

УДК 581.5:581.52:582

Т. Н. Дьяченко

К ВОПРОСУ О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ У РАСТЕНИЙ (ОБЗОР)

Одной из проблем гидроботаники, как относительно молодой, развивающейся научной дисциплины, есть «неоднозначное толкование понятий и терминов» [36]. Относится это и к «жизненной форме» — важнейшему понятию в экологии, характеризующему габитуально выраженную систему адаптаций организма к среде обитания, а вместе с тем, структуру сообщества и степень его воздействия на среду. В статье приводятся значения основных терминов (в понимании предложивших их авторов), связанных с представлениями о жизненной форме у растений.

Ключевые слова: *жизненная форма, биоморфа, экоморфа, экобиоморфа, экологическая группа.*

В современной гидроботанике понятия о жизненной форме (ЖФ) в представлении биоморфологов смешались с представлениями геоботаников об «экобиоморфах» и «функциональных типах растений», которые были сформулированы для объяснения сходства видов по отношению к экологическим факторам и поведению в экосистеме. Возможно поэтому, а возможно в связи с трудностями, возникающими при изучении водных растений, понятия «ЖФ», «экобиоморфа», «экологическая группа», «функциональная группа» в гидроботанике обычно используются как синонимы [21, 22]. Правомочен ли такой подход?

Попытки классификации растений на основании их габитуальных признаков существовали очень давно. Еще за 300 лет до н. э. Феофраст [55] описал деревья, кустарники, полукустарники, травы (называя их «видами») ¹ и указал на зависимость их от климата, почв, способов возделывания. В систематике растений до XVIII в., то есть до времен Карла Линнея, разработавшего таксономическую систему, основанную на особенностях генеративных признаков, использовались формы роста. Но и после К. Линнея представления о зависимости внешнего вида растений от совокупности действующих на него внешних факторов сохранились [48].

¹ Подобные понятия существовали и раньше, Феофраст же дал им четкое определение.

© Т. Н. Дьяченко, 2015

В конце XVIII — начале XIX в. основоположник географии растений немецкий ботаник Карл Людвиг Вильденов и его ученик Александр Гумбольдт попытались типизировать известные им формы растений, объединив их в группы, которые « ... определяют собой характер ландшафта и, являясь его выражением, дают возможность охарактеризовать растительные области на основании того физиономического впечатления, которое ... эти жизненные группировки разных в систематическом отношении, но сходных по совокупности строения своих вегетативных органов, растений производят на наблюдателя» [18, с.52]. В отдельные группы выделялись растения, «... которые растут одиночно и рассеянно и, которые, соединенные общественно, подобно муравьям и пчелам, покрывают огромные пространства, не допуская на них других, от них отличающихся растений» [18, с. 56]. Тем самым подчеркивалось влияние не только среды, но и самого фитоценоза на формирование внешнего вида входящих в него растений.

В зависимости от господствующих климатических условий, А. Гумбольдт различал 19 основных растительных форм — форма банан, пальма, орхидея, лилия и т. д. В дальнейшем его идеи были развиты А. Кернером [72], А. Гризебахом [70] и другими исследователями. Термин «жизненная форма» (ЖФ) появился в 1884 г. благодаря датскому ботанику, основателю экологической географии растений, Е. Вармингу [51]: «... форма, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания» [83, с. 27]. Проявляются ЖФ «...главным образом в устройстве листа и всего листового побега, менее — в строении органов размножения», их изучение связано с «морфологическими, анатомическими и физиологическими изысканиями». Сложность изучения ЖФ Е. Варминг объяснял тем, что внешний вид растения зависит не только от силы внешнего воздействия и способности растений приспосабливаться к нему, но и от наследственных факторов, благодаря которым растения могут «достигать одной и той же цели ... разными путями» [12, с. 4]. В определении Е. Варминга понятие ЖФ включает в себя морфологические характеристики побега и корня, биологические особенности (продолжительность жизни, цикл развития побегов, активность расселения) растения, а также указывает на зависимость габитуса от анатомических и физиологических особенностей, то есть подразумевает единство формы и функции.

Термин «биоморфа» ввел в научную литературу Б. М. Козо-Полянский в 40-х годах XX в. [25]. Биоморфами он называл биологические типы Х. Раункиера [75], выделение которых основано на положении и защите почек возобновления в неблагоприятный период года, что тесно связано с другими морфологическими характеристиками и адаптировано, в основном, к климатическим условиям [50, 60, 62]. Б. М. Козо-Полянский показал, что, приспосабливаясь к выживанию в суровых климатических условиях, растение с древесной биоморфой может поменять ее на травянистую, то есть, по сути, доказал существование экоморф. Он считал, что типы Раункиера подвижны и пластичны, поэтому составленная на их основании экологическая статистика не имеет смысла. Хотя в 1949—1950 гг. появились работы [47, 64], показавшие, что даже микроклимат в разных фитоценозах приводит к отличиям в составе ЖФ. Поэтому соотношение раункиеровских типов до насто-

ящего времени используется в качестве показателей нарушенности условий местообитания, растительного покрова или стадий сукцессии [22, 63, 73].

Согласно Б. А. Быкову [11, 30], биоморфы — ЖФ, определенные систематическим положением вида, его формами роста, биологическими ритмами. В качестве примера наиболее крупных подразделений биоморф приводятся основные отделы растительного мира — лишайники, хвощи, мхи и т. д. Среди сосудистых растений это деревья, кустарники, полукустарники и т. д. Тесную связь системы экологических приспособлений (ЖФ) растений с их принадлежностью к определенному классу, семейству, а часто и роду отмечал также Б. А. Келлер в конце 30-х годов прошлого века [24].

В отличие от Е. Варминга, Г. Рейтер [76] (цит. по [48]) придавал понятию ЖФ классификационное значение. К одной ЖФ он относил совокупность видов, имеющих сходную структуру и похожих по своей жизнедеятельности.

По мере развития ботанической науки разные исследователи, в зависимости от своего понимания ЖФ, от подходов и целей исследования, освещали разные стороны этого понятия и давали ему свое определение [2, 8, 21, 22, 32, 45, 48, 49, 51, 61 и др.].

Наиболее разработанной и часто используемой для покрытосеменных и хвойных растений является система ЖФ, предложенная И. Г. Серебряковым. Под ЖФ он понимал «... своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их подземные органы), возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Исторически этот габитус развился в данных почвенно-климатических и ценологических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям» [49, с. 146]. Позже И. Г. Серебряков дал более краткое определение, которое опубликовала Т. И. Серебрякова: «жизненная форма растения — его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» [50, с. 86]. В своей системе И. Г. Серебряков выделяет отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, секции ЖФ и собственно ЖФ. Последние являются самыми мелкими единицами экологической классификации и подобны видам в систематике. Последовательность отделов и типов показывает основные направления эволюции ЖФ. Классы обычно иллюстрируют направление экологической эволюции в пределах типа, приуроченность и приспособленность растений к различным почвенно-климатическим и ценологическим условиям. Более мелкие единицы выделяются по частным признакам, не имеющим широкого экологического значения. Автор подчеркивал, что для высших растений обычны возрастная и экологическая изменчивость, поэтому в своей классификации он анализировал только взрослые особи в определенных условиях местообитания. Такую ЖФ А. П. Хохряков [57] предложил называть основной. И. Г. Серебряков считал, что в системах будущего будут отражены представления о закономерностях онтогенеза различных ЖФ и их филогенетическое родство.

Ряд исследователей выделяют различные смены ЖФ в онтогенезе как отдельные «онтоморфы» [32, 33, 56]. В ботанике такие смены называются также «морфогенезом» или «фазами морфогенеза» [51]. В классификационном направлении, по мнению Б. А. Юрцева [59, 62], «онтоморфами» можно назвать типы онтогенеза.

Жизненные формы, закономерно сменяющиеся в цикле сезонного развития, получили название «фенобиоморфы» [58], а ЖФ, обусловленные современными экологическими условиями (как правило, увлажнением и минерализацией) и отраженные в морфологии вида, — «экоморфы» [11]. Экоморфы Б. А. Быковым выделяются, в основном, по условиям местообитания [8].

В классификационном плане группа растений, «... выделяемых по отношению к какому-либо одному фактору среды, имеющему важное формообразовательное и физиологическое значение», называется экологической группой [38, 52, 61]. На практике экологические группы можно выделять на основании экологических диапазонов, то есть по экологическим шкалам [31].

Поскольку различные виды по-разному используют имеющиеся факторы и компенсируют недостающие, то в пределах одной экологической группы можно выделить разные биоморфы [48]. Например, в 30-е годы прошлого века Б. А. Келлер [24] описал на одном участке пустыни, в зависимости от характера использования влаги, и мясистые солянки, и верблюжью колючку, и эфемеры. Мелкие, наследственно постоянные формы одного вида, связанные с разными местообитаниями, он (вслед за шведским ученым Г. Турессоном [81, 82]) называл «экотипами». Среди экотипов Б. А. Келлер выделял группу «ценотипов», различия между которыми связаны с существованием в разных растительных сообществах. По роли растений в создании фитоценотической среды (эдикаторы и ассектаторы [37, 52]) или поведению в сообществе (силовики, выносливцы и выполняющие виды [42]) выделяли фитоценоотипы [61]. Позже тип поведения растений получил название эколого-фитоценоотических стратегий [31, 69]. Эти типы стратегий у многих видов могут меняться в зависимости от экологических условий.

Близки к экологическим группам функциональные группы (типы) растений. Этот термин не имеет однозначного определения. Обычно его используют для обозначения группы видов, проявляющих сходную реакцию на действие экологических факторов или оказывающих сходный эффект на функционирование биогеоценоза [22, 79, 80]. Для их выделения могут использовать физиономические (дерево, кустарник, трава), ритмологические (вечнозеленое растение, эфемеры и т. д.), физиологические (продуктивность, тип фотосинтеза и др.) параметры. Разработаны глобальные (для аэрокосмического мониторинга), региональные и специальные системы функциональных групп растений [31].

Многие исследователи связывали форму растений с их анатомическим строением, физиологическими и биохимическими особенностями, но не учитывали этого при построении классификаций ЖФ. В 1962 г. Б. А. Быков

предложил термин «экобиоморфа», понимая под ним «группу видов со сходной морфологией и экологией» [9, с. 330] и рассматривая его как синоним ЖФ. В 1978 г. это понятие было автором уточнено: «совокупность видов, иногда внутривидовых таксонов, имеющих сходные формы роста, биологические ритмы, а также эколого-физиологические, в том числе приспособительные и средообразовательные особенности» [10, с. 40]. Б.А. Быков писал, что любой организм представляет собой единство биологической формы и экологической приспособленности, что и отражает понятие «экобиоморфа»².

Применяет этот термин и Б. М. Лавренко, но придает ему несколько иной смысл, отражающий запросы фитоценологии и связанный с необходимостью выявления причин, лежащих в основе структуры и динамики сообществ. Экобиоморфы в его понимании — «... типовые адаптационные организменные системы, существующие в определенных условиях среды..... на вооружении которых состоят как структурные (морфологические), так и физиологические особенности организма» [27, с. 61]. Вначале он также отождествлял понятия «экобиоморфа» и «жизненная форма», затем разделил их, считая ЖФ (биоморфы) основными структурными типами растений, важными для изучения синузального строения растительных сообществ [28, с. 10—11]. Экобиоморфы же — не только структурные, но и эколого-физиологические типы, показывающие отношение растений к ведущим факторам среды, и необходимые для понимания закономерностей формирования растительного покрова. Для их изучения необходимо знать не только морфологические и биологические особенности растений, но и их анатомическое строение, особенности фотосинтеза, минерального питания, водного режима, теплоустойчивости и т. д.

Это направление далее развил В. Н. Голубев, считавший экобиоморфами (= жизненными формами) — «мультигенетические системы, объединяющие биоморфологические, физиологические и биохимические признаки и свойства» [16]. Экологические связи, по его мнению, проявляются либо в форме различных структур, либо в физиологических процессах, поэтому в изучении ЖФ можно выделить два направления — морфологическое и физиологическое.

Из вышесказанного ясно, что понятие «экобиоморфа» предполагает изучение ЖФ на разных уровнях организации органического мира — как на организменном, так и на более низких и более высоких и учитывает не только габитуальные, а более широкий спектр признаков растений [21, 31, 79, 80 и др.]. По мнению Б. А. Юрцева [62], разделы ботаники, имеющие дело с анатомией, цитологией, физиологией, биохимией растений (то есть уровнями организации ниже организменного), необходимы для более глубокого понимания биологических процессов, ответственных за онтогенетическое, фенологическое, экологическое развитие ЖФ. Надорганизменный уровень

² Менее распространено мнение, согласно которому экобиоморфами называют морфологически отличные особи одного вида, обитающие в разных экологических условиях [29], можно их называть и экологическими формами.

изучения растений (фитоценология, геоботаника, география растений и др.) расширяет область применения ЖФ и помогает понять процессы, происходящие в растительном покрове.

Большинство существующих систем ЖФ растений носят иерархический характер. Ведущий признак в них выбирается автором часто в зависимости от целей и задач исследований. Как правило, по мере накопления фактических данных о биологических и экологических особенностях растений, количество признаков, используемых для характеристики ЖФ, растет [13—15, 17, 28, 46, 49, 51, 61, 65]. Степень дифференциации признака определяется, главным образом, уровнем развития науки. Поэтому характеристика вида, даваемая специалистами-биоморфологами, постоянно усложняется и становится все менее пригодной для практического применения. Например, *Stratiotes aloides* L. описывается как «многолетний (вегетативно-малолетний) укореняющийся, розеточный, турионовый гидатофит, средневысокий, с линейными запасующими листьями, условно-пресноводный, детритопеллофильный» [46, с. 695] или как «летнее-зимне-зеленый вегетативно-подвижный столонно-розеточный турионовый однолетник вегетативного происхождения» [45, с. 34]. Похожую ситуацию в классификации ЖФ отмечал еще Г. Дю Рие в 30-х годах прошлого века [65]. Он считал, что может быть создано несколько систем ЖФ, основанных на разных признаках — система основных ЖФ, система форм роста, фенологических признаков, биологических типов Раункиера, система строения корневых систем и т. д. Схожую мысль высказывал Е. М. Лавренко [26], рекомендовавший разрабатывать отдельные системы ЖФ как для организмов разных таксономических групп, так и для организмов, живущих в разных средах. В. Н. Голубев [14] предложил при разработке классификаций ЖФ использовать принцип политомии. Построенная по такому принципу классификация будет иметь вид матрицы, левая часть которой содержит список видов, а в вертикальных столбцах фиксируются оцениваемые признаки. Столбцы должны быть интегрированными, что обеспечит возможность статистической обработки данных о составе ЖФ и сравнении фитоценозов по избранным признакам [15]. Об этом же говорила и Т. Г. Серебрякова [50]. Предложено также [7] составить биоморфологические списки флор, в которых для каждого вида будут указаны его основная ЖФ, онто-, эко-, феноморфы и к каждому описанию будет добавлена формула, в которую это описание сворачивалось бы [34].

Иная точка зрения представлена в работах Ю. Г. Алеева, разработавшего общую для всех организмов (от вирусов до позвоночных животных) экоморфологическую систему, основанную на конвергентно «...возникшем сходстве экоморфологических адаптаций организмов [2, с. 197]. Существующие ранее общебиологические системы [67, 68] учитывали не столько экоморфологическую специфику организмов, сколько условия обитания [2]. Так, в более ботаничной системе Г. Гамса [68] выделенные группы водных растений больше напоминали экологические группы. Ю. Г. Алеев для обозначения конвергентных форм организмов предложил термин «экоморфа», который по степени универсальности и по своей этимологии в большей степени, чем другие, принятые ранее, термины («виды» Феофраста, «основные формы» Гумбольдта, «жизненные формы» Варминга, «биоморфы» Козо-Полянского и т. д.), отражает «... основную идею этого понятия — экологическую обу-

словленность габитуальной морфологии организмов» [2, с. 181]. Экоморфа трактуется как «... целостная система взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющих общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа» [1, с. 470]. Понятие это применимо ко всем живым системам организменного уровня, «... ко всем ... стадиям онтогенеза любого вида, ... к любым обособившимся от родительской живой системы фрагментам вегетативного размножения, любым спорам, гаметам и вирионам» ([2], с. 187).

Анализируя опубликованные физиолого-биохимические работы и проведя собственные исследования [2, 5], Ю. Г. Алеев показал, что «физиолого-биохимические параметры конкретной экоморфы всегда таксоноспецифичны: они характеризуют не экоморфу как таковую, а только частный случай ее развития в рамках данного таксона» [2, с. 186]. Поэтому специфика экоморфы образована совокупностью морфологических особенностей, определяющих общую габитуальную конструкцию тела организма, и не включает в себя физиолого-биохимические элементы. Также не включает она адаптации (фабрические, поведенческие и др.), характеризующие образ жизни организма [41].

Единая эколого-морфологическая система также иерархична [3, 4]. Для названия девяти высших рангов таксонов используются те же названия, что и в генетической системе: царство, отдел, тип, класс, когорта, порядок, секция, ветвь, ряд. Для лучшего ориентирования на всех уровнях системы существует цифровая индексация таксонов. Представители любого ранга называются «бионтами». Иерархия таксонов определяется степенью универсальности экоморфологических адаптаций и мерой их влияния на общую конструкцию тела организмов. Чем универсальнее система адаптаций, тем выше ранг экоморфы. Таксоны различного ранга образуют три иерархически соподчиненных яруса. До четвертого ранга (класс) система дихотомична, начиная с пятого (когорта), дихотомичность нарушается. Две экоморфы могут сравниваться лишь в том случае, если их специфика сложена адаптациями одного ранга.

Несомненно, построение единой системы экоморф необходимо, как и создание общей теории в любой отрасли знаний. Однако общеэкологическая система экоморф, по крайней мере девять ее высших рангов, хорошо отображают пути эволюции органического мира, описывают стадии онтогенеза, но для полной характеристики ЖФ растений, для описания динамики растительности уже разработанных рангов таксонов явно недостаточно. По всей видимости, в настоящее время могут параллельно сосуществовать единая экоморфологическая система организмов и различные частные системы, поскольку общебиологическая система может быть построена лишь при условии выявления для каждого ранга таксонов единого системообразующего фактора, поиску которого и способствует анализ частных систем. Кроме того, общебиологическая концепция экоморф допускает частные разработки в сторону детализации понятия в любой области биологической науки [2]. Поэтому вполне допустимо пользоваться любой из существующих систем ЖФ, четко понимая и указывая объем этого понятия.

У высших водных растений ЖФ (в смысле Варминга и Серебрякова) изучены недостаточно. Условия обитания затрудняют исследования их корневой системы, особенностей побегообразования, вегетативного размножения. Работ подобного плана немного. Отсюда и небольшое количество биоморфологических классификаций, которые начали появляться лишь в последнее время [21, 22, 45, 46 и др.]. Среди экологических классификаций водных растений в Украине наиболее популярны классификация, основанная на методических подходах Г. Элленберга [66] и предложенная С. Гейны [19], где растения объединяют по способности пройти весь жизненный цикл в одной (нескольких) экофазах. Такие единицы содержат некоторые признаки ЖФ, но ими не являются. Скорее их можно назвать экологическими группами [22]. То же можно сказать и о наиболее распространенной в гидробиологии классификации, построенной на связи вегетативных органов растения с тремя средами обитания — грунтом (донными отложениями), водой и воздухом. Одни авторы [54, 71, 74 (цит. по [22]), 77, 78 и др.] считают единицами данной классификации ЖФ, другие — экологические группы [6, 22, 23, 35, 39, 43, 44 и др.]. Такая классификация хорошо отражает динамику растительности при изменении глубины водного объекта, а с учетом экологических форм растений — и некоторых других факторов среды. Но при изучении эдификаторной роли растений как создателей среды обитания для эпифитных организмов и фитофильной фауны (степень затенения, интенсивность насыщения воды кислородом, создание поверхностей для обрастания и т. д.) такого деления уже недостаточно. Растения одной и той же экологической группы могут различаться по величине и форме листа, наличию (отсутствию) листьев, расположенных в разных средах. Некоторые подходы к выделению более мелких единиц такой классификации содержатся в работах [23, 38, 40]. При собственно фитоценологических исследованиях, касающихся скорости расселения растений и удержания ими занятой территории, важно знать строение корневой системы, способы вегетативного размножения и расселения, это пытаются учесть и отразить авторы современных классификаций ЖФ водных растений. Поэтому каждый исследователь, в зависимости от поставленных перед ним целей и задач, может использовать не весь набор признаков, характеризующих ЖФ, а лишь отдельные его аспекты. Важно при этом, как говорилось выше, применяя тот или иной термин, определиться с его смысловой нагрузкой.

**

Оглядова стаття, в якій розглянуто значення основних термінів, пов'язаних з уявленнями про «життєву форму» у рослин. Порівнюються принципи побудови та паралельного співіснування системи життєвих форм рослин і єдиної для всіх організмів системи екоморф Ю. Г. Алеєва. Ставиться питання щодо екологічної класифікації водних макрофітів.

**

This is a review article, which is led to correlated with plant's «life forms» idea main terms description. There are compared some approaches to construction and parallel coexistence of plant's «life forms» system and the same for all organisms ecomorphs system made by Y. G. Aleev. Also ecological classifications of water macrophytes are mooted.

**

1. Алеев Ю.Г. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи современной биологии. — 1980. — Т. 90, вып. 3 (6). — С. 462—477.
2. Алеев Ю.Г. Экоморфология. — Киев: Наук. думка, 1986. — 423 с.
3. Алеев Ю.Г., Бурдак В.Д. Жизненные формы зоогидробионтов в единой системе жизненных форм организмов // IV съезд ВГБО: Тез. докл., Киев, 1—4 дек. 1981 г. — Киев: Наук. думка, 1981. — Ч. 4. — С. 4—5.
4. Алеев Ю.Г., Бурдак В.Д. Экоморфологическая конвергенция и экоморфологическая система организмов // Экология моря. — 1984. — Вып. 17. — С. 3—17.
5. Алеев Ю.Г., Оскольская О.И., Дивавин И.А., Владимиров В.Б. О физиолого-биохимических особенностях внутривидовых экоморф сосен (*Pinus*) и некоторых полуводных цветковых растений. — М., 1985. — Рукопись деп в ВИНТИ, №3266-85.
6. Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР). — Л., 1994. — 64 с.
7. Бобров Ю.А. Жизненные формы: эпитет, диагноз, формула // Материалы I (VII) Междунар. конф. по вод. макрофитам «Гидрботаника 2010», Борок, 9—13 окт. 2010 г. — Ярославль: Принт-Хаус, 2010. — С. 61—64.
8. Борисова И.Б. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа», «архитектурная модель» // Ботан. журн. — 1991. — Т. 76, № 10. — С. 1360—1367.
9. Быков Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. — Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. — Т. 2. — 436 с.
10. Быков Б.А. Геоботаника. — Алма-Ата: Наука, 1978. — 288 с.
11. Быков Б.А. Экологический словарь. — Алма-Ата: Наука, 1983. — 215 с.
12. Варминг Е. Ойкологическая география растений. — М.: Типография Баландина, 1901. — 542 с.
13. Голубев В.Н. Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии // Ботан. журн. — 1968. — Т. 53, № 8. — С. 1085—1093.
14. Голубев В.Н. Принцип построения и содержания линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1972. — № 6. — С. 72—80.
15. Голубев В.Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Ботан. журн. — 1973. — Т. 58, № 1. — С. 3—10.
16. Голубев В.Н. Методические рекомендации к составлению региональных биологических флор. — Ялта: Изд-во ГНБС, 1981. — 29 с.
17. Губанов И.А., Работнов Т.А., Тихомиров В.Н. Подготовка «Биологической флоры» Московской области // Ботан. журн. — 1970. — Т. 55, № 10. — С. 1548—1553.
18. Гумбольдт А. География растений / Под ред. Н. И. Вавилова. — М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. — 228 с.
19. Дубына Д.В., Гейны С., Гроудова З. и др. Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. — Киев: Наук. думка, 1993. — 432 с.
20. Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Жизненные формы растений Залидовских лугов Калужской области // Ботан. журн. — 2011. — № 3. — С. 316—341.

21. Жмылёв П.Ю., Карпухина Е.А., Леднев С.А. К проблемам биоморфологии водных сосудистых растений // Вестн. Твер. ун-та Сер. Биология и экология. — 2013. — Вып. 32, № 31. — С. 137—159.
22. Жмылёв П. Ю., Леднёв С. А., Щербаков А. В. Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации жизненных форм // Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memoriam: Сб. ст. / Под ред. А. К. Тимошина. — М., 2012. — С. 101—128.
23. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР — Л.: Наука, 1981. — 187 с.
24. Келлер Б.А. Растения и среда. Экологические типы и жизненные формы (общие положения) // Растительность СССР. Т. 1. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — С. 1—13.
25. Козо-Полянский Б.М. Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение // Тр. Воронеж. гос. ун-та. Науч. сообщения и авторефераты. — Воронеж, 1945. — Т. XIII, Вып. 1. — С. 46—50.
26. Лавренко Е.М. Растительное сообщество (фитоценоз) и взаимоотношения растений в нем // Полевая геоботаника. — М.: Изд-во АН СССР, 1959. — Т. 1. — С. 16—75.
27. Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) // Общая биология. — 1965. — Т. 26, № 3. — С. 261—275.
28. Лавренко Е.М., Свешникова В.М. Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы геоботаники. — Л.: Наука, 1968. — С. 10—15.
29. Мазуренко М.Т. Онтогенез багульника подбелого *Ledum hypoleucum* Ком. На юге Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1985. — Т. 90, вып. 3. — С. 73—84.
30. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. — М.: Наука, 1983. — 132 с.
31. Миркин Б.М., Наумова А.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. — М.: Логос, 2001. — 264 с.
32. Москалюк Т.А. // режим доступа old.botsad.ru/p_papers/23.htm
33. Нухимовский Е.Л. О понятии жизненная форма // Интродукция новых лекарственных растений. — М.: ВИЛР, 1973. — Вып. 5. — С. 222—232.
34. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. — Л: Недра, 1997. — 630 с.
35. Папченков В.Г. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидрботаника: методология, методы — Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. — С. 23—26.
36. Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидрботаника: методология, методы. — Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. — С. 27—38.
37. Поплавская Г.И. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова // Журн. Рус. ботан. об-ва. — 1924. — Т. 9, № 4. — С. 125—146.
38. Поплавская Г.И. Экология растений. — М.: Сов. наука, 1948. — 295 с.

39. *Потапов А.А.* Распределение водных растений в заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ в зависимости от различий химического состава воды и характеристики донных отложений // Строительство водохранилищ и проблемы малярии. — М.: Медгиз, 1954. — С. 40—64.
40. *Потульницький П.М., Погребенник В.П., Кучерява Л.Ф.* Екологічна типологія макрофітів // Укр. ботан. журн. — 1973. — Т. 30. — № 5. — С. 584—590.
41. *Протасов А.А.* Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. — Киев: Академперіодика, 2011. — 704 с.
42. *Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 620 с.
43. *Распопов И.М.* Высшая водная растительность больших озер северо-запада СССР. — Л.: Наука, 1985. — 199 с.
44. *Романенко В.Д.* Основы гидроэкологии. — Киев: Генеза, 2004. — 664 с.
45. *Савиных Н.П.* О жизненных формах растений водоемов и водотоков // Гидрботаника-2010: Материалы I (VII) Междунар. конф. по вод. макрофитам, Борок, 9—13 окт. 2010 г. — Ярославль: Принт-Хаус, 2010. — С. 31—43.
46. *Свириденко Б.Ф.* Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Ботан. журн. — 1991. — Т. 76, № 5. — С. 687—697.
47. *Сенянинова-Корчагина М.В.* Фитоклимат Ленинградской и смежных областей // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. геогр. — 1949. — № 124, вып. 6. — С. 169—254.
48. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. — М.: Высш. шк., 1962. — 378 с.
49. *Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Наука, 1964. — Т. 3. — С. 146—205.
50. *Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. — Сер. Ботаника. — Т.1. — М.: ВИНТИ, 1972. — С. 84—169.
51. *Серебрякова Т.И.* Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1980. — Т. 85, вып. 6. — С. 75—86.
52. *Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др.* Ботаника с основами фитоценологии. — М.: ИКЦ Академкнига, 2006. — 543 с.
53. *Сукачев В.Н.* Растительные сообщества (введение в фитоценологию). — Л.; М.: Книга, 1928. — 232 с.
54. *Федченко Б.А.* Высшие растения // Жизнь пресных вод. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — Т. 2. — С. 311—338.
55. *Феофраст.* Исследование о растениях. — Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — 591 с.
56. *Хохряков А.П.* Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биологии. — 1978. — Т. 39, № 3. — С. 357—372.
57. *Хохряков А.П.* Эволюция биоморф растений. — М.: Наука, 1981. — 168 с.
58. *Хохряков А.П.* Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. — 1994, № 6. — С. 36—41.
59. *Ценопопуляции растений.* — М.: Наука, 1976. — 214 с.

60. Шафранова Л.М., Гатуцук Л.Е., Шорина Н.И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. — М.: Изд-во Моск. пед. ун-та, 2009. — 86 с.
61. Шенников А.П. Введение в геоботанику. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. — 446 с.
62. Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. — М.: Наука, 1976. — С. 9—44.
63. Bloch-Petersen M., Brandt J., Olsen M. Integration of European habitat monitoring based on plant life form composition as an indicator of environmental change in biodiversity // Geogr. Tidsskr., Danish J. Geogr. — 2006. — Vol. 106 (2). — P. 61—74.
64. Cain S.A. Life forms and phytoclimate // Bot. Rev. — 1950. — V.16, N 1. — P. 1—32.
65. Du Rietz G.E. Life forms of terrestrial flowering plants // Acta phytogeogr. suec. — 1931, N 3. — P. 1—95.
66. Ellenberg H. Chemical data and aquatic vascular plants as indicators for pollution in the Moosach river system near Munich // Arch. Hydrobiol. — 1973. — Vol. 72. — P. 533—549.
67. Friederichs K. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. — Berlin: Parey, 1930. — Bd. 1. — 417 S. — Bd. 2. — 463 S.
68. Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Bericht zur Bergifflklärung und Methodik der Biocoenologie // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. — Zurich, 1918. — Vol. 63. — S. 293—493.
69. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. — Chichester: J. Wiley publ., 1979. — 222 p.
70. Grisebach A. Die Vegetation der Erdenach ihrer Klimatischen Anordnung: Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen. — Leipzig: Engelmann, 1872. — Bd. 1. — 603 S., Bd.2. — 635 S.
71. Hutchinson G.E. A Treatise on limnology: Lymnological botany. — New York etc., 1975. — 660 p.
72. Kerner A. Das Pflanzenleben der Donauländer. — Innsbruck: Verl. Wagner. Univ. Buchhand., 1863. — 348 S.
73. Kukshal S., Nautiyal B.P., Anthwal A. et al. Phytosociological investigation and life form pattern of grazinglands under pine canopy in temperature zone, Northwest Himalaya, India // Res. J. Bot. — 2009. — Vol. 4. — P. 55—69.
74. Lacoul P., Freedman B. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems // Environ. Rev. — 2006. — Vol. 14. — P. 89—136.
75. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. — Oxford: Clarendon Press, 1934. — 632 p.
76. Reiter H. Die consolidation der physiognomik. Als versuch riner Ökologie der Gewächse. — Graz., 1885.
77. Scremin-Dias E. Tropical aquatic plants: morphoanatomical adaptations // Encyclopedia of tropical biology and conservation management. V. 1. — Paris: UNESCO/EOLSS, 2009. — P. 84—132.

78. *Sculthorpe C.D.* The biology of aquatic vascular plants. — London: Edward Arnold Ltd., 1967. — 610 p.
79. *Semenova G.V., van der Maarel E.* Plant functional types — a strategic perspective // *J. Veg. Sci.* — 2000. — Vol. 11. — P. 917—922.
80. *Smith T.M., Shugart H.H., Woodward F.I., Burton P.J.* Plant functional types // *Vegetation dynamics and global change.* — New York: Chapman et Hall, 1993. — P. 272—292.
81. *Turesson G.* The species and the variety as ecological units // *Hereditas.* — 1922. — Vol. 3, H. 3. — P. 100—113.
82. *Turesson G.* The genotypical response of the plant species to the habitat // *Ibid.* — P. 211—350.
83. *Warming E.* Om planterigets lifsformer. — Kjöbenhavn: Festskr. udg. Unev. Kjöbenhavn, 1908. — 86 S.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 21.05.15