторые столонообразующие растения, такие, как вербейник обыкновенный, мята полевая и др., в соответствующих условиях произрастания вместо столонов образуют длинные корневища, сохраняющиеся в жизнедеятельном состоянии до трех-четырех лет (Голубев, 1957 а). Эти факты говорят о морфологической близости столонообразующих и длиннокорневищных форм травянистых многолетников. Экологически столонообразующие многолетники приурочены к влажным и избыточно увлажненным местообитаниям с рыхлой, часто заторфованной почвой в лесах и на болотах.

Подгруппа а. Подземностолонные травянистые поликарпики – такие, как адокса мускусная, седмичник европейский, ежевика (имеются как подземные, так и надземные столоны).

Подгруппа б. Надземностолонные травянистые поликарпики – такие, как

земляника лесная, камнеломка болотная, ежевика.

Группа Б. Ползучие травянистые поликарпики. Сюда относятся многолетние травы, все побеги которых растут плагиотропно по поверхности почвы, регулярно образуя стеблеродные корни. Как и столонообразующие и дерновые растения, ползучие травянистые поликарпики рано теряют систему главного корня и во взрослом состоянии обладают лишь вторичнокорневой системой. В силу этого у ползучих травянистых поликарпиков сильно развито вегетативное разрастание и размножение. В отличие от ортотропных удлинённых побегов травянистых многолетников, отмирающих ежегодно, плагиотропные удлинённые побеги травянистых поликарпиков сохраняются живыми в течение нескольких лет. Подобная же тенденция к удлинению жизненного цикла ползучих побегов отмечается и у стелющихся древесных растений, начиная от древовидных стланцев (сосна низкая) и кончая аркто-альпийскими шпалерными кустарничками различных видов сем. вересковых. У многих ползучих травянистых растений нарастание плагиотропных побегов моноподиальное (вероника лекарственная, вербейник монетчатый). Они приурочены к местообитаниям с достаточно влажной почвой, что необходимо для стеблевого окоренения побегов.

4 подкласс во флоре области представлен 13 видами.

5 подкласс. Клубнеобразующие травянистые поликарпики. Обладает специализированными запасующими органами – клубнями корневого, стеблевого и листового происхождения, часто выполняющими и функцию вегетативного размножения. Свойственны областям с вегетацией, прерывающейся засушливым или холодным временем года. Мало исследованы. В пределах этого подкласса четко выражен морфологический ряд от растений с запасующими клубнями, не способных к вегетативному размножению и расселению, до растений, у которых клубни оказываются специальными органами вегетативного размножения.

Группа А. Клубневые травянистые поликарпики с клубнями корневого происхождения (клубневые поликарпики).

Подгруппа а. Редьковидные клубневые травянистые поликарпики с клубневидно утолщенными главными корнями. Обычно у многолетников разрастание в толщину не ограничивается главным корнем, а переходит на гипокотиль и базальные междоузлия главного стебля, образуя клубень смешанной корнестеблевой природы. Хорошим примером могут служить некоторые Толстянковые – заячья капуста (скрипун), очиток степной, очиток пурпуровый. Всего во флоре области 3 вида.

Подгруппа б. Клубневые растения с клубнями, образующимися из стеблеродных (придаточных) корней. Корневые клубни возникают или на коротких корневищах, как у лабазника шестилепестного, ятрышников, любки двулистной и др., или на длинных корневищах, как у лапчатки белой. Как и в предыдущей группе, корневые клубни этих растений являются запасными органами. Во флоре области 13 видов.

Группа Б. Клубневые травянистые поликарпики с клубнями стеблевого происхождения (стеблеклубневые многолетники).

Подгруппа а. Стеблеклубневые травянистые поликарпики с клубневидно утолщенным основанием главной оси. В образовании клубня принимают участие или только гипокотиль (гипокотильклубневые растения), например, у цикламена, или вместе с гипокотилем также и эпикотилем часть главной оси с укороченными междоузлиями, например, у хохлатки полой. По участию гипокотилия и базальных частей междоузлий главной оси в образовании клубня эти растения примыкают к редьковидным многолетникам. Но в отличие от последних у стеблеклубневых растений главный корень рано отмирает и во взрослом состоянии функционирует вторичная корневая система из стеблеродных корней. Этот признак свойствен, вероятно, всем стеблеклубневым многолетникам. Клубни главной оси, по Тролю (Troll, 1937), много-

летние и в разной степени способны ко вторичному утолщению.

Подгруппа б. Стеблеклубневые растения с клубнями на боковых побегах – корневищах (корневищноклубневые растения). В отличие от клубней главной оси корневищные клубни функционируют лишь один год и ежегодно, после использования пластических веществ, сменяются новыми. Типичными примерами могут служить виды *Arum*, *Crocus*, *Gladiolus*, *Colchicum*. Во флоре области эта группа немногочисленна.

Подгруппа в. Стеблеклубневые растения с клубнями на верхушках столонов (столоноклубневые многолетники). Образование клубня на верхушке столона влечет за собой отмирание его не утолщенного начала, благодаря чему клубень изолируется от материнского растения и дает начало новой особи. Столонные клубни поэтому оказываются не только запасными органами, но и специализированными органами вегетативного размножения. Как и корневищные, столонные клубни функционируют и сохраняются от одного вегетативного периода до другого и после потребления их питательных веществ на развитие новых побегов отмирают и заменяются новыми, возникающими из почек возобновления. Типичными примерами могут служить *Solanum tuberosum* L., *Helianthus tuberosum* L., *Sagittaria sagittifolia* L.

Подгруппа г. Надземноклубеньковые травянистые поликарпики. Пазушные почки надземных побегов, включая область соцветия, имеют клубневидный характер. Они способны отделяться от материнского растения и давать начало новым особям, оказываясь, таким образом, весьма специализированными органами вегетативного размножения. Примером этой ЖФ может быть *Polygonum viviparum*, у которого основная масса клубенька образована первым междоузлием бокового побега (гипоподием). В области соцветия клубеньки могут возникать или только случайно, или образуются регулярно наряду с образованием плодов из цветков, или в соцветии форми-

руются только клубеньки, и образование цветков подавлено. Все эти ступени преобразования соцветия в орган вегетативного размножения можно видеть у растений одного и того же вида, например, у того же *Polygonum viviparum*, изредка встречающегося на лесных лугах.

Группа В. Клубневые травянистые поликарпики с клубнями листового происхождения. Встречаются редко. Примером может служить *Cardamine tenuifolia* Turcz.

6 подкласс. Луковичные травянистые поликарпики. Обладают специализированными запасными органами в форме подземных и надземных луковиц, выполняющих одновременно функции органов вегетативного размножения. Экологически наиболее характерны для аридных областей, где вегетация прерывается наступлением сухого и жаркого времени года. Возможно выделение луковичных эфемероидов с наименьшей длительностью жизни надземных органов. Из-за слабой экологоморфологической изученности подразделение луковичных многолетников на группы и подгруппы не приводится.

Всего во флоре насчитывается 24 вида, в том числе 13 видов рода *Allium*, в большинстве встречающихся по степям, степным склонам, на песчаной и глинистой почве, по меловым и горным склонам; сюда же относится пролеска сибирская и др.

7 подкласс. Корнеотпрысковые травянистые поликарпики. Растения с более или менее подавленным ветвлением и соответственно недоразвитой системой побега, способны к внезапному ветвлению за счет образования почек и побегов на гипокотиле и на корнях. Образуют морфогенетический ряд форм растений с факультативным ветвлением почек в подсемядольной части растения до облигатно корнеотпрысковых растений с образованием несколько метаморфизированных «корней размножения» (Казакевич, 1922). У растений последнего типа ветвление главной оси в надсемядольной части нередко редуцировано. Типичные корнеотпрысковые растения с побегами на боковых корнях способны к интенсивному вегетативному раз-

множению и расселению. Экологическая приуроченность корнеотпрысковых многолетников недостаточно выяснена.

Группа А. Факультативные корнеотпрысковые растения. Корневые отпрыски могут появляться в условиях улучшенного роста, например, у *Anemone sylvestris* L., *Alliaria officinalis* Andrz., или при построении главного побега, например, у *Zyclamen persicum* Mill., *Linum austriacum* L. Всего во флоре области – 15 видов.

Группа Б. Облигатно корнеотпрысковые растения. К ним относятся многие виды родов *Linaria*, *Euphorbia*, *Cirsium* и др.

Подгруппа а. Корнеотпрысковые растения с побегами на главном корне. Во флоре области – до 50 видов.

Подгруппа б. Корнеотпрысковые растения с побегами на боковых корнях, несколько видоизмененных в связи с их функцией вегетативного размножения, например, у *Mulgedium tataricum* DC. Во флоре области – до 20 видов.

2 класс. Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами суккулентного типа.

Характерные растения аридных областей тропических и внетропических стран.

1 подкласс. Суккулентностеблевые травянистые поликарпики. В области не встречаются.

2 подкласс. Суккулентнолистовые травянистые поликарпики. Во флоре 5 видов (некоторые *Chenopodiaceae* и *Crassulaceae*).

3 класс. Сапрофитные и паразитные травянистые поликарпики. Лишены зеленых ассимилирующих побегов. Специализированная группа.

1 подкласс. Травянистые поликарпики сапрофитного типа питания. Это *Corallorhiza trifida* Chat., *Neottia nidus-avis* (L.) C. Rich., *Epipogon aphyllum* Sv., *Monotropa hypopitys* L.

2 подкласс. Травянистые поликарпики паразитного типа питания.

К этому подклассу относятся представители *Orobanchiaceae* (виды родов *Orobanche*, *Lathraea*). Всего в этом классе 11 видов, встречающихся во флоре.

4 класс. Эпифитные травянистые поликарпики. С почвой не связаны. Побеги (и корни) метаморфизированы в связи с эпифитным образом жизни.

5 класс. Лиановидные травянистые поликарпики. Надземные стебли слабые, неспособные сохранять самостоятельно прямостоячее положение и нуждающиеся в опоре. Возможно, что подземные органы травянистых лиан тоже многообразны и могут быть представлены как корневищами, так и клубнями. Например, виды *Calystegia*, *Convolvulus* и др.

VI тип. Травянистые монокарпики. Жизненный цикл их длится в течение одного, двух или нескольких лет и завершается цветением и плодоношением, после чего растение отмирает из-за отсутствия способности к вегетативному возобновлению.

Широко распространены в аридных областях умеренной зоны северного полушария. К ним принадлежат многие культурные и сорные растения.

1 класс. Травянистые монокарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, не нуждающиеся в опоре.

Это наиболее обширный класс, подразделяется на подклассы по длительности жизни растений.

1 подкласс. Многолетние и двулетние травянистые монокарпики.

К ним относятся различные виды *Ariaceae* и *Brassicaceae*, часто подземные органы которых представлены сильно утолщенным корнем или клубнем.

1 подкласс представлен во флоре области 68 видами.

2 подкласс. Однолетние травянистые монокарпики. К ним относятся большинство травянистых монокарпиков. Растения этого подкласса подразделяется на 2 группы.

Группа А. Длительновегетирующие однолетние травы с подгруппами озимых и яровых, всего во флоре области – 206 видов (озимых – 150, яровых – 56).

Группа Б. Эфемеры. По структуре побегов представители этой подгруппы разделены на безрозеточные, полурозеточные и розеточные формы. Подобные фор-

мы могут быть выделены и среди поликарпических трав. В отличие от древесных растений, у которых наличие розеточного типа побегов нередко является палеоморфным признаком и может служить основанием для выделения класса, у травянистых растений розеточный тип побегов является признаком неоморфным. Экологическое значение розеточной, полурозеточной и безрозеточной структуры остается недостаточно изученным, поэтому этот признак не используется для выделения крупных таксономических единиц среди травянистых растений.

В пределах класса монокарпических трав, как и среди поликарпических, может очень сильно варьировать степень ветвления главного побега, так что имеются все переходы от «одностебельных» форм до форм, образующих «перекати-поле» и подушковидных.

Первый класс представлен во флоре области 295 видами.

2 класс. Лиановидные травы с суккулентными побегами. Известны лишь однолетние представители этого класса – *Vicia sativa* L., *Polygonum dumetorum* L., *P. convolvulus* L. и др. Могут быть подразделены на вьющиеся и лазающие.

3 класс. Монокарпические травы с суккулентными побегами. Растения с резко выраженным аридным климатом. Примером может быть *Salicornia herbacea* L.

4 класс. Полупаразитные и паразитные травянистые монокарпики.

1 подкласс. Полупаразитные монокарпические травы. К ним относятся, например, многие виды сем. *Scrophulariaceae* умеренной зоны северного полушария, имеющие зеленые листья, но присасывающиеся корнями к корням других растений: виды родов *Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Odontites* и др.

Во флоре области 37 видов.

2 подкласс. Паразитные монокарпические травы. Во флоре области 16 видов.

Таким образом, во флоре области тип деревьев составляет 38 видов (3,01%), кустарников – 54 (4,2%), кустарничков –

13 (1,02%), полукустарников и полукустарничков – 21 (1,66%), травянистых поликарпиков – 785 видов (62,5%), монокарпических трав – 352 (27,61%) (всего 1263 вида).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алехин В. В.* Растительность СССР в основных зонах. М.-Л., 1936.
2. *Высоцкий Г. Н.* Ергеня: Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикл. бот. – Т. 8, № 10-11, 1915. – С. 11-13.
3. *Голубев В. Н.* О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесостепной зоны. Бюлл. Общ. Испыт. Прир., отд. Биология. Т. XII, вып. 6. 1957 а.
4. *Закржевский Б. С., Коровин Е. П.* Экологические особенности главнейших растений Бет-Пак-Дала. Тр. Среднеазиа. Унив., сер. 8 (Ботаника), вып. 23. 1935. – С. 1.
5. *Зозулин Г. М.* Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров среднерусской лесостепи в Центрально-Чернозем. заповеднике. Вып. 5. Курск, 1959. – С. 3-314.
6. *Келлер Б. А.* Степи Центрально-Черноземной области. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1931.
7. *Келлер Б. А.* Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях // Сов. ботаника. – 1933. – № 2.
8. *Казакевич Л. И.* Материалы к биологии растений Юго-Востока России // Бюлл. отд. прикл. ботан. Саратов. обл. с.-х. опытн. станц. – 1922. – № 18. – С. 99-122.
9. *Колчанов А. Ф.* Редкие виды флоры Белгородского района КМА // Флора и растительность Среднерусской лесостепи: Сб. науч. тр. – Курск, 1984. – С. 3-17.
10. *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии. Т. 1-2. Изд. АН Узб.ССР, Ташкент, 1961-1962.
11. *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. – Л.: Наука, 1934.
12. *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. Т. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959.
13. *Петров М. П.* Экологический очерк растительности Репетекского песчаного заповедника в юго-восточных Кара-Кумах // Пробл. растениеводч. осв. пустынь. Вып. 4. – Л.: Изд-во ВАСХНИЛ. – 1938.
14. *Прозоровский А. В.* О биологических типах растений пустынь // Ботан. ж. – Т. 21. – 1936. – № 5.
15. *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 392 с.
16. *Серебряков И. Г.* Основные направления эволюции ЖФ у покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП, отд. Биология, т. X, вып. 3, 1955. – С. 71-91.
17. *Серебряков И. Г.* Жизненные формы и их изучение // Полевая ботаника. – М.-Л.: Наука. Т. 3. – 1954. – С. 146-205.
18. *Серебрякова Т. И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы, структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161-179.
19. *Сенянинова-Корчагина М. В.* Фитоклимат Ленинградской и смежных с ней областей // Уч. зап. ЛГУ, № 124, сер. Географ. наук. Вып. 6, 1949 а.
20. *Сенянинова-Корчагина М. В.* К вопросу о классификации жизненных форм // Там же, № 104, сер. Географ. наук. Вып. 5. 1949 б.
21. *Станюкович К. В.* Растительный покров Восточного Памира. – М.: Географгиз, 1949.
22. *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987.
23. *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества. 4-е изд. – М.: «Новая деревня», 1928 а. – 232 с.
24. *Сукачев В. Н.* Лесные породы. Ч. 1. Хвойные. Вып. 1. – М.: «Новая деревня», 1928 б.
25. *Шалыт М. С.* Система ЖФ степных растений // Уч. записки Тадж. ун-та. – Т. 6. Вып. 1. – Сталинабад, 1955.

УДК 87.01.45

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ ШКОЛЬНИКОВ: СУЩНОСТЬ И ОБЩАЯ СТРУКТУРА

В. С. Шилова

К настоящему времени сложились достаточно определенные предпосылки, способствующие решению проблемы социально-экологического образования школьников:

выявленная сущность социально-экологической науки, проектирующей его; накопленный историко-педагогический опыт образования в области окружающей среды; заин-