

Физиологический механизм становления в филогенезе жизненных форм травянистых растений и их ценозов в связи с изменением водообеспечения (количественный подход)

Н. А. ЖУРАВЛЕВА

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
E-mail: Zhuravleva@sifibr.irk.ru

АННОТАЦИЯ

Предложена модель филогенетического развития жизненных форм травянистых растений на основе комплексного изучения физиолого-морфологических признаков полных видовых составов двух травянистых ценозов (лугового и степного). Обосновывается положение, что физиологический механизм их развития по мере изменения водообеспеченности среды состоит в оптимизации водного дефицита и продукционных возможностей их листа, появлении наиболее экономичных видовых побеговых форм (*безрозеточной*, *полурозеточной* и *розеточной*) и в конечном итоге – в установлении определенного соотношения этих форм в составе того или иного травянистого ценоза.

Ключевые слова: травянистые ценозы, модель филогенетического развития, водообеспеченность, видовые побеговые формы.

Выяснение причин эволюции жизненных форм (ЖФ) цветковых растений при изменении среды их обитания и причин становления видового состава ценозов – одна из задач теоретической биологии. К настоящему времени в основном в рамках ботанических дисциплин собрано множество фактов, отражающих “структурную” сторону этого процесса [1–4]. Но изучение “функциональной” составляющей, связанное с раскрытием его природы, в силу разных причин отстает, что тормозит изучение процесса эволюции растений как целостного явления. Существует много ярких деклараций, призывающих биологов разных направлений подключаться к решению этой проблемы. Например, Б. А. Юрцев [5, с. 25. Акцент автора. – Н. Ж.] справедливо утверждает, что «миллионы подоб-

ных фактов находятся буквально “под рукой” у исследователей ЖФ и легко могут быть мобилизованы в интересах комплексного изучения развития растений в онтогенезе. Однако систематизация ранее накопленных и новых фактов может надолго задержаться на стадии построения громоздких классификационных схем, если сам процесс сбора и систематизации данных не будет сопровождаться выдвиганием гипотез о природе элементарных процессов, ответственных за формирование ЖФ в онтогенезе и их преобразование в ходе эволюции видов».

Однако реализация подобных деклараций сопряжена не только с расширением исследований генетико-физиологических параметров листовой массы цветковых растений как единственного донора ассимилятов для построения уже известных ЖФ, но и с пре-

Журавлева Наталья Александровна

одолением ряда методологических трудностей, связанных с интегрированием разнообразных знаний о них в условиях глубокой дезинтеграции биологических наук, а главное – с расширением угла зрения на ЖФ цветкового растения как на целостную структурно-функциональную систему специализированных органов, которая трансформировалась адекватно изменению в филогенезе среды обитания, а точнее – в связи с изменением основных ресурсов жизнеобеспечения: воды, углекислого газа, света и солей, а также тепла как условия их реагирования в листовых ассимилирующих клетках [6, 7].

Современные травянистые ценозы в силу ряда причин (их видовой состав представлен множеством видов цветковых растений, жизненной формой которых является *корнепобег*, состоящий, согласно анализу Е. Л. Нухимовского [8, с. 69] и П. Ю. Жмылева [4, с. 243], из трех основных органов – стебля, листа и корня; высокая степень его пластичности, позволяющая травянистым видам растений осваивать широкий градиент водообеспеченности территорий, наконец, высокая степень биоморфологической и ценотической изученности травянистых растений в различных регионах Земли) являются удобными моделями для

изучения филогенеза ЖФ травянистых растений, а разнообразие таких ценозов, определяемое разницей эволюционно значимых ресурсов (например, водообеспеченности), и их высокая видовая насыщенность позволяют использовать количественный подход для изучения этого процесса.

Корнепобег цветковых растений в его травянистом варианте возник примерно 140 млн лет назад на последнем этапе филогенетического развития наземной ассимилирующей биомассы после выхода ее на сушу 400–450 млн лет назад. Сначала это был слабо дифференцированный таллом, состоящий из листо- и корнеподобной структур – филлоида и ризоида (Предпобеговые моховидные), затем – настоящий корнепобег (Побеговые архегониальные, в эволюционной последовательности: *плауны* – *хвоци* – *папоротники* – *голосеменные*), каждый орган которого (*корень* – *стебель* – *лист*) стал максимально специализирован. Последний исторический этап развития базовых ЖФ наземных растений ознаменовался появлением покрытосеменных, или цветковых, растений (Побеговые пестичные, покрытосеменные, или цветковые) [9–11] (рис. 1).

Корнепобег цветковых растений может быть представлен как баланс функционально раз-

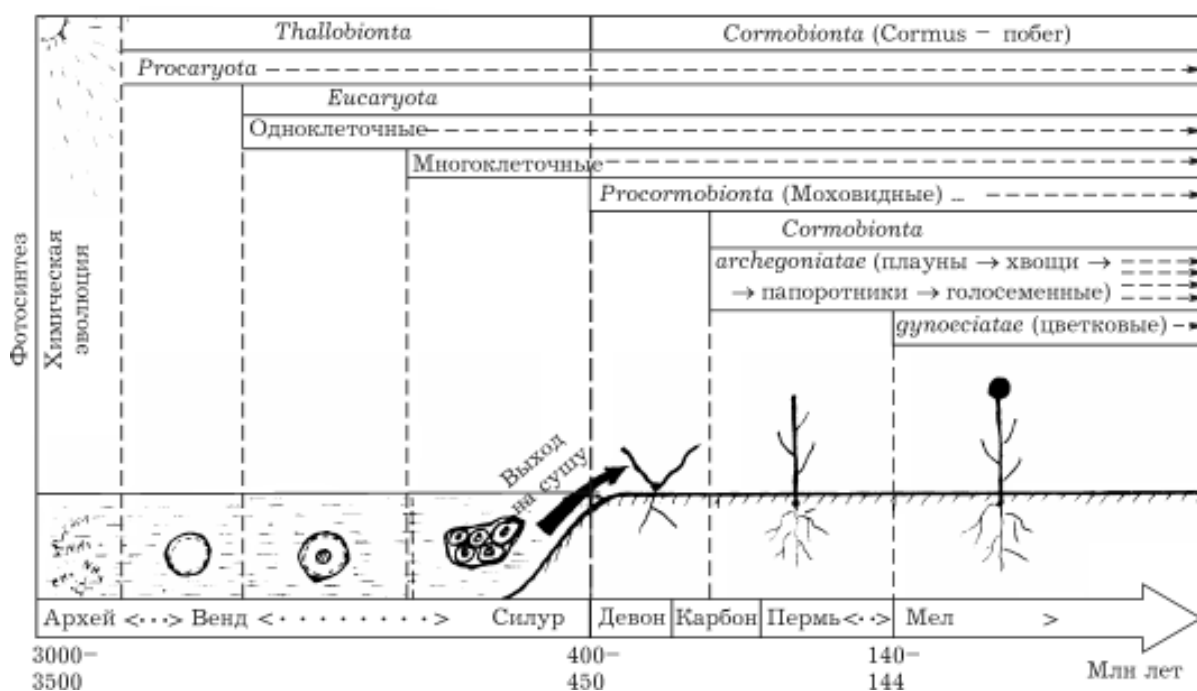


Рис. 1. Возникновение в филогенезе основных жизненных форм фотоавтотрофов

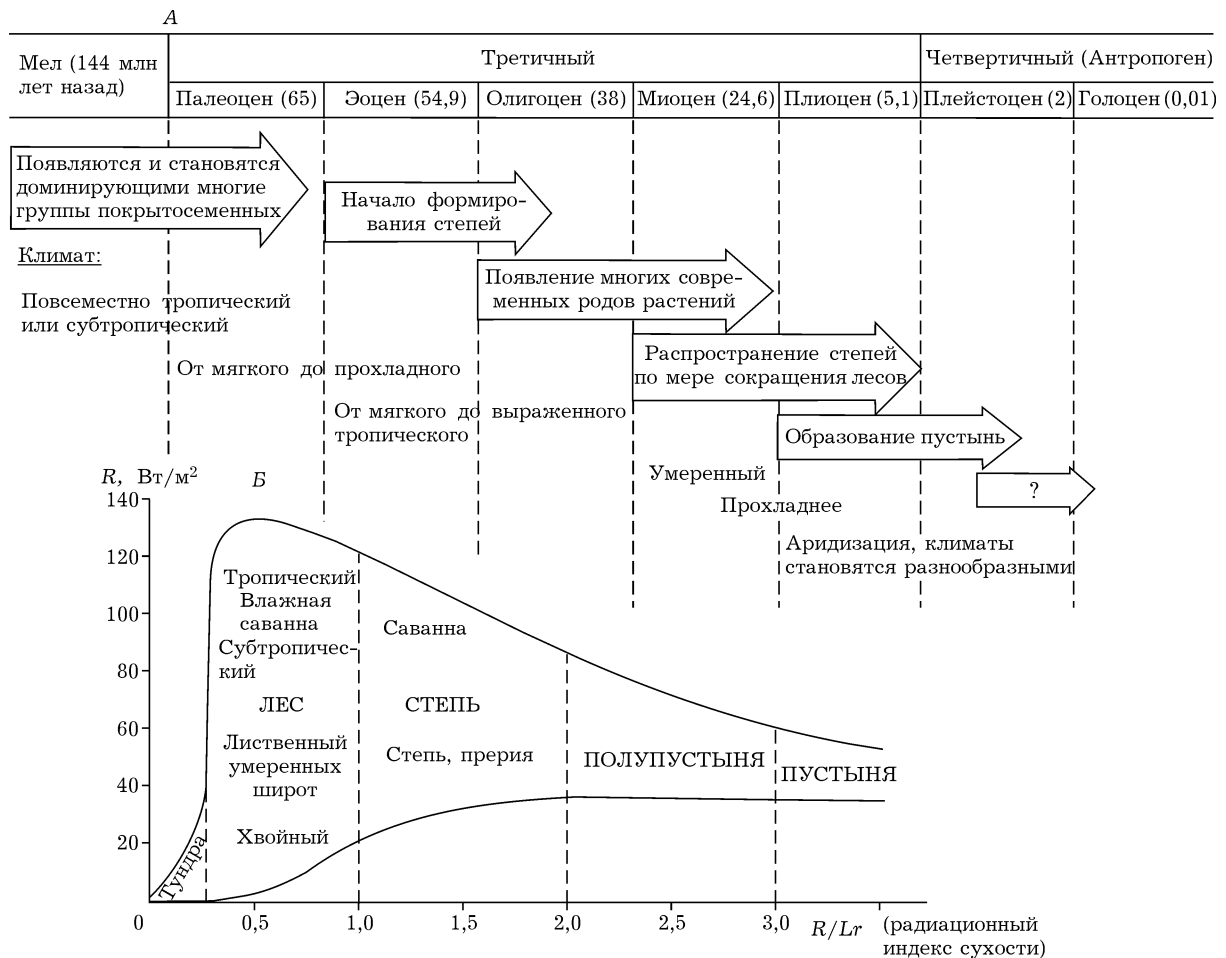


Рис. 2. Появление в кайнозое основных типов наземной растительности [по 10] (А) и геоботаническая зональность в связи с изменением радиационного баланса и аридизацией климата [по 11] (Б)

личающихся и определенным образом структурированных донорно-акцепторных органических масс *корень – стебель – лист – (цветок/плод)*, как ассимиляционно-транспирационный орган и единственный донор ассимилятов, но для формирования массы и одновременно первым ее акцептором был “*лист*” [12], а одним из основных ресурсов, лимитирующих создание фотоассимилятов в листе в разные периоды его филогенетического развития, а иногда и останавливающим этот продукционный процесс, особенно последние 25 млн лет – период становления на разных широтах сухих степей и опустынивания территорий [11], – была вода, которая наряду с углекислым газом является участником реакции фотосинтеза.

Используя мировую карту изменения в фанерозое “радиационного индекса сухости” (РИС), сочетающего в себе показатели энергетического и водного балансов различных

территорий Земли (кроме горных районов), и сравнивая ее с современными геоботаническими и почвенными картами, М. И. Будыко [13] показал тесную связь этого индекса с появлением на поверхности Земли основных типов растительности: *леса → луга → степи → полупустыни* (рис. 2). Их появление определялось возникновением и широким распространением на разных территориях и в разные геологические эпохи наиболее экономичных базовых ЖФ цветковых растений: *деревья → кустарники → полукустарники → травы* [14]. Почки возобновления надземной части такого корнепобега постепенно опускались к поверхности почвы и ниже, а ее масса уменьшалась [15].

В условиях периодического климата с резким перепадом летних и зимних температур, характерным для умеренной зоны, в рамках травянистого корнепобега цветковых расте-

ний возникла форма “сезонных” многолетних трав [16]. Ее **побеговая** часть (*стебель – лист*) стала состоять из ежегодно отмирающей надземной части и долгоживущей подземной (корневище), на которой стали располагаться почки возобновления надземной. Подземная масса такого корнепобега в целом (*корневище + корень*) стала многократно превышать его надземную – тем больше, чем суше становилось местообитание [17]. В **надземной** части такого корнепобега возникали генетически детерминированные на уровне вида либо полные, либо в разной степени редуцированные формы, которые различались **только степенью развития в ее составе стеблевой массы**, – *безрозеточная, полурозеточная и розеточная*. Сообщества многолетних травянистых видов растений, обретших ту или иную форму, в разных сочетаниях создавали высший интеграционный уровень организации биомассы цветковых травянистых растений – **ценотический**, формируя в зависимости от водообеспечения экотопа его **луговой и степной** архетипы. В статье сделана попытка объяснить механизм филогенетического развития формы травянистого корнепобега цветковых растений и становления видового состава травянистых ценозов, в основу которого положено представление о том, что формообразование в надземной части корнепобега при изменении в филогенезе водного ресурса экотопа (*max* → *opt* → *min*) является следствием изменения физиологического состояния и продукционных возможностей его “*листа*”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводились в двух травянистых ценозах: лугоовсянничнике разнотравном (Сев. Предбайкалье) и типчаково-нителестниковом (Юго-Вост. Забайкалье), которые назовем “луг” и “степь”. Оба ценоза имели примерно одинаковую видовую насыщенность (40–60 видов на 100 м²) и сходные термические характеристики, но резко различались водообеспечением (луг – 495 мм годовых осадков с частым весенним затоплением и высоким стоянием грунтовых вод, степь – 357 мм и низким стоянием последних). Будем считать, что оба ценоза, рассмотренные в паре (*луг* → *степь*), имитируют процесс

флорогенеза (эволюцию травянистых экосистем) в связи с аридизацией в историческом времени климата Земли.

Начиная с момента отрастания побегов (май) и кончая их отмиранием (сентябрь), в листьях каждого из 40–45 видов растений степного и такого же количества видов лугового ценоза определено реальное содержание воды (РВ), потенциальное (насыщающее) содержание воды (ПВ) после выдерживания листа во влажной камере и внутренний водный дефицит (ВД), который отражает степень (%) недонасыщения листа водой и является наиболее интегральным показателем его водообмена. Расчет ВД произведен по формуле [18, 19]: $ВД = (ПВ - РВ) / ПВ \cdot 100 (\%)$. Такой способ расчета ВД позволяет сравнивать между собой степень недонасыщения листа водой при разном уровне его исходной обводненности, которая наблюдается у разных видов растений, в разные онтогенетические периоды развития и в разных условиях водообеспечения (ценозах). Одновременно у тех же видов растений и в те же сроки отбирали пробы листьев для определения общего азота [20]. Все физиологические параметры листа приведены в процентах сухой массы. Кроме того, использованы данные по интенсивности транспирации (ИТ) тех же видов растений [21, 22]. Высокая предварительная биоморфологическая изученность видов растений обоих ценозов [22, 23] стала хорошей предпосылкой для количественной оценки морфолого-физиологических корреляций, устанавливающихся в рамках травянистого корнепобега при разном уровне водообеспечения.

На основе индивидуальных видовых параметров листа в каждом ценозе определено среднеценотическое содержание в нем РВ и ПВ, азота, ВД и ИТ, а также средние значения тех же параметров у видов растений разных биоморфологических групп. Поскольку объем генеральной совокупности видов (*N*) в обоих ценозах известен (40–60 видов) и в каждом ценозе анализировалось максимально возможное их количество ($n = 40-45$), можно считать, что объем выборок в том и другом ценозе приближался к объему их генеральных совокупностей ($n \rightarrow N$). В этом случае ошибка среднего ценотического уровня признака, равно как и ошибка любого его среднего группового уровня, стремится к

нулю [24], позволяя получать данные, максимально приближенные к реальным.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате многолетних наблюдений установлено, что водообеспеченность ценоза определяет средний уровень всех физиологических параметров листовой массы видов травянистых растений на протяжении всего вегетационного сезона: более высокий в луговом и низкий в степном. Также показано, что в начале вегетации (май) лист любого вида растений и в любом ценозе имеет наибольшее содержание РВ и азота, которое к концу онтогенеза (сентябрь), независимо от водообеспеченности ценоза, монотонно снижается. Одновременно снижается ПВ листовой массы и ее ИТ (табл. 1).

Водный дефицит листа видов растений в разных ценозах во все периоды их вегетации тоже имеет характерный среднеценотический уровень – меньший в луговом ценозе и больший в степном (см. табл. 1). Однако тенденции изменения его в онтогенезе в том и другом ценозе **прямо противоположны**. У луговых видов растений стартовый ВД листьев (май) – 19,1 % – к концу вегетационного сезона постепенно снижался до 12,9 %, тогда как у степных видов начальный уровень ВД – 29,8 %, уже в полтора раза превышающий таковой в тот же период у луговых, к концу вегетации становится еще выше – 48,0 %.

Примечательно, что повышение ВД листьев у степных видов происходит несмотря на то, что к концу вегетации в степи обычно выпадает до 80 % годовых осадков, а средняя ИТ их листовой массы падает почти в 1,5 раза (с 0,96 до 0,57 г воды/(г сух. массы · ч)). Этот факт входит в противоречие с принятой “приходно-расходной” концепцией возникновения ВД листа [25], что позволяет предположить участие в его формировании дополнительных факторов, связанных с особенностями протекающих в листе процессов по производству ассимилятов на разном уровне водообеспечения и особенностями их распределения в донорно-акцепторной системе корнепобега.

А. А. Титляновой собраны данные о концентрации азота в надземной фитомассе травянистых ценозов на территории умеренного пояса Северного полушария с известным количеством годовых осадков [26, с. 63], которые ранжированы по количеству последних. Получившийся ряд (рис. 3) свидетельствует о том, что 687 мм осадков (луговые степи Русской равнины) оптимальны для произрастания травянистых ценозов, поскольку дальнейшее их увеличение до 1100 (мезофитные луга Западной Европы) и 2335 мм (луга Японии), равно как и уменьшение до 323 (степи Восточной Сибири) и 275 мм (прерии Северной Америки), одинаково ведут к снижению содержания в них азота, соответственно: 0,80 ← **2,20** → 0,70 %. Исследованные ценозы – степной (357 мм осадков в год)

Т а б л и ц а 1

Онтогенетические изменения физиологических параметров листовой массы луговых и степных видов растений (среднее по ценозам, $n \approx 40$)

Физиологический параметр листа	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Луг</i>					
ВД, %	19,1	13,3	11,9	10,5	12,9
РВ, % сух. массы	394	366	290	314	300
ПВ, % сух. массы	487	422	329	351	344
Азот, % сух. массы	5,06	3,27	2,69	2,45	1,99
ИТ, г/(г сух. массы · ч)	0,94	1,09	1,20	1,19	0,89
<i>Степь</i>					
ВД, %	29,8	32,6	36,2	40,4	48,0
РВ, % сух. массы	238	211	183	148	137
ПВ, % сух. массы	339	313	287	248	263
Азот, % сух. массы	3,24	–	2,62	–	2,27
ИТ, г/(г сух. массы · ч)	0,96	–	0,77	0,62	0,57

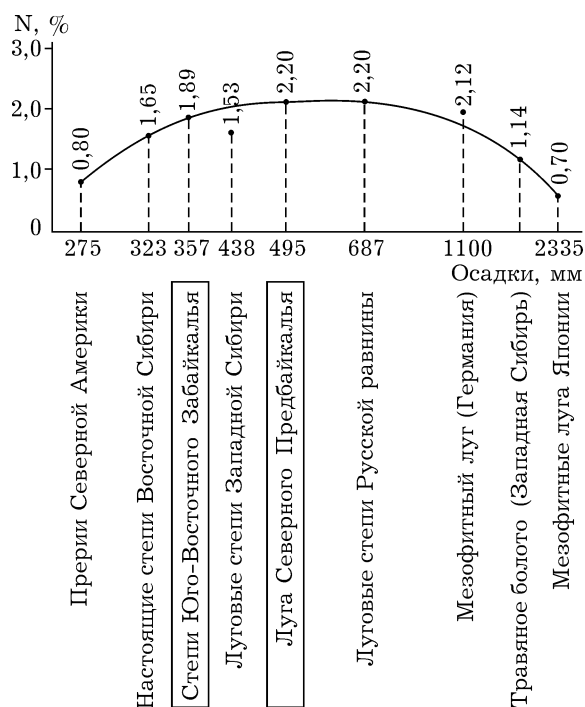


Рис. 3. Ряд травянистых ценозов умеренного пояса Северного полушария [по 26, с. 63], ранжированный по водообеспеченности территорий, и положение в этом ряду степей Юго-Восточного Забайкалья и лугов Северного Предбайкалья

и луговой (495 мм) – удовлетворительно вписываются в этот ряд травянистых сообществ. На их примере попытаемся представить механизм становления в филогенезе надземной (видимой) части корнепобега того или иного вида травянистых растений, рассмотрев в качестве ее целевой функции [27] сохранение при изменении водообеспеченности экотопа внутреннего ВД листовой массы.

Выделяют два основных типа надземных травянистых побегов: розеточные и безрозе-

точные, различие которых “сводится к способности и, наоборот, неспособности развивать побеги со сближенными узлами, несущими нормально развитые зеленые листья” [28, с. 18]. Резкой грани между ними нет, и выделяется промежуточная группа полурозеточных побегов, которые наряду с розеткой образуют удлинённый облиственный стебель. Появление розеточной формы побега, по общему мнению ботаников, является следствием уменьшения количества тепла или водообеспеченности, но физиологический механизм подобной трансформации остается неизвестным.

Сравним параметры водообмена листовой массы в период полного ее развития и содержания в ней азота у разных видовых форм побега при малом водном ресурсе (степь) и при его избытке (луг) (табл. 2). Как видно, в степном ценозе усиление розеточности побега прямо коррелирует со снижением содержания в листе азота (с 2,74 до 2,08 %), со снижением обводненности листа (с 179 до 138 %) и возрастанием его ВД (с 33,5 до 43,6 %). В луговом ценозе эти тенденции уже не столь однозначны. Здесь сохраняется только базовая корреляция – усиление розеточности побега и снижение содержания в листе азота (от 2,85 до 2,43 %), тогда как содержание воды в листовой массе розеточных видов по сравнению с безроzetочными, напротив, увеличивается (с 267 до 365 %), а ее ВД у всех видов этого ценоза, несмотря на более высокий уровень транспирации (1,20 против 0,77 г воды/г сух. массы) (см. табл. 1), как отражение более интенсивной работы устьичного аппарата листа по удалению воды из полости листа, остается малоизменчивым и низким (13,1–13,5 %).

Т а б л и ц а 2

Физиологические параметры листовой массы разных форм побега и ее участие (%) в видовом составе лугового и степного ценозов (середины вегетации, среднее по группам)

Форма побега	Вода	N _{общ}	ВД	Видовой состав
<i>Луг</i>				
Безроzetочная	267	2,85	13,1	46
Полурозеточная	281	2,70	13,4	30
Розеточная	365	2,43	13,5	24
<i>Степь</i>				
Безроzetочная	179	2,74	33,5	31
Полурозеточная	179	2,25	32,2	33
Розеточная	138	2,08	43,6	36

Малое количество годовых осадков в степном ценозе, легкий механический состав почв и глубокое залегание грунтовых вод ежегодно и примерно в одних пределах определяют недостаточное содержание воды в его корнеобитаемом слое. В этих условиях глубина развития корневой системы – до 50, 100 см и более – в обеспечении листовой массы того или иного вида растений водой проявляется наиболее ярко. Она влияет на уровень развития всех признаков его надземной, стеблелистовой части. У видов с глубокой корневой системой (более 100 см) по сравнению с видами с поверхностным расположением корней (до 50 см) на порядок увеличивается масса надземного побега, есть тенденция увеличения доли листьев в ее составе, в полтора раза снижается ВД их листовой массы (соответственно 50,7 и 30,4 %) (табл. 3). Ясно, что возможности экспериментального увеличения малого водного ресурса, лимитирующего развитие степных растений (что позволило бы получить представление о физиологическом потенциале их листовой массы), весьма ограничены. Но подобные изменения водного ресурса редки и как природное явление. Чрезвычайной удачей в этом отношении стало лето 1969 г., о котором в полном смысле слова можно сказать, что физиологический “эксперимент вела природа” [29], и оставалось лишь зафиксировать его результат. В середине того уникального и никогда более не повторявшегося для нас полевого сезона отмечен период с количеством осадков в 8 раз ниже нормы. Но следом прошли проливные дожди, которые принесли 41,5 мм осадков (1/9 годовой нормы), которые определили резкое увеличение влажности почвы, особенно в слое до 50 см.

До и после выпадения осадков зафиксировано состояние листьев у всех видов этого ценоза. Назовем эти сроки “засуха” и

“осадки”, а соответствующий им уровень обводненности листа и содержания в нем азота будем рассматривать как поведение степного ценоза на верхнем и нижнем адаптационных пределах (табл. 4). Виды с глубоким проникновением корней, которые располагаются в зоне относительно стабильного водообеспечения, на случайное выпадение осадков (степень сдвига засуха:осадки) практически не реагировали. Увеличение воды в их листьях оказалось незначительным (в 1,19 раза), и содержание азота в них тоже практически не изменилось (в 1,02 раза). Можно предположить, что отсутствие подвижек в уровне процессов у этих видов зависело от их исходного ВД, который, хотя и был высок (30,4 %) по сравнению с ВД луговых видов в тот же период вегетации (12–13 %), все же оставался самым низким по сравнению с видами этого же ценоза, имеющими поверхностную (ВД – 50,7 %) и среднюю корневые системы (ВД – 37,4 %) (см. табл. 3).

Соотношение видовых побеговых форм в травянистом ценозе является одной из самых существенных его характеристик, которая, по мнению многих исследователей [1 и др.], отражает пути исторического развития ценозов в связи с изменением их водообеспечения. Исследуемые ценозы, имея одинаковый набор видовых ЖФ – безрозеточную, полурозеточную и розеточную, различаются их соотношением: 46–30–24 % (луг) и 31–33–36 % (степь) соответственно [23] (см. табл. 2). Выше показано, что каждой видовой форме побега соответствует определенный уровень физиологических параметров листа, количественное проявление которых в том и другом ценозе не перекрывается, а стыкуется, образуя непрерывные ряды развития физиологических признаков. Этот факт позволяет представить их в едином «лугово-степном» ряду изменения содержания воды в листо-

Т а б л и ц а 3

Некоторые продукционные параметры надземной части корнепобегов степных растений с разной глубиной корневой системы и водный дефицит их листовой массы (среднее по группам, середина вегетации)

Тип корневой системы	Количество побегов на 1 м ²	Масса побега, г	Доля листьев, % от массы побега	ВД, %
Поверхностная	22,4	0,051	62,8	50,7
Средняя	12,1	0,228	63,7	37,4
Глубокая	7,3	0,580	64,7	30,4

Содержание (%) в листовой массе степных растений с разным типом корневой системы воды и азота при разном водообеспечении (среднее по группам, середина вегетации)

Тип корневой системы	Вода		Азот	
	Засуха	Осадки	Засуха	Осадки
Поверхностная	154	214	1,30	1,94
Средняя	191	271	1,62	1,84
Глубокая	184	219	1,86	1,91
	Степень сдвига (засуха : осадки)			
Поверхностная	1 : 1,39	1 : 1,50		
Средняя	1 : 1,27	1 : 1,14		
Глубокая	1 : 1,19	1 : 1,02		

вой массе травянистых видов: (365 → 281 → 267) → (179 → 179 → 138) %. Разделим его на уровни – сверхвысокий (365 %), высокий (281 %), средний (267–179 %) и низкий (138 %), которые соотнесем с уровнями содержания в листе азота и его ВД, и проследим, какой видовой форме побега в том и другом ценозе они соответствуют. Умеренному содержанию воды в листе (267–179 %) соответствует самый высокий для каждого ценоза уровень содержания в листе азота (луг – 2,85, степь – 2,74 %) и самый низкий уровень его ВД (13,1 и 33,5 % соответственно) (рис. 4), которые в обоих ценозах характеризуют виды растений, жизненной формой которых является **безрозоеточный побег**. Их доля в луговом ценозе

наибольшая (46 %), а в степном – наименьшая (31 %). На концах этого ряда, где самая высокая (луг – 365 %) и самая низкая (степь – 138 %) обводненность листа сочетаются с самым высоким для каждого ценоза уровнем ВД (13,5 и 43,6 %) и самым низким содержанием азота (соответственно 2,43 и 2,08 %), располагаются **розоеточные** виды, встречаемость которых в луговом ценозе наименьшая (24 %), а в степном они доминируют (36 %). Полу-розоеточные виды по всем физиологическим параметрам листа занимают в том и другом ценозе промежуточное положение. Таким образом, развитие “розоетки” в надземной части травянистого корнепобега, вызванного снижением в ее составе стеблевой массы, может

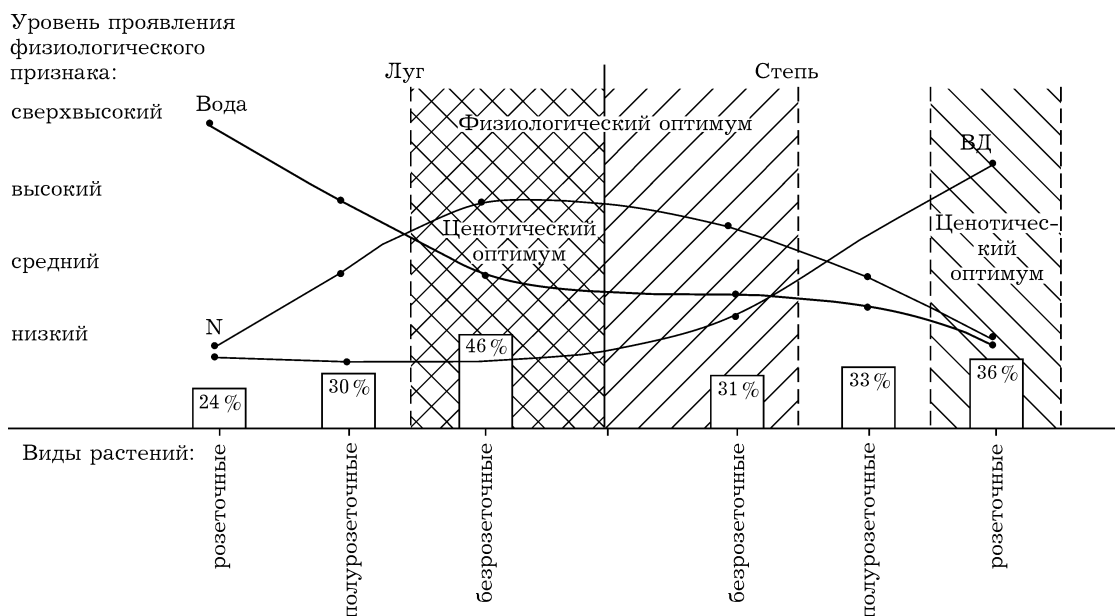


Рис. 4. Содержание азота в листьях травянистых растений и их водный дефицит в связи с изменением уровня обводненности листа в системе луг → степь и встречаемость (гистограммы) видов разных ЖФ в степном и луговом ценозах (схема)

быть следствием не только, как это принято считать, уменьшения водного ресурса экотопы, который в более поздние геологические эпохи стал катастрофически мал (сухая степь), но и его местного избыточного увеличения (влажный луг). По сути, надземная часть травянистого корнепобега проходит свой филогенетический путь от “розетки” (избыток воды) до той же “розетки” (ее недостаток), лишь в оптимуме водообеспечения листа принимая свою полную – безрозеточную форму.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вопросы эволюции цветковых растений традиционно были предметом изучения ботаников-географов и биоморфологов, которые сделали описания видов растений и их жизненных форм в разных климатических зонах, создав тем самым прочный феноменологический фундамент для изучения этого процесса. Открытие Г. Менделем законов классической генетики и последовавшее за ним открытие Н. И. Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной изменчивости [30] сделали возможным их использование для создания различных генетико-эволюционных моделей развития растений и появления проблемы “*генотип – среда*”. Наконец, прогресс в области молекулярной генетики, достигнутый в последние десятилетия, позволил подойти к вопросу эволюции самих генетических систем как основы этого глобального процесса [31]. Но в таких исследованиях, как правило, отсутствует физиологическая составляющая, в рамках которой цветковый корнепобег – базовая жизненная форма цветковых растений – рассматривался бы как развивающаяся в филогенезе функциональная система органов, лист которой способен осуществлять продукционный процесс только при определенном уровне ресурсов жизнеобеспечения, наиболее лимитируемым из которых была вода. Ее недостаток, особенно на последнем этапе развития цветкового корнепобега, обретшего к этому моменту форму травы, приводил к генетически детерминируемому на уровне вида уменьшению производства в листе ассимилятов и изменению их качества, в результате чего корнепобег либо обретал более экономичную видовую форму, либо выпадал из состава травянистого сообщества.

В статье представлен результат комплексного физиолого-морфологического анализа видового состава двух травянистых ценозов (лугового и степного), произрастающих в контрастных условиях водообеспечения. Оба ценоза рассмотрены в связке – как единая физиолого-морфологическая водозависимая система видов растений (видовых корнепобегов), которая по мере аридизации климата посредством адекватного изменения водоудерживающих свойств и продукционных возможностей листовой массы как единственного донора ассимилятов для их формирования трансформировалась из раннего – лугового типа травянистой растительности в более поздний – степной.

Полученные данные свидетельствуют о том, что изменение в филогенезе травянистых растений водного ресурса (max → opt → min) относительно возможного физиологического оптимума обводненности листа (267–179 %) приводило к установлению в нем уровня ВД – не более ~ (45–50) % у степных видов и не менее ~ (10–13) % у луговых. Лист видового корнепобега (вида), который становился близок к крайним состояниям ВД, образовывал меньшее количество метаболитов, необходимых не только для формирования *самой листовой массы*, но и для всех остальных структурообразующих элементов корнепобега – *корня, стебля и плода*. В этих условиях полноформатный корнепобег – **безрозеточный** – постепенно **за счет сокращения междоузлий** “избавлялся” от своего надземного стебля и начинал существовать в адекватных водообеспечению наиболее экономичных формах: сначала в **полурозеточной**, а затем и в эволюционно тупиковой – **розеточной**. В рамках таких корнепобеговых форм возникали, выживали или процветали генетически закрытые видовые популяции, которые, постепенно осваивая широкий градиент водообеспечения среды, создавали в разных климатических зонах континентальной части Земли видовой состав того или иного травянистого ценоза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
2. Красилов В. А. Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.

3. Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М., СПб.: Товарищество научн. изд. КМК, 2005. 407 с.
4. Жмылев П. Ю. Эволюция жизненных форм растений: суждения и предположения // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 65, № 3. С. 232–249.
5. Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 9–44.
6. Журавлева Н. А. Механизм устьичных движений, продукционный процесс и эволюция. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1992. 140 с.
7. Журавлева Н. А. Физиология травянистого сообщества. Принципы конкуренции. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1994. 171 с.
8. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1. 630 с.
9. Хржановский В. Г. Курс общей ботаники. Ч. 2. М.: Высш. шк., 1982. 544 с.
10. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М.: Мир, 1990. Т. 2. 341 с.
11. Зитте П., Вайлер Э. В., Кадерайт Й. В., Брезински А., Кернер К. Ботаника: в 4-х т. Т. 3. Эволюция и систематика. М.: Издательский центр “Академия”, 2007. 574 с.
12. Мокроносов А. Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 64 с.
13. Будыко М. И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 488 с.
14. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1978. 247 с.
15. Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. Итоги науки и техники. Т. 1. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. С. 84–169.
16. Гатцук Л. Е. Содержание понятия “травы” и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 55–130.
17. Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1975. 426 с.
18. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.
19. Зитте П., Вайлер Э. В., Кадерайт Й. В., Брезински А., Кернер К. Ботаника: в 4-х т. Т. 2. Физиология растений. М.: Издательский центр “Академия”, 2008. 496 с.
20. Гинзбург В. Е., Щеглова Г. М., Вульфийус Е. Ф. Ускоренный метод сжигания растений и почв // Почвоведение. 1963. № 5. С. 89–96.
21. Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья: сб. науч. тр. / под ред. Р. К. Саляева. Сибирский ин-т физиологии и биохимии растений СО РАН. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 175 с.
22. Экология лугов Западного участка зоны БАМ: сб. науч. тр. / под ред. Р. К. Саляева. Сибирский ин-т физиологии и биохимии растений СО РАН. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 175 с.
23. Горшкова А. А. Биология степных и пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 274 с.
24. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 231 с.
25. Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высш. шк., 2005. 736 с.
26. Титлянова А. А. Биологический круговорот азота и зольных элементов в травянистых биоценозах. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 150 с.
27. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 215 с.
28. Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 287 с.
29. Налимов В. В. Теория эксперимента. М.: Наука, 1971. 207 с.
30. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 260 с.
31. Колчанов Н. А., Суслов В. В., Шумный В. К. Молекулярная эволюция генетических систем // Палеонтологический журнал. 2003. № 6. С. 58–71.

Physiological Mechanism of the Formation in Phylogenesis of the Life Forms of Herbaceous Plants and their Coenoses in Connection with Changes in Water Supply (a Quantitative Approach)

N. A. ZHURAVLEVA

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontov str., 132
E-mail: Zharavleva@sifibr.irk.ru*

A model of phylogenetic development of the vital forms of herbaceous plants is proposed on the basis of multiaspect studies of physiological and morphological indices of the complete species compositions of two herbaceous coenoses (meadow and steppe). It is stated and justified that the physiological mechanism of their development, as water supply of the environment changes, consists in optimization of water deficit and production capacities of the leaf, respective emergence of the most economical species-related sprout forms (non-rosette, semi-rosette and rosette) and finally in the establishment of a definite proportion between these forms within the composition of this or that herbaceous coenosis.

Key words: herbaceous coenoses, model of phylogenetic development, water supply, sprout forms.