ISSN 0475-1450

Том 32, Номер 6 Ноябрь - Декабрь 2001

ЖУРНАЛ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ОНТОГЕНЕЗ

Главный редактор
С.Г. Васецкий

http://www.maik.ru

"НАУКА"
МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА"

ОНТОГЕНЕЗ, 2001, том 32, № 6, с. 455–461

УДК 574.3

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ[1]

© 2001 г. Л. А. Жукова, Н. В. Глотов

Марийский государственный университет
424002 Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1

Поступила в редакцию 18.04.01 г.

Обсуждаются основные закономерности проявления морфологической поливариантности растений – разнообразие биоморф, пути онтогенеза, нарушения морфогенеза. Подробно проанализировано разнообразие биоморф стержнекорневых растений в различных экологических условиях. Сформулированы перспективные направления дальнейших исследований.

Ключевые слова: популяции растений, онтогенез растений, поливариантность онтогенеза, морфогенез, биоморфы.

В настоящее время существуют два подхода в понимании индивидуального развития организмов. Нередко онтогенез ограничивают эмбриогенезом. При таком узком понимании последующие этапы жизни индивидума остаются за пределами онтогенеза и составляют постонтогенетический (постэмбриональный, постнатальный) период. Это – традиционный подход, в основу которого легло представление Э.Геккеля: "Онтогения – история развития зародыша". Другая широкая трактовка этого понятия включает в онтогенез и становление (эмбриогенез), и последующую жизнь организма вплоть до завершения этапов развития в результате старения и смерти. Очевидно, различия в подходах разных исследователей в значительной мере определяются особенностью объектов исследования, разными принципами их организации: унитарным – у большинства животных и модулярным – у растений, грибов и некоторых животных (губки, гидроиды, кораллы, мшанки). Для модулярных организмов характерна полярность, метамерность строения тела и неограниченный рост (Заугольнова и др., 1988; Бигон и др., 1989).

На основе широкого понимания онтогенеза Работнов (1950) предложил периодизацию онтогенеза растений, в дальнейшем существенно дополненную и детально разработанную Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1976; Онтогенетический атлас..., 1997, 2000; Gatsuk et al., 1980). В настоящее время в онтогенезе растений выделяют 4 периода и 12 онтогенетических состояний. В основе периодизации лежит представление о биологическом возрасте как собственном времени организма. Изменения, происходящие в онтогенезе, являются выражением процесса индивидуального развития во времени. Следовательно, любое онтогенетическое состояние можно рассматривать как меру биологического времени. Оно характеризуется набором морфологических признаков-маркеров, не присущих более ранним этапам развития, и исчезновением прежних (полностью или частично). Таким образом, онтогенетические состояния можно рассматривать как узловые моменты развития, отличающиеся особенностями морфогенеза, определенными соотношениями новообразования и отмирания, морфобиологическими маркерами, спецификой физиолого-биохимических процессов. Эффективность этого подхода подтверждена в настоящее время изучением онтогенеза более 500 видов семенных растений, более 20 видов папоротников (Шорина, 1981) и двух видов лишайников (Суетина, Жукова, 1997; Михайлова, Воробейчик, 1999).

В 60–70-е гг. XX века были обнаружены различные модификации онтогенетических состояний (Сабинин, 1963; Ценопопуляции..., 1976; Заугольнова и др., 1988). Это явление получило название поливариантности индивидуального развития (поливариантность онтогенеза). Поливариантность онтогенеза относится как к организменному уровню (особям и раметам), так и к суборганизменному – поливариантность развития органов, для которых характерен морфогенез, или частный онтогенез. В настоящее время предложена классификация разных проявлений поливариантности онтогенеза, выделены два надтипа: структурный (типы: размерный, морфологический, способов размножения) и динамический (типы: ритмологический

[1]Работа поддержана Министерством образования РФ, Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 98-04-49294) и Научной программой "Фундаментальные исследования высшей школы в области естественных и гуманитарных наук. Университеты России" (проект № 015.07.01.42).

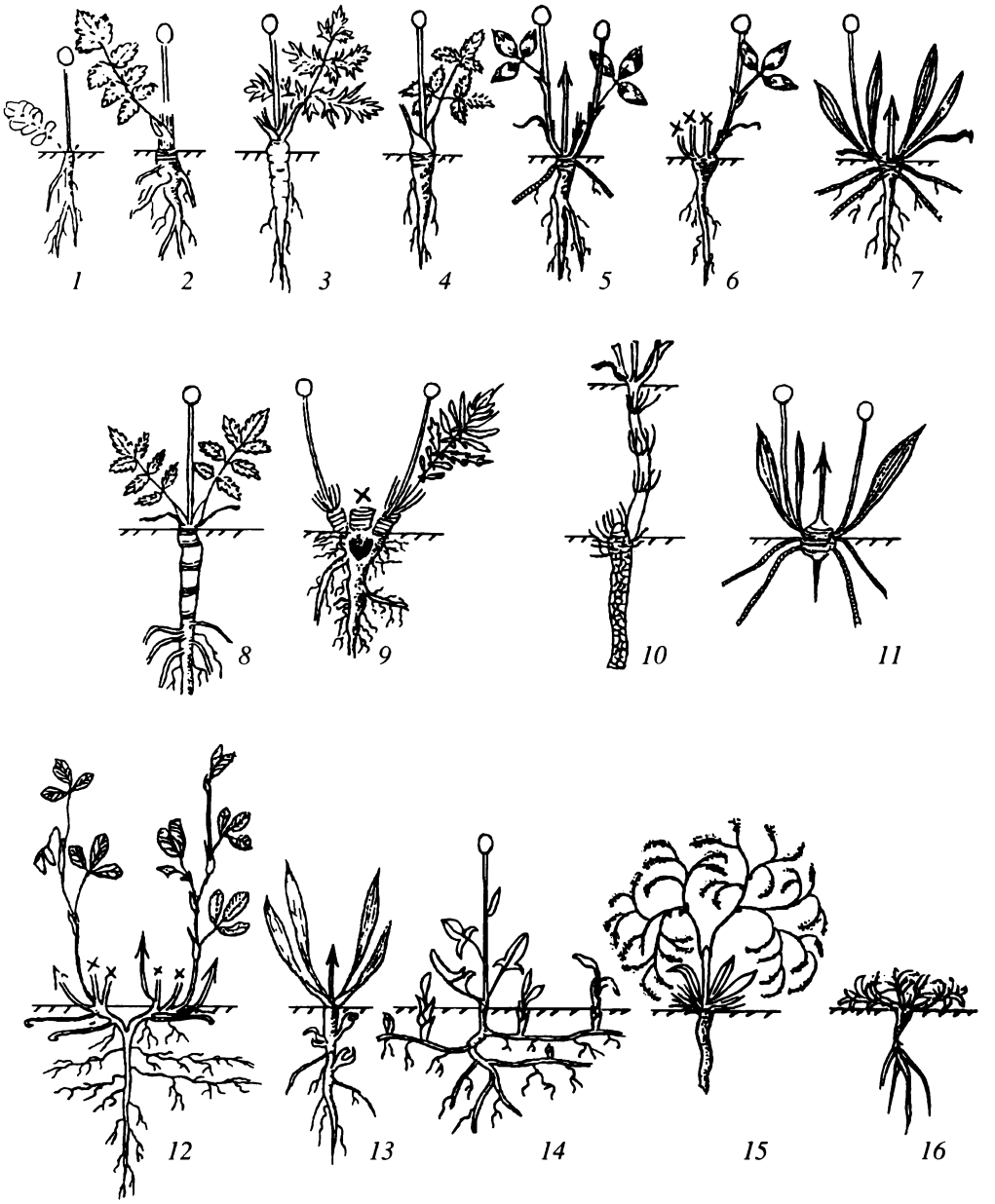

Рис. 1. Разнообразие вариантов стержнекорневой биоморфы цветковых растений: *1* – однолетняя стержнекорневая биоморфа, сурепица обыкновенная *Barbarea vulgaris* R.Br.; *2* – двулетняя или малолетняя стержнекорневая биоморфа, пастернак посевной *Pastinaca sativa* L.; *3* – двулетняя стержнекорневая биоморфа с запасающим главным корнем, морковь *Daucus carota* L.; *4* – многолетняя корневищно-стержнекорневая биоморфа с компактной зоной укороченных междоузлий, сохраняющая главный побег и главный корень до конца онтогенеза, купырь лесной *Anthriscus sylvestris* L.; *5* – "среднелистная" корневищно-стержнекорневая биоморфа, сохраняющая главный розеточный побег и формирующая генеративные побеги 2-го и более высоких порядков, клевер луговой *Trifolium pratense* L.; *6* – многолетняя стержнекорневая биоморфа с симподиальной системой замещающих побегов, сохраняющая главный корень, клевер луговой *Trifolium pratense* L.; *7* – многолетняя корневищно-кистестержнекорневая биоморфа со смешанным типом корневой системы и сохраняющимся главным побегом, подорожник ланцетный *Plantago lanceolata* L.; *8* – многолетняя стержнекорневая биоморфа с одноглавым каудексом, жабрица порезниковая *Seseli libanotis* (L.) Koch.; *9* – многолетняя стержнекорневая биоморфа с многоглавым каудексом, василек шероховатый *Centaurea scabiosa* L.; *10* – многолетняя стержнекорневая каудексовая биоморфа с верхнерозеточными побегами, синеголовник равнинный *Eryngium campestre* L.; *11* – многолетняя корневищно-кистестержневая биоморфа с ранним отмиранием главного корня, но сохраняющая главный побег, подорожник ланцетный *P. lanceolata* L.; *12* – полицентрическая длиннокорневищно-стержнекорневая биоморфа, люцерна серповидная *Medicago falcata* L.; *13* – многолетняя стержнекорневая биоморфа, формирующая корневые отпрыски на главном корне, подорожник ланцетный *P. lanceolata* L.; *14* – многолетняя полицентрическая стержнекорневая биоморфа, формирующая корневые отпрыски на боковых корнях, щавелек малый *Rumex acetosella* L.; *15* – стержнекорневая биоморфа "перекати-поле", качим метельчатый *Gypsophila paniculata* L., *16* – радиально-плоская подушковидная стержнекорневая биоморфа, смолевка бесстебельная *Silena acaulis* L.

и темпов развития) (Жукова, Комаров, 1990; Жукова, 1995).

Цель настоящей работы – анализ морфологической поливариантности онтогенеза в природных популяциях растений разных биоморф. К настоящему времени опубликовано достаточно много исследований, посвященных этой проблеме у древесных (Чистякова, 1978; Истомина, Богомолова, 1991) и травянистых растений (Ценопопуляции..., 1976; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995; Нухимовский, 1997).

Изменение жизненной формы происходит у многих видов растений прежде всего в процессе индивидуального развития. Даже древесные начинают свою жизнь как однопобеговые травянистые растения (это проростки, а реже у некоторых видов – и ювенильные), и только на 2–3-й год появляются одревесневшие побеги. Это типичный ход онтогенеза, в процессе которого на том или ином этапе включаются программы морфогенеза отдельных органов, в результате происходит становление биоморфы в целом. Одновременно более старые органы отмирают, что приводит к партикуляции. В этом случае процессы морфогенеза развертываются в течение жизни отдельной раметы.

Крайним проявлением морфологической поливариантности является смена жизненной формы, появление в одной или в разных популяциях растений разных биоморф. Жизненная форма, или биоморфа, – внешний облик взрослого растения (Серебряков, 1964). Одним из ярких примеров такого рода являются описанные Чистяковой (1978) биоморфы липы сердцевидной *Tillia cordata* Mill. Автор выделяет одноствольное, немногоствольное, многоствольное, куртинообразующее дерево, дерево-куст, факультативный стланник.

В современных как морфологических, так и популяционных исследованиях описаны многочисленные примеры подобного разнообразия в популяциях травянистых растений. Наиболее полно в этом отношении изучены стержнекорневые травянистые поликарпики. Используя собственные материалы и данные литературы, нам удалось описать 16 вариантов этой жизненной формы, представленных на рис. 1.

Разнообразие вариантов стержнекорневой биоморфы цветковых растений выглядит следующим образом.

Вид	Биоморфы (см. рис. 1)
Centaurea scabiosa	*4, 8, 9, 10*
Chelidonium majus	*2, 4*
Helichrysum arenarium	*1, 2, 6, 12*
Medicago falcata	*4, 6, 9, 10, 12*
Pastinaca sativa	*1, 2, 3, 6, 10*
Pimpinella saxifraga	*4, 5, 6, 9*
Plantago lanceolata	*4, 7, 11, 13, 14*
P. major	*5, 7, 9, 10, 11*
Rumex acetosella	*4, 6, 10, 13, 14*
Seseli libanotis	*4, 8, 10*
Scabiosa ochroleuca	*4, 6, 8, 9*
Taraxasum officinale	*4, 6, 8, 9, 10, 13, 14*
Trifolium montanum	*6, 8, 9, 11*
T. pratense	*1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 11*

Минимальное число биоморф (две) в настоящее время зарегистрировано у чистотела большого *Cheledonium major* L., максимальное (восемь) – у клевера лугового *Trifolium pratense* L. Классификация выделенных вариантов возможна по разным признакам:

1) длительность онтогенеза;

2) моноцентричность, неявно- или явнополицентричность;

3) длительность сохранения главного побега;

4) время, способы нарастания и разрушения главного корня;

5) формирование придаточных корней и тип корневой системы (аллоризная, аллогоморизная, гоморизная);

6) образование коротких и длинных корневищ;

7) наличие каудекса одно- или многоглавого;

8) перенос зоны кущения или каудекса, образование верхнерозеточных, верхнеполурозеточных или среднерозеточных побегов;

9) особые функции побеговых и корневых систем: запасающий корень, образование побеговой системы в виде “подушки” или “перекати-поля”.

Остановимся подробнее на биоморфах клевера лугового в различных климатических и экологических условиях (Покровская, 1976). В луговых фитоценозах южной тайги чаще встречаются стержнекорневые биоморфы с главным розеточным побегом: многолетние (рис. 1, *4*), малолетние (рис. 1, *2*), однолетние (рис. 1, *1*) и реже – каудексовые (рис. 1, *8*, *9*) растения с дополнительными розеточными побегами 2-го порядка. На заболоченных лугах появляется многолетняя стержнекорневая биоморфа с симподиальной системой замещающих розеток последовательных порядков (рис. 1, *6*), а также многолетняя кистекорневая биоморфа (рис. 1, *11*), которую можно рассматривать как крайнее проявление адаптаций к заболачиванию почвы. В степной зоне преобладают многолетняя стержнекорневая биоморфа (рис. 1, *5*) с растянутым прегенеративном периодом и опушением черешков листьев у растений всех онтогенетических состояний и степной стержнекорневой

малолетник (рис. 1, *2*) с ранним отмиранием главного розеточного побега и выпадением отдельных этапов генеративного периода. В таежной зоне по сравнению со степной отмечается усиление роли придаточных корней и ослабление системы главного корня, что свидетельствует о более активной перестройке морфоструктур и реализации другой программы развития. Поэтому продвижение *T. pratense* в северных частях его ареала менее лимитировано, чем на юге. Таким образом, разные биоморфы клевера лугового могут выступать в роли индикаторов климатических условий.

На материковых лугах в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Жукова, Османова, 1999) в результате проведения сравнительно-морфологического анализа подземных органов подорожника ланцетолистного *Plantago lanceolata* L. выявлено, что особи этого вида могут быть представлены моноцентрической, неявнополицентрической и полицентрической биоморфами. Описанные биоморфы приурочены к различным эдафическим условиям и составляют адаптационно-морфологический ряд: стержнекорневая (на песчаном субстрате) ⟶ короткокорневищно-стержнекорневая (на щебне) ⟶ ⟶ однорозеточная короткокорневищно-кистекорневая (на задерненной почве) ⟶ многорозеточная короткокорневищная (на супеси) ⟶ полицентрическая корнеотпрысковая (на склоне при засыпании растений). Это свидетельствует о высокой вариабельности данного вида и подтверждает исключительно важное адаптационное значение морфологической поливариантности, обеспечивающей реализацию разных вариантов полного онтогенеза генет и неполного онтогенеза рамет побегового и корневого происхождения.

Таким образом, появление широкого набора биоморф связано с разнообразными изменениями экологических ситуаций (затенением, затоплением, засыпанием песком, уплотнением грунта и т.д.). Поэтому прежнее представление о том, что для каждого вида свойственна одна жизненная форма, справедливо лишь в немногих случаях крайних специализаций ("подушки" или "перекати-поле" стержнекорневых трав).

Многообразие жизненных форм определяет и многообразие путей онтогенеза, особенно в случае смены типов биоморфы, когда моноцентрическая биоморфа становится неявно- или явнополицентрической. Например, для лерхенфельдии извилистой *Lerchenfeldia flexuosa* L. (Жукова, 1979) были описаны две биоморфы: на северных вырубках – моноцентрическая или неявнополицентрическая плотнодерновинная – и под пологом сосновых лесов – полицентрическая столонно-плотнодерновинная (рис. 2). Растения каждой биоморфы осуществляют свой путь онтогенеза, отличающийся и длительностью и степенью омоложения рамет, сменяющих друг друга в популяционном потоке.

Не менее важные последствия для популяционной жизни растений связаны с осуществлением партикуляции на разных этапах онтогенеза. У дерновинных злаков – ежи сборной *Dactylis glomerata* L., овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. (Ермакова, Жукова, 1985), щучки *Deschampsia caespitosa* P.B. (Жукова, 1995) – партикуляция происходит в старом генеративном и субсенильном состояниях, как правило, без омоложения рамет. Однако в ряде случаев возможны реверсии до виргинильного состояния, еще реже – до ювенильного. Подобная лабильность поведения рамет определяет длительность жизни ценопопуляций, скорость смены этапов ее развития.

Другой аспект морфологической поливариантности – увеличение числа побегов, спящих почек или заложение и развертывание придаточных почек на корнях, корневищах или каудексах. Это приводит к появлению многорозеточных стержнекорневых, каудексовых, короткокорневищных и кистекорневых растений и ряда переходных форм (рис. 1) (Онтогенетический атлас ..., 1997, 2000), а также к возникновению факультативной корнеотпрысковости: например, у стержнекорневых поликарпиков – одуванчика лекарственного *Taraxacum oofficinale* L. (Ермакова, 1990), люцерны серповидной *Medicago falcata* L. (Снаговская, 1965) и короткокорневищных трав, в том числе подорожника ланцетолистного (Жукова, Османова, 1999).

Несколько иную морфологическую природу имеет формирование столонов или ложноползучих корневищ у некоторых злаков. Так, у лерхенфельдии извилистой и луговика дернистого возможно удлинение 1–3-го нижних междоузлий розеточных побегов и превращение последних в верхнерозеточные или верхнеполурозеточные, что приводит к появлению столонно-дерновинной биоморфы неявно- или явнополицентрической, определяющей иной способ захвата и удержания территории данной ценопопуляции. Аналогичную картину можно наблюдать у подорожника большого, пораженного мучнистой росой, при этом его розеточные побеги превращаются в средне- и верхнерозеточные (Жукова, Шестакова, 1995). Не менее важные последствия вызывает изменение цикличности побегов. На лугах рек Оки, Угры и Солотчи при многократном сенокошении отмечалось превращение полицентрических побегов в три- или дициклические у таких злаков, как ежа сборная и овсяница, при этом продолжительность онтогенеза сокращалась.

В то же время у рыхлодерновинных растений с моно- и дициклическими побегами возможен переход к полицикличности. Это отмечено у особей душистого колоска *Anthoxanthum odoratum* L. (Жукова, 1995) в Карелии и Иркутской области. Следствием увеличения цикличности побегов, как правило, является и более длительное существование рамет, а также более медленные про-

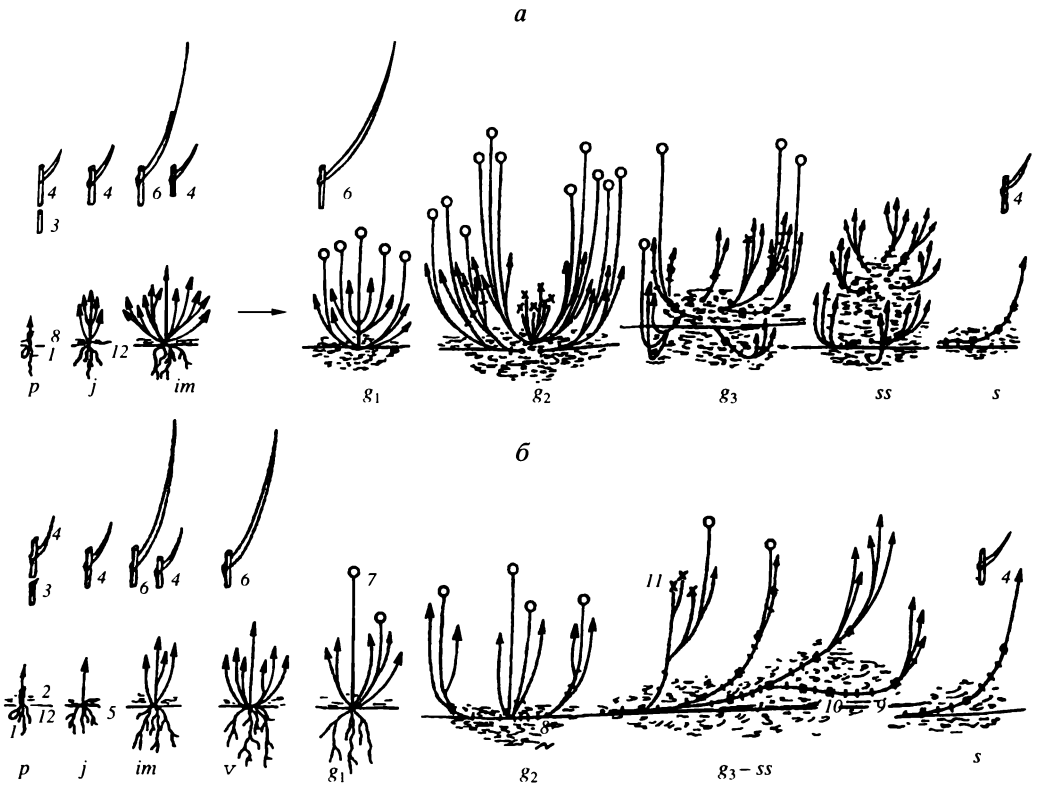

Рис. 2. Варианты онтогенеза *Lerchenfeldia flexuosa* L.: *а* – плотнодерновинная, *б* – полицентрическая дерновинно-столонообразующая биоморфы.

p – проростки, *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, g_1 – молодые генеративные, g_2 – зрелые генеративные, g_3 – старые генеративные, *ss* – субсенильные, *s* – сенильные; *1* – зародышевый корень, *2* – розеточный побег, *3* – колеоптиле, *4* – лист ювенильного типа, *5* – старший лист, *6* – лист взрослого типа, *7* – генеративный побег, *8* – столонно-полурозеточный побег, *9* – столонно-розеточный побег, *10* – старые зоны кущения, *11* – отмерший побег, *12* – придаточные корни.

цессы развития и разрушения дерновины. Это в свою очередь определяет время партикуляции и формирования клонов, их структуру и динамику.

Любые отклонения от программ морфогенеза приводят к морфологическим модификациям и могут быть представлены изменением формы, края, верхушки, основания и степени расчленения листовой пластинки, характером листорасположения, увеличением числа элементов генеративных органов данного вида, их срастания, растяжения осевой части цветка или соцветия, видоизменением формы и цвета элементов цветка, их редукции и т.д. Масштабы модификаций различны: от изменчивости края листа, окраски лепестков до смены характера листорасположения, типа побега, его цикличности, переноса зоны кущения, появления придаточных почек или корней и метаморфизированных вегетативных органов.

Если перечисленные модификации сохраняются на протяжении нескольких этапов индивидуального развития, то мы имеем дело с морфологической поливариантностью онтогенеза. Для характеристики популяций наибольшее значение имеют такие случаи морфологической поливариантности, которые могут изменить популяционные параметры. Так, на рис. 3 показаны случаи появления мутовчатого листорасположения на побегах валерианы лекарственной *Valeriana officinalis* L. (вместо типичного супротивного) и редукция паракладиев соцветий. Следствием этих модификаций в первом случае будет увеличение листовой поверхности и биомассы, а во втором – сокращение семенной продуктивности (Илюшечкина, 1998).

Более мелкие проявления морфологической изменчивости в вегетативной и генеративной сферах встречаются у травянистых растений большинства жизненных форм в разных систематических таксонах. Для валерианы лекарственной, синюхи голубой это подробно было изучено Илюшечкиной (1998), для седмичника европейского *Trientalis europaea* L. – Полянской (1999). Максимальная частота морфологического биоразнообразия зарегистрирована у *V. officinalis* и седмичника европейского в молодом генеративном состоянии, минимальная – в старом генеративном. Это предположительно связано с ранним отмиранием особей с морфологическими аномалиями, что подтверждают ранее полученные дан-

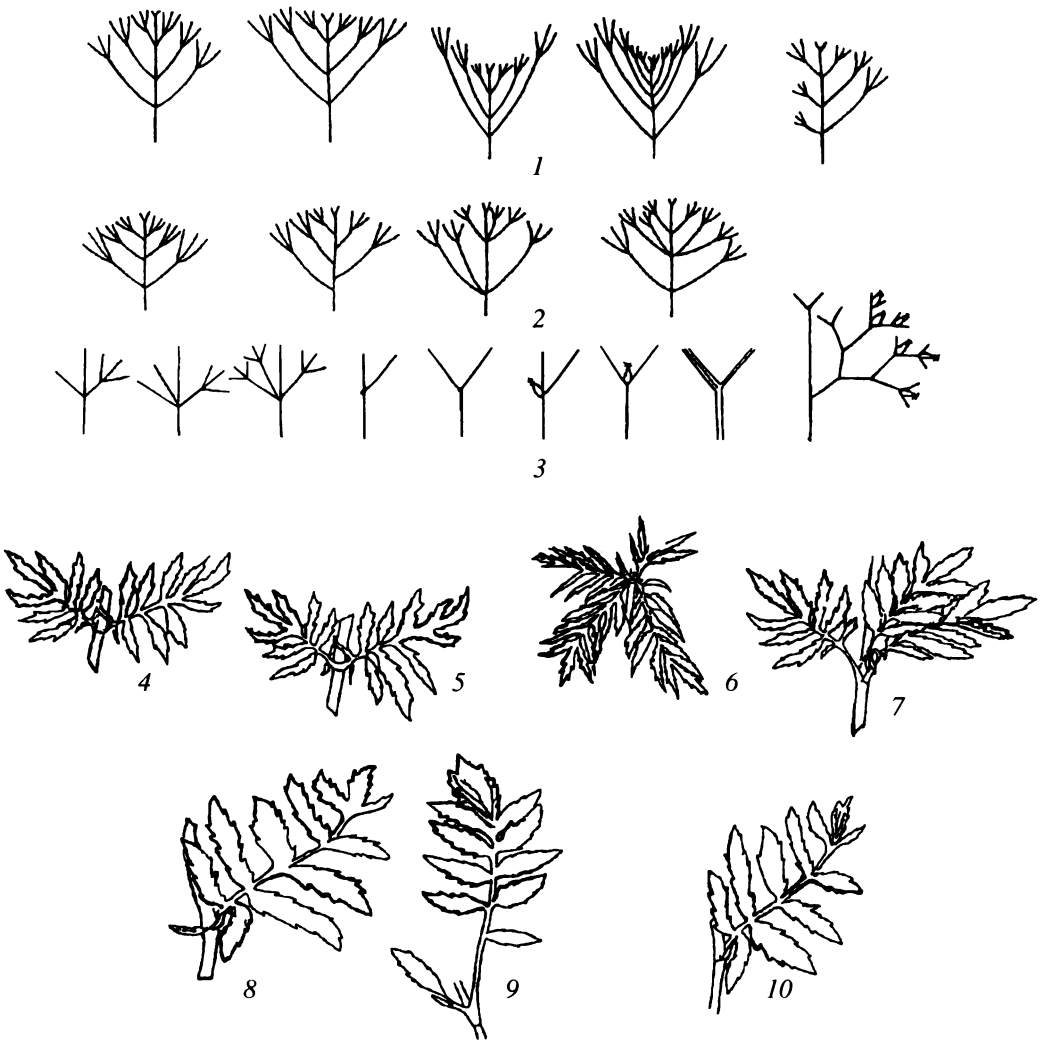

Рис. 3. Морфологическая поливариантность *V. officinalis* L.: *1* – общий вид соцветия; *2* – расположение паракладиев 1-го порядка; *3* – расположение паракладиев 2-го и более высоких порядков; *4* – нормальное, супротивное листорасположение, *5* – супротивное листорасположение, срастание оснований черешков листьев, *6* – укорочение междоузлия, мутовка из четырех листьев; *7* – мутовка из трех листьев; *8*, *9* – редукция одного из листьев в супротивном листорасположении; *10* – очередное листорасположение.

ные по ряду видов сем. первоцветных: *Lysimachia vulgaris* L., *L. nummularia* L., *Primula veris* L. (Жукова, 1995). Для валерианы лекарственной доказана положительная корреляция фенотипической изменчивости вегетативных и генеративных органов во всех онтогенетических группах генеративного периода.

Кумулятивный эффект различных экологических факторов, вызывающих загрязнение воздушного бассейна и почвы, приводит к резкому увеличению (до 80%) частоты проявлений морфологической поливариантности онтогенеза *V. officinalis*. Неблагоприятные климатические воздействия вызывают подобный эффект. В то же время в экологически чистых местообитаниях и при оптимальных погодных условиях морфологическая поливариантность у этого вида полностью отсутствует или крайне редка. Таким образом, различные проявления экологического стресса вызывают подъем уровня внутрипопуляционного разнообразия.

Дальнейшее изучение морфологической поливариантности позволит подойти к решению ряда задач популяционной биологии растений (Глотов, Жукова, 1995):

1) оценить микрогеографическое распределение биоморф и нарушений морфогенеза в пределах территории, занимаемой популяцией в связи с неоднородностью среды обитания по эдафическим, фитоценотическим условиям и т.п.;

2) оценить степень и характер генетической детерминации различных биоморф и нарушений морфогенеза; в качестве методически важного подхода здесь могут быть исследованы вегетатив-

ноподвижные виды с идентификацией клонов при помощи белковых и ДНК-маркеров;

3) оценить вклад разных биоморф и нарушений морфогенеза в следующее поколение в разных экологических условиях, т.е. выявить их роль в рамках концепции приспособленности.

Авторы благодарят Г.О. Османову и Н.В. Илюшечкину за представленные материалы; Т.В. Иванову, Н.В. Соловьеву и И.В. Шивцову – за техническую помощь при оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

Глотов Н.В., Жукова Л.А. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений // Матер. конф. "Экология популяций: структура и динамика". М.: Наука, 1995. С. 203–215.

Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. Т. 11. С. 210–229.

Ермакова И.М., Жукова Л.А. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в агрофитоценозах // Динамика ценопопуляций. М.: Наука, 1985. С. 110–125.

Жукова Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его популяций // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 525–540.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. 224 с.

Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 4. С. 450–461.

Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Морфологическая поливариантность *Plantago major* L. в искусственных посадках // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 3. С. 95–101.

Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 80–86.

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 236 с.

Илюшечкина Н.В. Поливариантность онтогенеза и особенности структуры ценопопуляций *Valeriana officinalis* L. и *Polemonium coeruleum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 1998. 26 с.

Истомина И.И., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 95–101.

Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1. 630 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений / Под ред. Л.А.Жуковой и др. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ. Т. 1. 1997. 239 с.; Т. 2. 2000. 268 с.

Покровская Т.М. Онтоморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых клеверов // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 156–166.

Полянская Т.А. Особенности морфологической поливариантности *Trientalis europaea* L. в Национальном парке "Марий Чодра" // Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 1999. С. 181–182.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений // Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. VI. С. 465–483.

Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146–208.

Снаговская М.С. Возрастные состояния желтой люцерны // Уч.зап. МГПИ им. В.И. Ленина. 1965. № 212. С. 46–57.

Суетина Ю.Г., Жукова Л.А. Критерии выделения онтогенетических состояний лишайника *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr. // 2-е Вавиловские чтения. Йошкар-Ола: Изд-во МарГТУ, 1997. Ч. II. С. 164–165.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.

Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 129–138.

Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–231.

Gatsuk L.F. , Smirnova O.V., Vorontzova I.T. et al. Age states of plants of various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. V. 68. № 4. P. 675–696.

Morphological Polyvariance of Ontogeny in Natural Plant Populations

L. A. Zhukova and N. V. Glotov

Mari State University, Ioshkar-Ola, pl. Lenina 1, 424002 Russia

Abstract—The main patterns of expression of the morphological polyvariance of plants are discussed: diversity of biomorphs, pathways of ontogeny, and disturbances of morphogenesis. The diversity of biomorphs of tap root plants in different ecological conditions has been analyzed in detail. Promising directions of future studies have been formulated.

Key words: plant populations, plant ontogeny, polyvariance of ontogeny, morphogenesis, biomorphs.